Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis Doctoral

Dinosaurios ornitisquios de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico temprano a medio), Chubut, Argentina: anatomía y relaciones filogenéticas

Becerra, Marcos Gabriel

2016

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:
Becerra, Marcos Gabriel. (2016). Dinosaurios ornitisquios de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico temprano a medio), Chubut, Argentina: anatomía y relaciones filogenéticas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
http://hdl.handle.net/20.500.12110/tesis_n5967_Becerra

Cita tipo Chicago:
Becerra, Marcos Gabriel. "Dinosaurios ornitisquios de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico temprano a medio), Chubut, Argentina: anatomía y relaciones filogenéticas". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2016.
http://hdl.handle.net/20.500.12110/tesis_n5967_Becerra

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

Universidad de Buenos Aires

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.

Dinosaurios ornitisquios de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Temprano a Medio), Chubut, Argentina: anatomía y relaciones filogenéticas.

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área: **CIENCIAS BIOLÓGICAS.**

Tesista: Lic. Marcos Gabriel Becerra.

Director de tesis: Dr. Diego Pol.

Consejera de estudios: Dra. Laura López.

Lugar de Trabajo: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Av. Fontana, 140, Trelew, provincia de Chubut.

Buenos Aires, 2016.

Dinosaurios ornitisquios de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Temprano a Medio), Chubut, Argentina: anatomía y relaciones filogenéticas.

Resumen: La diversidad de ornitisquios del Jurásico Temprano - Medio está pobremente representada a nivel mundial, incluyendo mayoritariamente especies basales a grupos más derivados y recientes. En este intervalo temporal, la Formación Cañadón Asfalto posee el registro de una de las faunas de microvertebrados más diversas de América del Sur, incluyendo restos de ornitisquios (una falange ungueal aislada de un cerápodo y el holotipo de *Manidens condorensis*). Recientemente, el material de ornitisquios de las localidades fosilíferas Queso Rallado y Sitio Frenguelli, del Jurásico Inferior más alto de la mencionada formación, fue incrementada considerablemente, incluyendo dientes y elementos corpóreos aislados y asociados. Este trabajo tiene como meta ampliar el conocimiento de la diversidad de ornitisquios del Jurásico mediante la descripción en detalle de la osteología de los restos fósiles de la Formación Cañadón Asfalto. Más específicamente, describir en detalle la osteología del holotipo y nuevos fósiles referidos a *Manidens condorensis* (dientes aislados, un maxilar, un dentario con restos postcraneanos y un ilion), y otros nuevos restos de ornitisquios (otros morfotipos dientes aislados, un maxilar con la dentición preservada y dientes aislados referidos, y ambos metapodios de un heterodontosáurido con falanges y vértebras caudales asociadas), representando una fauna de ornitisquios con dos especies distintas, más diversa de lo que se había pensado previamente. También, este trabajo profundiza en aspectos paleobiológicos y morfología funcional de estos especímenes usando métodos comparativos y estadísticos. Entre ellos, se aborda la variación en tamaño entre los especímenes de *Manidens*, los aspectos funcionales del pie heterodontosáurido permiten concluir habilidades cursoriales y posiblemente arbóreas basadas en características anatómicas, y la ventaja de los cíngulos denticulados para

incrementar los márgenes de corte disponibles en la dentición del nuevo taxón representado por el maxilar con dentición completa. Finalmente, se amplian los estudios filogenéticos de taxones ya conocidos, y se plantean hipótesis de afinidad taxonómica de los nuevos especímenes informativos hallados en la Formación Cañadón Asfalto mediante un análisis filogenético .

PALABRAS CLAVE: Jurásico Inferior más alto, localidad Queso Rallado, Formación Cañadón Asfalto, Ornithischia, *Manidens condorensis*, osteología, morfología funcional, paleobiología, filogenia.

Ornithischian dinosaurs from the Cañadón Asfalto Formation (Early to Middle Jurassic), Chubut, Argentina: antomy and phylogenetic relationships.

Abstract: The diversity of the Lower - Middle Jurassic ornithischians is poorly represented worldwide, including mostly basal species of more derived and recent groups. In this temporal interval, the Cañadón Asfalto Formation possess one of the most diverse microvertebrates faunas of South America, including small ornithischians (an isolated cerapodan ungual phalanx and the holotype of *Manidens condorensis*). Recently, the ornithischian material of the late Lower Jurassic fossiliferous localities of Queso Rallado and Sitio Frenguelli increased considerably, including isolated and associated teeth and osteological remains. This work aims to amplify the knowledge of the Jurassic ornithischian diversity by describing in detail the osteology of the fossil remains from the Cañadón Asfalto Formation. More specifically, I describe in detail the osteology of the holotype and new fossils referable to *Manidens condorensis* (isolated teeth, a maxilla, a dentary with postcranial remains and an ilium), and other new ornithischian remains (other morphotypes of isolated teeth, a maxilla with preserved dentition and referred isolated crowns, and heterodontosaurid metapodia with associated phalanges and caudal vertebrae), representing an ornithischian fauna with at least two different species, more diverse than previously thought. Also, this work deepens on the paleobiological aspects and functional morphology of these specimens using comparative and statistical methods. Among these, the size variation between *Manidens* specimens is addressed, the functional aspects of the heterodontosaurid pes allow concluding cursorial and possible arboreal capabilities based on anatomical features, and the advantage of denticulated cingula to increase the available cutting edges in the maxillary dentition. Finally, the phylogenetic studies of previously known taxa are

amplified and the taxonomic affinities of the informative specimens founded at the Cañadón Asfalto Formation are tested by a phylogenetic analysis.

KEY WORDS: late Lower Jurassic, Queso Rallado locality, Cañadón Asfalto Formation, Ornithischia, *Manidens condorensis*, osteology, functional morphology, paleobiology, phylogeny.

A mi esposa, por su gran ayuda y apoyo incondicional,

a mis padres, los primeros y mejores maestros,

a mi familia, por el cariño de cada día,

y a mis amigos, por la compañía y los comentarios siempre amenos al tema …

ÍNDICE

1- Objetivos, materiales y métodos.

1.1- JUSTIFICACIÓN DEL TEMA DE ESTUDIO. 19

1.2- OBJETIVOS. 21

1.2.1- Objetivos generales. 21

1.2.2- Objetivos específicos. 22

1.3- HIPÓTESIS DE TRABAJO. 22

1.4- MATERIALES, METODOLOGIAS Y TECNICAS. 23

1.4.1- Especímenes fósiles estudiados. 23

1.4.2- Material comparativo. 25

1.4.3- Programas utilizados. 30

1.4.4- Trabajos específicos de laboratorio e imágenes. 31

1.5- ABREVIATURAS. 32

2- Marco de referencia.

2.1.1- Aspectos geológicos de la zona. 35

2.1.2- Ornithischia: historia, diversidad y taxonomía. 41

1.1.3- Perspectiva filogenética de Ornithischia durante el Jurásico. 45

1.1.4- El clado Heterodontosauridae. 50

3- Redescripción de la especie *Manidens condorensis*, material holotipo y referido.

3.1- INTRODUCCIÓN. 57

3.2- SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA. 62

3.3 DESCRIPCIÓN. 71

3.3.1- Espécimen MPEF-PV 3211, cráneo. 71

3.3.1.1- Generalidades. 73

3.3.1.2- Premaxilar. 74

3.3.1.3- Maxilar. 77

3.3.1.4- Nasales. 81

3.3.1.5- Prefrontales. 85

3.3.1.6- Lacrimal. 86

3.3.1.7- Postorbitales. 88

3.3.1.8- Supraorbitales. *94*

3.3.1.9- Yugal. *95*

3.3.1.10- Cuadradoyugal. *104*

3.3.1.11- Cuadrado. *110*

3.3.1.12- Escamosal. *117*

3.3.1.13- Frontales. *122*

3.3.1.14- Parietal. *125*

3.3.1.15- Paraesfenoides. *127*

3.3.1.16- Pterigoides. *128*

3.3.1.17- Elementos indeterminados. *129*

3.3.2- Mandíbula inferior. **131**

3.3.2.1- Dentario. *132*

3.3.2.2- Surangular. *138*

3.3.2.3- Angular. *144*

3.3.2.4- Prearticular. *145*

3.3.2.5- Articular. *148*

3.3.2.6- Esplenial. *150*

3.3.2.7- Coronoides. *152*

3.3.3- Región occipital y caja craneana. **153**

3.3.3.1- Supraoccipital. *153*

3.3.3.2- Exoccipitales. *157*

3.3.3.3- Basioccipital. *158*

3.3.3.4- Basiesfenoides. *159*

3.3.3.5- Proótico-Opistótico. *161*

3.3.3.6- ?Laterosfenoides. *164*

3.3.4- Dentición. **165**

3.3.4.1- Dentición Maxilar. *169*

3.3.4.2- Dentición Dentario. *173*

3.3.5- Esqueleto Axial. **181**

3.3.5.1- Vértebras Cervicales. *181*

3.3.5.2- Vértebras Dorsales. *188*

3.3.5.3- Vértebras Sacras. *199*

3.3.5.4- Vértebras Caudales. *207*

3.3.5.5- Costillas y Tendones Osificados. *214*

3.3.6- Esqueleto Apendicular. **216**

3.3.6.1- Escápula. *216*

3.3.6.2- Coracoides. *219*

3.3.7- Cintura pélvica. **220**

3.3.7.1- Ilion. *220*

3.3.7.2- Isquión. *231*

3.3.7.3- Pubis. *232*

3.4- HISTOLOGIA. 233

3.4.1- Cortes histológicos en el holotipo de la especie

Manidens condorensis. **233**

3.4.1.1- Párrafo introductorio. *233*

3.4.1.2- Materiales y métodos. *235*

3.4.1.3- Descripción de cortes histológicos. *237*

3.4.1.4- Análisis comparativo. *243*

3.4.1.5- Conclusiones. *248*

3.5- UN NUEVO ESPÉCIMEN REFERIBLE A LA ESPECIE

MANIDENS CONDORENSIS (MPEF-PV 3808). 250

3.5.1- Introducción. **250**

3.5.2- Generalidades. **251**

3.5.2.1- Procedencia. *252*

3.5.3- Elementos del cráneo. **253**

3.5.3.1- Dentario. *253*

3.5.3.2- Dentición. *259*

3.5.4- Elementos del postcráneo. **266**

3.5.4.1- Vértebras dorsales. *266*

3.5.4.2- Escápula. *274*

3.6- DISCUSIÓN. 277

3.6.1- Redescripción de la especie *Manidens condorensis*. 277

3.6.1.1- Observaciones generales. 277

3.6.2- Comparación entre especímenes referidos a

la especie *Manidens condorensis*. 281

3.6.2.1- Dientes de recambio en Manidens condorensis. 281

3.6.2.2- Dentición completa del dentario. 287

3.6.2.3- Estimación del largo corporal en el

espécimen holotipo y referidos Manidens condorensis. 288

3.7- CONCLUSIONES. 292

4- Metatarsos referidos a Heterodontosauridae (MPEF-PV 3826).

4.1- INTRODUCCIÓN. 295

4.2- SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA. 296

4.3- DESCRIPCIÓN. 296

4.3.1- Caracterización Morfológica de los Elementos Preservados. 298

4.3.1.1- Columna vertebral. 298

4.3.1.2- Arcos hemales. 301

4.3.1.3- Autopodio. 302

4.3.1.4- Tarso. 303

4.3.1.5- Metatarsos. 305

4.3.1.6- Falanges. 313

4.3.1.7- Reconstrucción del pie. 319

4.3.2- Análisis Histológico. 324

4.4- INFERENCIAS PALEOBIOLÓGICAS Y PALEOECOLÓGICAS

EN EL ESPÉCIMEN MPEF-PV 3826 CON BASES

MORFOLÓGICAS. 327

4.4.1- Generalidades. 327

4.4.1.1- Generalidades. 327

4.4.1.2- Materiales y Métodos. 328

4.4.2- Conclusiones histológicas. 328

4.4.3- Morfometría tradicional en metatarsos de ornitisquios bípedos. 330

4.4.3.1- Generalidades. 330

4.4.3.2- Resultados. 332

4.4.4- Capacidades cursoriales. 334

4.4.5- Capacidades de función de agarre para los pies. 335

4.4.6- Falanges no ungueales del digito III. 338

4.4.7- Anatomía de las falanges ungueales. 341

4.4.8- Estimación del largo corporal en MPEF-PV 3826. 344

4.4.8.1- Resultados. 347

4.5- CONCLUSIONES. 350

5- Nueva especie de dinosaurio ornitisquio, Cerapoda n. tax., y la ventaja masticatoria de los cíngulos extremadamente desarrollados.

5.1- INTRODUCCIÓN. 355

5.2- SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA. 356

5.3- MATERIALES Y MÉTODOS. 358

5.4- DESCRIPCIÓN Y COMPARACIONES. 359

5.4.1- Maxilar. 359

5.4.2- Supraorbital. 366

5.4.3- Dentición. 368

5.4.3.1- Dentición del holotipo. 368

5.4.3.2- Dientes referidos. 375

5.4.3.3- Comparaciones. 383

5.4.3.4- Facetas de desgaste. 384

5.5- DISCUSIÓN. 390

5.5.1- Comparaciones en la morfología de las coronas. 391

5.5.2- Funcionamiento dentario y movimiento mandibular. 393

5.5.3- Ventaja de cíngulos denticulados como márgenes activos para la masticación. 399

5.5.3.1- Resultados. 402

5.6- CONCLUSIONES. 407

6- Dientes aislados relacionados a Ornithischia.

6.1- INTRODUCCIÓN. 411

6.2- SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA. 412

6.2.1- Descripción. 414

6.2.1.1- MPEF-PV 3817. 414

6.2.1.2- MPEF-PV 3819. 417

6.2.1.3- MPEF-PV 3822. 421

6.2.1.4- Análisis comparativo. 424

6.3- SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA. 425

6.3.1- Descripción. 426

6.3.1.1- MPEF-PV 10866. 426

6.5- CONCLUSIONES. 428

7- Dientes aislados de Cerapoda n. tax. y *Manidens*, caracterización de la microestructura del esmalte y evolución del esmalte en Ornithischia.

7.1- INTRODUCCIÓN. 431

7.2- MATERIALES Y MÉTODOS. 436

7.2.1- Terminología. 440

7.3 RESULTADOS. 443

7.3.1- *Manidens condorensis.* 443

7.3.1.1- Superficie del esmalte. 443

7.3.1.2- Distribución del esmalte. 444

7.3.1.3- Grosor del esmalte. 447

7.3.1.4- Tipo de esmalte. 448

7.3.1.5- Schmelzmuster. 452

7.3.1.6- Características especiales. 454

7.3.2- Cerapoda n. tax. 454

7.3.2.1- Superficie del esmalte. 454

7.3.2.2- Distribución del esmalte. 454

7.3.2.3- Grosor del esmalte. 461

7.3.2.4- Tipo de esmalte. 463

7.3.2.5- Schmelzmuster. *467*

7.4- DISCUSIÓN. 469

7.5- CONCLUSIONES. 476

8- Análisis filogenético.

8.1- INTRODUCCION. 479

8.2- TAXONES AGREGADOS Y CAMBIOS EN LAS CODIFICACIONES. 482

8.3.1.1- Consideraciones en MPEF-PV 3826 y Manidens condorensis. *483*

8.3.1.2- Lycorhinus, Lanasaurus y NHMUK A100. ..... *484*

8.3- MATRIZ FINAL. 486

8.4- RESULTADOS. 487

8.4.1- Resultados generales. **487**

8.4.2- Consenso estricto. **489**

8.4.3- Consenso reducido. **492**

8.5 DISCUSION. 493

8.5.1- Ornithischia. **493**

8.5.2- Heterodontosauridae. **494**

8.5.2.1- Lycorhinus, Lanasaurus y NHMUK A100. ..... *499*

8.5.2.2- Manidens y MPEF-PV 3826. ..... *500*

8.5.3- Ornithopoda. **501**

8.5.3.1- Cerapoda n. tax. en Ornithopoda. *502*

8.5.3.2- Afinidad de las especies Drinker, Alocodon y Phyllodon a Ornithopoda. *504*

8.5.4- Caracteres agregados. **505**

8.6- CONCLUSIONES FILOGENÉTICAS. 509

9- Discusión.

9.1- Hipótesis 1. ..... **513**

9.2- Hipótesis 2. ..... **515**

9.3- Hipótesis 3. ..... **518**

9.4- Hipótesis 4. ..... **524**

9.5- Hipótesis 5. ..... **526**

9.6- Hipótesis 6. ..... **527**

10- Conclusiones.

10.1 Conclusiones sobre los objetivos generales. **529**

10.2- Conclusiones sobre los objetivos específicos. **532**

10.2.1- Objetivo 1. ..... *532*

10.2.2- Objetivo 2. ..... *533*

10.2.3- Objetivo 3. ..... *534*

10.2.4- Objetivo 4. ..... *535*

10.3- Comentarios finales y trabajos a futuro. **536**

11- Referencias. 539

12- Material suplementario.

12.1- ANÁLISIS DE AGRUPAMIENTOS. 569

12.1.1- Medidas utilizadas para la realización del análisis de agrupamiento. **569**

12.1.2- Resultados del análisis de agrupamientos. **570**

12.1.2.1- Matriz de distancias euclídeas. *570*

12.1.2.2- Matriz de distancias ultramétricas. *571*

12.2- GRÁFICO DE TRES EJES. 571

12.2.1- Tablas de medidas de proporciones. **571**

12.2.2- Resultados del análisis de componentes principales. **572**

12.3- ANÁLISIS DE CURBATURA DE LAS FALANGES. 573

12.3.1- Datos de curvatura agregados al listado presentado por Birn-Jeffery *et al*. (2012). **573**

12.4- GROSOR DEL ESMALTE. 573

12.4.1- Grosor del esmalte en *Manidens condorensis.* **573**

12.4.2- Grosor del esmalte en Cerapoda n. tax. **578**

12.5- DESCRIPCIÓN DE CARACTERES. 585

12.5.1- Caracteres continuos. **585**

12.5.2- Caracteres discretos. **588**

12.6- MATRIZ FILOGENÉTICA. 605

12.6.1- Cambios en la matriz de caracteres. 605

12.6.2- Listado de caracteres. 606

12.6.2.1- Caracteres continuos. 606

12.6.2.2- Caracteres discretos. 606

12.6.3- Caracteres codificados. 625

12.6.3.1- Caracteres continuos. 625

12.6.3.2- Caracteres discretos. 627

12.7- REFERENCIAS DEL MATERIAL SUPLEMENTARIO. 639

CAPÍTULO 1: Objetivos, materiales y métodos.

1.1 JUSTIFICACIÓN DEL TEMA DE ESTUDIO

1.1.1- Diversidad de Ornithischia en Cañadón Asfalto, introducción a la presente contribución:

El presente trabajo doctoral busca contribuir a la diversidad conocida de dinosaurios ornitisquios del Jurásico Temprano, con la descripción de los especímenes referibles al linaje hallados hasta la actualidad en la Formación Cañadón Asfalto, del Jurásico Inferior - Medio de Chubut. En esta contribución, se redescribirá de forma detallada el holotipo y nuevos especímenes de la especie *Manidens condorensis* (Heterodontosauridae). También serán descriptos otros restos fragmentarios del craneano y dientes de un taxón adicional representa una forma basal dentro de Cerapoda (Ornithischia). Finalmente, varios especímenes de dientes y elementos de postcráneo serán descriptos, que por su distintiva morfología y su falta de caracteres diagnósticos no pueden ser asignados a una nueva especie o a las especies ya representadas, pero sí referidos a diferentes familias dentro de Ornithischia.

Aunque *Manidens* es el heterodontosáurido más completo de América del Sur, la descripción inicial del espécimen holotipo de la especie fue realizada a modo preliminar (Pol *et al*., 2011a). Similarmente, la dentición de la especie *Manidens* fue posteriormente descripta en detalle (Becerra *et al*., 2014), pero la anatomía dentaria de *Manidens* nunca fue integrada a la anatomía craneana ni relacionada con otras especies del Hemisferio Norte y Sur dentro de Heterodontosauridae. El estudio en detalle de la

anatomía de *Manidens condorensis* y la integración anatómica craniomandibular y dentaria proveerá nueva información para comprender la especialización anatómica y diversidad taxonómica de este grupo. Estas características, sumado a que representa el ornitisquio Jurásico más completo de América del Sur, denota que un estudio detallado de este material permitirá incrementar el conocimiento general de Heterodontosauridae, y brindará nueva información para el establecimiento de hipótesis biogeográficas de este grupo durante el Mesozoico. Asimismo, la descripción de nuevos materiales referidos a la especie *Manidens*, la realización de secciones histológicas en material postcraneano del holotipo y secciones dentarias del esmalte permiten ampliar el conocimiento de la especie. Así, también será inferida la variación del tamaño en la especie, estadío ontogénetico del material holotipo y la microestructura del esmalte en un panorama morfológico y evolutivo.

Previo al inicio de este trabajo doctoral, el registro de ornitisquios de la Formación Cañadón Asfalto estaba limitado a una falange ungueal de un cerápodo carente de caracteres diagnósticos (Rauhut y López-Arvarello, 2008). Al iniciar este trabajo doctoral fue publicado la descripción de la especie *Manidens condorensis* por Pol *et al*. (2011a). Actualmente, existe un registro adicional de Ornithischia en la Formación Cañadón Asfalto proveniente de la misma localidad de microvertebrados en donde fue encontrado *Manidens*, que muestra diferencias en la morfología dentaria significativas con el mencionado heterodontosáurido. Este nuevo taxón se conoce por dientes sueltos y un maxilar con la dentición preservada casi completamente (holotipo MPEF-PV 3809, y coronas referidas), y compone al segundo linaje de Ornithischia representado para la Formación Cañadón Asfalto. La dentición anatómicamente única con complejos cíngulos de este taxón será abordada en detalle y diferenciada del resto de los Ornithischia conocidos, y también aspectos morfofuncionales relacionados al

procesamiento intraoral de la comida, y su afinidad filogenética. El estudio detallado de este material desde el punto de vista anatómico, filogenético y estratigráfico desarrollado durante este doctorado contribuirá al conocimiento de la diversidad de especies de ornitisquios en el Jurásico de América del Sur, destacándose su importancia dado el escaso registro de ornitisquios en este hemisferio. La microestructura del esmalte también será explorada en esta nueva especie, complementando el conocimiento anatómico de la dentición, ampliando las herramientas comparativas con *Manidens*, y ampliando la información comparativa de la evolución del esmalte y la diferenciación dentaria de los linajes principales de Ornithischia.

Finalmente, en este doctorado también se incluyen materiales de Ornithischia que no pueden relacionarse de manera concluyente a *Manidens* y la nueva especie de Cerapoda. Este material incluye unos metatarsos con falanges y vértebras caudales, asociadas morfológicamente a Heterodontosauridae (MPEF-PV 3826). Estos metatarsos podrían corresponder al ornitisquio más pequeño mundialmente, y por la morfología de las falanges ungueales y el largo de las falanges del pie, podría ser asociado al primer ornitisquio cursorial con capacidades arbóreas facultativas, descripciones desarrolladas en este doctorado. Existen otras tres coronas aisladas que difieren morfológicamente de las especies conocidas para la Formación Cañadón Asfalto, las cuales son descriptas en detalle y diferenciadas de las especies conocidas para la formación.

1.2- OBJETIVOS

1.2.1- Objetivos generales:

Se propone: Contribuir al conocimiento de la diversidad de vertebrados mesozoicos de Patagonia, a través del estudio de la anatomía y diversidad taxonómica

de dinosaurios ornitisquios registrados en el Jurásico de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Inferior - Medio) de Chubut, Argentina.

1.2.2- Objetivos específicos:

Objetivo específico 1. — Describir en detalle al heterodontosáurido *Manidens condorensis* en sus aspectos sistemáticos, osteohistológicos y dentarios.

Objetivo específico 2. — Inferir aspectos paleobiológicos sobre el tamaño corporal, adaptaciones a la herbivoría y mecanica mandibular de *Manidens condorensis*, mediante estudios anatómicos comparativos y morfoficionales.

Objetivo específico 3. — Análizar y describir sistemáticamente materiales fósiles incompletos de otros ornitisquios procedentes de la Formación Cañadón Asfalto, con la diagnosis de un nuevo genero y especie de Cerapoda.

Objetivo específico 4. — Realizar un estudio filogenético cladista de los ornitisquios encontrados en la Formación Cañadón Asfalto que portan características diagnosticas a nivel de especie o familia, siendo estos *Manidens condorensis*, el material del nuevo Cerapoda representado por maxilar con dentición y coronas aisladas, y el espécimen compuesto por metatarsos y elementos asociados relacionado *a priori* a Heterodontosauridae.

1.3- HIPÓTESIS DE TRABAJO

• Más del 50% de los materiales de Ornithischia de la Formación Cañadón Asfalto pertenecen a *Manidens condorensis*.

• Otros materiales fósiles de la Formación Cañadón Asfalto se diferencian morfológicamente de *Manidens condorensis* y pueden ser asignados a un nuevo genero y especie de Cerapoda.

• *Manidens condorensis* muestra características craneanas y dentarias intermedias entre condición derivada de *Heterodontosaurus* y la dentición más plesiomórfica de las especies del Hemisferio Norte.

• La caracterización filogenética indica que *Manidens condorensis* se encuentra dentro del clado Heterodontosauridae, estando más cercanamente emparentado con las especies del Hemisferio Sur (Sudáfrica) que con las del Hemisferio Norte (China, Inglaterra y Estados Unidos). Las relaciones filogenéticas del clado Heterodontosauridae recuperan a *Manidens* dentro de un clado endémico del Hemisferio Sur, representando al grupo más derivado de la familia.

• El taxón representado por el maxilar y dientes aislados, se encuentra dentro del clado Cerapoda, representando un segundo linaje de ornitisquios en Cañadón Asfalto.

• El espécimen MPEF-PV 3826 compone un nuevo registro de la familia Heterodontosauridae.

1.4- MATERIALES, METODOLOGÍAS Y TECNICAS

1.4.1- Especímenes fósiles estudiados:

La presente tesis doctoral fue realizada utilizando materiales fósiles provenientes de la localidad Queso Rayado, excepto el espécimen MPEF-PV 3808, el cual proviene de la localidad Sitio Freguelli, ambas localidades estratigráficamente coetaneas y pertenecientes a la Formación Cañadón Asfalto. Los especímenes se encuentran listados a continuación:

- MPEF-PV 3211, elementos craneales y postcraneales del holotipo de *Manidens condorensis*, incluyendo un 80% del cráneo, vértebras representando todas las regiones, cinturas pectoral y pélvica y algunas costillas. En este espécimen se encuentran incluidos nueve cortes histológicos de costillas y 11 piezas por separado.

- MPEF-PV 3808, espécimen compuesto por elementos craneales y postcraneales asociados referido a la especie *Manidens condorensis*, incluyendo el dentario, cinco vértebras y parte de la escápula.

- MPEF-PV 3826, material fósil asociado de metatarsos, vértebras caudales y falanges pedales, componiendo 18 piezas que incluyen una roca con nueve vértebras caudales y cuatro espinas hemales, un metapodio por separado, un metapodio asociado a falanges y elementos caudales (vértebras y espinas hemales), tres vértebras caudales aisladas, once falanges aisladas, y un corte histológico.

- MPEF-PV 10867, ilion aislado referido a la especie *Manidens condorensis*.

- MPEF-PV 1719, MPEF-PV 1786, MPEF-PV 1718, MPEF-PV 3810, MPEF-PV 3811, MPEF-PV 3812, MPEF-PV 3813, MPEF-PV 3814, MPEF-PV 3815, MPEF-PV 3816, dientes aislados referidos a la especie *Manidens condorensis* (otras 13 coronas no fueron incluidas en este trabajo doctoral debido a que no fueron completamente extraídas de la roca).

- Dientes referidos a *Manidens condorensis* utilizados para corte MPEF-PV 10862 (corte longitudinal), MPEF-PV 10863 (corte transversal) y MPEF-PV 10865 (corte tangencial).

- MPEF-PV 3809, maxilar con dentición casi completa y otros huesos articulados que conforman al holotipo de una nueva especie, Cerapoda n. tax., compuesto por dos piezas por separado (supraorbital separado del resto del material fósil del espécimen).

- MPEF-PV 3818, MPEF-PV 3820, MPEF-PV 3824, MPEF-PV 3825, MPEF-PV 10861, dientes aislados referidos al Cerapoda n. tax.

- Dientes referidos al Cerapoda n. tax. utilizados para corte MPEF-PV 3821 (corte transversal), MPEF-PV 10823 (corte longitudinal), MPEF-PV 10864 (corte tangencial).

- Dientes aislados de afinidad Ornithischia indeterminado MPEF-PV 3817, MPEF-PV 3819, MPEF-PV 3822.

- MPEF-PV 10866, corona extensamente desgastada cf. *Manidens condorensis*.

1.4.2- Material comparativo:

Gran parte de la comparación en esta tesis fue realizada en base a material bibliográfico. Diversos materiales relacionados a Ornithischia también fueron revisados en colecciones de distintas instituciones con fines comparativos, otras especies fueron utilizadas con fines comparativos basados en material fotográfico. Los especímenes listados a continuación fueron observados en persona o mediante fotografías, los cuales ayudaron a la realización de esta tesis.

- *Anabisetia saldiviai*, especímenes MCF-PVPH-74 MCF-PVPH-75, MCF-PVPH-76, MCF-PVPH-77, especímenes alojados en el *Museo Carmen Funes*, en Plaza Huincul, Neuquén, Argentina.

- Ankylosauria indeterminado, Formación La Colonia, espécimen MPEF-PV 10871, espécimen alojado en el *Museo Paleontológico Egidio Feruglio*, en Trelew, Chubut, Argentina.

- Dientes aislados referidos a Ornithischia, provenientes de Uña y Guimarota (Portugal), especímenes alojados en la institución *Berlin Museum für Naturkunde*, en Berlin, Alemania.

- Dientes asociados a "Hypsilophodontidae" provenientes del Jurásico medio de Francia (Kriwet *et al*., 1997), alojados en préstamo en la institución *Bayerische Staatsammslung für Paleontologie und Geologie*, en Munich, Alemania.

- *Dysalotosaurus lettowvorbecki*, especímenes alojados en la colección y en la exposición de la institución *Berlin Museum fur Naturkunde*, en Berlín, Alemania.

- *Dysalotosaurus lettowvorbecki*, espécimen juvenil BSPG AS I 834, alojado en la exposición de la institución *Bayerische Staatsammslung für Paleontologie und Geologie*, en Munich, Alemania.

- *Edmontosaurus annectens*, espécimen SMF R 4036, espécimen en exposición en la institución *Senckenberg Museum of Frankfurt*, en Frankfurt, Alemania.

- *Emausaurus ernsti*, espécimen SMF R 4926, espécimen copia alojado en la institución *Senckenberg Museum of Frankfurt*, en Frankfurt, Alemania.

- *Eocursor parvus*, espécimen SAM-PK-K8025, material fotográfico.

- *Euparkeria capensis*, espécimenes SAM-PK-1366, SAM-PK-5867, SAM-PK-6050, SAM-PK-7696, material fotográfico

- *Euplocephalus tutus*, exposición de la institución *Senckenber Museum of Frankfurt*, en Frankfurt, Alemania. Se corresponde a la copia de los especímenes originales alojados en las instituciones *Ontario Museum* (Toronto, Canadá) y *American Museum of Natural History* (New York, Estados Unidos)

- *Gasparinisaura cincosaltensis*, especímenes MUCPv-208, MUCPv-212, MUCPv-213, MUCPv-214, MUCP-v 215, MUCPv-216, MUCP-v 217, MUCP-v218, MUCP-v 226, MUCP-v 227, MUCP-v 225, MCS-1, MCS-2, MCS-3, especímenes alojados en el *Museo de la Universidad Nacional del Comahue* (Neuquén) y *Museo de Cinco Saltos* (Río Negro), Argentina.

- Hadrosauridae indeterminado, especímenes copia de metatarsales IV derecho e izquierdo y un fémur (BSPG 1994 I 25), alojados en la institución *Bayerische Staatsammslung für Paleontologie und Geologie*, en Munich, Alemania.

- Hadrosauridae indeterminado, especímenes MB R 5301-5304, alojados en la institución *Berlin Museum für Naturkunde*, en Berlín, Alemania.

- Hadrosauridae indeterminado, Formación La Colonia, espécimen MPEF-PV 10872, espécimen alojado en el *Museo Paleontológico Egidio Feruglio*, en Trelew, Chubut, Argentina.

- Hadrosauridae indeterminado, Formación Paso del Sapo, especímenes MPEF-PV 1928, MPEF-PV 1927 MPEF-PV 1926, MPEF-PV 1924, 1925, MPEF-PV 1923, MPEF-PV 1922, MPEF-PV 1921, MPEF-PV 1920, MPEF-PV 1919, MPEF-PV 1918, MPEF-PV 1917, MPEF-PV 1916, MPEF-PV 1915, MPEF-PV 1914, alojados en el *Museo Paleontológico Egidio Feruglio*, en Trelew, Chubut, Argentina.

- *Heterodontosaurus tucki*, especímenes SAM-PK-K337, SAM-PK-K1332, SAM-PK-K8034, MCZ 4198, MCZ 4198-2, material fotográfico.

- *Iguanodon bernissartensis*, exposición de la institución *Senckenber Museum of Frankfurt*, espécimen copia del original alojado en el *Institut Royal des Sciences Naturelles Belgique* (Bruselas, Bélgica).

- *Iguanodon* sp. especímenes copia y originales MB R 4452, MB R 4454, MB R 4456, MB R 4458, MB R 4459, MB R 4460, MB R 4462, MB R 4464 y MB R 4467 alojados en la institución *Berlin Museum für Naturkunde*, en Berlín, Alemania.

- *Kentrosaurus aethiopicus*, especímenes MB R 3808 1-4, MB R 3811 1-2, MB R 3805, MB R 3806 1-2, MB R 1931, MB R 1925 1-2, incluyendo al espécimen original montado en la exposición, todos materiales pertenecientes a la institución *Berlin Museum für Naturkunde*, en Berlín, Alemania.

- *Lanasaurus scalpridens*, espécimen BP/l/5253, material fotográfico.

- *Lesothosaurus diagnosticus*, espécimenes SAM-PK-K400, SAM-PK-K401, SAM-PK-K426, SAM-PK-K1106, material fotográfico

- *Loncosaurus argentinus*, espécimen MACN-1629, espécimen alojado en la institución *Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, en Capital Federal, Buenos Aires, Argentina.

- *Lycorhinus angustidens*, espécimen SAM-PK-K3006, material fotográfico.

- *Macrogryphosaurus gondwanicus*, espécimen MUCPv-321, espécimen alojado en el *Museo de la Universidad Nacional del Comahue*, provincia de Neuquén, Argentina.

- *Monoclonius* sp. espécimen copia alojado en la exposición de la institución *Bayerische Staatsammslung für Paleontologie und Geologie*, en Munich, Alemania.

- *Notohypsilophodon comodorensis*, espécimen UNPSJB-Pv-942, material fotográfico.

- *Parasaurolophus walkeri*, exposición de la institución *Senckenber Museum of Frankfurt*, espécimen copia del original alojado en la institución *Royal Tyrrell Museum*, en Alberta, Canadá.

- *Pisanosaurus mertii*, espécimen PVL 2577, material fotográfico.

- *Protoceratops* sp., espécimen alojado en la colección de la institución *Bayerische Staatsammslung für Paleontologie und Geologie*, en Munich, Alemania.

- *Psittacosaurus mongoliensis*, espécimen SMF R 4970, espécimen en exposición en la institución *Senkenberg Museum of Frankfurt*, en Frankfurt, Alemania.

- *Psittacosaurus* sp., espécimen BSPG 2007 I 63, proveniente de la ?Jiufotang Formation, en Liaoning, China, alojado en la institución *Bayerische Staatsammslung für Paleontologie und Geologie*, en Munich, Alemania.

- *Psittacosaurus* sp., espécimen SMF R 4954, alojado en la institución *Senkenberg Museum of Frankfurt*, en Frankfurt, Alemania.

- *Scelidosaurus harrisoni*, espécimen copia MB R 1947 alojado en la institución *Berlin Museum für Naturkunde*, en Berlín, Alemania.

- *Secernosaurus "Kritosaurus" australis*, especímenes MACN-RN 2, MACN-RN 142, MACN-RN 143, MACN-RN 144, MACN-RN 145, MACN-RN 146, MACN-RN 826, MACN-RN 987, MACN-RN 990, MACN-RN 991, MACN-RN 997, MACN-RN 998, especímenes alojados en la institución *Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, en Capital Federal, Buenos Aires, Argentina.

- Stegosauridae indeterminado, espécimen MACN N-43, espécimen alojado en la institución *Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, en Capital Federal, Buenos Aires, Argentina.

- *Stegosaurus stenops*, exposición de la institución *Senckenberg Museum of Frankfurt*, espécimen copia del original alojado en la institución *American Museum of Natural History*, en New York, Estados Unidos.

- *Stenopelix valdensis*, especímenes copia MB R 1964 1-2, alojados en la institución *Berlin Museum für Naturkunde*, en Berlín, Alemania.

- *Talenkahuen santacrucensis*, espécimen copia de MPM10001, espécimen alojado en la institución *Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, en Capital Federal, Buenos Aires, Argentina. También se incluye material fotográfico del espécimen MPM10001.

- *Thescelosaurus warreni*, espécimen copia del cráneo original ROM 804 proveniente de la Edmonton Formation, del Cretácico Superior de Alberta, Canadá. Espécimen BSPG 1977 V 1 alojado en la colección de la institución *Bayerische Staatsammslung für Paleontologie und* Geologie, en Munich, Alemania.

- *Tianyulong confuciusi*, espécimen STMN 26-3, material fotográfico.

- *Trachodon* sp. (*Edmontosaurus* sp.), espécimen BSPG AS I 1473, espécimen original proveniente del Cretácico Inferior de Converse Co, Wyoming, Estados Unidos, alojado en la institución *Bayerische Staatsammslung für Paleontologie und Geologie*, en Munich, Alemania.

- *Triceratops prorsus*, especímenes SMF R 4689 a-f, especímenes alojados en la institución *Senkenberg Museum of Frankfurt*, en Frankfurt, Alemania.

- *Triceratops* sp., espécimen original de cráneo alojado en la exposición de la institución *Bayerische Staatsammslung für Paleontologie und Geologie* (Munich, Alemania), y columna vertebral cervical y dorsal alojada en la colección de la misma institución.

- *Triceratops elatus*, exposición de la institución *Senckenber Museum of Frankfurt*, espécimen copia del original alojado en la institución *American Museum of Natural History*, en New York, Estados Unidos (AMNH 5116).

-*Triceratops prorsus*, cráneos originales en la exposición de la institución *Senckenber Museum of Frankfurt*, en Frankfurt, Alemania.

1.4.3- Programas Utilizados:

El trabajo con material fósil de preservación fragmentaria plantea ciertos límites al momento de la descripción, por lo que el uso de diversos análisis estadísticos en las muestras como herramientas comparativas, permite ampliar estos límites descriptivos y dan lugar a inferencias relacionadas a distintos aspectos biológicos. El uso de análisis estadísticos dependió del espécimen estudiado y de los objetivos descriptivos que quisieron ser arribados en base a estos restos preservados por lo que existe cierta diversidad metodológica en este aspecto. Para facilitar el entendimiento de los

procedimientos de trabajo, el segmento metodológico en cada espécimen es explicado en sus respectivos capítulos, mientras que los programas utilizados serán listados a continuación:

- Corel DRAW X4 y Adobe PhotoShop CS3 versión 10.0 para la realización de las figuras.
- Fig Tree, *Tree Figure Drawing Tool*, versión 1.3.1.
- Helicon Focus 3.20, versión gratuita.
- ImageJ, versión 1.47t, programa gratuito (Schneider *et al*. *et al*., 2012).
- InfoStat, versión 2011, programa gratuito (Di Rienzo *et al*. *et al*., 2011).
- PAST, *PAlaeontological Statistics*, versión 2.10 (Hammer *et al*., 2001).
- TNT, versión 1.1 (Goloboff *et al*. *et al*., 2008a, b).

1.4.4- Trabajos específicos de laboratorio e imágenes:

- Los cortes histológicos y cortes de dientes fueron incluidos en resina epoxi para secciones delgadas Hillquist (A-B, en proporciones 70-30) y luego montados en un portaobjetos usando como material pegante la mencionada resina (para el caso de los cortes histológicos) y pulidas en una maquina pulidora de disco diamantado con matriz metálica Hillquist (*Hillquist Thin Section Grinder*).

- Las imágenes de Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) en dientes de distintos especímenes, coronas aisladas y secciones de dientes fueron realizadas en el Laboratorio del MEB de la empresa Aluar Aluminio Argentino SAIC, utilizando para esta tarea un scanner JEOL JSM-6460LV y la invaluable asistencia del Sr. Jaime Groizard (operador).

- Las imágenes tomadas bajo lupa fueron obtenidas usando una maquina de fotografiar Nikon SMZ 1000, la cual incluye una lupa binocular equipada con iluminación de fibra óptica y un visor digital. La iluminación fue reforzada mediante una lámpara de brazos flexibles Schott KL750.

- Las imágenes relacionadas a los cortes histológicos fueron tomadas mediante el uso de un microscopio petrográfico equipado con luz polarizada, utilizando para esta tarea la mencionada maquina de fotografiar Nikon SMZ 1000 con su respectivo visor digital.

- Las medidas realizadas sobre los especímenes fueron obtenidas utilizando un calibre digital con un 0.01 mm de exactitud.

1.5- ABREVIATURAS

AMNH, American Museum of Natural History, New York, Estados Unidos; **ANSP**, Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Drexel University, Philadelphia, Estados Unidos; **BFMMh/FV**, Dinosaurier-Freilichtmuseum Münchehagen/Verein zur Förderung der Niedersächsischen Paläontologie, Alemania; **BP**, Bernard Price Institute for Paleontological Research, Johannesburgo, Sudáfrica; **BSPG**, Bayerische Staatsammslung für Paleontologie und Geologie, en Munich, Alemania; **BYU ESM**, Brigham Young University, Earth Science Museum Collection, Provo, Utah, Estados Unidos; **CMN**, Canadian Museum of Nature, Ontario, Canadá; **FWMSH**, Fort Worth Museum of Science and History, Fort Worth, Texas, Estados Unidos; **HMN**, Humboldt Museum für Naturkunde, Berlín, Alemania; **IRSNB**, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruselas, Bélgica; **IVPP**, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Beijing, Republica Popular de China; **LACM**, Dinosaur

Institute of the Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, California; **SMNS**: Staatliches Museum fiir Naturkunde, Stuttgart, Alemania; **LH**, Long Hao Institute for Stratigraphic Paleontology, Hohhot, Región Autónoma de Mongolia Interior, China; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina; **MB**, *Berlin Museum für Naturkunde*, en Berlín, Alemania; **MBR**, Museum für Naturkunde der Humboldt Universitat, Berlín, Alemania; **MCF-PVPH**, Museo Carmen Funes, Paleontología de Vertebrados, Plaza Huincul, Neuquén, Argentina; **MCS**, Museo de Cinco Saltos, provincia de Río Negro, Argentina; **MCZ**, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachussets, Estados Unidos; **MPEF**, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Chubut, Argentina; **MPM**, Museo Padre Molina, Río Gallegos, Santa Cruz; **MUCPv**, Museo de la Universidad Nacional del Comahue, provincia de Neuquén, Paleontología de Vertebrados; **NHMUK**, Natural History Museum, Londres, Reino Unido (ex **BMNH**); **NM**, National Museum, Bloemfontein, Sudáfrica; **OMNH**, Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma, Estados Unidos; **PVL**, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; **ROM**, Royal Ontario Museum, Ontario, Canadá; **SAM**, Iziko South African Museum, Cape Town, Sudáfrica; **SC**, Italian State collections, Museo Civico di Storia Naturale di Trieste, Trieste, Italia; **SMF**, Senchenberg Museum of Frankfurt, Frankfurt, Alemania; **STMN**, Shandong Tianyu Museum of Nature, Pingyi, Provincia Shandong, Republica Popular de China; **UNPSJB**, Universidad Nacional de la Patagonia "San Juan Bosco", Chubut, Argentina; **USNM**, United States National Museum, Washington D.C., Estados Unidos; **YPM**, Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, Connecticut, Estados Unidos; **ZDM**, Zigong Dinosaur Museum, Zigong, China.

CAPÍTULO 2: Marco de referencia.

2.1.1- Aspectos geológicos de la zona:

Figari *et al*. (1996a) consideran que la Formación Cañadón Asfalto (formación de donde provienen los fósiles estudiados en esta tesis doctoral), se acumuló sobre una cuenca de *rift* desarrollada desde el Triásico Tardío - Jurásico Temprano hasta fines del Cretácico, la Cuenca de Somuncurá - Cañadón Asfalto. Esta cuenca está ubicada en el sector central de la Patagonia Argentina, entre el sur de Río Negro y el norte-centro de la provincia de Chubut (entre los paralelos 40º30' y 44º30'S y los meridianos de 66º00' y 70º30'O), ocupando aproximadamente 72.000 km^2 (Cortiñas, 1996). Los límites de esta cuenca incluyen al Macizo Nordpatagónico al norte (relieve positivo en sentido este-oeste separando esta cuenca de las cuencas Neuquina y del Colorado), el Alto de Río Chico - Sierra Grande al este (separándola de las cuencas de la plataforma epicontinental argentina), la Dorsal de Concepción - Chubut al oeste (un alineamiento tectónico de orientación NO-SE a NNO-SSE, emergido durante la formación de la cuenca), y al sur conectada con el sector continental de la Cuenca San Jorge (Cortiñas, 1996). La Cuenca de Somuncurá - Cañadón Asfalto puede ser clasificada como de tipo transtensional ("*pull-apart*"), con características estructurales y de relleno que responden a las diferentes etapas de la evolución de un sistema de *rift-postrift* (Figari y Courtade, 1993; Figari *et al*., 1996a, 1996b; Cortiñas, 1996), permitiendo concluir un origen relacionado a los esfuerzos extensivos en Gondwana a partir del Triásico Temprano - Jurásico Tardío que terminaron con su fragmentación (Figari, 2005; Silva Nieto *et al*., 2002a, 2002b, 2007). Estos esfuerzos extensivos dieron lugar a la generación de tres depocentros para la cuenca (Cerro Cóndor, Cañadón Calcáreo y Fossati), los cuales componen microcuencas con depositación de sedimentos lacustres

profundos que gradan a fluviales, intercalaciones de basaltos, depósitos piroclásticos, horizontes de evaporizas y deformación sinsedimentaria, respondiendo a procesos tectonosedimentarios (Silva Nieto *et al*., 2002a, 2002b, 2007; Cuneo *et al*., 2013). Por último, la inversión tectónica del Terciario produjo corrimientos y plegamientos sobre las estructuras previas y dio inicio al ascenso de las sierras de Lonco Trapial y Pichiñanes, así como desencadenó la exhumación de la cuenca de Cañadón Asfalto, Grupo Chubut y el basamento ígneo metamórfico (Figari y Courtade, 1993; Silva Nieto *et al*., 2002b).

La secuencia jurásica de esta cuenca fue dividida en unidades ampliamente debatidas, habiendo también diferencias entre autores para las subdivisiones de menor orden, las correlaciones regionales, las dataciones absolutas y relativas (Figari, 2005; Cuneo *et al*., 2013). En esta sección la estratigrafía es abordada siguiendo las subdivisiones y conclusiones cronoestratigráficas basadas en análisis radioisotópicos de U-Pb en circones presentadas por Cuneo *et al*. (2013), expresadas en millones de años (Ma). La secuencia comienza con la Formación Las Leoneras (Sinemuriano - Pliensbaquiano, edad máxima 188.9 Ma), una asociación de areniscas formando canales fluviales, depósitos de fangolitas de planicie aluvial, y depósitos lacustres de tobas y aglomerados que descansa sobre el basamento paleozoico (Nakayama 1973; Pol *et al*., 2011b). El grupo Lonco Trapial (Pliensbaquiano - Toarciano medio, edad entre 188.95-178.77 Ma), está compuesto por conglomerados poco estratificados, brechas volcánicas, andesitas subvolcánicas y lava basáltica, con depósitos cercanamente asociados de conglomerados volcánicos, areniscas y depósitos de lahar. Lonco Trapial es lateralmente variable, descansa sobre la Formación Las Leoneras y está cubierto por la Formación Cañadón Asfalto (Cuneo *et al*., 2013). La Formación Cañadón Asfalto se ubica sobre el grupo Lonco Trapial, comúnmente con límites concisos y solo localmente

con límites transicionales de basaltos intercalados con estratos lacustres fosilíferos en la región de Cerro Cóndor. Esta formación se compone de depósitos intercalados de origen lacustre, calcáreo y tobáceo (*e.g.*, Stipanicic *et al.*, 1968). La Formación Cañadón Asfalto tiene una datación de Toarciano temprano - medio al Aaleniano - Bajociano (temática abordada en párrafos siguientes; Cuneo *et al.*, 2013). La Formación Cañadón Calcáreo, ubicada sobre la Formación Cañadón Asfalto y separada de la misma por una discordancia angular, integra una secuencia de areniscas fluviales a lacustres, conglomerados, esquistos y tobas laminadas, y se diferencia de la subyacente a por la ausencia de rocas calcáreas y moderada deformación (Proserpio, 1987; Volkheimer *et al.*, 2009). Esta secuencia jurásica está completamente cubierta por los depósitos fluviales de canales y planicies aluviales y tobas del Grupo Chubut, separados por una discordancia angular (Cuneo *et al.*, 2013). La depositación de la Formación Cañadón Calcáreo probablemente inicio durante el Oxfordiano (previo a los 159 Ma datados por encima de la discordancia angular), y se estima en base a su contenido fosilífero que esta depositación no se extendió por encima del Jurásico Tardío (Kimmeridgiano - Titoniano).

Diversos autores consideran que la Formación Cañadón Asfalto está compuesta por dos miembros (*e.g.*, Cabaleri *et al.*, 2010), el Miembro Las Chacritas (lacustre, tobáceo), localizado debajo del Miembro Puesto Almada (siliciclástico fluvial). En este trabajo se considera al Miembro Puesto Almada (y a la fauna que este contiene) como parte de la Formación Cañadón Calcáreo, debido a la reciente correlación geocronológica directa obtenida entre las localidades del Puesto El Quemado (Formación Cañadón Calcáreo) y Puesto Almada (Cuneo *et al.*, 2013). La Formación Cañadón Asfalto, compone sedimentos asociados a un sistema lacustre hidrológicamente cerrado con depositación de carbonatos y episodios volcánicos

registrados por tobas y lavas. Los ciclos de expansión-contracción del cuerpo de agua estaban íntimamente relacionados a los cambios de condiciones húmedo-áridas a subáridas determinadas por la variación del ciclo hidrológico y el clima local general. Finalmente, la depositación del sistema lacustre cerrado es interrumpida por una discordancia angular de origen tectónico, seguida por la depositación de los estratos fluviales de la Formación Cañadón Calcáreo (Cuneo *et al*., 2013). Diversas dataciones fueron realizadas para la formación (Frenguelli, 1949; Tasch y Volkheimer, 1970; Salani, 2007; Stipanicic y Bonetti, 1970; Cabaleri *et al*., 2010a, 2010b; Gallego *et al*., 2011). Actualmente, siguiendo los resultados obtenidos en dataciones radioisotópicas realizadas cercanas a la base de la formación (edad máxima de 178.7-176.5 Ma; Cuneo *et al*., 2013), se considera un inicio en la depositación para el Toarciano temprano - medio. La relación entre la datación de la base de la Formación Cañadón Calcáreo (158 Ma, Oxfordiano), con la palinoflora colectada en la sección media - superior de la Formación Cañadón Asfalto (el polen de Cheirolepidaceae *Classopollis* sp., junto con polen de Araucariaceae y Podocarpaceae [Volkheimer *et al*., 2008; Olivera *et al*., 2012]) permitió realizar una datación relativa del techo de la formación. Aunque la mencionada palinoflora fue asociada al Bajociano - Kimmeridgiano por su similitud con palinofloras de la Cuenca Neuquina, la edad oxfordiana de la base de la Formación Cañadón Calcáreo restringe su edad al Jurásico Medio. Finalmente, la compatibilidad de esta palinoflora con la zona de *Callialasporites turbatus* de la fase de araucariáceas del Jurásico Medio más bajo del este de Australia (Grant-Mackie *et al*., 2000), hace que se considere una edad no mayor al Aaleniano - Bajociano (Cuneo *et al*., 2013).

El contenido fosilífero de la Formación Cañadón Asfalto incluye una amplia flora y una gran diversidad de invertebrados y vertebrados (Escapa *et al*., 2008). La flora incluye especies de equisetales, pteridófitas, araucariáceas, cupresáceas *sensu lato*

y otras coníferas de afinidades inciertas (*e.g*., Feruglio, 1949; Escapa 2008). Asimismo, se incluyen también microfósiles de algas verdes cocales (*Botryococcus* spp.), esporas de Zygnemataceae (*Ovoidites* spp.) y polen de Cheirolepidiaceae y Araucariaceae (*e.g*., Volkheimer *et al*., 2008). A grandes rasgos, el registro de invertebrados es también muy abundante (MGB, observación personal), identificándose una diversidad de crustáceos conchostracos, y en menor medida ostrácodos y al menos un espécimen referible a Gastropoda, encontrados en las mismas rocas de donde provienen los materiales estudiados en esta tesis doctoral. La diversidad de vertebrados en la Formación Cañadón Asfalto incluye especies basales de anuros (*Notobatrachus* [Báez y Nicoli, 2008]), tortugas basales (*Condorchelys* [Sterli, 2008]), mamíferos (australosfénidos, triconodontes y un posible aloterio [Rauhut *et al*., 2002; Forasiepi *et al*., 2004a, 2004b; Martin y Rauhut, 2005; Rougier *et al*., 2007a, 2007b; Gaetano y Rougier, 2011]), esfenodontes (*i.e*., *Sphenocondor gracilis* [Apesteguía *et al*., 2012]), dinosaurios saurisquios terópodos (Tetanurae incluyendo a *Piatnitzkysaurus floresi* [Bonaparte, 1979], *Condorraptor currumili* [Rauhut, 2005], y *Eoabelisaurus mefi* [Pol y Rauhut, 2012]) y saurópodos (Eusauropoda incluyendo a *Volkheimeria chubutensis* y *Patagosaurus fariasi* [Bonaparte, 1979]), pterosaurios y cocodrilos (Escapa *et al*., 2008). El registro de vertebrados fósiles de la Formación Cañadón Asfalto es el más diverso del Hemisferio Sur para el Jurásico Temprano - Medio, incluyendo también uno de los yacimientos faunísticos de microvertebrados más rico y explorado para el Jurásico Temprano más alto - Jurásico Medio más bajo de América del Sur, la localidad Queso Rallado (Rougier *et al*., 2007a, 2007b; Escapa *et al*., 2008).

Muchos de los taxones hallados en rocas de la Formación Cañadón Asfalto, incluyendo aquellos que son la base de la presente contribución, provienen de la localidad fosilífera de Queso Rallado (43º24’33,55’’S; 69º13’50,1’’O) localizada

aproximadamente a 5,5 km al el noroeste de la aldea Cerro Cóndor (Rougier *et al*., 2007a, 2007b; Cuneo *et al*., 2013). Las rocas fosilíferas de esta localidad se ubican estratigráficamente en la parte baja de la Formación Cañadón Asfalto, a unos 110 m por encima de la base (Rougier *et al*., 2007b). Debido a su cercanía con la base de la formación, la datación de el estrato fosilífero se corresponde a Toarciano temprano - medio (aproximadamente 178 Ma, Jurásico Inferior; Cuneo *et al*., 2013). En la localidad Queso Rallado, una sucesión de depósitos calcáreos, rocas tobáceas y delgados flujos de basalto se encuentra rodeando a la roca fosilífera. La heterogénea roca portadora de fósiles forma un afloramiento subtabular de 50 cm de espesor promedio fragmentado en bloques angulosos (Gaetano, 2013; Scasso *et al*., 2013). Esta roca está formada por depósitos laminares tobáceos y calcáreos alternados y diagenéticamente silicificados, ricos en conchostracos e intercalaciones de venas de ópalo (Rougier *et al*., 2007a, 2007b; Gaetano, 2013; Scasso *et al*., 2013). Estos depósitos son relacionados a un ambiente jurásico que incluía un pequeño y superficial cuerpo lacustre supralitoral adyacente al cuerpo de agua principal de la cuenca, con las tobas y los flujos basálticos delgados relacionados a eventos volcánicos contemporáneos (Rougier *et al*., 2007a).

Actualmente, algunos de los linajes encontrados en la Formación Cañadón Asfalto ya han sido minuciosamente estudiados, mientras que el registro de otros linajes apenas fue mencionado para esta formación. Entre estos, los dinosaurios ornitisquios componen un registro que crece en cantidad y diversidad, y su presencia en esta ventana del pasado comienza a cobrar mayor importancia para diversos nichos. Previo a la realización de este doctorado, el primer material que fue asociado a Ornithischia en Cañadón Asfalto incluye una falange ungueal no diagnostica morfológicamente asociada a un cerápodo indeterminado (Rauhut y López-Arbarello, 2008: fig. 7). Luego, especímenes más completos provenientes de la localidad de Queso Rallado permitieron

el reconocimiento de un nuevo ornitisquio heterodontosáurido, *Manidens condorensis* (Pol *et al*., 2011a), la dentición del cual fue detallada por Becerra *et al*. (2014).

2.1.2- Ornithischia: historia, diversidad y taxonomía:

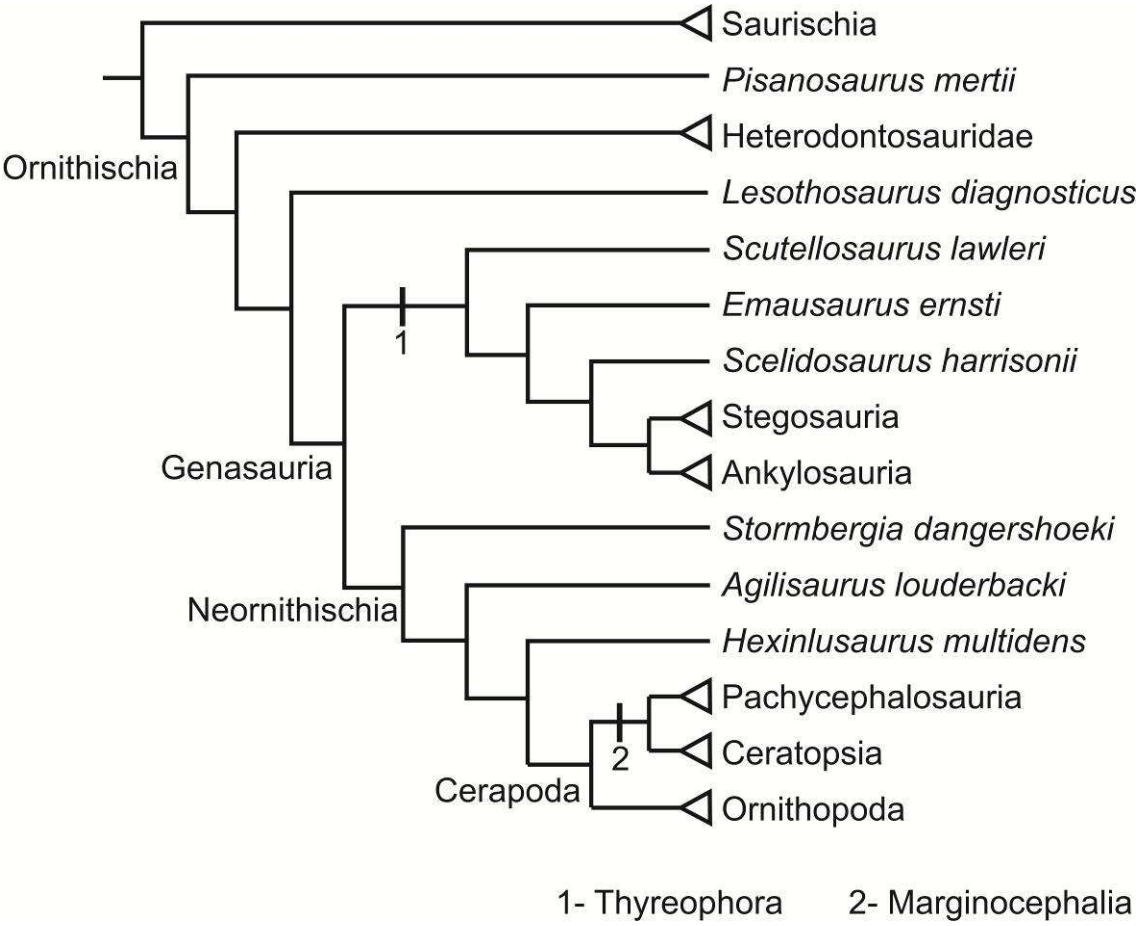
El clado Ornithischia es el segundo linaje más importante de dinosaurios (Fig. 2.1), y es uno de los componentes más diverso y mundialmente disperso de dinosaurios durante el Mesozoico. Ornithischia se define sobre la base de la rama que incluye a todos aquellos taxones más cercanamente relacionados a *Iguanodon* que a *Cetiosaurus* (Norman *et al*., 2004a), y es considerado monofilético desde las más tempranas clasificaciones hace ya más de un siglo (*e.g*., Cope 1866). La gran mayoría de los ornitisquios eran especies herbívoras, aunque las características craniomandibulares y dentarias poco diferenciadas para esa dieta de algunas especies basales hace que sean frecuentemente consideradas como omnívoras (*e.g*., Barrett, 2000; Norman *et al*., 2011; Butler *et al*., 2012). Desde su temprano descubrimiento, un gran numero de géneros y especies fueron nombradas y descriptas. Una revisión no tan reciente del clado estima alrededor de 180 géneros validos (Weishampel, 2004), por lo que actualmente esta cifra podría incluso haberse duplicado. El registro más antiguo corresponde al Carniano tardío - Noriano temprano de la Formación Ischigualasto (Rogers *et al*., 1993; Martínez *et al*., 2011), y el clado desapareció en la extinción masiva del final del Cretácico. Durante este período, los ornitisquios alcanzaron una distribución global y son conocidos en todos los continentes, incluyendo la Antártida (*e.g*., Hooker *et al*., 1991). Aún teniendo este temprano inicio, el hallazgo de restos fósiles atribuibles a Ornithischia es poco frecuente durante el resto del Triásico y el Jurásico Temprano, por lo cual el conocimiento acerca de la evolución temprana del clado es bastante pobre (Benton, 2005). Ante esta ausencia de material, se suele interpretar que los ornitisquios

eran poco comunes en las asociaciones faunísticas del Triásico Tardío (Sereno, 1997). Durante el Jurásico Medio y Tardío, los ornitisquios muestran un leve aumento en diversidad, aunque en este tiempo, las faunas terrestres eran aparentemente dominadas por saurisquios (Norman y Weishampel, 1989). Los registros más importantes para este período corresponden a yacimientos aislados como es el caso de la Formación Elliot, del Jurásico Inferior del sur de África (Knoll, 2005; Butler *et al*., 2007; Rauhut y López-Arbarello, 2008) y del Jurásico Superior de la Formación Tendaguru de Tanzania (Aberhan *et al*., 2002; Maier, 2003; Rauhut y López-Arbarello, 2008). Estos registros incluyen taxones de escaso tamaño, bípedos obligatorios, con hueso palpebral, predentario y la dentición típica de Ornithischia (*e.g*., *Lesothosaurus diagnosticus* [Thulborn 1972, Sereno 1991], *Eocursor parvus* [Butler *et al*., 2007]). Los ornitisquios se volvieron mucho más abundantes durante el Jurásico Tardío y Cretácico Temprano, alcanzando un pico de diversidad durante el Campaniano, en el Cretácico Tardío (Benton, 2005).

Desde el reconocimiento de Ornithischia como una agrupación natural, donde todas las especies compartían un conjunto de características (Seeley, 1887), pasaron casi cien años hasta el primer análisis filogenético con un método cuantitativo. Hasta ese entonces, las distintos clados habían sido formadas con un criterio de agrupación subjetivo y basado en similitudes generalizadas (*e.g*., Dollo, 1888; Marsh, 1877, 1882; Romer, 1927, 1956, 1968), agrupando mediante la síntesis de caracteres compartidos pero sin ponerlos a prueba mediante un análisis heurístico. La falta de un consenso en características compartidas entre taxones que componían los distintos linajes dentro de Ornithischia hizo que la afinidad de estas especies cambiara frecuentemente dependiendo del autor (*e.g*., Thulborn, 1971a; Galton, 1972; Maryánska y Osmólska, 1985). Por otro lado, muchas de las características que fueron descriptas para dar sostén

a las agrupaciones previo al uso de análisis filogenéticos cuantitativos, fueron luego retenidas como sinapomorfías de estas agrupaciones, ahora definidas como hipótesis de afinidad taxonómica (*e.g.*, Norman, 1984a; Sereno, 1984; 1986; 1997; 1999a).

Actualmente, las familias que componen al clado Ornithischia se agrupan en este linaje por compartir características derivadas únicas, entre las que se pueden destacar una cintura con un largo y delgado pubis orientado caudoventralmente, extendiéndose paralelo al isquión para terminar distalmente en una pequeña sínfisis junto al extremo distal del isquión (similar a la configuración del tipo "aviana"); un proceso prepúbico profundo y con forma de lengüeta; la presencia de un inusual proceso preacetabular elongado y transversalmente comprimido del isquión, extendido más allá del proceso prepúbico; premaxilar con borde rostral desdentado con una superficie rugosa en la línea media; el hueso predentario como una innovación limitando la sínfisis del dentario; el proceso coronoideo del dentario superpuesto con el surangular; premaxilar con rugosidades por encima de un margen oral desdentado (sugiriendo una ranfoteca o pico córneo sobre dicho hueso); hueso palpebral como neoformación adosado al margen rostral de la orbita y curvándose con una orientación posterior dentro de la misma; sacro compuesto por al menos cuatro vértebras, con sus correspondientes costillas sacras y una vértebra sacrodorsal; un prominente y colgante cuarto trocánter en el fémur; tendones osificados longitudinales de disposición epiaxial en la región dorsal y sacra de la columna, y epi e hipoaxial en las vértebras caudales; seis dientes premaxilares de base bulbosa, de forma cónica y con terminación en punta; dientes maxilares y del dentario con raíces cilíndricas separadas de la corona por una constricción; coronas dentarias del maxilar y dentario de base globosa formando un cíngulo, comprimidas lateralmente y ampliamente triangulares en perfil lateral, con una porción gruesa central, bordes de la corona en la línea mesiodistal portando una franja de cinco a nueve



[Figura 2.1- Cladograma filogenético esquemático resumiendo las relaciones tradicionales de los principales linajes de Ornithischia, modificado de Sereno (1986) para incluir al linaje Heterodontosauridae, especies basales a Stegosauria y Ankylosauria en Thyreophora, y especies de Neornithischia no Cerapoda (*sensu* Butler *et al*., 2008a y otros). Los triángulos resumen la presencia de un clado en las terminales supraespecíficas]

dentículos puntiagudos sencillos; las coronas dentarias más anchas en la base que el ancho de las raíces y por lo tanto se encuentran dispuestas en forma escalonada (su eje mesiodistal no es paralelo al eje longitudinal al hueso dentario/maxilar sino más bien orientados con cierto ángulo a la porción lingual); el eje longitudinal de la corona y eje longitudinal de la raíz en vista mesial o distal no concordantes (Norman *et al*., 2004a).

El primer registro fósil del clado Ornithischia se remonta al Triásico Tardío con *Pisanosaurus mertii* (Casamiquela, 1967; Bonaparte, 1976; Norman *et al*., 2004a). Este

registro no solo compone al más antiguo del linaje, sino que también es recuperado como la especie más basal dentro de Ornithischia (*e.g.*, Norman *et al*., 2004a; Butler *et al*., 2008a y filogenias subsiguientes). La familia Heterodontosauridae compone un grupo cuya posición filogenética fue muy controvertida hasta hace pocos años, siendo recientemente recuperado en una posición estable como una diversificación basal dentro de Ornithischia y por fuera de Genasauria (*e.g*., Butler *et al*., 2008a; temática que se abordará en la sección 1.1.4). Genasauria, linaje que incluye a todos los ornitisquios excepto a Heterodontosauridae y *Pisanosaurus* (*e.g*., Butler *et al*., 2008a), fue definido por Sereno (1997), sobre el nodo que incluye al ancestro común más reciente entre *Ankylosaurus* y *Triceratops*, y todos sus descendientes. Genasauria está compuesto por Thyreophora y Neornithischia. Thyreophora es un clado definido sobre la rama que incluye a aquellos genasaurios más cercanos a *Ankylosaurus* que a *Triceratops*. Bajo esta definición, Thyreophora incluye a los dinosaurios con placas como los estegosáuridos, o con escudos como los anquilosáuridos, y sus formas basales. Neornithischia, el taxón hermano de Thyreophora, es definido como la rama que incluye a todos los genasaurios más cercanos a *Pachycephalosaurus* (Cooper, 1985) o *Triceratops* que a *Ankylosaurus* (Sereno, 1998, 1999b), abarcando a Cerapoda (Ornithopoda+Marginocephalia), y a todas las especies recuperadas basales a este clado (*e.g*., *Stormbergia*, *Hexinlusaurus*, *Agilisaurus* [Butler, 2005]). En Cerapoda, Ornithopoda es un clado definido como la rama que incluye a todos los cerápodos más cercanamente emparentados a *Edmontosaurus* que a *Triceratops*. Ornithopoda incluye a los iguanodóntidos y hadrosaurios (kritosáuridos y lambeosáuridos), y a las especies más basales y pequeñas del clado, los antiguamente agrupados como "hypsilofodóntidos" (Norman *et al*., 2004a). Luego, Marginocephalia se define como el nodo que incluye al ancestro común entre *Pachycephalosaurus* y *Triceratops* y a todos

sus descendientes (Weishampel, 2004). Marginocephalia se encuentra formado por Pachycephalosauridae (dinosaurios con techo craneano hipertrofiado) y Ceratopsia (dinosaurios con ornamentaciones craneanas frontales y gran desarrollo caudodorsal del margen posterior del cráneo).

2.1.3- Perspectiva filogenética de Ornithischia durante el Jurásico:

La diversidad de dinosaurios ornitisquios durante la segunda mitad del Mesozoico permite considerarlos como un componente de gran importancia en las asociaciones fauntísticas. Contrariamente, desde su aparición en el registro fósil durante el Triásico Tardío, y hasta su diversificación en el registro fósil cercana al Jurásico Medio - Tardío, el hallazgo de especies de Ornithischia es poco frecuente. La escasa representación del linaje en los yacimientos fosilíferos previos al Jurásico Medio - Tardío afecta la exploración de manera concluyente de varios aspectos relacionados con su evolución temprana y patrones de diversificación (Sereno, 1997; Irmis *et al*., 2007). Esta corresponde a una problemática persistente que impide lograr un entendimiento detallado de la diversificación temprana de los mayores clados de Ornithischia antes del Jurásico Tardío - Cretácico Temprano. Asimismo, la falta de registro fósil durante etapas tempranas de la evolución del linaje deja inconclusa la importancia del nicho de pequeños omnívoros-herbívoros en las asociaciones faunísticas jurásicas, y la relación de este nicho con la dispersión del linaje, pasando de ser pequeños bípedos de ocurrencia local y eventual a ocupar el nicho de grandes herbívoros y de distribución global durante la segunda mitad de su historia evolutiva.

Las especies *Pisanosaurus mertii* y *Eocursor parvus* corresponden a los hallazgos más importantes para el Triásico Tardío, ningún otro espécimen formado por restos ampliamente representativos y taxonómicamente informativos fue recuperado en

afloramientos triásicos a nivel mundial. *Pisanosaurus mertii* corresponde al ornitisquio más antiguo conocido (228 Ma, Carniano [Rogers *et al*., 1993; Irmis *et al*., 2007]), y *Eocursor parvus* es el ornitisquio Triásico más completo conocido hasta la actualidad (Noriano o Noriano - Rhaetiano [Butler, 2010]).

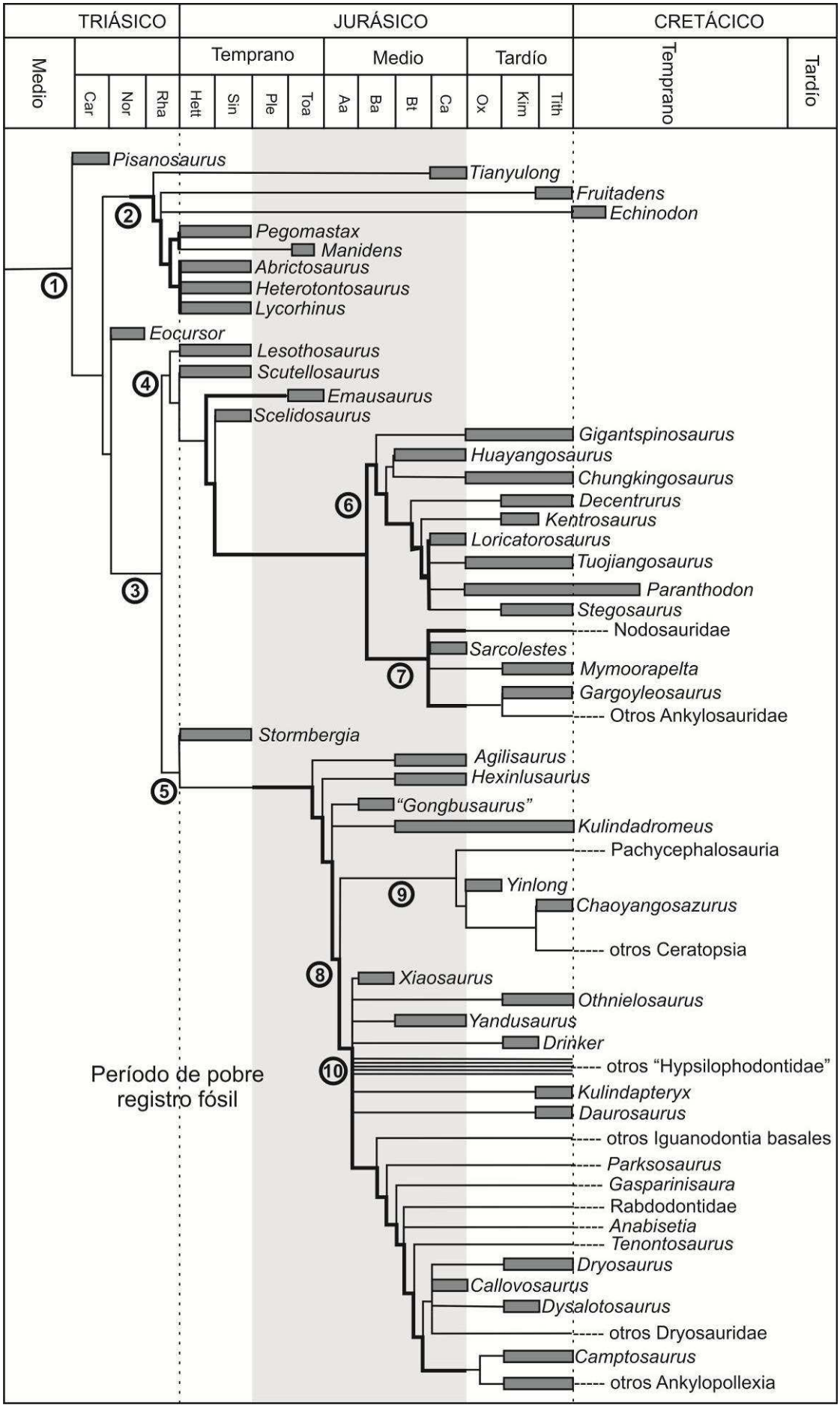
El registro de ornitisquios del Jurásico Temprano muestra una mayor diversidad de especies principalmente de pequeño tamaño, aunque continúa siendo pobremente representada a nivel mundial. Durante el Jurásico Temprano, esta diversidad es representada por especies del linaje Heterodontosauridae (*Abrictosaurus consors*, *Lycorhinus angustidens*, *Lanasaurus scalpridens*, *Heterodontosaurus tucki*, *Manidens condorensis*, *Pegomastax africanus*, heterodontosáurido de Kayenta) y especies basales de los principales linajes de ornitisquios. Así, también se incluyen al ornitisquio basal *Lesothosaurus diagnosticus*, el neornitisquio *Stormbergia dangershoeki*, tireóforos basales *Scutellosaurus lawleri*, *Scelidosaurus harrisonii*, *Emausaurus ernsti*, y los tireóforos de afinidad incierta *Tatisaurus oelheri* y *Bienosaurus lufengensis* (para dataciones geocronológicas referirse a Sereno, 1991, 1997, 2012; Weishampel *et al*., 2004; Benton, 2005; Butler, 2005; Irmis *et al*., 2007; Norman *et al*., 2007; Barrett *et al*., 2009; Norman, *et al*., 2011; Pol *et al*., 2011a; Cuneo *et al*., 2013).

Para el Jurásico Medio, la diversidad de dinosaurios ornitisquios incluye representantes basales de Thyreophora, Neornithischia y Cerapoda. En Thyreophora, las especies *Huayangosaurus taibaii* y *Loricatosaurus* sp. corresponden a los representantes basales dentro de Stegosauria, y *Sarcolestes leedsi* a un registro de Ankylosauria (Galton y Upchurch, 2004a; Vickaryous *et al*., 2004). La diversidad de especies de Neornithischia incluye al informalmente referido "*Gongbusaurus*" *wucaiwanensis* (?Bajociano; Knoll y Dong, 2008), y las especies *Agilisaurus louderbacki*, *Hexinlusaurus multidens* (Bathoniano - Calloviano; Barrett *et al*., 2005) y

Kulindadromeus zabaikalicus (Bathoniano - Tithoniano; Godefroit *et al*., 2014). En Ornithopoda, las especies de aparición estratigráficamente temprana *Yandusaurus hongheensis* y *Callovosaurus leedsi* del Calloviano (*e.g*., Barrett *et al*., 2005; Ruiz-Omeñaca *et al*., 2007]), y el informalmente asociado *Xiaosaurus dashanpensis* (?Bajociano; Barrett *et al*., 2005), los cuales predatan estratigráficamente la aparición de especímenes más completos y frecuentes en el Jurásico Tardío.

Una mayor diversidad de Ornithopoda se observa en el Jurasico Tardío (*e.g*., *Dryosaurus altus*, *Dysalotosaurus lettowvorbecki*, *Othnielosaurus consors*, *Kulindapteryx ukureica*, *Daurosaurus olovus*, *Camptosaurus dispar*, *Drinker nisti*, entre otros [Norman *et al*., 2004c; Norman, 2004; Alifanov y Savaliev, 2014]). Para esta época, también se registran representantes basales de Ceratopsia (*e.g*., *Yinlong downsi* [Xu *et al*., 2006], *Chaoyangsaurus youngi* [Zhao *et al*., 1999]), Ankylosauria (*e.g*., *Gargoyleosaurus parkpinorum* [Carpenter *et al*., 1998] y *Mymoorapelta maysi* [Kirkland y Carpenter, 1994]), y gran parte del linaje Stegosauria (Galton y Upchurch, 2004a).

El registro de los neornitisquios actualmente conocido muestra un extenso período de más de 30 Ma entre la aparición inicial de este clado durante el Jurásico Temprano (*Stormbergia* del Hettangiano - Sinemuriano; Butler, 2005; Barrett *et al*., 2005) y el diverso registro de especies en el Jurásico Medio más alto (Fig. 2.2). Este período de escasa representación fósil en Neornithischia entre el Sinemuriano - Calloviano, es comparable con otros clados de ornitisquios que también muestran una diversidad limitada durante este período de tiempo (*e.g*., Thyreophora, Heterodontosauridae). La aparición repentina de clados anidados entre sí durante el límite Jurásico Medio - Tardío (*e.g*., Cerapoda, Ornithopoda, Dryosauromorpha,


TRIÁSICO
JURÁSICO
CRETÁCICO
Medio
Temprano
Medio
Tardío
Temprano
Tardío
Car
Nor
Rha
Hett
Sin
Ple
Toa
Aa
Ba
Bt
Ca
Ox
Kim
Tith
Pisanosaurus
Tianyulong
Fruitadens
Echinodon
Pegomastax
Manidens
Abrictosaurus
Heterotontosaurus
Lycorhinus
Eocursor
Lesothosaurus
Scutellosaurus
Emausaurus
Scelidosaurus
Gigantspinosaurus
Huayangosaurus
Chungkingosaurus
Decentrurus
Kentrosaurus
Loricatorosaurus
Tuojiangosaurus
Paranthodon
Stegosaurus
Nodosauridae
Sarcolestes
Mymoorapelta
Gargoyleosaurus
Otros Ankylosauridae
Stormbergia
Agilisaurus
Hexinlusaurus
"Gongbusaurus"
Kulindadromeus
Pachycephalosauria
Yinlong
Chaoyangosazurus
otros Ceratopsia
Xiaosaurus
Othnielosaurus
Yandusaurus
Drinker
otros "Hypsilophodontidae"
Kulindapteryx
Daurosaurus
otros Iguanodontia basales
Parksosaurus
Gasparinisaura
Rabdodontidae
Anabisetia
Tenontosaurus
Dryosaurus
Callovosaurus
Dysalotosaurus
otros Dryosauridae
Camptosaurus
otros Ankylopollexia
Período de pobre registro fósil
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

[Figura 2.2- Principales registros de Ornithischia del Jurásico. Esquema filogenético ajustado al registro estratigráfico modificado de Spencer (2013). Las especies "*Gongbusaurus*", *Sarcolestes*, *Myoomorapelta*, *Xiaosaurus*, *Kulindapterix* y *Daurosaurus* fueron agregadas al esquema de acuerdo a las afinidades asignadas por parte de los autores citados en el texto. Algunos nodos están colapsados debido a la afinidad variable de los taxones involucrados. Algunas terminales fueron expresadas en niveles taxonómicos más inclusivos. La región incluida entre las líneas de puntos engloba al registro del Jurásico; la región en gris claro involucra el periodo Sinemuriano - Calloviano, época en que el registro fósil es escaso; las ramas más gruesas indican los clados anidados sucesivamente que dependen del registro fósil pobre del Jurásico. Las terminales con líneas expresan que el registro de dicha terminal se remonta al Cretácico. Referencias: 1, Ornithischia; 2, Heterodontosauridae; 3, Genasauria; 4, Thyreophora; 5, Neornithischia; 6, Stegosauria; 7, Ankylosauria; 8, Cerapoda; 9, Marginocephalia; 10, Ornithopoda.]

Marginocephalia), precedido por un extenso período de escasa representación fósil sugiere que los patrones de diversificación y evolución temprana de los Neornithischia todavía son pobremente conocidos.

Una profunda revisión taxonómica de la diversidad de dinosaurios ornitisquios durante el Jurásico Temprano - Medio indica que estaba ampliamente dominada por especies de ornitisquios basales a los grupos más representados en el Jurásico Tardío - Cretácico Temprano (*e.g.*, Thyreophora, Neornithischia) y heterodontosáuridos de pequeño tamaño, y sin embargo continúa siendo escasa en diversidad en una escala global (Sereno, 1997; Weishampel *et al*., 2004; Benton, 2005; Barrett *et al*., 2009). Una mayor evidencia fósil del tiempo previo a la gran diversificación del Jurásico Tardío - Cretácico Temprano sería de gran ayuda para resolver las relaciones taxonómicas de las especies basales a los principales linajes de ornitisquios del Cretácico. Asimismo, un mejor registro fósil para esta época permitiría plantear hipótesis sobre los caminos de adquisición de varios planes corporales, especializaciones craneales y adaptaciones morfológicas de los principales linajes de ornitisquios cretácicos. Finalmente, nuevos fósiles representando la diversidad de Ornithischia del Jurásico Temprano - Medio podrían revelar patrones evolutivos teniendo lugar en la historia temprana de este clado,

que abrieron camino a los principales linajes completamente adaptados a una dieta herbívora. Entonces, la recuperación y descripción detallada de fósiles de Ornithischia previo al Jurásico Medio más alto es potencialmente crítica para una mejor resolución filogenética, y revelar la diversificación temprana y patrones evolutivos que llevaron a numerosos linajes enteramente adaptados a una dieta herbívora.

2.1.4- El clado Heterodontosauridae:

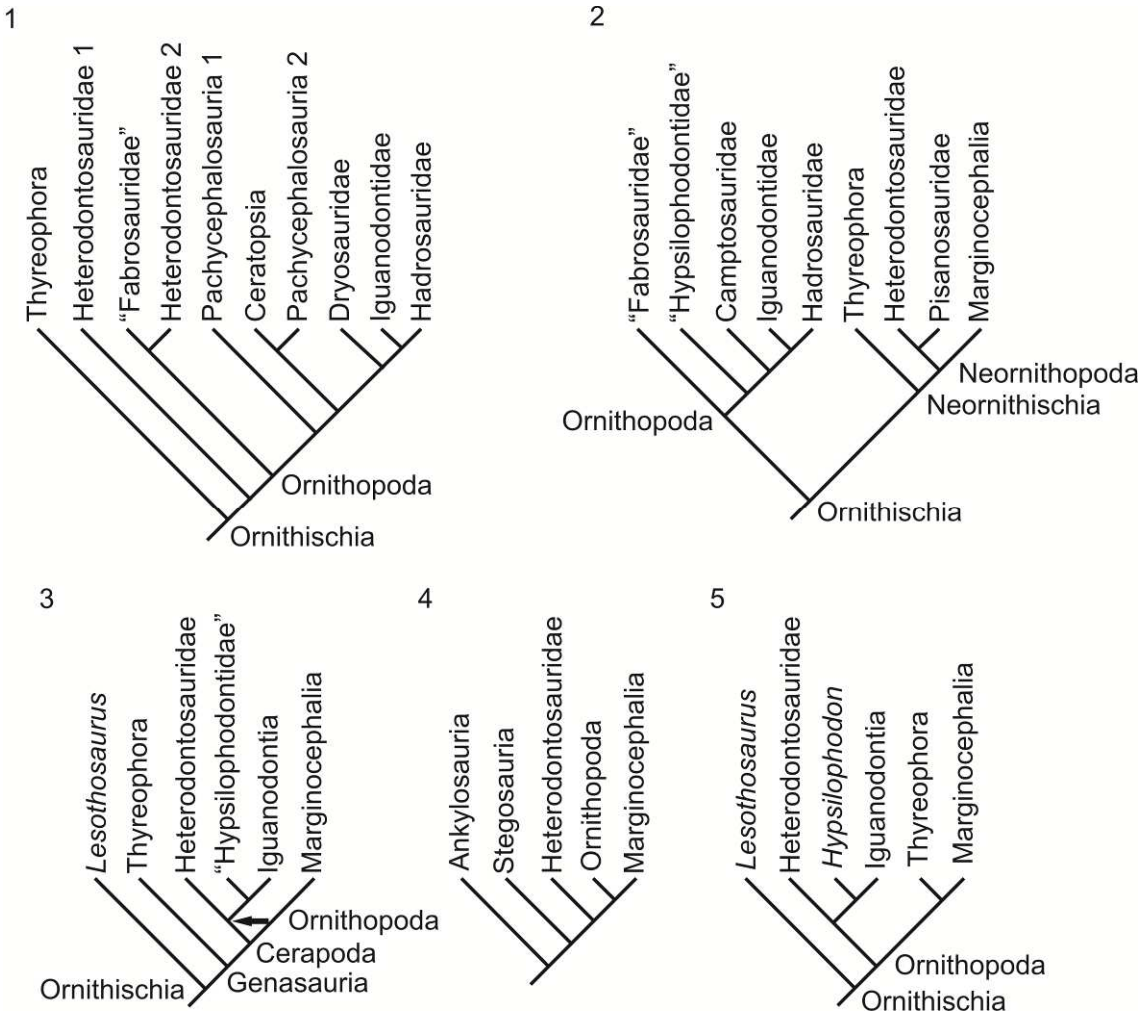
Los heterodontosáuridos componen un clado en Ornithischia con características compartidas como la presencia de dientes caniniformes como última corona del premaxilar, primer corona del maxilar y/o primera corona del dentario (entre otras), caracterizando así una dentición heterodonta. Desde su aparición en el registro fósil, las especies incluidas en la familia Heterodontosauridae mantuvieron una posición filogenética controvertida, asociada a distintos clados dentro de Ornithischia (Butler *et al*., 2008a). La razón de esta controvertida afinidad taxonómica del clado Heterodontosauridae en la historia filogenética de Ornithischia se relaciona principalmente a su escasa y fragmentaria representación. Este linaje posee especial interés en Ornithischia no solo por este debate filogenético, sino por su aparición eventual pero abarcando yacimientos Jurásico - Cretácico Temprano dispersos en todo el mundo, integrados temporalmente en un momento crítico de diversificación de los principales linajes de Ornithischia.

Filogenéticamente hablando, el linaje es actualmente recuperado como la primer diversificación en la base de Ornithischia (Butler *et al*., 2008a; Butler y Zhao, 2009; Butler y Sullivan, 2009; Zheng *et al*., 2009; Pol *et al*., 2011a), aunque previamente fue asociado a otros clados dentro de Ornithischia (Fig. 2.3). Las especies incluidas en Heterodontosauridae fueron consideradas como Ornithopoda basales (*e.g*., Crompton y

Charig 1962; Thulborn, 1971a; Galton, 1972; Santa Luca *et al*., 1976; Sereno, 1984, 1986, 1999a; Weishampel, 1990; Weishampel y Witmer, 1990; Smith *et al*., 1997; Norman *et al*., 2004c; Benton, 2005). También fueron considerados como grupo hermano de Marginocephalia (*e.g*., Maryánska y Osmólska, 1984; Cooper, 1985; Olshevsky, 1991; Zhao *et al*., 1999; Buchholz, 2002; You *et al*., 2003; Xu *et al*., 2006). Otros autores consideraron a Heterodontosauridae como grupo hermano de Cerapoda *sensu lato* como un grupo independiente (*e.g*., Norman, 1984a; Maryánska y Osmólska, 1985; Butler, 2005) o incluido dentro del linaje actualmente invalido "Fabrosauridae" (*e.g.*, Norman, 1984a). Finalmente, su actual asociación en la base de Ornithischia también fue considerada por diversos autores (*e.g*., Bakker y Galton, 1974; Norman *et al*., 2004a; Fig. 2.1).

Recientemente, el material descripto de especies asociadas a este linaje estaba mayormente restringido a formas del Jurásico Temprano (Hettangiano - Sinemuriano), de la Formación Upper Elliot de Sudáfrica. Las especies *Abrictosaurus consors* (Thulborn, 1974), *Lycorhinus angustidens* (Haughton, 1924; Thulborn, 1970a), *Lanasaurus scalpridens* (Gow, 1975, 1990), *Geranosaurus atavus* (Norman *et al*., 2011), y *Heterodontosaurus tucki* (Crompton y Charig, 1962; Santa Luca *et al*., 1976; Santa Luca, 1980; Butler *et al*., 2008b). Algunos taxones de afinidad pobremente sostenida a Heterodontosaurdae como *Pisanosaurus mertii* (Casamiquela, 1967; Bonaparte, 1976; actualmente un Ornithischia basal [*e.g*., Butler *et al*., 2008a]) y el cf. *Heterodontosaurus* sp. encontrado en la Patagonia Argentina (Noriano? de Santa Cruz, Argentina [Baez y Marsicano, 2001]), parecieron ampliar brevemente la representación del linaje al Triásico de Gondwana. Sin embargo, el biocrón, la diversidad y la distribución geográfica del clado se vieron ampliados con la confirmación de la afinidad con Heterodontosauridae de *Echinodon becklesii*, y las recientes descripciones de

Fruitadens haagarorum, *Tianyulong confuciusi*, *Manidens condorensis* y *Pegomastax africanus* (Butler *et al*., 2008a, 2010, 2012; Zheng *et al*., 2009; Pol *et al*., 2011a;



[Figura 2.3- Filogenias cuantitativas previas del linaje Ornithischia, esquemas simplificados de aquellos presentados por Butler *et al*. (2008a), algunas terminales de los diagramas originales fueron resumidas a niveles taxonómicos supraespecíficos más inclusivos. 1, Norman (1984a), las terminales Heterodontosauridae 1 y 2, y Pachycephalosauria 1 y 2 se refieren a las posiciones alternativas de los linajes propuestas por Norman (1984a) en la topología; 2, Cooper (1985); 3, Sereno (1986); 4, Maryánska y Osmólska (1985); 5, Sereno (1984). Heterodontosauridae en la base de Ornithopoda en 3 y 5; en la base de Cerapoda junto a "Fabrosauridae" en 1.2; grupo hermano de Marginocephalia en 2; y finalmente como grupo hermano de Cerapoda en 1.1 y 4.]

Sereno, 2012; Becerra *et al*., 2014). La especie *Echinodon* proviene del Cretácico Temprano de Inglaterra, *Fruitadens* del Jurásico Superior (Titoniano) de la Formación Morrison de Estados Unidos, *Tianyulong* de la Formación Lanqi (Tiaojishan) del

Jurásico Medio (Calloviano; Liu *et al*., 2012) de la Provincia Liaoning de China, *Manidens* del Jurásico Temprano (Toarciano) de Argentina, y finalmente *Pegomastax* del Jurásico Temprano de Sudáfrica. De este modo el clado Heterodontosauridae se encuentra registrado con seguridad (aunque con pocos representantes) en toda Pangea desde el Jurásico Temprano hasta el Cretácico Temprano. Al considerar también al posible heterodontosáurido fragmentario del Noriano? de Patagonia (Baez y Marsicano, 2001), y una hemimandíbula de heterodontosáurido del Sinemuriano - Pliensbachiano de la Formación Kayenta de Arizona (Sereno, 2012), es posible que el linaje ya estaba presente durante el Triásico Tardío. Finalmente, existen materiales referidos a especies conocidas de Heterodontosauridae pertenecientes a la sección superior de la Formación Elliot y de la Formación Clarens de Sudáfrica (Porro *et al*., 2011), completando así la revisión de todo el material fósil referido a Heterodontosauridae.

Las especies de heterodontosáuridos del hemisferio Sur y las del Norte poseen características anatómicas en su dentición que permiten agrupar dos subconjuntos morfológicos sumamente diferentes. Los taxones del hemisferio Sur (Sudáfrica y Argentina) representan las formas más antiguas y poseen una línea dentaria posterior al caniniforme dispuesta de forma compacta con coronas con amplias facetas de desgaste, asociadas con un estado de herbivoría muy desarrollado (Crompton y Attridge, 1986). Por otro lado, las especies del hemisferio Norte (Estados Unidos, Inglaterra y China) siendo las formas más recientes, poseen una hilera dentaria más espaciada y coronas morfológicamente plesiomórficas (*i.e*., coronas triangulares, con dentículos simétricos mesiodistalmente, carentes de extensas facetas de desgaste). En este ámbito, *Manidens condorensis* presenta una imbricación mesiodistal de las coronas dentarias que evidencia una incipiente compactación de la línea dentaria posterior (como las especies del hemisferio Sur), y un desarrollo incipiente de facetas de desgaste (como especies del

hemisferio Norte). *Manidens* compone un interesante caso de estudio no solo por poseer un registro estratigráfico intermedio temporalmente entre las especies del hemisferio norte y del sur mencionadas anteriormente, sino por que también presenta características morfológicas dentarias intermedias entre las más plesiomórficas del hemisferio norte, y las más derivadas del hemisferio sur (Becerra *et al*., 2014). Heterodontosauridae, linaje que compone una de las primeras radiaciones de Ornithischia, muestra diferentes grados de adaptación a los hábitos herbívoros en su dentición de forma independiente al resto de Ornithischia, siendo un interesante caso de estudio comprender diversos aspectos evolutivos que llevaron a esta especialización, los cuales fueron solo abordados cabalmente (*e.g*., Sereno, 2012). En este aspecto, la distribución y aparente diferenciación del clado entre las formas del hemisferio Sur y Norte brindan un caso interesante para el estudio de los patrones de diferenciación faunística entre Gondwana y Laurasia antes y durante el "*break-up*" inicial de Pangea, en el lapso Jurásico Temprano - Cretácico Temprano.

La especie *Manidens condorensis*, abordada en detalle en este estudio, se conoce por un individuo adulto relativamente completo (80% de elementos craneanos y mandíbulas completas, esqueleto axial representando a todas las regiones, y cintura pectoral y pélvica representadas) y otros especímenes más fragmentarios. Este taxón es de sumo interés dado que representa el primer registro relativamente completo de un ornitisquio del Jurásico de América del Sur, siendo además el segundo registro de Heterodontosauridae más completo después de *Heterodontosaurus tucki*. El estudio en detalle de *Manidens condorensis* podría desenmascarar nuevas hipótesis sobre el camino evolutivo que caracteriza al linaje en la adquisición de especializaciones craneanas y dentarias relacionadas a la adaptación a una dieta herbívora. Estas nuevas hipótesis son importantes para contribuir al conocimiento del clado

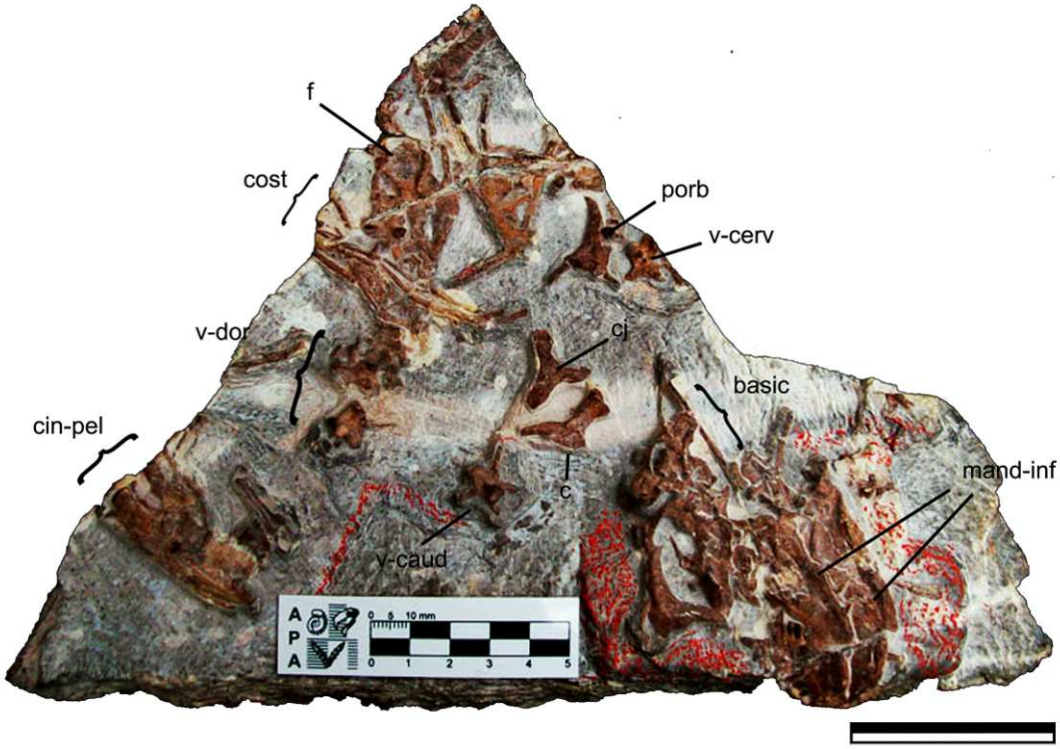
Heterodontosauridae, para entender diversos aspectos de la evolución temprana de Ornithischia y de forma comparativa con otros linajes dentro de Ornithischia en cuanto a los cambios anatómicos relacionados a la adaptación a una dieta herbívora durante la evolución del linaje.

CAPÍTULO 3: Redescripción de la especie *Manidens condorensis*, material holotipo y referido.

3.1- INTRODUCCIÓN

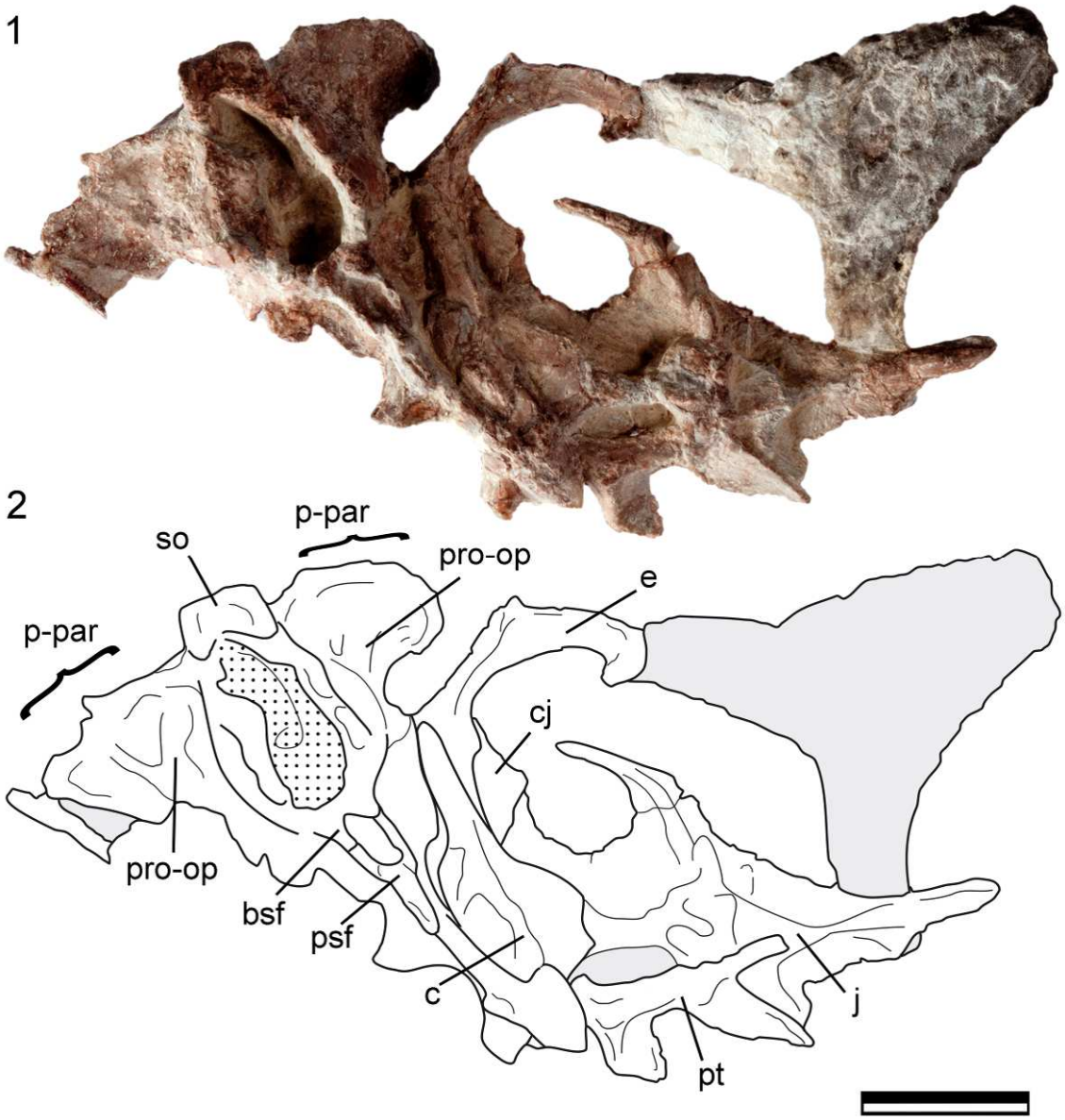
El material holotipo de la especie, así como muchas características de la dentición, ya fueron descriptas en varias presentaciones en congresos y publicaciones internacionales (Pol *et al*., 2010; Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2011; Becerra *et al*., 2013; Becerra *et al*., 2014), por lo que algunas características mencionadas en este segmento serán citadas de alguna publicación preexistente. La especie *Manidens condorensis* fue definida sobre un material holotipo (MPEF-PV 3211) que afortunadamente preserva la mayoría de los elementos del cráneo y mandíbulas, estando ausentes el premaxilar izquierdo y gran parte del premaxilar derecho, predentario y maxilar izquierdo, lacrimal izquierdo, parte de los parietales, y elementos de la región palatina. El espécimen holotipo esta compuesto por once piezas. El cuadrado derecho (MPEF-PV 3211-5), cuadradoyugal derecho (MPEF-PV 3211-6), postorbital derecho (MPEF-PV 3211-7), la cintura pélvica prácticamente completa y seis vértebras que componen la región sacra (MPEF-PV 3211-1), una vértebra cervical (MPEF-PV 3211-8), dos vértebras dorsales (MPEF-PV 3211-2 y MPEF-PV 3211-4) y una vértebra caudal (MPEF-PV 3211-3) corresponden a los elementos completamente aislados. Existen otros tres bloques que contienen huesos en asociación de regiones del cráneo y

postcráneo, las cuales no pudieron ser separados (MPEF-PV 3211-9, MPEF-PV 3211-10 y MPEF-PV 3211-11; Fig. 3.1).



[Figura 3.1- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211, espécimen completo en la laja previo a la extracción y separación completa de la roca, fotografía cortesía del Museo Paleontológico "Egidio Feruglio". Abreviaturas: basic, región occipital y basicráneo; c, cuadrado; cin-pel, cintura pélvica; cj, cuadradoyugal; cost, costillas; f, frontales; mand-inf, ramas mandibulares inferiores izquierda y derecha; porb, postorbital; v-caud, vértebra caudal; v-cerv, vértebra cervical; v-dor, vértebras dorsales. Escala equivale a 5 cm.]

Parte de la serie orbital izquierda (postorbital, ?supraorbital, yugal), temporal izquierda (escamosal, cuadrado, cuadradoyugal), occipital (supraoccipital, exoccipitales, basioccipital, proótico/opistótico), esfenoidal (basiesfenoides, paraesfenoides, ?laterosfenoides) y pterigoidea (pterigoides derecho) componen un bloque de huesos en articulación parcial o en desarticulación (Fig. 3.2a, b). Los elementos que forman cada rama mandibular están articulados entre si, las ramas mandibulares están relativamente completas pero desarticuladas una con la otra, y asociados al premaxilar-maxilar



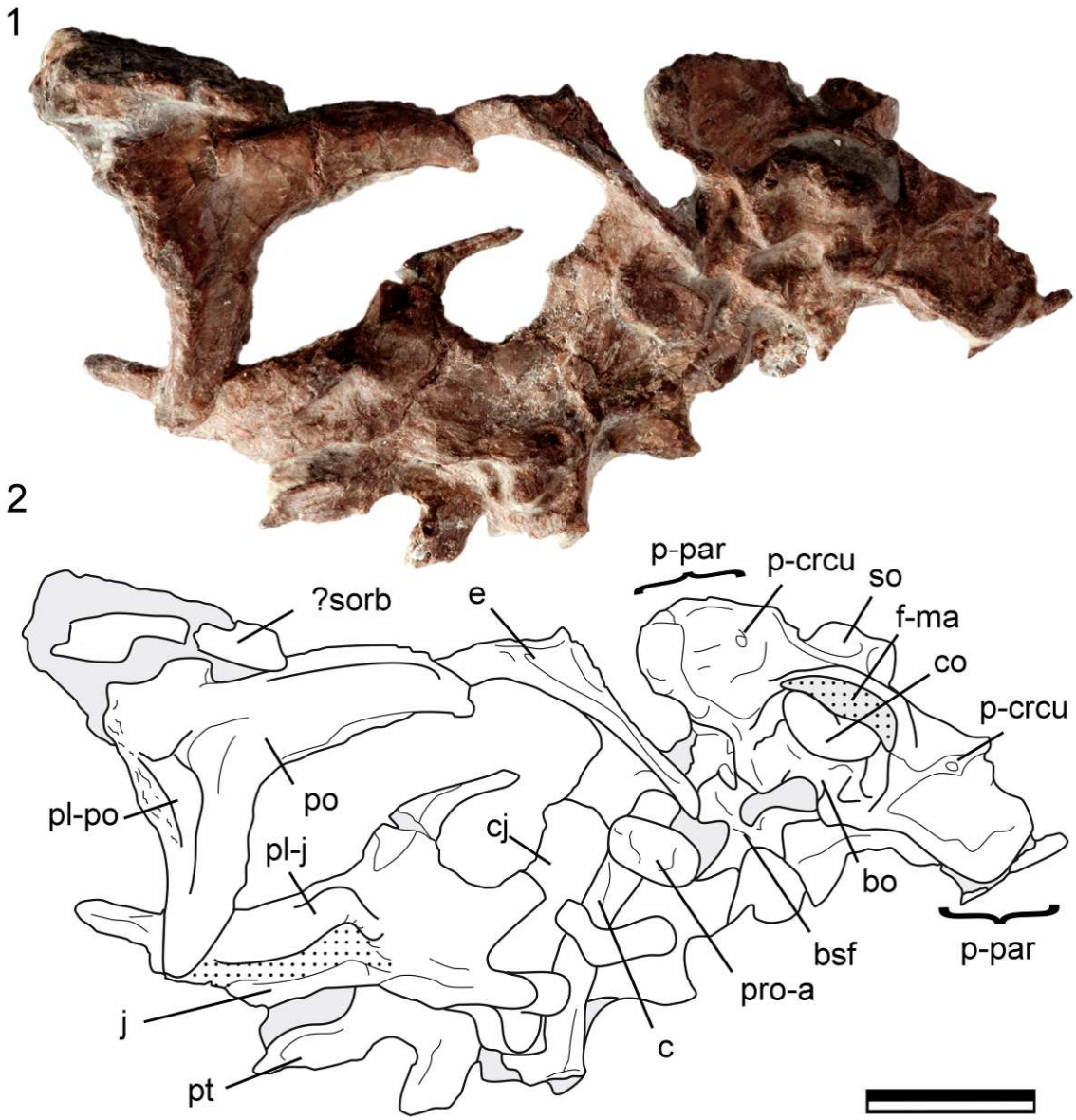
[Figura 3.2a- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-9, elementos relacionados al basicráneo, región pterigoidea y región temporal, en donde la mayoría de los huesos se encuentran en vista interna. Abreviaturas: bsf, basiesfenoides; c, cuadrado; cj, cuadradoyugal; e, escamosal; j, yugal; p-par, proceso paroccipital del proótico; pro-op, proótico-opistótico; psf, paraesfenoides; so, supraoccipital. Las regiones grisáceas corresponden a zonas con roca en esta vista; la región punteada indica la cavidad cefálica delimitada lateral y ventralmente por la caja craneana. Escala equivale a 1 cm.]

izquierdo, algunos elementos indeterminados, y una vértebra dorsal, los cuales forman al segundo bloque de huesos asociados (Fig. 3.3). Un tercer bloque, el cual posee al techo del neurocráneo (frontales, parte de los parietales y laterosfenoides-proótico), ambos nasales, ambos prefrontales, el lacrimal derecho y el supraorbital derecho

completan el listado de huesos craneanos preservados. En este bloque también están preservados el coracoides y parte de la escápula derecha, varias costillas, parte de una vértebra cervical, tres vértebras dorsales y una vértebra caudal (Fig. 3.4). Los elementos del cráneo y postcráneo fueron encontrados articulados (mandíbulas inferiores, región postorbital-temporal izquierda, región occipital, serie bóveda craneana) o desarticulados pero cercanamente asociados (Fig. 3.1).

Con lo mencionado, aunque no haya buena representación del postcráneo de la especie *Manidens condorensis*, los huesos postcraneanos del holotipo MPEF-PV 3211 incluyen vértebras de todas las regiones del esqueleto axial y algunos elementos del esqueleto apendicular. Asimismo, el cráneo de *Manidens* compone uno de los más completos para la familia Heterodontosauridae tanto en componentes como en su baja deformación diagenética, siendo solo superado en representación por la especie *Heterodontosaurus* y *Abrictosaurus* (Pol *et al*., 2011a; Sereno, 2012).

En el espécimen holotipo MPEF-PV 3211, la coincidencia de tener huesos del cráneo desarticulados (relacionado con la región temporal y orbital) y articulados al mismo tiempo (mandíbulas, techo craneano y basicráneo), permite mayor versatilidad al momento del manejo y descripción de los fósiles. La descripción en detalle del espécimen holotipo de la especie *Manidens condorensis*, en conjunto con la descripción de nuevos especímenes asociados a la especie permite ampliar el conocimiento de la misma. Aunque los elementos preservados en el holotipo MPEF-PV 3211 permiten caracterizar a la especie de una manera muy detallada, la presencia de elementos aislados referidos a *Manidens condorensis* ayudan a ampliar la información de la misma. La presencia de coronas aisladas, un ilion, un presunto fragmento de maxilar y un nuevo espécimen con elementos craneanos y postcraneanos dan nuevas visiones sobre varios aspectos de la especie. La descripción de este material referido a la especie



[Figura 3.2b- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-9, elementos relacionados al basicráneo, región pterigoidea y región temporal, en donde la mayoría de los huesos se encuentran en vista externa. Abreviaturas: bo, basioccipital; co, cóndilo occipital; f-ma, foramen magnum; p-crcu, pasaje cráneocuadrático; pl-po, proceso lateral del postorbital; pl-j, proceso lateral del yugal; po, postorbital; pro-a, proatlas; ?sorb, hueso de dudosa asignación al supraoccipital; para el resto de las abreviaturas, ver figuras anteriores. Regiones grisáceas corresponden a regiones cubiertas de roca; región punteada corresponde al foramen magnum y a la extensión de la fosa antorbital sobre el cuerpo del yugal. Escala equivale a 1 cm.]

también fue realizada de manera detallada, intentando explotar al máximo la información disponible.

En el siguiente capítulo será desarrollada la descripción anatómica en detalle de todos los elementos fósiles referidos a la especie *Manidens condorensis* encontrados hasta la fecha, donde también se incluirán los resultados de diversos estudios de laboratorio realizados para ampliar el conocimiento sobre la especie. Así, la descripción anatómica en detalle será ampliada con la descripción de cortes histológicos realizados en material óseo y coronas aisladas (la descripción de las secciones en coronas compone el capítulo 7 de este trabajo doctoral). Por otro lado, aquellas inferencias realizadas sobre el material con el uso de mediciones relacionadas a la variación de tamaño intraespecífica y estudios cualitativos de proporciones corporales serán incluidos en conjunto con los especímenes analizados.

3.2- SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

DINOSAURIA Owen, 1842

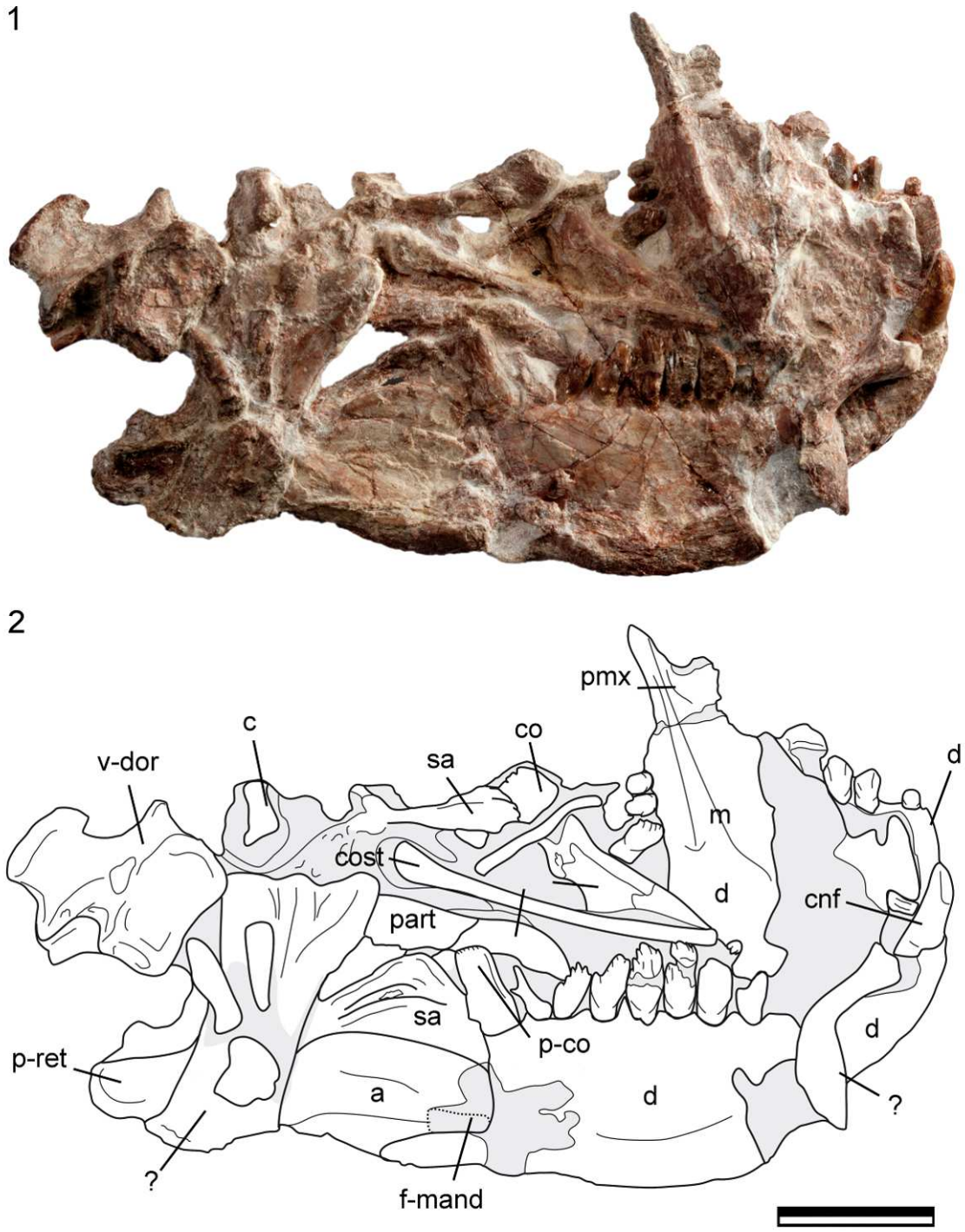
ORNITHISCHIA Seeley, 1887

HETERODONTOSAURIDAE Kuhn, 1966

Manidens Pol, Rauhut & Becerra 2011

Manidens condorensis Pol, Rauhut & Becerra 2011

Holotipo. — MPEF-PV 3211, esqueleto asociado parcialmente preservado, incluyendo aproximadamente un 80% del cráneo y mandíbulas, vértebras representando todas las regiones de la columna vertebral (cervical, dorsal, sacra y caudal), parte de escápula y coracoides, y la cintura pélvica casi completa (Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2013).



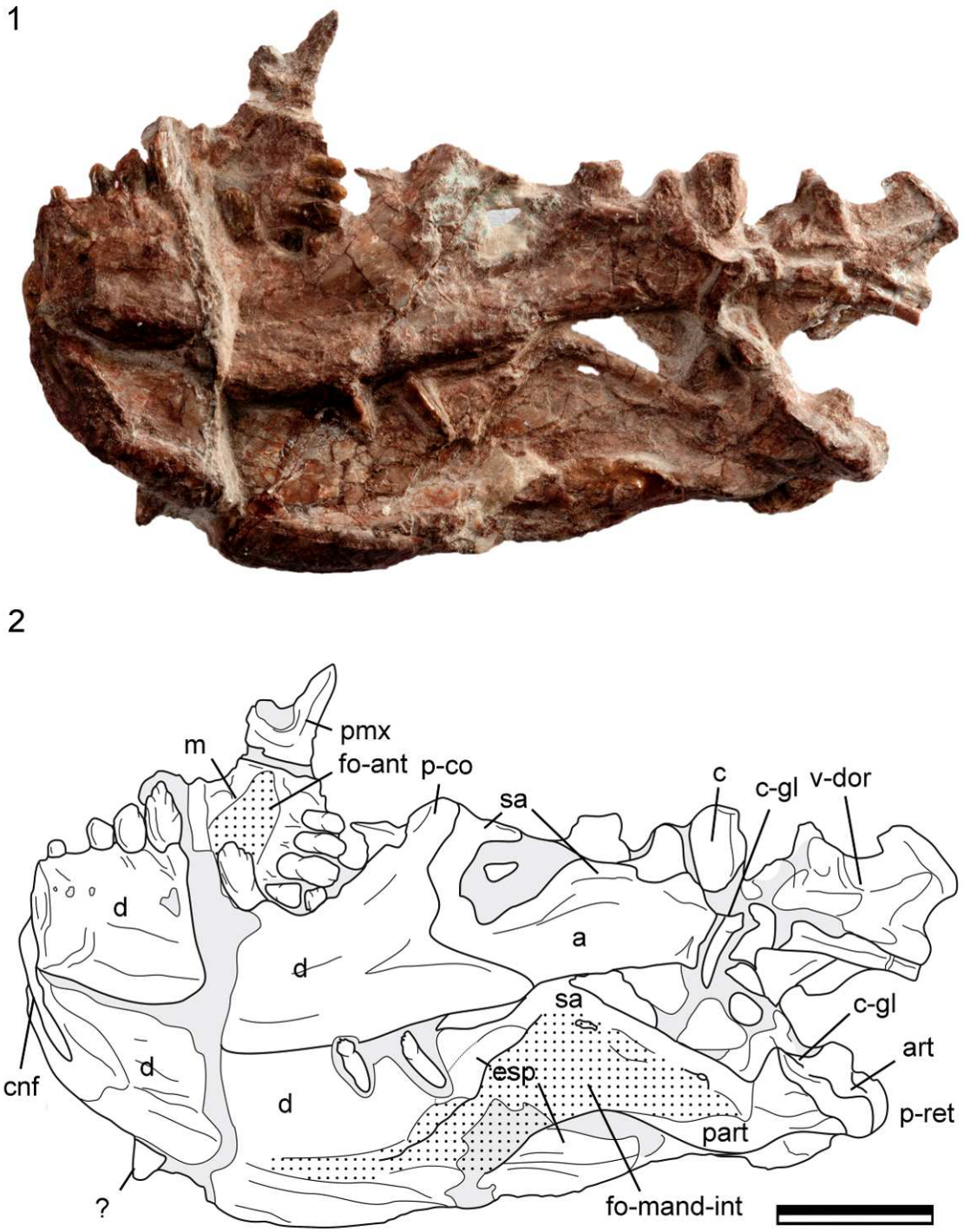
[Figura 3.3a- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-10, mandíbula inferior completa (ambas ramas mandibulares), premaxilar y maxilar derechos y elementos de identidad incierta, vista lateral de la mandíbula derecha. Abreviaturas: a, angular; c, cuadrado (cóndilo distal); cnf, corona caniniforme del dentario; co, coronoides; cost, costilla; d, dentario; esp, esplenial; f-mand, fenestra mandibular; m, maxilar; part, prearticular; pmx, premaxilar; p-co, proceso coronoideo del maxilar; p-ret, proceso retroarticular; v-dor, vértebra dorsal; ?, elemento de identidad incierta. Regiones grisáceas

corresponden a regiones cubiertas de roca; la línea punteada esta marcando los límites de la fenestra mandibular. Escala equivale a 1cm.]

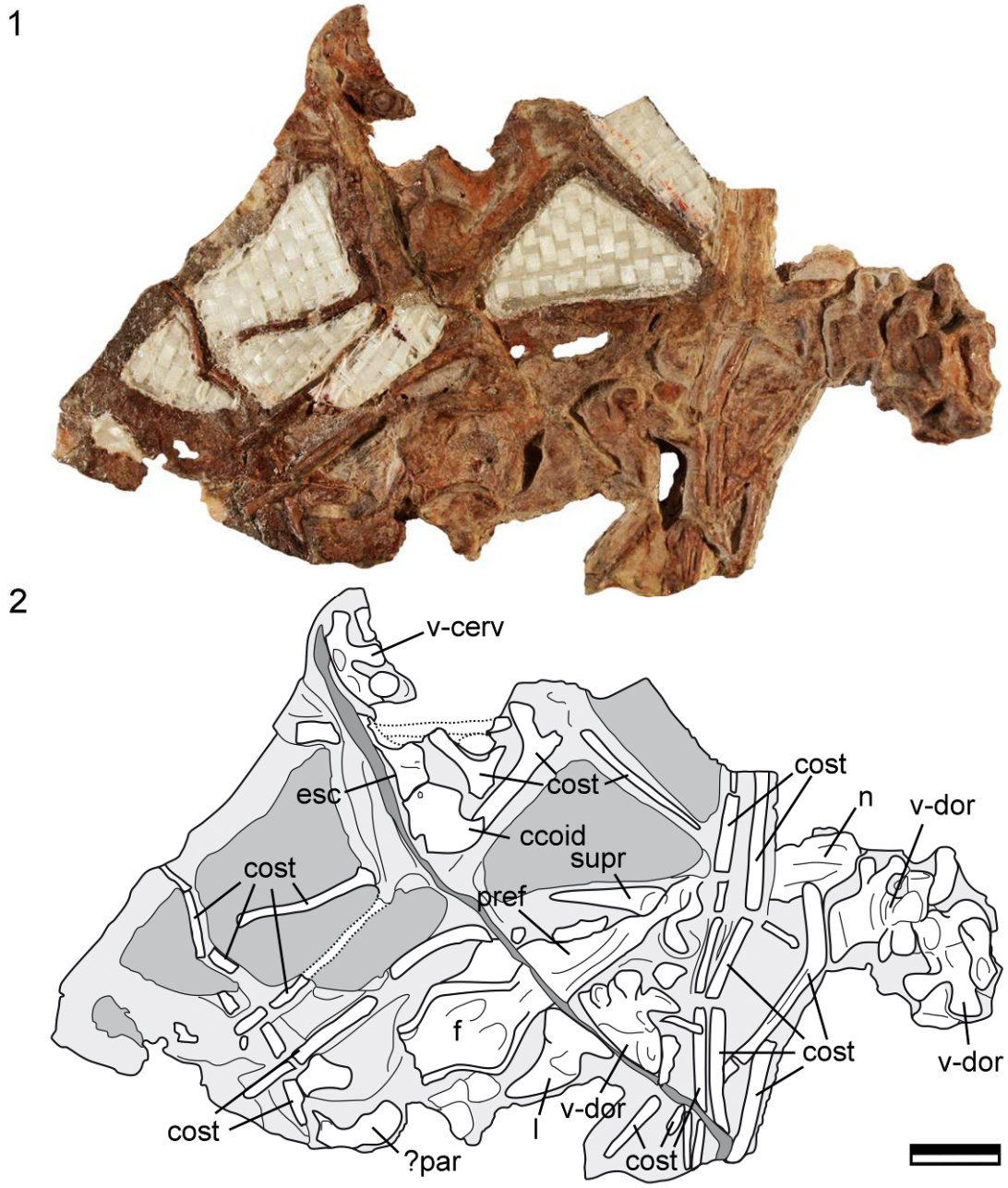
Material referido. — Inicialmente, el material referido por Pol *et al*. (2011a) a la especie *Manidens condorensis* incluyó cinco coronas aisladas (MPEF-PV 1719, MPEF-PV 1786, MPEF-PV 1718, MPEF-PV 3810 y MPEF-PV 3811). Tiempo después, Becerra *et al*. (2014) refirió otras cinco coronas aisladas a la especie (MPEF-PV 3812, MPEF-PV 3813, MPEF-PV 3814, MPEF-PV 3815 y MPEF-PV 3816). En este trabajo doctoral, también será referido a la especie otras tres coronas aisladas destinadas para corte (MPEF-PV 10862, MPEF-PV 10863 y MPEF-PV 10865), una presunta porción de maxilar (MPEF-PV 10868), un ilion (MPEF-PV 10867), y restos craneanos y postcraneanos de un nuevo espécimen perteneciente a otra localidad (MPEF-PV 3808).

Diagnosis enmendada. — En esta descripción, se propone la consideración de las siguientes características como únicas de la especie *Manidens condorensis*: tubérculo lateral del postorbital formado como un engrosamiento desarrollado lateralmente, posicionado en la base del proceso yugal del postorbital entre la órbita y la parte más ventral de la fosa excavada del postorbital y orientado dorsoventralmente; superficie de contacto parietal-postorbital presente y mayor que el contacto frontal-postorbital en el cuerpo principal del postorbital; proceso yugal del postorbital alcanza al cuerpo del yugal, por lo que no existe participación del proceso postorbital del yugal en la órbita; fosa antorbital desarrollada sobre el proceso anterior del yugal, siguiendo por debajo del proceso lateral del yugal y levemente sobrepasando posteriormente a dicho proceso; presencia de una fosa anterior al foramen anterior del surangular, y foramen posterior del surangular excluido de la fosa filiforme posterior al foramen anterior del surangular; margen denticulado mesial de las coronas de la mejilla aproximadamente un 60% del largo del margen distal; facetas de desgaste de

disposición apical y basal en coronas del dentario las cuales se encuentran verticalmente orientadas; la presencia combinada en el dentario de una corona caniniforme hipertrofiada seguida por un espacio de un alveolo de distancia anterior a la primera corona postcaniniforme cónica y morfológicamente baja y simple, a la cual le sigue una segunda corona caniniforme más alta que la corona anterior, y subigual en alto la corona siguiente; postzigapófisis de las vértebras caudales anteriores que se desvían lateralmente en su extremo distal, tomando una forma de "J" en vista dorsal. En la diagnosis original, las siguientes características fueron mencionadas como únicas de la especie *Manidens condorensis*, y siguen siendo consideradas como únicas de la especie: marca del cerebro anterior en la cara ventral del frontal mostrando hemisferios cerebrales prominentes y con márgenes significativamente marcados; dientes posteriores con un arreglo asimétrico de dentículos y con una concavidad mesial en donde se aloja el margen distal del diente anteriormente posicionado (como en otros ornitisquios cerápodos; *e.g.*, Chinnery *et al*., 1998; Rauhut, 2001; Galton, 2006); el diente más posterior del dentario con una forma similar al de una "mano" en vista lateral, con solo uno o dos dentículos mesiales, de los cuales el más anterior diverge mesialmente del margen mesial de la corona (haciendo como si fuese el "pulgar" en la corona "en forma de mano") y de cuatro a cinco dentículos distales orientados en una forma apical a distal (haciendo como si fuesen el resto de los "dedos" en la corona "con forma de mano"); la presencia de pequeñas crenulaciones a lo largo del margen de corte de cada dentículo exclusivamente formados por esmalte (la dentina que se encuentra inmediatamente por debajo no esta alterada a la altura de cada aserramiento del esmalte). En este trabajo también se reconocen las siguientes características como diferenciales entre *Manidens* y *Heterodontosaurus*: fosa del postorbital excavada y profunda solo en el vértice de unión entre el cuerpo del postorbital y el proceso



[Figura 3.3b- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-10, mandíbula inferior completa (ambas ramas mandibulares), premaxilar y maxilar derechos y elementos de identidad incierta, vista lateral de la mandíbula izquierda. Abreviaturas: art, articular; c-gl, cavidad glenoidea del articular, fo-ant, fosa antorbital; fo-mand-int, fosa mandibular interna. Zonas punteadas equivalen a regiones óseas deprimidas (fosa antorbital y mandibular interna. Para el resto de las abreviaturas revisar figuras anteriores. Escala equivale a 1cm.]

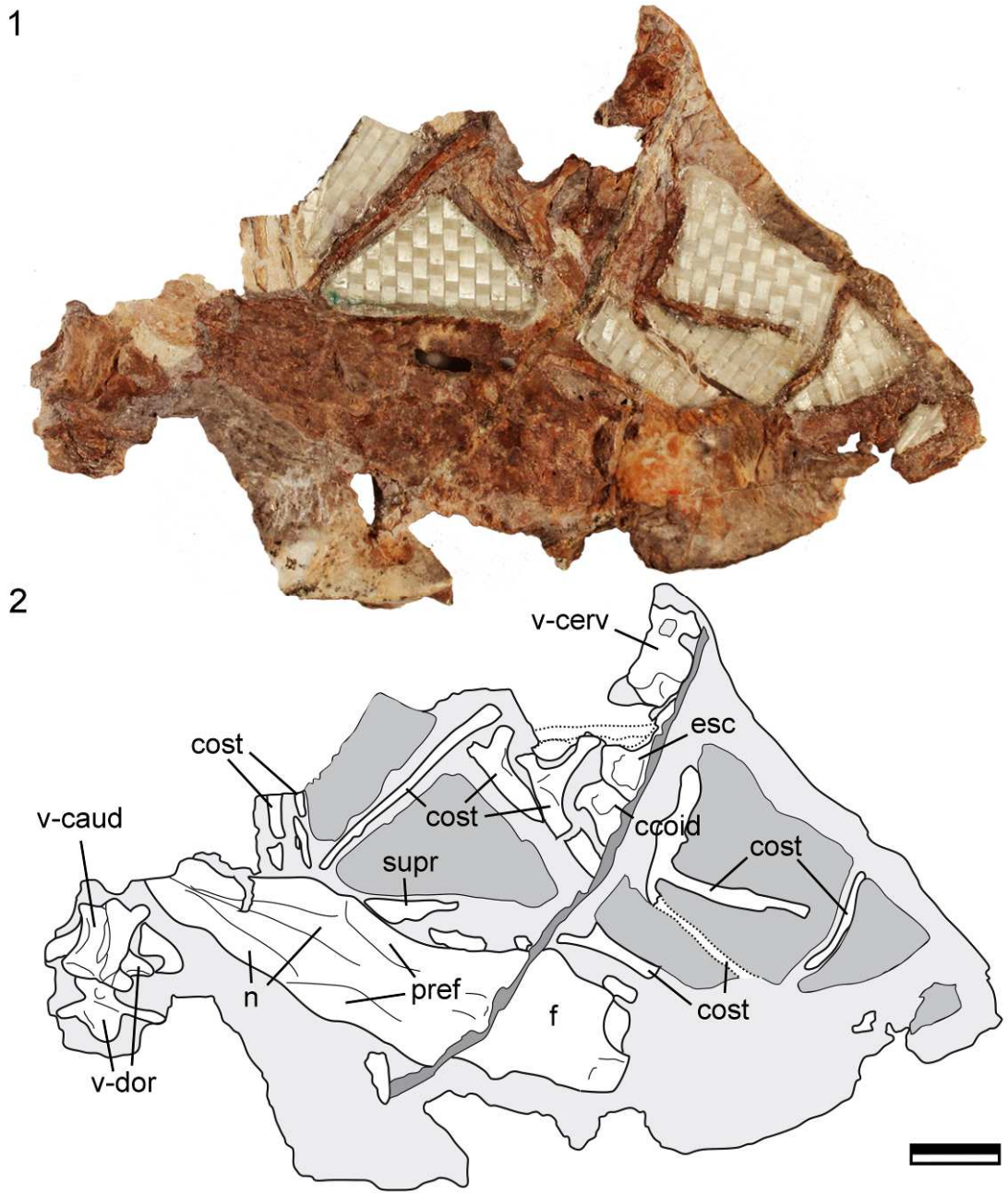


[Figura 3.4a- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-11, techo craneano y elementos postcraneanos del esqueleto axial y apendicular. Abreviaturas: ccoid, coracoides; esc, escápula; l, lacrimal; n, nasal; ?par, supuesto parietal; pref, prefrontal. Las regiones grisáceas van de más oscuro a más claro indicando la presencia de una grieta rellena de pegamento, placa plástica de soporte y roca, respectivamente. las líneas punteadas indican regiones donde fueron extraídas las muestras para la realización de análisis histológicos. El resto de las abreviaturas fueron indicadas en figuras anteriores. Escala equivale a 1 cm.]

escamosal del postorbital, sin formar un receso en forma de bolsillo; límite de la fosa postorbital con forma de cresta ausente en la cara lateral del proceso escamosal del postorbital; salida posterior del foramen del cuadrado (foramen paracuadrático o foramen cuadrático) amplia y orientada lateralmente, delimitada por el ala lateral del cuadrado y el cuadradoyugal; proceso lateral del yugal formando una cresta robusta de inclinación posterodorsal, con el punto más sobresaliente ubicado posteriormente y orientado posterolateralmente

Comentarios sobre la diagnosis enmendada. — Como menciona Sereno (2012), muchas de las características originalmente referidas a *Manidens condorensis* como autapomorfías, corresponden en realidad a características de una amplia distribución, aunque algunas de ellas también fueron interpretadas inicialmente de manera errónea o muy generalizada. El prominente proceso lateral del yugal es una característica compartida con la especie *Heterodontosaurus* (Pol *et al*., 2011a; Sereno, 2012) dentro de Heterodontosauridae, el cual está ausente en *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009) y es desconocida para el resto de las especies (Sereno, 2012). Asimismo, aunque la posición de dicho proceso puede variar entre especímenes (Norman *et al*., 2011), el proceso en *Heterodontosaurus* difiere en forma de aquel observado en *Manidens*. En las características diferenciales entre ambas especies, por ende, se hizo más detalle en los términos anatómicos para describir esta característica, mientras que la posición de dicho proceso dentro del yugal fue omitida.

Pol *et al*. (2011a) menciona la excesiva curvatura que dirige posteriormente al esbelto proceso postorbital del yugal desde el principio de la faceta articular para el postorbital como una característica particular de esta especie. Aunque Becerra *et al*. (2014) también lo menciona y Sereno (2012) se refiere a esta característica como de amplia distribución para Heterodontosauridae, una visión en detalle permite proponer



[Figura 3.4b- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-11, techo craneano y elementos postcraneanos del esqueleto axial y apendicular. Las abreviaturas y otras referencias fueron indicadas en figuras anteriores. Escala equivale a 1 cm.]

una nueva caracterización. El proceso postorbital del yugal posee dos fracturas, sobre los cuales el material está desplazado (orientándolo posteriormente). Estas fracturas están evidenciadas por la disposición desfasada de la concavidad articular del proceso yugal del postorbital en dicho proceso del yugal, un breve desplazamiento entre las

porciones fracturadas, y la superficie de sutura significativamente menos curvada en la cara articular opuesta presente en ambos postorbitales. Considerando estas circunstancias preservacionales, la esbelta condición del proceso postorbital del yugal no está puesta en duda, pero su orientación posteriormente dirigida debiera ser mucho menos pronunciada de lo considerado por Pol *et al*. (2011a), similar a la caracterización más generalizada inferida por Sereno (2012).

Aunque la presencia de una cara articular parietal-postorbital en el postorbital también se observa en *Hypsilophodon* (Galton, 1974a), *Orodromeus* (Scheetz, 1999), *Agilisaurus* (Peng, 1992), *Lesothosaurus* (Sereno, 1991), *Jeholosaurus* (Barrett y Han, 2009), ésta no se encuentra descripta para *Heterodontosaurus* en la extensiva caracterización craneana de la especie realizada por Norman *et al*. (2011), por lo tanto se asume ausente y es desconocida en el resto de las especies dentro de Heterodontosauridae, debido a esto, podría considerarse por el momento, como una autapomorfía de esta especie dentro de Heterodontosauridae.

Contrario a lo mencionado por Pol *et al*. (2011a) y Sereno (2012), la ausencia de fenestra mandibular entre el angular y el dentario no corresponde a una autapomorfía de *Manidens condorensis*, dado que dicha característica no se encuentra presente. Durante el transcurso de esta tesis doctoral, la limpieza intensiva de material rocoso en la mandíbula del holotipo permitió discernir la presencia de una abertura externa de la fenestra mandibular. La presencia de esta característica se verifica en *Heterodontosaurus* (*e.g*., Norman *et al*., 2011) y *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009), mientras que su presencia sólo es supuesta en *Abrictosaurus* (dependiendo del autor, Sereno, 2012), y no está confirmada en *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012), *Echinodon* y *Lycorhinus* (Sereno, 2012), por lo cual su presencia tampoco corresponde a una autapomorfía. De esta forma, en esta tesis se descarta la ausencia de una fenestra

mandibular en *Manidens* como autapomorfía, contrario a lo descripto por Pol *et al*. (2011a) y propuesto por Sereno (2012).

3.3- DESCRIPCIÓN

3.3.1- Espécimen MPEF-PV 3211, cráneo:

Para comenzar una caracterización detallada de los elementos craneanos del espécimen holotipo de la especie *Manidens condorensis*, es necesario en principio, plantear un orden de descripción, para así avanzar sistemáticamente por cada hueso descrito. Para un mejor entendimiento, se comenzará a detallar siguiendo un orden básico descriptivo y de fácil comprensión, basado en el origen embrionario de cada elemento (siendo del dermatocráneo, condrocráneo o esplacnocráneo), como así también en la separación en series craneanas para los huesos del dermatocráneo (Kardong, 1999). Para cada elemento se realizará una caracterización y un posterior análisis comparativo.

Dentro de la familia Heterodontosauridae, los mejores cráneos encontrados hasta la actualidad son todos referidos a la especie *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011; Sereno, 2012). Entre las especies de la familia, *Tianyulong* y *Abrictosaurus* poseen un cráneo relativamente completo, expuesto de un solo lado (derecho e izquierdo, respectivamente) y carecen de un neurocráneo completamente preservado (*e.g*., Thulborn, 1974; Zheng *et al*., 2009). El resto de las especies preservan principalmente aquellos elementos relacionados con el aparato masticatorio como el premaxilar, el maxilar y/o el dentario (*Fruitadens* [*e.g*., Butler *et al*., 2012], *Pegomastax* [Sereno, 2012], *Echinodon* [*e.g*., Galton 1978; Norman y Barrett 2002], *Lycorhinus* [*e.g*., Thulborn, 1970a; Hopson, 1975], *Lanasaurus* [*e.g*., Gow 1975, 1990],

heterodontosáurido de Kayenta sin nombre [Sereno, 2012], heterodontosáurido de Santa Cruz referido a *Heterodontosaurus* sp. [Báez y Marsicano, 2001]). Así, el modelo comparativo de cráneo para la especie *Manidens* seguirá en mayor medida las homologías en posición de los huesos craneanos de *Heterodontosaurus*, la especie de cráneo más completo dentro de la familia Heterodontosauridae.

Teniendo esto establecido, y siguiendo la división en series del dermatocráneo planteada por Kardong (1999), los elementos preservados en MPEF-PV 3211 corresponden al **maxilar** derecho, articulando anteriormente con un fragmento de **premaxilar**, y ambos nasales separados en otro bloque, componiendo así los elementos para la serie facial. Para la serie orbital, se incluyen en este espécimen el **lacrimal** derecho, ambos **prefrontales**, ambos **postorbitales**, el **supraorbital** derecho y un posible **?supraorbital** izquierdo, y el **yugal** izquierdo. Siguiendo hacia atrás en la serie temporal del cráneo, los elementos preservados corresponden al **escamosal** izquierdo, ambos **cuadradoyugales**. Componiendo la bóveda craneana, ambos **frontales** y un probable **parietal**. La serie palatal esta representada por un elemento impar a continuación del basiesfenoides que se refiere al **paraesfenoides**, y el **pterigoides** derecho. Finalmente, la serie mandibular está representada por todos los huesos mandibulares excepto el predentario. La mandíbula derecha muestra un mejor grado de preservación, mientras que el arco mandibular izquierdo se encuentra dañado y parcialmente cubierto posteriormente, preservando al **dentario**, **surangular**, **angular**, **prearticular**, **esplenial** y **coronoides**, todos elementos pares.

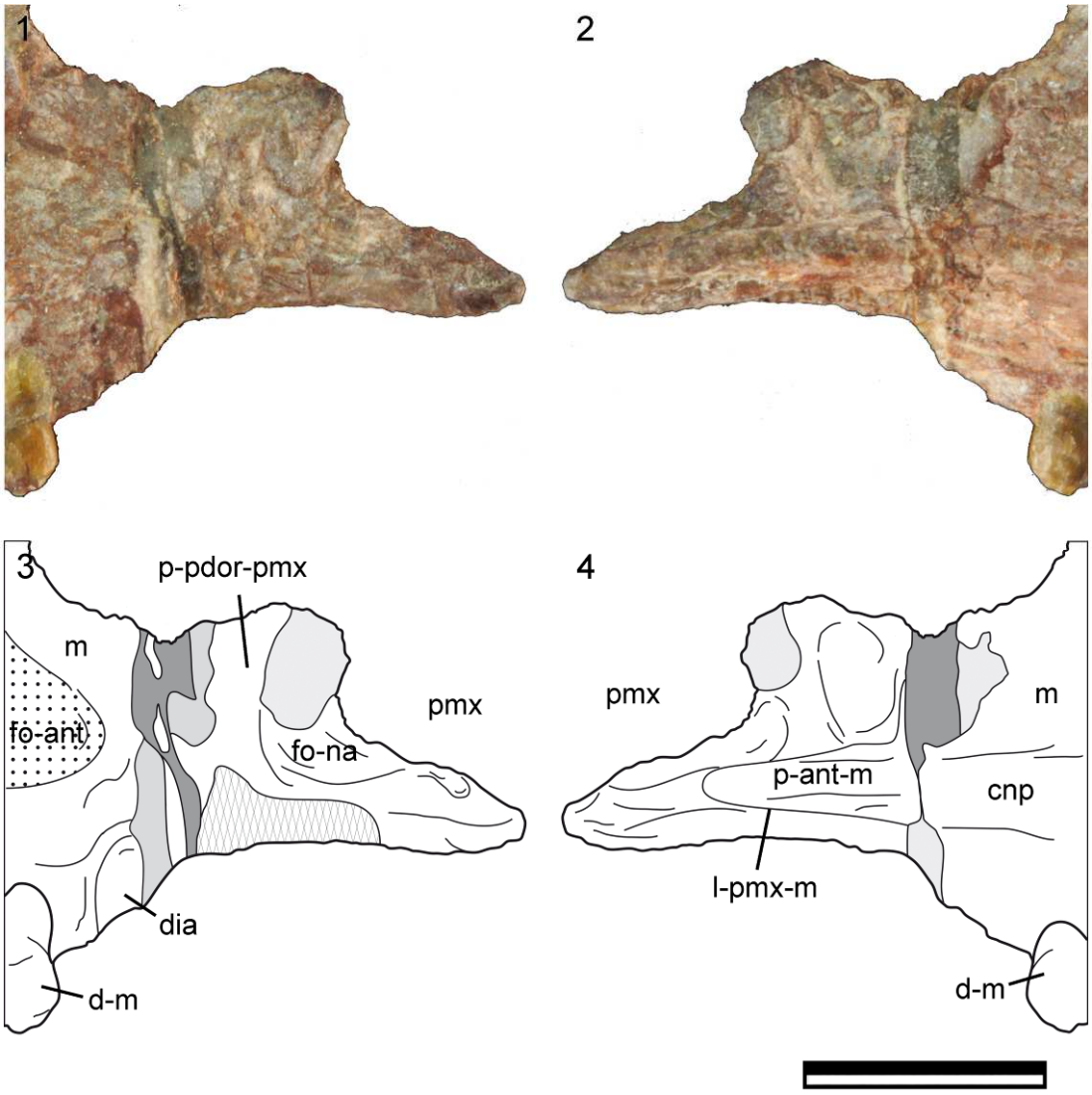
Los huesos derivados del esplacnocráneo preservados en el holotipo de la especie *Manidens condorensis* son pocos, incluyendo ambos **cuadrados**, y ambos **articulares** (siendo más evidente aquel encontrado en la rama mandibular derecha), mientras que el resto de los elementos derivados del esplacnocráneo no se encuentran

preservados. Ambos cuadrados serán descriptos junto con los elementos de la serie temporal, mientras que el articular será incluido junto con el resto de los elementos correspondientes a la serie mandibular.

Por último, los elementos derivados del condrocráneo se encuentran articulados, siendo estos el **supraoccipital**, ambos **exoccipitales**, el **basioccipital**, el **basiesfenoides**, parte del **proótico-opistótico** y, aunque poco probable, parte de ambos **laterosfenoides**. La región occipital y elementos esfenoidales asociados serán descriptos después de los elementos del dermatocráneo.

3.3.1.1- Generalidades. — Algunas características craneanas del holotipo de la especie fueron mencionadas en bibliografía recientemente publicada, incluyendo características de proporciones dentro del cráneo y particularidades en la dentición (Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2014). Entre ellas, Pol *et al*. (2011a) plantea algunas reflexiones sobre el largo mandibular (63 mm excluyendo al predentario, el cual no se encuentra preservado), mencionando estimaciones en largo mandibular completo y craneano completo basado en *Heterodontosaurus* y otros Ornithischia basales. Las estimaciones planteadas llevaron a concluir un largo craneano similar al mencionado para la especie *Fruitadens*, uno de los Ornithischia más pequeños del mundo (Butler *et al*., 2010). Asimismo, Pol *et al*. (2011a) menciona la presencia de una región antorbital corta (evidenciada por el largo estimado del maxilar), una órbita redonda y de gran tamaño (evidenciada por la morfología del yugal y el postorbital) y una fenestra infratemporal anteroventralmente más angosta que la órbita que rápidamente incrementa su amplitud anteroposterior en su porción más dorsal. Estas características mencionadas serán abordadas posteriormente.

3.3.1.2- Premaxilar (Fig. 3.5). —La reinterpretación del material fósil del espécimen holotipo no solo permitió orientar de manera correcta al maxilar, sino que también permitió determinar la preservación de parte del premaxilar derecho (Fig. 3.5). El premaxilar corresponde a un hueso muy dañado y ubicado en posición natural, anterior al maxilar derecho. La zona de articulación premaxilar-maxilar se encuentra recorrida por una fractura rellena de sedimento, por lo que solo parte del contacto premaxilar-maxilar puede observarse (Fig. 3.5). Más detalladamente, parte del proceso anterior del maxilar sobrepasa la mencionada línea de fractura y recorre medialmente al premaxilar, aunque debido al daño de esta región las características del contacto premaxilar-maxilar no pueden asegurarse. Teniendo en cuenta la naturaleza fragmentaria del hueso, la cara lateral expone el mejor grado de preservación en relación al resto del fósil (Fig. 3.5). En esta vista, el premaxilar esta fracturado en la región más rostral y a la altura del proceso anterodorsal del premaxilar (el cual divide anteriormente a las narinas), mientras que la preservación del margen bucal del premaxilar es pobre, el proceso posterolateral del premaxilar se encuentra posterodorsalmente incompleto, y la extensión posterior del proceso medial del premaxilar no puede caracterizarse. En la base del proceso anterodorsal del premaxilar (porción más anterior preservada del hueso) comienza a delimitarse la fosa subnarial, cuyo tamaño ocupa aproximadamente un 30% de la superficie lateral preservada. Aunque la fosa subnarial esta rostralmente incompleta, puede apreciarse posteriormente el límite de la misma, cuyo extremo más posterior no se extiende por detrás de la base del proceso posterolateral del premaxilar, tomando una forma más similar a *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009) que a *Heterodontosaurus* (Sereno,



[Figura 3.5- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-10, detalle del premaxilar en vista lateral (1, 3) y medial (2, 4) en fotografía (1, 2) y esquemas (3, 4). Abreviaturas: cnp, cresta nasopalatina; dia, diastema; d-m, diente del maxilar; fo-ant, fosa antorbital; fo-na, fosa nasal; l-pmx-m, línea de sutura premaxilar-maxilar; m, maxilar; pmx, premaxilar; p-ant-m, proceso anterior del maxilar; p-pdor-pmx, proceso posterodorsal del premaxilar. La región punteada señala la fosa antorbital deprimida, la trama de líneas cruzadas señala una región dañada del margen del premaxilar, los grises indican presencia de roca (claro) y pegamento (oscuro). Escala equivale a 5mm.]

2012). La porción más dorsal y anterior preservada del proceso posterolateral que limita el margen posterior de la narina externa se encuentra parcialmente cubierta por sedimento. Por debajo de esta cobertura de sedimento (en una vista medial del premaxilar, Fig. 3.5), la fosa subnarial continúa sobre el borde anterior del proceso posterolateral del premaxilar y se trunca antes de llegar a la porción más dorsal

preservada del mismo. De esta forma, en una vista interna del premaxilar, se puede caracterizar el alcance dorsal de la fosa subnarial y la silueta del margen ventroposterior de la narina externa (Fig. 3.5). Asimismo, también puede verificarse que el margen dorsal de la narina externa no está preservado. En la porción más rostral de la fosa subnarial en vista lateral, se observa una levemente excavada incidencia similar a un canal vascular, pero ésta se encuentra muy cercana al margen ventral del premaxilar y no se encuentra asociada a ningún foramen. Siguiendo homologías en posición con el resto de Heterodontosauridae y evitando confusiones, esta incidencia podría relacionarse más a un artefacto preservacional que a la presencia del foramen anterior del premaxilar, por lo que se infiere que dicho foramen no se encuentra incluido en la porción de la fosa subnarial preservada (*e.g*., Sereno, 2012). En una visión comparativa, la base del proceso posterolateral del premaxilar parece formar un ángulo recto a levemente agudo con respecto al margen lateroventral del mismo (inferido siguiendo el mismo ángulo que la superficie palatal del premaxilar), mientras que en el resto de los heterodontosáuridos, el ángulo formado entre ambos elementos es más abierto, dándole forma a la característicamente alargada posterodorsalmente narina externa (Zheng *et al*., 2009, fig.1d-e; Sereno, 2012). En vista palatal, y en comparación con *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), puede observarse que el margen lateral del premaxilar no se encuentra preservado (la superficie lateral del premaxilar se encuentra excavada en comparación con la superficie lateral del maxilar), pero en la cara palatal parece estar preservada parte del contorno de la cavidad que aloja el predentario en el premaxilar al cerrarse las mandíbulas (Fig. 3.5). La posición del margen bucal del premaxilar con respecto a la hilera dentaria maxilar no puede caracterizarse debido al probable desfasaje existente entre ambos elementos al ser separados por una línea de fractura ya que este margen no está completamente preservado. No hay rastro alguno de

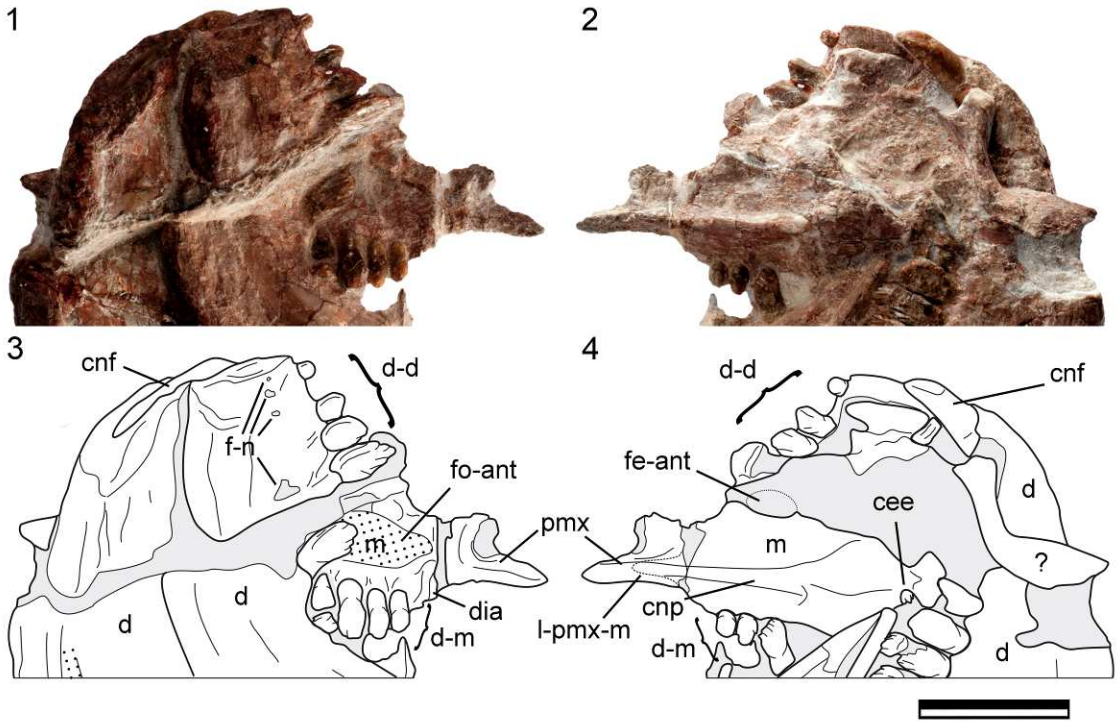
las coronas dentarias del premaxilar, por lo que su caracterización no puede ser realizada.

3.3.1.3- Maxilar (Fig. 3.6). — Aunque la identificación del maxilar como elemento óseo fue acertada por Pol *et al*. (2011a), la descripción del elemento está basada en una orientación errónea, llevando también a interpretaciones incorrectas. Una observación más detallada del elemento permitió en este trabajo doctoral orientar y justificar esta orientación de una forma más detallada, por lo que en esta descripción se enmendará aquellas características presentadas por los autores en la descripción original de *Manidens*. En principio, el maxilar se encuentra preservado de manera incompleta, desde la porción más anterior hasta sobrepasando la parte media, sin preservarse el contacto maxilar con el yugal, el lacrimal o el nasal. Este elemento se encuentra exponiendo mayoritariamente la cara medial, mientras que la cara lateral del mismo apoya sobre el dentario izquierdo fracturado (Fig. 3.6). La vista interna del maxilar nos otorga un panorama de la cavidad nasal anterior delimitada por el maxilar, como así también parte de la cavidad bucal y el paladar anterior, por detrás del premaxilar. Las regiones bucal y nasal se encuentran separadas por una cresta de disposición anteroposterior muy prominente, en esta tesis denominada como *cresta nasopalatina*. La prominencia de la cresta nasopalatina, en comparación con el prominente límite ventral de la fosa antorbital con forma de cresta y disposición horizontal característico de los heterodontosáuridos (*e.g.*, *Tianyulong* [Zheng *et al*., 2009], *Heterodontosaurus* [Norman *et al*., 2011]) hizo que Pol *et al*. (2011a) confundieran la identidad de ambas estructuras. Comparativamente con *Heterodontosaurus*, aunque el límite ventral de la fosa antorbital es similarmente prominente con la cresta nasopalatina aquí descripta, este límite ventral de la fosa antorbital forma una cresta prominente que abruptamente

se profundiza tanto en la fosa antorbital como en el margen alveolar del maxilar (marcando la conspicua emarginación de los dientes de la mejilla [Norman *et al*., 2011]), un cambio no observado en *Manidens*. De esta forma, se reinterpreta el límite ventral prominente de la fosa antorbital descripto por Pol *et al*. (2011a), como la cresta nasopalatina que no solo estaría separando la cavidad nasal de la bucal, sino que también se encuentra delimitando el margen lateral de la coana. En base a esta nueva orientación, se identifica al maxilar preservado como el maxilar derecho (contrario a Pol *et al*. [2011a], quienes lo interpretaron como maxilar izquierdo). Solo el margen lateral de la coana esta delimitado por la cresta nasopalatina, mientras que el límite anterior, posterior y medial no está preservado. En vista medial del maxilar, el límite más dorsal es de margen irregular desde la fractura anterior que separa al premaxilar del maxilar, hasta el punto más posterior preservado, exceptuando parte del margen dorsal que es característicamente redondeado y continuo. Este segmento redondeado del margen dorsal de la maxilar es aquí referido al límite ventral de la fenestra antorbital en vista interna. Comparando con lo descripto por Pol *et al*. (2011a), la amplitud y localización de la fenestra antorbital no varía demasiado, siendo ésta un poco más grande y localizada más posteriormente. Aunque comparativamente esta fenestra comparte una posición similar a la fenestra antorbital anterior (Norman *et al*., 2011; o fenestra antorbital accesoria según Sereno [2012]) en *Heterodontosaurus tucki*, no pueden discutirse homologías entre fenestras de ambas especies. La escasa preservación de los márgenes dorsal y posterior del maxilar en MPEF-PV 3211 y la falta de una vista lateral del maxilar no permiten discernir si el límite de fenestra observado corresponde a la fenestra antorbital o a la accesoria descripta en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). Aunque la presencia de una hilera de forámenes alveolares (forámenes de dientes de reemplazo) abiertos en la cara medial del maxilar está ampliamente distribuida en

Ornithischia (*e.g.*, *Scutellosaurus* [Colbert, 1981], *Lesothosaurus* [Sereno, 1991], *Jeholosaurus* [Han *et al*., 2012], *Psittacosaurus* [Sereno, 2010]), la región del maxilar por encima de la hilera dentaria preservada carece de forámenes alveolares de dientes de reemplazo abiertos al paladar. Esta característica dentro de Ornithischia (Sereno, 1991), tampoco se observa en otros heterodontosáuridos (Norman *et al*, 2011; Sereno, 2012), algo esperable en *Manidens condorensis* dada su afinidad taxonómica.

La cara lateral del maxilar solo se encuentra expuesta en su porción más anterior, en donde algunas características de Heterodontosauridae pueden ser observadas (Fig. 3.6). Anterior al inicio de la hilera de dientes del maxilar e inmediatamente después de la fractura que separa a este elemento del premaxilar, existe un truncamiento abrupto del hueso y un leve desnivel entre el premaxilar y el maxilar. Este cambio abrupto del nivel lateral de la maxilar previo a su articulación con el premaxilar forma un margen bien definido y verticalmente dispuesto, similar al límite posterior de la diastema con forma de arco, una característica típicamente presente en todos los taxones del linaje Heterodontosauridae (Crompton y Charig 1962; Gow 1975; Zheng *et al*., 2009; Butler *et al*., 2010; Sereno 2012). En este caso, se asume que este truncamiento anterior del maxilar formando un límite escalonado con respecto al premaxilar, formaba parte del borde posterior del diastema con forma de arco, que resguarda al alargado caniniforme del dentario. Comparando con lo caracterizado por Pol *et al*. (2011a), esta diastema anterior a la hilera de dientes había sido originalmente considerada como pequeña o ausente, una interpretación que claramente dependió de la orientación previa del maxilar. Nuevas interpretaciones sobre el material holotipo de la especie *M. condorensis* permiten afirmar la existencia de una diastema entre premaxilar y maxilar, y aunque su verdadera forma no se encuentra completamente preservada ya



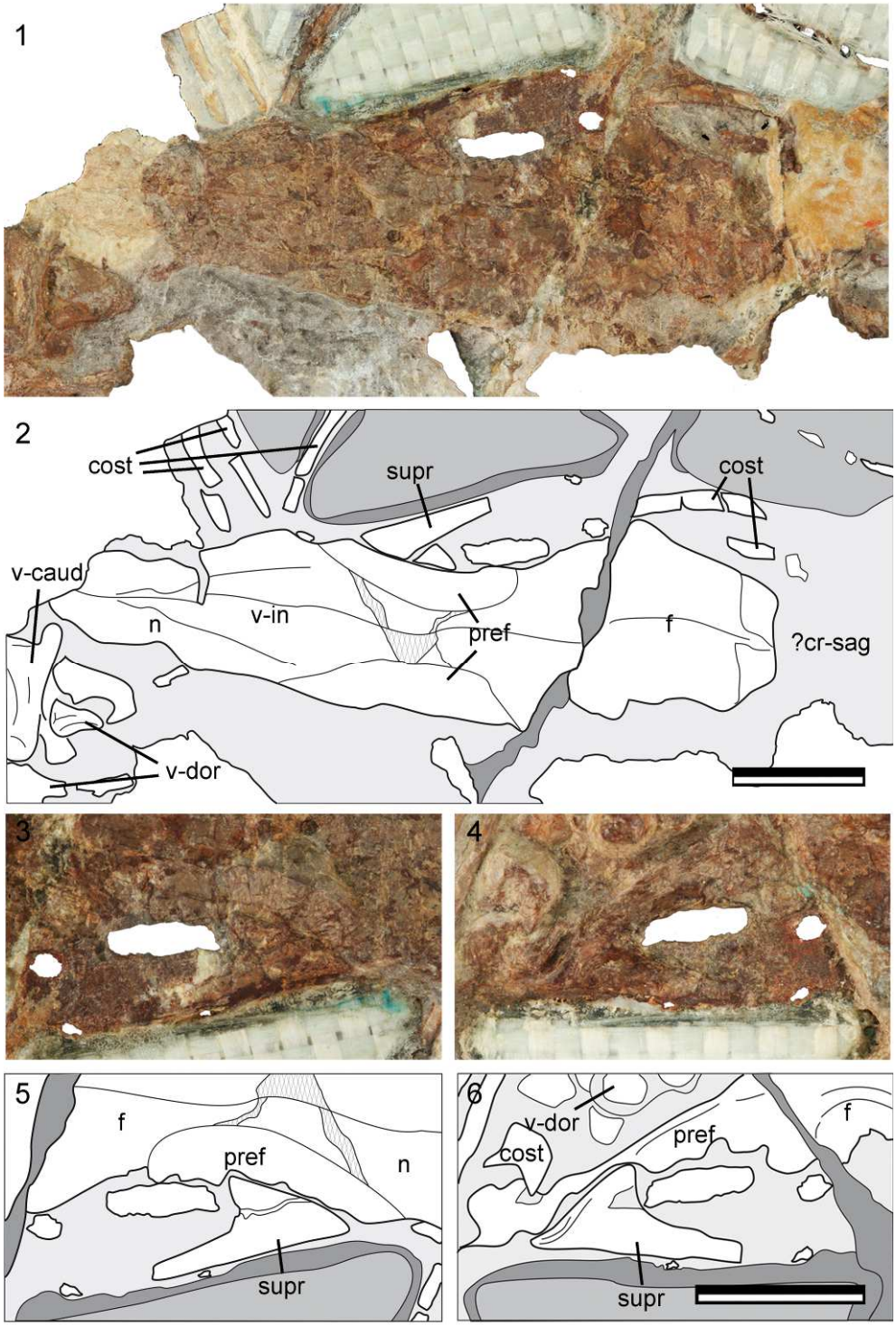
[Figura 3.6- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-10, detalle del maxilar en fotografía (1, 2) y esquemas (3, 4), en vista lateral (1, 3) y medial (2, 4). Abreviaturas: cee, corona en erupción; cnp, cresta nasopalatina; dia, diastema; d-d, dentición del dentario; d-m dentición del maxilar; f-n, forámenes nutricios; fe-ant, fenestra antorbital; l-pmx-m, línea de sutura premaxilar-maxilar en vista medial. El resto de las abreviaturas, regiones punteadas y coloreadas fueron detalladas en figuras anteriores. Escala equivale a 1cm.]

que solo se dispone del margen posterior, se condice con el diente caniniforme presente en la hilera de dientes del dentario (Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2014). Por detrás de esta diastema, el inicio de la hilera dentaria marca también el inicio de la fosa antorbital, la cual se encuentra separada de la región alveolar del maxilar por un leve desnivel. Aunque la prominencia de este desnivel es leve comparada con la cresta con forma de estante presente en otros heterodontosáuridos, parece ser más sobresaliente lateralmente a medida que se dirige posteriormente. Esta característica se asemeja más a la condición de *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012) y *Tianyulong* (Sereno 2012) que a *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), *Lanasaurus* (Gow, 1975) y *Abrictosaurus* (Sereno, 2012). La presencia de esta cresta horizontalmente dispuesta entre la fosa

antorbital y la región alveolar caracteriza la emarginación del la hilera dentaria. En base a esta nueva interpretación, la emarginación de la hilera dentaria es menor a lo considerado por Pol *et al*. (2011a), siendo poco desarrollada al menos en la región anterior, como en *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012). La emarginación de la hilera de dientes y el resto de la fosa antorbital en la región maxilar posterior no puede apreciarse, ya que se encuentra cubierta por el dentario izquierdo (Fig. 3.6). En vista lateral, la presencia de forámenes neurovasculares alineados de manera arqueada por encima de la hilera de dientes del maxilar es asociado a la presencia de mejillas musculares (Sereno, 2012). En *Manidens*, estos forámenes neurovasculares no se observan para la región del maxilar expuesta lateralmente, mientras que están presentes en *Heterodontosaurus*, *Lycorhinus*, *Abrictosaurus*, *Echinodon* (Sereno, 2012) y *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012).

3.3.1.4- Nasales (Fig. 3.7). — El material preservado incluye dos elementos articulados entre sí en su contacto medial, y con ambos frontales y ambos prefrontales posteriormente. Aunque la exposición parcial y preservación fragmentaria de estos elementos no permite caracterizar de forma detallada su anatomía, su silueta en vista dorsal y la correcta comparación con *Heterodontosaurus* permiten caracterizar y delimitar estos huesos (Fig. 3.7). Los nasales son simétricos en anatomía con respecto a la línea de sutura medial, denotando un bajo grado de deformación. Estos elementos pares y articulados en su línea media solo están expuestos en vista dorsal, por lo que solo la porción dorsal de los mismos puede ser descripta. En su región anterior y a partir del contacto medial, ambos elementos desarrollan una forma globosa dorsalmente, la cual está incompleta en su lado derecho, pero completa en su lado izquierdo. La contribución al margen de las narinas externas por parte de los nasales no puede ser

caracterizada dado que esta región se encuentra cubierta (lado izquierdo) o incompleta (lado derecho). Ventralmente, la porción anterior del nasal forma una superficie cóncava (notorio en el nasal derecho ventralmente expuesto), delimitando la región anterior de la cavidad nasal. Posterior a esta región globosa de los nasales y en vista dorsal, se observa una constricción en la silueta dorsal de ambos nasales con dirección medial. Al comparar con *Heterodontosaurus tucki* (Norman *et al*., 2011) y en vista dorsal, esta constricción medial de los nasales se corresponde lateralmente con la posición de la diastema premaxilar-maxilar que aloja la corona caniniforme del dentario al cerrarse las mandíbulas. Asimismo, la silueta dorsal de los nasales en la región de la constricción hace considerar que esta característica es más notoria en *Manidens condorensis* que en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). En vista dorsal en cada nasal, entre el límite lateral de los nasales y la línea de sutura medial entre los nasales, existe una cresta anteroposteriormente dispuesta y paralela al límite lateral de los nasales. Ambas crestas se extienden desde el punto más anterior preservado de los nasales hasta el contacto con el prefrontal, delimitando una profunda cavidad en forma de "V" denominada surco o fosa internasal (en *Heterodontosaurus* definida como *internasal sulcus*; Norman *et al*. [2011]). Anteriormente, las crestas que delimitan el surco internasal se vuelven más amplias y le dan la mencionada forma globosa a los nasales. Esta globosidad anterior de los nasales forma los límites de una menos conspicua fosa internasal, restringida solo a la línea de sutura medial entre nasales. Comparativamente, *Heterodontosaurus* posee característicamente una fosa narial o surco internasal de disposición dorsal a los nasales y a lo largo de la línea media de sutura y delimitada por crestas laterales dorsalmente redondeadas, como en el espécimen aquí descripto. Por otro lado, la región anterior de los nasales por delante de la constricción lateral anteriormente mencionada es dorsalmente menos globosa, las



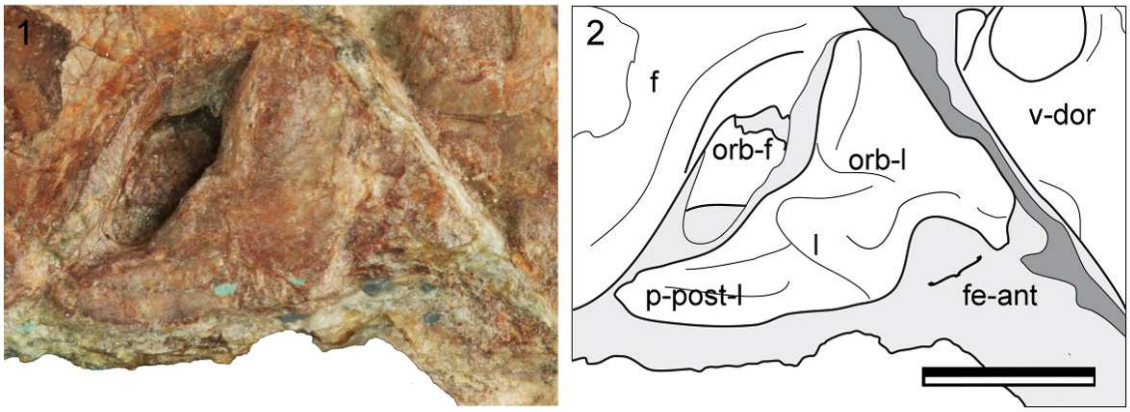
[Figura 3.7- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-11, vista dorsal del cráneo. 1-2, vista dorsal del cráneo desde los nasales y hasta el margen posterior de los frontales, imagen fotográfica (1) y esquema (2); 3-6, detalle del supraorbital y prefrontal derechos en posición natural en vista dorsal (3,5) y ventral (4,6), en imagen fotográfica (3-4) y esquemas (5-6). Abreviaturas: v-in, vacuidad internasal; ?cr-sag, posible contribución del frontal a la cresta sagital. Para el resto de las abreviaturas y referencias de grises ver figuras anteriores. Escala equivale a 1cm.]

crestas que delimitan al surco internasal son menos amplias lateromedialmente y menos altas dorsalmente, y delimitan una más somera fosa internarial. Una particularidad histológica que puede observarse en la superficie de nasales anterior a la constricción lateral de la silueta dorsal de los nasales, es la presencia de abundantes vasos y canalículos abiertos al exterior, no haciendo referencia a la presencia de un pico corneo como suele verse en el margen rostral del premaxilar (Norman *et al*., 2004c), sino más bien como se suele citar para huesos en crecimiento (Tumarkin-Deratzian, 2003, 2009 Cerda y Chinsamy, 2012). Posteriormente, el contacto con ambos prefrontales y con ambos frontales puede delimitarse, aunque este contacto se encuentra incompleto. Mientras que el contacto nasal-prefrontal del lado izquierdo se encuentra casi completamente preservado, el contacto nasal-prefrontal derecho es solo parcial. Solo parte de la extensión posterior del nasal que se solapa con el frontal del lado izquierdo se encuentra preservado por detrás del contacto nasal-prefrontal, mientras que esta misma región está incompleta desde la mitad del contacto nasal-prefrontal y posteriormente en el lado derecho. La ausencia de esta extensión posterior del lado derecho expone la cara articular dorsal del frontal derecho con el nasal, evidenciando el contacto solapado entre ambos huesos, como en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). Similar a *Heterodontosaurus*, el contacto nasal-prefrontal se continúa posteriormente a lo largo del preservado contacto nasal-frontal hasta ser truncado por una fractura, aunque esta línea de sutura es curva con concavidad orientada lateralmente, en vez de ser mayoritariamente recta como el mencionado taxón. Se estima que posteriormente los nasales se disponen por sobre los frontales hasta aproximadamente el tercio anterior de la órbita, no siendo muy distinto a lo caracterizado en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). Lateralmente, no se observa ningún contacto entre los nasales y ambos procesos posterolaterales del premaxilar.

3.3.1.5- Prefrontales (Fig. 3.7). — Como en el caso de los nasales, ambos prefrontales solo están expuestos en vista dorsal, y solo el prefrontal derecho en vista ventral. El margen lateral de ambos prefrontales forma el límite dorsal de la orbita. El borde que delimita dicha órbita en el prefrontal no parece estar ornamentado, aunque esta afirmación es dudosa debido a la pobre preservación de todo el techo craneano. La línea de sutura nasal-prefrontal en vista dorsal abarca desde la mitad posterior de los nasales, y parece extenderse posteriormente hasta alcanzar la región media de la órbita, aunque las líneas de sutura no son lo suficientemente claras. En vista ventral, el prefrontal derecho muestra una superficie cóncava dorsoventralmente y levemente cóncava anteroposteriormente que marca la contribución de este hueso a la superficie interna de la cuenca ocular. Esta vista está preservada desde el contacto supraorbital-prefrontal hasta alcanzar el contacto prefrontal-frontal, aunque en esta vista dicho contacto está ocluido por la presencia de una fractura, la cual produce un desfasaje entre la región rostral y ambos frontales. Esta vista preserva la forma de la cuenca ocular tanto en forma anteroposterior como lateromedial, desde el borde ocular dorsal hasta presumiblemente el contacto medial con el frontal y el nasal derechos. Asimismo, esta vista ventral expone de forma muy leve una superficie plana de orientación lateroposterior que marca el contacto articular entre el supraorbital y el prefrontal. Debido a que en vista ventral la región medial y ventral del prefrontal posee una pobre preservación, no puede caracterizarse ningún tipo de contacto con el frontal, lacrimal o nasal en vista ventral. Resumidamente, desde la contribución al margen de la órbita otorgada por los prefrontales, este elemento forma una superficie plana dorsalmente y ventralmente se engrosa, tomando una forma subtriangular si se aprecia en sección transversal. En comparación con *Heterodontosaurus*, los prefrontales parecen ser

ligeramente más grandes en vista dorsal que aquellos figurados en la reconstrucción del cráneo de la especie (Norman *et al*., 2011, fig. 12).

3.3.1.6- Lacrimal (Fig. 3.8). — Existe un elemento preservado junto con ambos frontales y ambos nasales que morfológicamente permite con seguridad referirlo al lacrimal derecho (Fig. 3.4a, l; Fig. 3.8). Este elemento únicamente expone su cara lateral, incluyendo aquella porción del cuerpo principal del lacrimal que participa delineando anteroventralmente el margen de la órbita. Este elemento fusiforme que típicamente limita dorsalmente el margen anteroventral de la órbita y ventralmente el margen posterodorsal de la fenestra antorbital en ornitisquios basales y ornitópodos no dryomorfos, esta incompleto. El proceso anterior y el límite anterodorsal del lacrimal, aquel margen que en *Heterodontosaurus* contacta anteriormente con el proceso posterolateral del premaxilar, dorsalmente con el prefrontal y forma lateralmente una

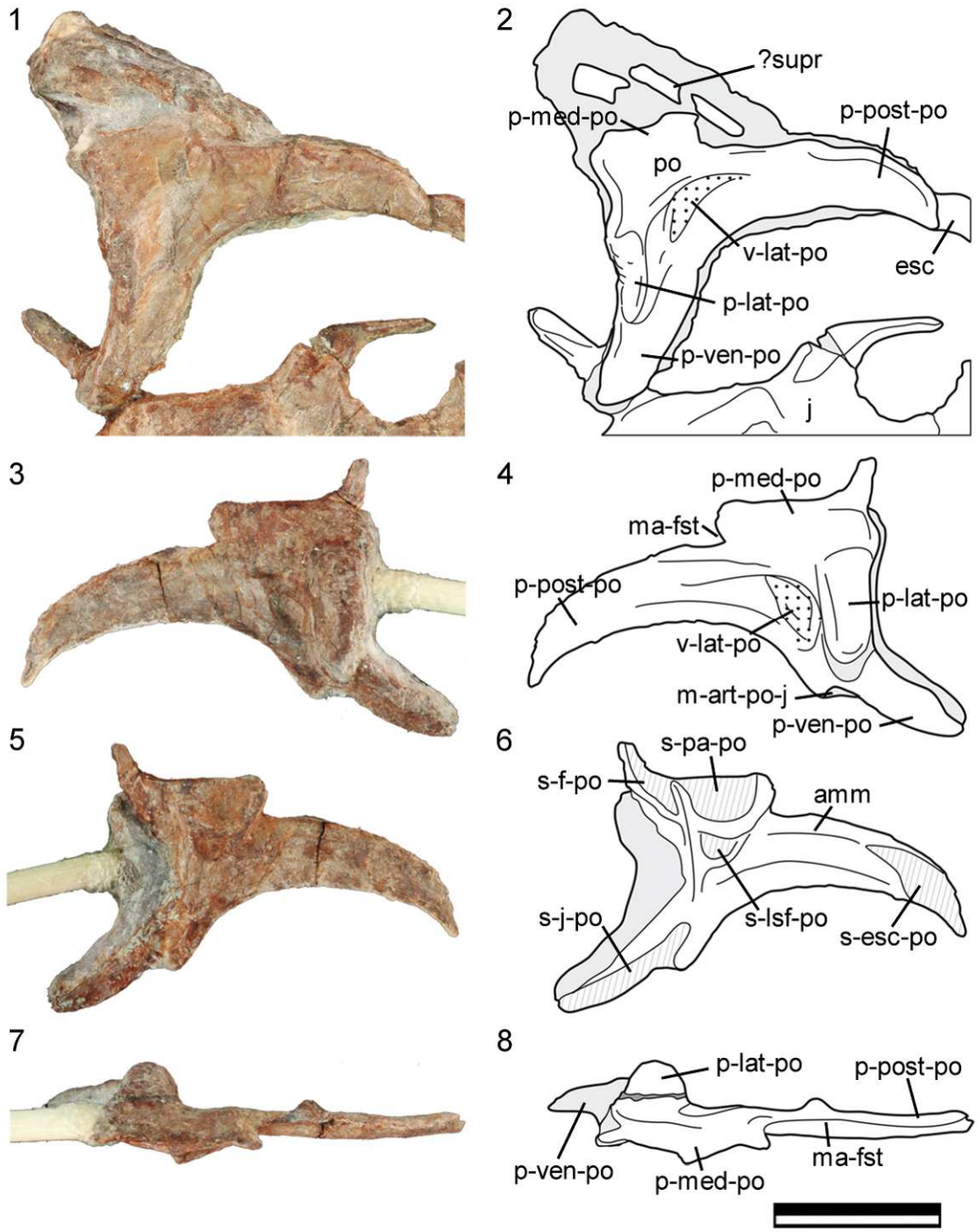


[Figura 3.8- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-11, lacrimal derecho en vista lateral, en imagen fotográfica (1) y esquema (2). Abreviaturas: orb-f, contribución a la superficie interna de la órbita por parte del frontal; orb-l, contribución al margen de la órbita por parte del lacrimal; p-post-l, proceso posterior del lacrimal. Para el resto de las abreviaturas y referencias de grises ver figuras anteriores. Escala equivale a 5mm.]

faceta plana para la articulación con el supraorbital que se continúa dorsalmente en la superficie lateral del prefrontal (Norman *et al*., 2011), no está preservado, presumiblemente debido a su naturaleza desarticulada o a la presencia de una extensa línea de fractura en esta región del lacrimal (Fig. 3.8). Ya que se encuentra anterior y dorsalmente incompleto y desarticulado, no puede asegurarse que exista contacto entre los nasales y el lacrimal o si este contacto es ocluido por el proceso posterolateral del premaxilar y por la articulación con el premaxilar, como ocurre en *Heterodontosaurus*. La ausencia del proceso anterior del lacrimal también implica que la contribución engrosada al margen dorsal de la fenestra antorbital externa (incluyendo homologías hipotéticas a la fenestra antorbital anterior y posterior, y a la fosa antorbital en la especie *Heterodontosaurus* [Norman *et al*., 2011]), no puede caracterizarse. Ventralmente, el margen posterior de la fenestra antorbital si está preservado, mientras que por debajo del mismo no hay preservado ninguna contribución a la superficie lateral de fosa antorbital por parte del lacrimal, contrario a *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), aunque no puede asegurarse que se deban a diferencias anatómicas interespecíficas o se trate de causas preservacionales. Anteriormente, el margen ventral del lacrimal posee una silueta semicircular de orientación ventral y está lateralmente engrosado. Esta región anterior cóncava ventralmente se infiere que limita dorsal y posteriormente a la fenestra antorbital posterior, homóloga en posición a *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), aunque difiriendo de éste en que el límite no está deprimido e incluido dentro de la fosa antorbital, sino que en *Manidens* estaría formando parte del límite engrosado de la fenestra antorbital del lacrimal. La contribución a la superficie interna de la órbita por parte del lacrimal, junto con la presencia y disposición del foramen para el canal lacrimal no puede caracterizarse, debido a que esta región esta cubierta de roca. El margen orbital y el de la fenestra están engrosados solo en la región central del lacrimal,

el proceso posterior del lacrimal que se alarga hasta contactar con el yugal no muestra un reborde abultado. Similar a *Heterodontosaurus*, el cuerpo principal del lacrimal muestra una depresión limitada por los márgenes engrosados que contribuyen al límite de la órbita y de la fenestra antorbital, aunque en *Manidens* esta fosa es más somera y con bordes engrosados menos desarrollados.

3.3.1.7- Postorbitales (Fig. 3.9). — Ambos postorbitales están preservados en el material holotipo de la especie. El postorbital izquierdo se encuentra expuesto en vista lateral (y un poco laterodorsal) en uno de los bloques asociado con el escamosal y el yugal izquierdos (Fig. 3.2, 3.9), mientras que el postorbital derecho fue encontrado desarticulado y asociado al resto del material holotipo (Fig. 3.1), el cual durante la preparación fue expuesto en su totalidad (Fig. 3.9). El postorbital es un elemento trirradiado, con un proceso posterior alargado, un proceso anterior breve en longitud y un proceso ventral de longitud mayor al proceso posterior (Pol *et al*., 2011a). Este elemento trirradiado típicamente limita el vértice posterodorsal de la órbita, el vértice anterodorsal de la fenestra infratemporal y el vértice anterolateral de la fenestra supratemporal, como en otros ornitisquios. Posee un proceso lateral bien desarrollado y prominente lateralmente, cuya base se extiende hacia el margen posterodorsal de la órbita, justo por debajo de la unión entre las ramas anterior y ventral del postorbital, como en *Lesothosaurus* (Sereno 1991), *Orodromeus* (Scheetz, 1999) y varios saurisquios (*e.g*., Sereno y Novas 1994). En *Manidens*, este proceso se vuelve más prominente cuanto más ventralmente se dirige, siendo de prominencia lateral máxima justo en su punto más ventral, donde luego se trunca abruptamente cercano al punto medio del proceso ventral del postorbital, formando un extremo ventral redondeado. El proceso lateral del postorbital limita anteriormente una fosa en la región central del



[Figura 3.9 - *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-9, postorbital izquierdo en articulación parcial con el escamosal y asociado a la región temporal izquierda (1-2), y espécimen MPEF-PV 3211-7, postorbital derecho (3-8). Abreviaturas: amm, anclaje de la musculatura mandibular; ma-fst, contribución al límite de la fenestra supratemporal del postorbital; m-art-po-j, muesca articular postorbital-yugal en vista lateral; p-lat-po, proceso lateral del postorbital; p-med-po, proceso medial del postorbital; p-post-po, proceso posterior del postorbital; p-ven-po, proceso ventral del postorbital; s-e-po, superficie articular postorbital-escamosal; s-f-po, superficie articular frontal-postorbital; s-j-po, superficie articular yugal-postorbital, incluyendo más proximalmente la mencionada m-art-po-j; s-lsf-po, superficie articular laterosfenoides-postorbital; s-pa-po, superficie articular parietal-postorbital; v-lat-po, vacuidad

lateral del postorbital. Referencias al resto de las abreviaturas, coloración y tramas es presentado en figuras anteriores. Escala equivale a 5mm.]

postorbital, pero no limita dorsalmente la mencionada fosa, debido a que no se desarrolla posteriormente desde su base. El proceso lateral del postorbital se extiende más distalmente a lo largo del proceso ventral del postorbital que la mencionada depresión del cuerpo del postorbital ubicada posterior a este proceso. Comparativamente dentro de Heterodontosauridae, la única especie que presenta un postorbital completo corresponde a *Heterodontosaurus tucki*, excluyendo de este conjunto a la especie *Pegomastax africanus*. En *Pegomastax* (*sensu* Sereno, 2012), el elemento descripto como postorbital morfológicamente simple, es anatómicamente más similar a un cuadradoyugal que a un postorbital si se considera comparativamente estos elementos preservados en *Manidens condorensis*, por lo que en esta descripción es interpretado como un cuadradoyugal y no como un postorbital (*contra* Sereno, 2012). *Heterodontosaurus* posee un proceso lateral del postorbital similar a *Manidens*, pero éste se encuentra en la unión entre las ramas anterior y ventral del postorbital, y no por debajo de esta unión como en *Manidens*. Posterior a este proceso, el postorbital de *Manidens* posee una depresión profunda o fosa, recordando a la condición presente en *Heterodontosaurus tucki* (SAM-PK-K337), pero esta depresión es de ubicación más posterodorsal al proceso lateral del postorbital, mientras que en *Heterodontosaurus* esta depresión se ubica posteroventralmente. Por ubicación y homologías con *Heterodontosaurus*, se infiere que esta depresión en el centro del postorbital forma el extremo anterodorsal de la fosa excavada del postorbital para anclaje de musculatura mandibular (músculo *abductor mandibulae externus superficialis*, Norman *et al*., 2011). En *Manidens*, el proceso lateral del postorbital no forma una cresta desde el proceso posterior al proceso ventral del postorbital, que se ubica por encima de esta depresión

(*postorbital ridge* en *Heterodontosaurus* [Norman *et al*., 2011]), por lo que la fosa lateral del postorbital no forma una concavidad en forma de "bolsillo" que se mete por debajo del proceso lateral del postorbital, contrario a *Heterodontosaurus*.

En vista medial del postorbital derecho, puede delimitarse la superficie articular en el proceso ventral del postorbital para el yugal, en el cuerpo principal del postorbital para el frontal y el parietal, en el proceso posterior para el escamosal, y una faceta puntual para la cabeza del laterosfenoides (Figura 3.9). La superficie articular postorbital-yugal está perfectamente marcada desde la porción más ventral del proceso yugal del postorbital hasta casi sobrepasando medialmente dos tercios del largo total del proceso. Esta superficie articular dorsoventralmente alargada, termina en una concavidad incidida dentro de la porción más ventral del cuerpo del postorbital, donde el extremo dorsal del proceso postorbital del yugal queda incluido y fuertemente suturado. La superficie articular medial posicionada en el cuerpo principal del postorbital posee dos caras bien definidas. La cara dispuesta más anteriormente es dorsoventralmente angosta y menos profunda hacia dentro del cuerpo principal del postorbital, la cara dispuesta más posteriormente es levemente más excavada dentro del postorbital, y su amplitud dorsoventral y anteroposterior es mucho mayor. En este caso, la cara articular más anterior y pequeña corresponde a la articulación frontal-postorbital, mientras que la superficie articular más posterior y mayor corresponde a la articulación parietal-postorbital, similar a la condición descripta en *Orodromeus* (Scheetz, 1999; fig. 7, c-par, c-f), *Lesothosaurus* (Sereno, 1991) y *Jeholosaurus* (Han *et al*., 2009), entre otros. El límite ventroposterior y posterior de la cara articular parietal-postorbital se encuentra bien definido por una cresta, la cual posteriormente también compone una parte del límite más anteromedial de la fenestra supratemporal, levemente posterior al vértice más anterior de dicha fenestra. Por debajo de la cara articular del parietal, y por

detrás de una cresta de orientación dorsoventral a lo largo del cuerpo del postorbital que limita posteriormente a la órbita, se observa una pequeña fosa que marca el punto articular de la cabeza anterior del laterosfenoides, siendo ésta la hendidura senovial (*synovial socket*), similar a lo figurado en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011; fig. 10, pos). La presencia de una faceta articular para el parietal en el postorbital claramente se diferencia a la condición descripta en *Heterodontosaurus*, y aunque también está presente en otros taxones de Ornithischia, ésta no fue descripta en ningún otro taxón dentro de Heterodontosauridae, por lo que podría corresponderse a una característica única de *Manidens* dentro de Heterodontosauridae. El proceso posterior del postorbital muestra una superficie más cóncava en su tercio más distal, esta cara articular en forma de V con el vértice dirigido anteriormente continúa hasta alcanzar la mitad de dicho proceso. Se estima que la articulación postorbital-escamosal abarca la mitad distal de proceso posterior del postorbital. Anteriormente a la faceta articular escamosal-postorbital, una leve concavidad forma una fosa que se extiende anteroposteriormente hacia el cuerpo principal del postorbital, la cual se vuelve difusa al acercarse a la hendidura senovial y la cresta dorsoventral que limita la cuenca ocular. Esta fosa se desarrolla formando una línea cóncava ventralmente en vista medial (siguiendo la orientación del proceso escamosal del yugal), es relacionada a la zona de anclaje del músculo *adductor mandibulae externus medialis*, el cual se ancla en la cara medial de la barra temporal dorsal del postorbital desde su punto más anterior y hasta la superficie articular postorbital-escamosal, y continúa a lo largo de la componente escamosal de la barra temporal. Esta musculatura se inserta en la superficie dorsal de la rama ventral del surangular, como es supuesto en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011; Sereno, 2012).

En vista dorsal, el proceso lateral del postorbital es lateralmente más prominente que el cuerpo del postorbital (Fig. 3.9). En la misma vista, no solo puede caracterizarse el extremo más anterior de la fenestra supratemporal como un extremo angosto en comparación con *Heterodontosaurus tucki*, sino que también la barra intertemporal formada por los huesos escamosal y postorbital sería más del doble de alta dorsoventralmente que de ancho lateromedialmente, siendo lateromedialmente más angosta. Contrariamente a lo observado en *Heterodontosaurus*, la región del cuerpo del postorbital que se proyecta medialmente de forma leve y porta varias facetas articulares mediales, tiene un ancho anteroposterior similar al ancho basal del proceso yugal del postorbital. Así, ambos procesos inician y finalizan aproximadamente a la misma altura del cuerpo del postorbital, característica también observada en *Orodromeus* (Scheetz, 1999) y *Agilisaurus* (Peng, 1992). En el caso de *Heterodontosaurus*, se observa que la región del cuerpo del postorbital que porta las facetas articulares mediales es más angosta en su base que la base del proceso yugal del postorbital, tal como en *Jeholosaurus* (Barrett y Han, 2009), *Hypsilophodon* (Galton, 1974a), *Lesothosaurus* (Sereno, 1991), *Gasparinisaura* (Coria y Salgado, 1996; MUCPv-208, MGB observación personal), entre otros. Esta región del postorbital más angosta anteroposteriormente en *Heterodontosaurus* en comparación con *Manidens* explica la presencia de un contacto laterosfenoides-postorbital de área menor al cuarto del área del contacto frontal-postorbital en *Heterodontosaurus*, mientras que en *Manidens* el mayor ensanchamiento anteroposterior del proceso dorsal del postorbital también incluye una superficie articular laterosfenoides-postorbital similar en área a la superficie articular frontal-postorbital. Contrario a *Heterodontosaurus*, la superficie del hueso que corresponde al margen orbital delimitado por el postorbital carece de rugosidades o algún tipo de ornamentación (Norman *et al*., 2011).

Finalmente, en una vista lateroventral del proceso ventral del postorbital, el área de sutura yugal-postorbital muestra en su punto más proximal una incidencia profunda, que forma posteroventralmente una breve protuberancia en el margen anterior de la fenestra infratemporal. Esta breve protuberancia dirigida ventralmente se observa en el postorbital derecho, pero no en el izquierdo, por lo que se atribuye su observación a la perfecta preservación y aislamiento del postorbital derecho. La superficie articular desde esta incidencia al proceso ventral del postorbital hasta su punto más distal es plana y posee una orientación medial, careciendo de algún tipo de concavidad o convexidad.

Como comentario final, en una visión comparativa entre los postorbitales preservados, puede observarse que el postorbital izquierdo es dorsoventralmente más alto que el derecho. Asimismo, el ángulo en que se disponen los distintos procesos del postorbital varía entre ambos huesos en relación al cuerpo principal del postorbital. Se relaciona esta diferencia entre ambos postorbitales a procesos tafonómicos que actuaron sobre el postorbital derecho, infiriéndose que el postorbital izquierdo no sufrió los mencionados procesos.

3.3.1.8- Supraorbitales (Fig. 3.7, 3.9). — El extremo posterior de un elemento robusto y con forma de barra se encuentra preservado por encima del proceso anterior del postorbital izquierdo (Fig. 3.9). Por su localización cercana a la porción dorsal y levemente posterior de la órbita, y su anatomía en forma de vara, es muy probable que este hueso corresponda al supraorbital izquierdo (Pol *et al*., 2011a), pero debido a que está incompleto, su asignación en este trabajo doctoral es dudosa. Este elemento está expuesto en su cara lateral, mientras que medialmente está cubierto por roca, y seccionado en tres fragmentos. Existe un escaso cambio en grosor con el largo en este

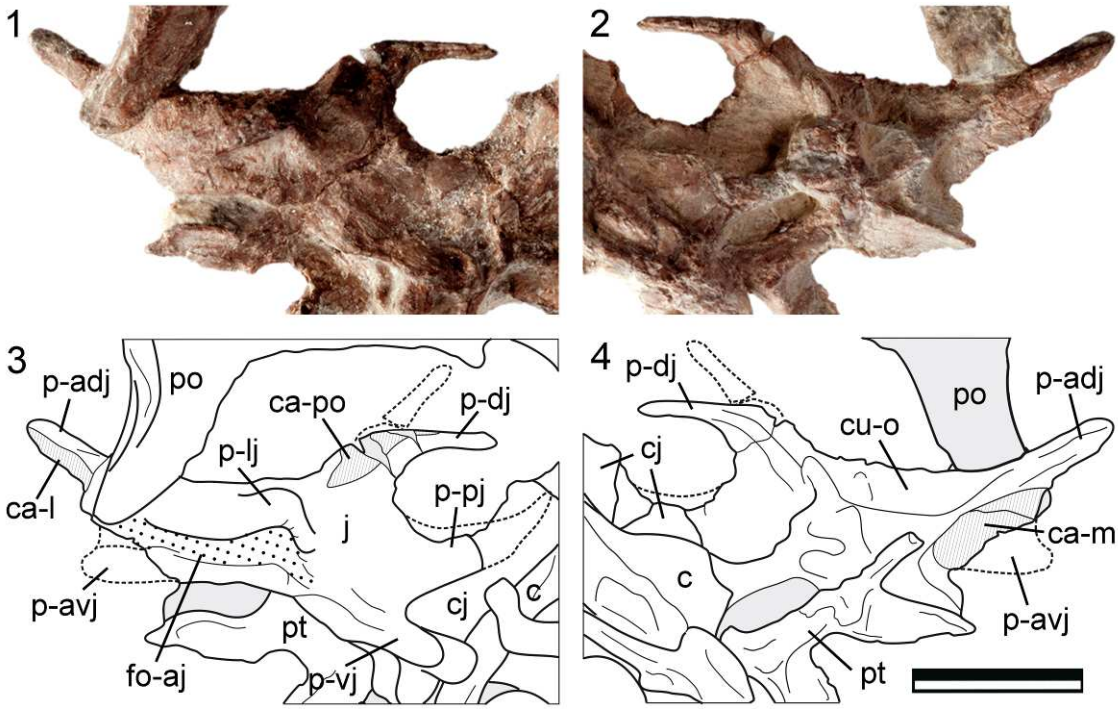
elemento, uno de los extremos es solo un poco más ancho que el extremo opuesto del hueso. Debido a su preservación fragmentaria y su desenterramiento parcial, no se puede caracterizar mucho su anatomía, dificultando también su asignación.

Asociado a ambos nasales y prefrontales, y articulando con el prefrontal derecho, puede caracterizarse la presencia del postorbital derecho en posición natural, expuesto dorsal y ventralmente (Fig. 3.7). La cara articular supraorbital-prefrontal es plana, y está orientada anteromedialmente. Como en *Heterodontosaurus*, el supraorbital es un elemento cónico desde su porción más proximal y curvado distalmente, pasando de una orientación posterolateral en su base a distalmente posterior. En *Manidens*, la base del supraorbital es amplia, siendo anteroposteriomente ensanchada en relación a su alto dorsoventral. También, este elemento es dorsoventralmente más angosto que lateromedialmente, siendo dorsoventralmente aplanado y lateromedialmente robusto al menos en su mitad proximal. Distalmente, este elemento se afina gradualmente hasta finalizar sobrepasando la mitad de la órbita. Comparativamente con *Heterodontosaurus*, aunque el elemento posee un largo similar al mencionado taxón (similar también a *Gasparinisaura* [Coria y Salgado, 1996], entre otros), en *Manidens* el supraorbital es más esbelto y el afinamiento gradual del mismo se opone al afinamiento más pronunciado del supraorbital de *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). De esta forma, queda descartada la inferencia realizada por Pol *et al*. (2011a), quienes infieren una condición similar a *Agilisaurus* (Peng 1992; Barrett *et al*., 2005), en la que el supraorbital se alarga sobre toda la órbita y alcanza el margen posterior de la misma.

3.3.1.9- Yugal (Fig. 3.10). — Solo el yugal izquierdo está preservado, asociado en el resto de los huesos del basicráneo y elementos de la región temporal izquierda (Fig. 3.2, 3.10). La preservación de este elemento es excepcional para la cara lateral del

mismo, mientras que la cara medial se encuentra casi totalmente ocluida por huesos del basicráneo de la región temporal, el pterigoides, y por roca. La presencia de un proceso anterior (bifurcado en anterodorsal y anteroventral), un proceso dorsal, un proceso posterior y un proceso ventral no difiere de la condición tetra-radiada del yugal presente en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). Así como en *Heterodontosaurus* y el resto de Ornithischia, el yugal limita ventralmente a la órbita con su margen anterodorsal, mientras que en su margen posterodorsal forma parte del límite anteroventral de la fenestra infratemporal (Norman *et al*., 2004c). Una de las características más prominentes de este elemento corresponde a la presencia de un proceso lateral del yugal, una condición similar a aquella en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), *Orodromeus* (Scheetz, 1999), *Zephyrosaurus* (Sues, 1980; Norman *et al*., 2004c) y *Changchunsaurus* (Liyong *et al*., 2010). Anatómicamente, este proceso difiere de aquel descripto en los especimenes de *Heterodontosaurus* no solo en ubicarse a lo largo de la mitad dorsal del cuerpo del yugal, sino también en su desarrollo progresivo en dirección anteroposterior a lo largo del cuerpo del yugal (Norman *et al*., 2011). Este proceso lateral nace desde la base de la ramificación anterodorsal (lacrimal) del proceso anterior del yugal, aumenta paulatinamente su proyección lateral a medida que se dirige posteriormente y levemente dorsalmente (expresándose como una cresta de orientación anteroposterior y no como un proceso abultado lateralmente orientado como en *Heterodontosaurus*), y en su porción más posterior se encuentra truncado y termina de manera abrupta en una cresta breve dirigida posteroventralmente. Una particular diferencia con *Heterodontosaurus* también incluye que este proceso lateral del yugal se desarrolla por encima de lo que se considera una continuación de la fosa antorbital sobre el yugal, mientras que dicha continuación de la fosa antorbital sobre el yugal es breve y finaliza por encima de la base del proceso lateral del yugal en *Heterodontosaurus*

(Norman *et al*., 2011). Dado que desde su punto más anterior por debajo del proceso anterodorsal del yugal ya se observa la continuación de la fosa antorbital sobre el yugal, se infiere que esta fosa se vuelve superficial cercano a la sutura maxilar-yugal, pero vuelve a expresarse sobre el cuerpo del yugal con forma de canal (así como en *Heterodontosaurus* [Norman *et al*., 2011; Sereno, 2012]). Esta fosa es excavada por debajo del proceso lateral del yugal y se vuelve más profunda, dorsoventralmente amplia y orientada debajo de este proceso justo cuando el proceso alcanza su máxima proyección lateral. La finalización posterior del proceso lateral del yugal expresada como una cresta de dirección ventroposterior termina por marcar el límite posterior de esta fosa antorbital sobre el cuerpo yugal, aunque esta fosa continúa posteriormente un poco más. De esta forma, la definición de una fosa antorbital continuada sobre el yugal como una autapomorfía de *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011) debe redefinirse teniendo en cuenta su ubicación con respecto al proceso lateral del yugal, dado que su presencia es una característica compartida con *Manidens* (Sereno, 2012), pero su ubicación con respecto al proceso lateral del yugal es la que claramente los diferencia, y permite redefinir esta característica como una autapomorfía de *Manidens* (ver *Diagnosis enmendada*). Asimismo, la presencia de un proceso lateral del yugal posteroventralmente orientado también es una característica compartida con *Heterodontosaurus* dentro de Heterodontosauridae (Norman *et al*., 2011), siguiendo lo señalado por Sereno (2012), por lo que debería considerarse la orientación y la forma del proceso para redefinirlo como una característica única de *Heterodontosaurus* (ver *Diagnosis enmendada*).



[Figura 3.10- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-9, detalle del yugal en fotografía (1, 2) y esquemas (3, 4), en vista lateral (1, 3) y medial (2, 4). Abreviaturas: ca-l, cara articular del lacrimal en el yugal; ca-m, cara articular del maxilar en el yugal; ca-po, cara articular del postorbital en el yugal; cu-o, cuenca ocular marcada en el yugal; fo-aj, fosa antorbital extendida sobre la cara lateral del yugal; p-adj, proceso anterodorsal del yugal; p-avj, proceso anteroventral del yugal; p-dj, proceso dorsal del yugal; p-lj, proceso lateral del yugal; p-vj, proceso ventral del yugal. Las líneas punteadas reconstruyen las regiones faltantes o alteradas del yugal, las regiones con trama de líneas marcan las caras articulares. Las abreviaturas y referencias de coloraciones restantes fueron indicadas en figuras anteriores. Escala equivale a 1cm.]

El proceso anterior del maxilar se bifurca anteriormente como se observa en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). En este trabajo descriptivo, se hace una diferenciación de esta bifurcación en cuanto a su denominación, llamando proceso anterodorsal a aquella rama dorsal del proceso anterior que se dirige hacia el lacrimal, mientras que la rama ventral del proceso anterior del yugal que se dirige hacia el maxilar fue denominada como proceso anteroventral del yugal. Anteriormente, el proceso anteroventral (maxilar) del yugal no se ha preservado completamente, pero comparativamente con *Heterodontosaurus* y en base al material disponible, se infiere que dicho proceso seria anteroposteriormente más breve y dorsoventralmente más

amplio que el proceso anterodorsal (lacrimal) del yugal. Se estima en base a la amplia superficie articular preservada que el proceso anteroventral del yugal que contacta al maxilar, lo haría en forma de sobreposición a lo largo de la porción posterior del maxilar, similar a lo observado en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011; Sereno, 2012). La superficie de contacto maxilar-yugal solo se observa en la porción más anterior de la cara medial del yugal (Fig. 3.10), la cual se encuentra delimitada por un muy breve desnivel que la separa de la cara medial no articular del yugal. En *Heterodontosaurus* la línea de sutura maxilar-yugal continúa a lo largo del margen medial y ventral del yugal hasta alcanzar aquella región donde lateralmente inicia la base del proceso lateral del yugal, contactando la sutura yugal-ectopterigoides (Norman *et al*., 2011). En *Manidens*, la continuación de la zona de sutura maxilar-yugal hasta el contacto con la sutura yugal-ectopterigoides no puede corroborarse con el material disponible. El proceso anterodorsal de yugal, con su base de similar ancho que el proceso anteroventral del yugal, se vuelve alargado y esbelto y se infiere que bordearía el margen anteroventral de la órbita en su cara medial. Este proceso se encuentra completamente preservado, no solo incluyendo su porción lateralmente expuesta en la base, sino aquella parte del proceso que porta la cara articular del yugal con el lacrimal. Se puede distinguir claramente en vista lateral la existencia de una cara articular a lo largo de la superficie lateral del proceso anterodorsal del yugal, desde su base hasta su extremo más anterodorsal. La cara medial del proceso anterodorsal del yugal es redondeada en vez de plana, por lo que se asume que carece de áreas de sutura, sería parte de la contribución medial a la superficie interna de la órbita por parte del yugal.

Como fue anteriormente mencionado, la torsión dirigida posteriormente del proceso dorsal del yugal (que contacta con el postorbital) se relaciona más a razones tafonómicas que anatómicas (Fig. 3.10, reconstrucción estimativa de la posición natural

del proceso dorsal en líneas punteadas), contrario a lo observado por Pol *et al*. (2011a). Así como en *Heterodontosaurus*, el proceso dorsal del yugal contacta con el postorbital a lo largo de un área de sutura dorsoventralmente alargada y ubicando a este proceso por detrás del proceso yugal del postorbital. Lateralmente, puede observarse una profunda cuenca articular que nace en la base del proceso dorsal del yugal y sigue a lo largo del centro del mencionado proceso, volviéndose una cara plana y orientada anterolateralmente en su mitad más distal. El extremo distal de este proceso es esbelto, afinado y distalmente redondeado. Esta caracterización anatómica se condice con la anatomía de su contraparte en el proceso ventral del postorbital, con la cuenca ubicada próximamente cercana al cuerpo principal del postorbital y en el extremo alargado y redondeado de la superficie articular del postorbital para el yugal. Al estar articulando con el postorbital, la contribución al margen posterior de la órbita del proceso dorsal del yugal en vista lateral es nula, todo el margen posterior de la órbita esta delimitado por el postorbital, contrario a las reconstrucciones craneanas planteadas hasta la actualidad (Pol *et al*., 2011a; Sereno, 2012). La extensión del postorbital hasta contactar el cuerpo principal del yugal (excluyéndolo como componente del margen posteroventral de la órbita), se observa en varias especies por fuera de Heterodontosauridae (*Lesothosaurus* [Sereno, 1991; Norman *et al*., 2004a], varias especies dentro de Hadrosauridae [Horner *et al*., 2004], Psittacosauridae, Protoceratopsidae [You y Dodson, 2004], Iguanodontidae [Norman, 2004], *Hypsilophodon* [Galton, 1974a], *Parksosaurus* [Galton, 1973a], entre otros), por lo que corresponde a una característica bien distribuida dentro de Ornithischia. Particularmente en *Manidens* y como fue antedicho, una clara diferencia entre *Heterodontosaurus* y la mencionada especie, es que el área de sutura postorbital-yugal nace en la base del proceso dorsal del yugal, considerándose como una característica única de este taxón (al menos dentro de Heterodontosauridae).

Medialmente, el proceso dorsal del yugal forma una cara completamente plana orientada posteromedialmente.

Al hacer referencia a la región posterior del yugal, Pol *et al*. (2011a) notan que el proceso posterior se bifurca en una rama que contacta al cuadradoyugal y otra que queda libre, lo cual recuerda a lo observado en *Herrerasaurus* (Sereno y Novas, 1994) y *Jeholosaurus* (Barrett y Han, 2009), pero en vez de formar parte de la articulación yugal-cuadradoyugal, el proceso ventral del yugal se mantiene sin articulación. Una visión comparativa de este estilo, plantea tácitamente la existencia de ciertas homologías anatómicas que podrían no existir. De esta forma, en la presente descripción y siguiendo los términos anatómicos de Norman *et al*. (2011), se mantiene la tradicional visión de este proceso ventral del yugal como una característica novedosa en Heterodontosauridae e independiente de la articulación yugal-cuadradoyugal. La condición bifurcada del contacto yugal-cuadradoyugal en *Herrerasaurus* y *Jeholosaurus* se considera como una complejización de la línea de sutura que converge en ambos taxones y también se observa en otras especies de saurisquios (Sereno y Novas, 1994), algunos psittacosáuridos y ornitisquios basales (Barrett y Han, 2009). En vista lateral, si se reconstruye la posición del yugal en el cráneo tomando como referencia que la base de los procesos anterodorsal (lacrimal) y dorsal (postorbital) del yugal a la misma altura (Como en Norman *et al*., 2011; Sereno, 2012), la región posterior al proceso postorbital y proceso lateral del yugal parece flexionarse ventralmente (Pol *et al*., 2011a; Sereno, 2012). Asimismo, siguiendo las reconstrucciones craneanas planteadas por Pol *et al*. (2011a; fig. 2a, b) y Sereno (2012; fig. 81) el proceso posterior del yugal parece orientarse dorsalmente desde su base en la región posterior del yugal (que se encuentra ventralmente deprimida). Ambas caracterizaciones parten de una premisa incorrecta, dado que el proceso posterior del

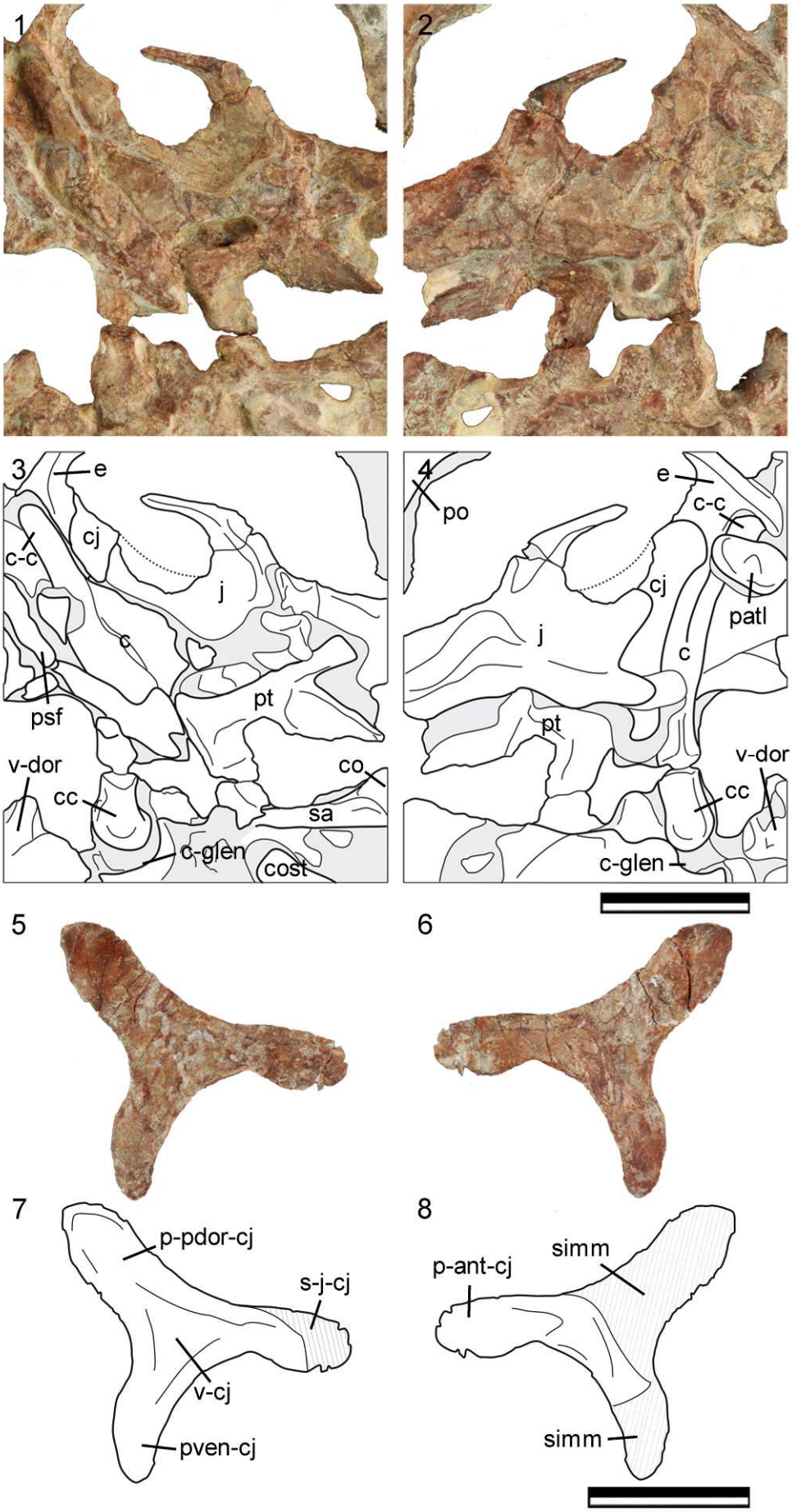
yugal (cuadradoyugal) no está completo. Una visión más detallada del margen dorsal del proceso posterior del yugal permite claramente observar que tanto el margen dorsal del proceso (justo por detrás del proceso dorsal del yugal), como el límite posterior del mismo están incompletos y apoyados sobre un cuadradoyugal desplazado. Debido seguramente a problemas durante la preparación del espécimen (margen dorsal) y cuestiones tafonómicas (límite posterior), esta línea de fractura que limita dorsalmente al yugal toma una forma curva que también afecta al proceso posterodorsal del cuadradoyugal y casi alcanza el proceso ventral del escamosal izquierdo, delineando también falsamente al vértice anteroventral de la fenestra infratemporal de forma incorrecta. Como se verá en párrafos subsiguientes (ver *Cuadradoyugal*), la cara articular del cuadradoyugal para el yugal está marcada por un leve desnivel con el cuerpo principal del cuadradoyugal, delimitando una superficie articular que se extiende por toda la cara lateral del proceso anterior del cuadradoyugal hasta su punto más proximal. En base a esta característica de la superficie articular del cuadradoyugal para el yugal y a mayor longitud del proceso anterior del cuadradoyugal en comparación al proceso posterior del yugal preservado, se infiere que el proceso posterior del yugal debiera ser al menos levemente más ancho que el proceso anterior del cuadradoyugal, ser más largo que el preservado proceso posterior y formar un área de sutura que se extiende desde la base del proceso posterior del yugal (justo por detrás de su bifurcación con el proceso ventral del yugal) y hasta el centro del cuadradoyugal. Al reconstruir el proceso posterior del yugal (Fig. 3.11, líneas punteadas), puede claramente observarse que el proceso posterior del yugal sería al menos el doble de largo y casi el doble de ancho en su base de lo preservado, teniendo en cuenta la anatomía de la faceta articular en el cuadradoyugal, mostrándose símil a lo presente en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). En esta nueva interpretación, el proceso posterior del yugal es mayor en

tamaño al flanco ventral del yugal y no subigual al mismo (*contra* Pol *et al*., 2011a), similar a *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). Asimismo y siguiendo la anatomía de la faceta articular del yugal en el cuadradoyugal (ver *Cuadradoyugal*), se infiere que el proceso posterior del yugal se afina distalmente y se dirige hacia la región dorsal del proceso anterior del cuadradoyugal, como evidencia el cambio de espesor de la faceta articular localizada en el proceso anterior del cuadradoyugal derecho, símil a *Heterodontosaurus* (Norman *et al*, 2011). En el lado izquierdo del cráneo, aunque el proceso posterior (cuadradoyugal) del yugal se encuentra en contacto con el cuadradoyugal, este contacto no corresponde a una articulación natural, sino que el yugal se encuentra desplazado posteriormente sobre el cuerpo del cuadradoyugal (explicando la ruptura del margen posterior del proceso posterior del yugal por métodos tafonómicos). En contraste con la articulación yugal-cuadradoyugal solapada y con pequeñas interdigitaciones observadas en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2004c; Norman *et al*., 2011), la porción del proceso posterior preservada y su contraparte en el cuadradoyugal tientan a considerar una articulación de solapamiento únicamente entre ambos huesos (ver *Cuadradoyugal*), similar a la condición de los euornitópodos (Norman *et al*., 2004c), careciendo de una articulación interdigitada.

El proceso ventral del yugal fue repetidamente caracterizado como algo único de *Heterodontosaurus* (*e.g*., Charig y Crompton, 1974; Norman *et al*., 2004c; 2011; Sereno, 2012), pero tanto su presencia como su orientación posteroventral es compartida con *Manidens condorensis*. Sorpresivamente, aunque Sereno (2012) se encuentra informado sobre este proceso también presente en *Manidens* (incluso citando a los autores), continúa considerando erróneamente esta característica como diagnóstica de *Heterodontosaurus*, cuando en realidad es compartida entre ambas especies (Pol *et al*., 2011a). El proceso ventral del yugal (comúnmente llamado flanco ventral), aunque

presente y con la misma configuración tanto en *Heterodontosaurus* como en *Manidens*, poseen leves diferencias. El proceso ventral del yugal en *Manidens* se encuentra fuertemente orientado posteriormente, siendo su orientación posterior más marcada que aquella presente en *Heterodontosaurus*. La orientación levemente lateral de este proceso en *Manidens* se explica por razones tafonómicas, este proceso se encuentra fracturado en su base y la porción más distal del proceso esta dispuesta sobre el cuerpo del cuadrado izquierdo, lo que afecta su orientación lateralmente (pero no su conspicua orientación posterior). El margen ventral de este proceso no se corresponde a un margen continuo que compone una línea cóncava dirigida ventralmente, sino que posee un abrupto cambio de orientación en la mitad del mismo. Esta característica también se diferencia con el margen ventral del flanco del yugal en *Heterodontosaurus*, el cual es ininterrumpidamente cóncavo ventralmente desde su base del flanco hasta llegar al punto más distal del mismo.

3.3.1.10- Cuadradoyugal (Fig. 3.11). — Aunque este elemento no se encuentra mencionado en la descripción original, su presencia y posición dentro del cráneo son importantes para entender la morfología craneana de la región temporal. Ambos cuadradoyugales se encuentran preservados, de los cuales el derecho estaba preservado como un elemento aislado completamente, y el izquierdo está articulando con el escamosal y el cuadrado de la misma región. La información anatómica que puede extraerse de ambos permite dar luz acerca de su morfología (con el elemento aislado) y su relación con los elementos que lo rodean (con el elemento articulado). El cuadradoyugal izquierdo se encuentra casi completamente cubierto excepto la cara lateral del extremo distal de los procesos posterodorsal y posteroventral del cuadradoyugal, el primero estando articulando con el escamosal y el segundo


1
2
3
e
cj
c-c
j
c
psf
pt
v-dor
cc
co
sa
c-glen
cost
4
po
e
c-c
cj
patl
j
c
pt
v-dor
cc
c-glen
5
6
7
p-pdor-cj
s-j-cj
v-cj
pven-cj
8
simm
p-ant-cj
simm

[Figura 3.11- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-9, esquemas e imágenes fotográficas de la vista lateral (1,3) y medial (2,4) del cuadrado y cuadradoyugal izquierdos (1-4), y espécimen MPEF-PV 3211-6 vista lateral (5,7) y medial (6,8) del cuadradoyugal derecho (5-8). Abreviaturas, cc, cóndilo del cuadrado; c-c, cabeza del cuadrado en articulación con el escamosal; c-glen, cavidad glenoidea en el articular para los cóndilos del cuadrado; patl, proatlas; p-ant-cj, proceso anterior del cuadradoyugal; p-pdor-cj, proceso posterodorsal del cuadradoyugal; p-pven-cj, proceso posteroventral del cuadradoyugal; v-cj, vacuidad en la cara lateral del cuadradoyugal, simm, superficie de interacción del cuadradoyugal con la musculatura mandibular; s-j-cj, superficie articular yugal-cuadradoyugal. Las líneas oblicuas punteadas indican superficie de interacción con musculatura. Para el resto de las referencias ver figuras anteriores. Escala equivale a 1cm.]

distalmente incompleto (si se lo compara con su contraparte en el cuadradoyugal derecho). La identificación de cada rama del cuadradoyugal en cuanto a su articulación con otros huesos tuvo ciertas dificultades, por lo que fue asistida con comparaciones fotográficas de materiales craneanos de *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K1332 y SAM-PK-K337) y un minucioso y cuidadoso trabajo manual de encaje de los elementos de cuadradoyugal y cuadrado derechos aislados. Al identificar la cara articular yugal-cuadradoyugal y teniendo en cuenta que el proceso posteroventral está característicamente curvado distalmente en dirección anterior (comparativamente con *Heterodontosaurus*, Norman *et al*., 2011), finalmente se logró identificar correctamente a los procesos de ambos cuadradoyugales.

El cuadradoyugal es un hueso trirradiado, lateromedialmente esbelto y muy frágil. Debido a que el cuadradoyugal izquierdo corresponde a un elemento aislado, puede caracterizarse la cara articular del mismo con el yugal y la forma en que contactaba con el cuadrado y el escamosal. Ya orientado el cuadradoyugal aislado, el ángulo mayor entre procesos es medido entre el proceso anterior (yugal) y el proceso posterodorsal (escamosal y cuadrado) del cuadradoyugal, alcanzando los 138°, considerando una línea recta que une el punto más distal de cada proceso con el centro del elemento. Siguiendo esta misma forma de medida, el ángulo formado por el proceso

posterodorsal y posteroventral (cuadrado) del cuadradoyugal toma un valor intermedio, alcanzando los 121°. Finalmente, el proceso posteroventral y proceso anterior del cuadadoyugal se disponen formando el ángulo más agudo entre los tres procesos, alcanzando los 101°.

Como fue mencionado durante la descripción del yugal, proceso anterior del cuadradoyugal contacta con el yugal en su cara lateral. Este proceso se vuelve progresivamente angosto desde su base hasta alcanzar la mitad del mismo, donde se ensancha dorsoventralmente hasta terminar de forma redondeada más anteriormente. Dicho proceso es más lateromedialmente aplanado en la región articular, la cual es muy frágil y posee su margen dañado, y en su base muestra el máximo grosor observado en el cuadradoyugal. El límite posterior de la cara articular del proceso anterior del yugal, aunque tenue, puede diferenciarse debido a un leve desnivel en la zona de sutura, tomando una configuración que se afina posteriormente y hacia el margen dorsal. La superficie articular del proceso anterior del cuadradoyugal es plana y carece de interdigitaciones, contrario a lo caracterizado en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). La cara medial del proceso anterior del cuadradoyugal carece de características remarcables, excepto por la diferencia en espesor lateromedial que existe entre su base y los procesos posterodorsal y posteroventral, donde existe un fuerte desnivel en la superficie media del cuadradoyugal.

Medialmente, los procesos posterodorsal y posteroventral muestran una extensa área deprimida separada de la base más robusta del proceso anterior del cuadradoyugal por un fuerte desnivel. En la mencionada vista, el proceso posterodorsal posee una superficie deprimida plana que va desde su base hasta alcanzar el punto más dorsal del mismo. Pareciera no existir una diferenciación entre esta superficie deprimida y la cara articular escamosal-cuadradoyugal. Se infiere que esta superficie medial deprimida en el

proceso posterodorsal del cuadradoyugal está relacionada al desarrollo de la musculatura mandibular *adductor mandibulae externus medialis*, la cual se extiende desde la cara medial de la barra intertemporal hasta el surangular (*e.g.*, Norman *et al*., 2011). Aunque el proceso posterodorsal no participa en el anclaje de la mencionada musculatura, limita y restringe lateralmente el espacio disponible para este paquete muscular, afectando así la anatomía de este elemento. Como se observa en el cuadradoyugal izquierdo, el proceso posterodorsal del cuadradoyugal alcanza distalmente una incidencia precuadrática incluida en el proceso ventral del escamosal y de ubicación lateroventral, similar a lo caracterizado recientemente en *Heterodontosaurus* (*precuadratic "cuff"*, Norman *et al*., 2011). En contraste con la mencionada especie, la sutura escamosal-cuadradoyugal no forma una línea oblicua en *Manidens* como en *Heterodontosaurus*, sino que el distalmente redondeado proceso posterodorsal del cuadradoyugal encaja en una incidencia precuadrática dorsalmente convexa. Con lo dicho, el margen dorsal del cuadradoyugal que une los extremos del proceso anterior y posterodorsal delimita el margen posteroventral de la fenestra infratemporal, desde el yugal hasta el escamosal y excluyendo de la fenestra infratemporal al cuadrado. Así, el cuadrado no participa en dar forma a la fenestra infratemporal, y la cabeza del cuadrado no se encuentra incluida laterodorsalmente dentro de la fosa infratemporal (contrario a *Heterodontosaurus* [Sereno, 2012]). El proceso posterodorsal, en todo su margen posterior contactaría con el ala anterior del cuadrado de posición dorsal al foramen paracuadrático, formando una línea de sutura sin ningún tipo de superposición, más similar a *Dysalotosaurus* que a *Heterodontosaurus* (MGB observación personal).

Finalmente, el proceso posteroventral del cuadradoyugal se dirige ventralmente para contactar al proceso condilar del cuadrado, casi alcanzando al cóndilo mayor del

mismo en vista lateral. El contacto cuadradoyugal-cuadrado a la altura del proceso posteroventral del cuadradoyugal involucra únicamente al margen posterior del mismo, el cual contacta al cuadrado a lo largo de todo el margen anteroventral del ala cuadradoyugal del cuadrado por debajo del foramen paracuadrático (ver *Cuadrado*). Como en el proceso posterodorsal, el contacto del proceso posteroventral del cuadradoyugal con el cuadrado formaría una línea de contacto que no muestra solapamiento entre huesos. Aunque lateralmente el proceso posteroventral del cuadradoyugal tiene una superficie subredondeada y es relativamente robusto, medialmente presenta una cara deprimida completamente plana, la cual se desarrolla a lo largo de la mitad distal del mismo. El límite entre esta depresión medial y la región más robusta de la base del hueso forma un desnivel dispuesto de forma oblicua. Similar al proceso posterodorsal, la depresión en la cara medial del proceso posteroventral del cuadradoyugal se relaciona al desarrollo de la musculatura mandibular *adductor mandibulae posterior*. Esta musculatura une la fosa mandibular externa con la superficie anterior del cuadrado (entre el ala pterigoidea y los procesos anterolaterales del cuadrado que contactan con el cuadradoyugal). Esta superficie plana en el proceso posteroventral no participa en el anclaje de la musculatura, pero limitar lateralmente a la misma termina por formar esta superficie plana e incidida. Los márgenes anterior y posterior de este proceso son cóncavos hacia delante, siendo un proceso que se va afinando distalmente, similar a *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). El vértice entre el proceso posterodorsal y posteroventral limitan anteriormente al foramen paracuadrático, el cual se abre lateralmente.

Entre los Heterodontosáuridos, la anatomía del cuadradoyugal es desconocida en *Lycorhinus* (Sereno, 2012), *Lanasaurus* (Gow, 1975, 1990), *Fruitadens* (Butler *et al*., 2010; 2012), *Echinodon* (Sereno, 2012) y *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009; Sereno,

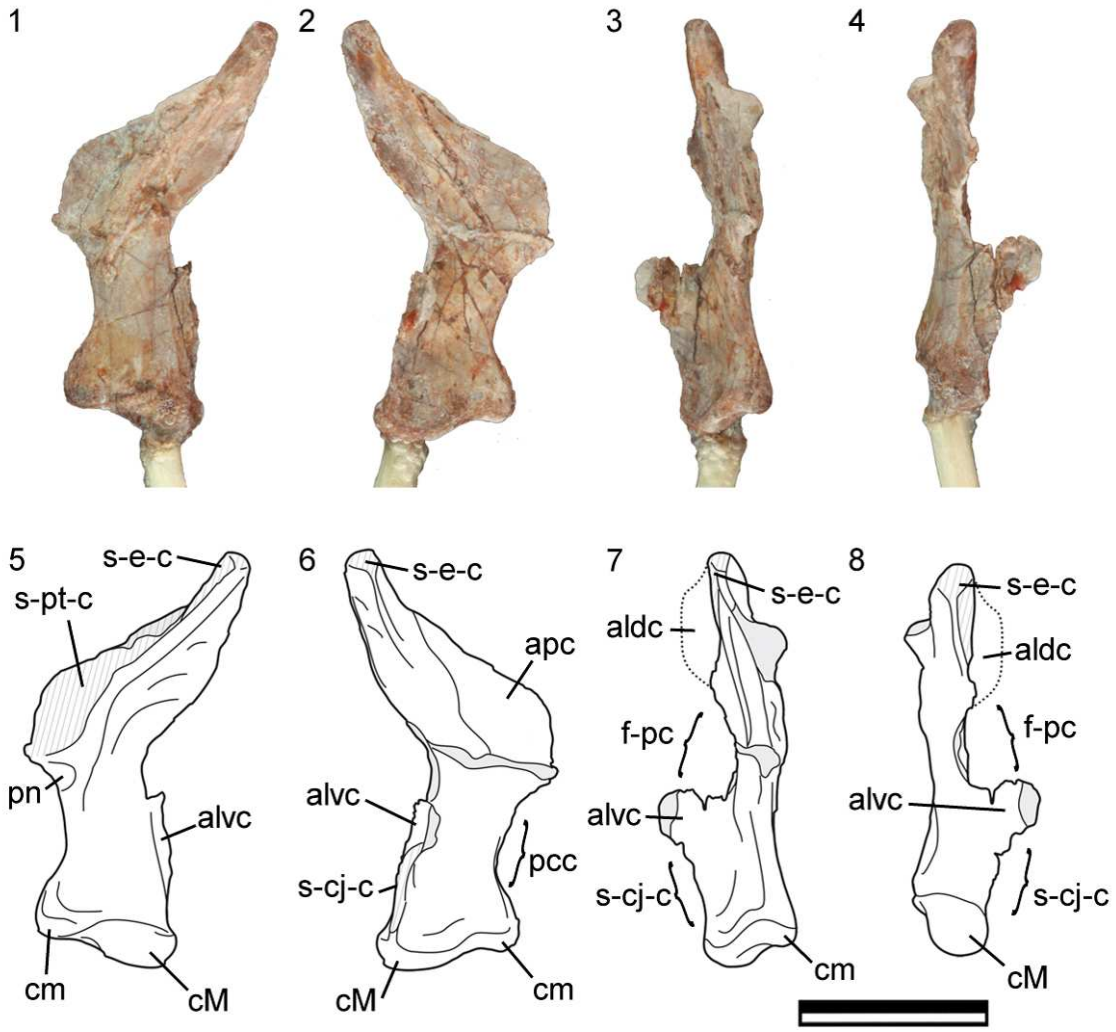
2012), mientras que es fragmentario en *Abrictosaurus* (Thulborn 1974; Sereno, 2012), y se encuentra completo en *Heterodontosaurus* (Sereno, 2012). Aunque en su descripción, Sereno menciona la presencia de un postorbital en *Pegomastax* (Sereno, 2012, fig.82), la anatomía de este elemento asemeja mucho en su silueta a la observada en el cuadradoyugal que aquí se describe, pero su breve descripción y única imagen disponible no permite corroborar esta hipótesis. Observando las reconstrucciones y la anatomía del cuadradoyugal en Heterodontosauridae (*Abrictosaurus*, *Heterodontosaurus* y *Pegomastax*), este elemento dentro de la familia se conserva como un hueso trirradiado, una condición poco común comparada con el resto de Ornithischia, donde en vista lateral posee forma de V (*Lesothosaurus* [Sereno, 1991], *Gasparinisaura* [Coria y Salgado, 1996], *Parksosaurus* [Galton, 1973a], entre otros) o forma de placa (Iguanodontidae [Norman, 2004], Psittacosauridae [You y Dodson, 2004], *Hypsilophodon* [Galton, 1974a], *Jeholosaurus* [Barrett y Han, 2009], entre otros). Comparativamente entre *Manidens* y *Heterodontosaurus*, el cuadradoyugal trirradiado y su contacto con el cuadrado por encima y por debajo del foramen paracuadrático son similares, pero el mayor desarrollo de las crestas que contactan al cuadradoyugal por parte del cuadrado hace que el mencionado foramen paracuadrático tome una orientación lateral en *Manidens*, en vez de posterior como en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011).

3.3.1.11- Cuadrado (Fig. 3.11-3.12). — Completando lo informado por Pol *et al*. (2011a) el material holotipo de la especie *Manidens condorensis* incluye no solo al cuadrado derecho completamente aislado, sino que también se encuentra preservado el cuadrado izquierdo en posición natural. El cuadrado izquierdo está articulando con el cuadradoyugal y el escamosal del mismo lado, preservado desde la cabeza dorsal hasta

la constricción más ventral del proceso condilar del cuadrado (Fig. 3.2, 3.11-3.12). El resto del proceso condilar del cuadrado izquierdo está en articulación con el articular en la rama mandibular izquierda, pero preservados en un bloque distinto (Fig. 3.3, 3.11-3.12). La caracterización anatómica puede fácilmente realizarse con el cuadrado derecho aislado, mientras que la disposición en articulación del cuadrado izquierdo permite caracterizar la relación de este elemento con la región temporal y su articulación con la mandíbula.

En general y condiciéndose con lo afirmado por Pol *et al*. (2011a), el cuadrado es un elemento alargado, esbelto y flexionado. Contrario a Pol *et al*. (2011a) esta flexión del cuerpo del cuadrado no es posterior sino lateromedial. El cuadrado se compone por un cuerpo principal, que termina proximalmente en la cabeza del cuadrado (donde el cuadrado contacta al escamosal), el proceso condilar del cuadrado (cuyos cóndilos contactan el articular), un ala medial o ala pterigoidea del cuadrado (que contacta con el pterigoides) y un ala lateral del cuadrado (que contacta con el cuadradoyugal y está seccionada por el foramen paracuadrático). Para orientar al cuadrado de manera concluyente, se observó en detalle la relación existente entre los cóndilos del cuadrado izquierdo en articulación con el articular. El cóndilo menor está ubicado medialmente (y levemente anterior) y del cóndilo mayor ubicado lateralmente (y levemente posterior), ambos perfectamente encajando sobre el articular. Esta disposición hace dudar sobre la naturaleza del cuadrado derecho, el cual parece haber sufrido un aplastamiento dejando a todos los rasgos desarrollados en un mismo plano. En el cuadrado derecho, el ala pterigoidea está dispuesta en el mismo plano que los cóndilos. Si se considera una posición natural del ala pterigoidea del cuadrado para el cuadrado derecho, el cóndilo mayor toma una posición posterior (y levemente lateral) y el cóndilo menor una posición anterior (y levemente medial). Al relacionar al cuadrado derecho con la

cavidad glenoidea del articular derecho, disponiendo al ala pterigoidea en posición natural al resto del cráneo, los cóndilos quedan dispuestos en un plano cercano al anteroposterior. Por el contrario, si se dispone a los cóndilos en articulación con el articular (similar a la articulación cuadrado-articular del lado izquierdo), el ala pterigoidea queda orientada en el plano transversal del cráneo. En vista dorsal, la porción condilar del cuadrado derecho gira sobre el eje del cuadrado en sentido antihorario alrededor de 10°. La misma medición realizada sobre el cuadrado izquierdo (posición natural), nos otorga un ángulo de 65-70°. Ambas mediciones evidencian una torsión natural entre el cuerpo y el proceso condilar del cuadrado izquierdo, mientras que el cuadrado derecho muestra a la región condilar y al cuerpo del cuadrado en el mismo plano. Como será posteriormente abordado, la deformación debida a procesos tafonómicos del cuadrado derecho involucra principalmente al ala anterior del cuadrado. El cuadrado izquierdo contacta dorsalmente con el escamosal mediante una cabeza articular redondeada y robusta, formando una sutura bien incidida en el proceso ventral del escamosal, como se menciona para *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), *Hypsilophodon* (Galton, 1974a), *Dysalotosaurus* (MGB, observación personal), entre otros. En su porción más dorsal, la cabeza del cuadrado está orientada posteromedialmente. Entre la cabeza del cuadrado y la porción media por encima del foramen paracuadrático, puede verse que el margen lateral del cuadrado forma una cresta orientada anteriormente. Esta cresta está fracturada en su base y levemente desviada de su plano, como así también está incompleta en todo su margen anterior. Se estima que esta cresta es la base del ala lateral del cuadrado que contacta con el proceso posterodorsal del cuadradoyugal y limita el margen dorsal del foramen paracuadrático, la cual está anteriormente incompleta. Al disponer al cuadradoyugal derecho aislado en posición natural con el cuadrado derecho, el foramen paracuadrático queda limitado



[Figura 3.12- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-5, cuadrado derecho desarticulado en vista posterior (1, 5), posterior (2, 6), medial (3, 7) y lateral (4, 8), en imágenes fotográficas (1, 2, 3, 4) y esquemas (5, 6, 7, 8). Abreviaturas: aldc, ala dorsal del proceso lateral del cuadrado, ubicado por encima del foramen paracuadrático; alvc, ala ventral del proceso lateral del cuadrado, ubicada por debajo del foramen paracuadrático; ala pterigocuadrática del cuadrado; cM, cóndilo mayor del cuadrado; cm, cóndilo menor del cuadrado; f-pc, porción del foramen paracuadrático delimitada por el cuadrado; pcc, proceso condilar del cuadrado; pn, pneumaticidad anterior del cuadrado; s-cj-c, región en el proceso condilar del cuadrado donde contactaría el proceso posteroventral del cuadradoyugal; s-e-c, área de sutura escamosal-cuadrado en la cabeza dorsal del cuadrado; s-pt-c, área de sutura pterigoides-cuadrado. Escala equivale a 1cm.]

anteriormente por el cuadradoyugal, ventralmente por la componente ventral del ala lateral del cuadrado para el cuadradoyugal y posteriormente por el cuadrado. Al hacer articular el cuadrado con el cuadradoyugal no solo se hace evidente la forma y disposición de la salida del foramen paracuadrático, sino que también es evidente la

fractura de la porción del proceso lateral del cuadrado localizada dorsal al foramen paracuadrático. Comparativamente, el foramen paracuadrático no forma una breve comisura orientada posteriormente en el margen posteroventral de la sutura cuadradoyugal-cuadrado como en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), sino que compone un foramen amplio y orientado lateralmente, similar a *Dysalotosaurus* (MGB, observación personal)

Entre el ala lateral y el ala pterigoidea del cuadrado existe una fosa anteriormente cóncava y de disposición dorsoventral que asemeja a un canal superficial que corre paralelo al margen posterior. Como es mencionado en la descripción de *Heterodontosaurus*, se infiere que estas alas del cuadrado componen un límite funcional entre los paquetes musculares mandibulares dispuestos dorsoventralmente a lo largo de la superficie anterior del cuadrado, y los nervios craneales y haces vasculares asociados a la región posterior del cráneo, que estarían pasando por detrás de este ala pterigoidea del cuadrado (Norman *et al*., 2011). Así, esta superficie cóncava anteriormente estaría limitando posteriormente el desarrollo de la musculatura mandibular *adductor mandibulae externus medialis*, y participando en el anclaje de la anteriormente mencionada musculatura *adductor mandibulae posterior* (siguiendo las reconstrucciones de Norman *et al*., 2011). El ala pterigoidea del cuadrado, la cual se dirige anteromedialmente a partir del borde medial del cuerpo del cuadrado, está completa. Asimismo, sobre la mitad anterior y medial del cuerpo del cuadrado se observa una fractura que separa completamente al ala pterigoidea del resto del cuadrado. Así, el ala pterigoidea del cuadrado está orientada levemente más medialmente que lo esperado, el efecto tafonómico mayor que afecta la orientación anteroposterior del cuadrado implica la fractura y desarticulación total de esta región. La cara posteromedial del ala pterigoidea del cuadrado preserva por completo la

superficie articular cuadrado-pterigoides, la cual es extensa y limitada por una fuerte cresta y un considerable desnivel. Esta cresta es levemente sinuosa y medialmente pronunciada, nace cercano a la porción más distal de la cabeza del cuadrado (aunque continúa en forma de arista sobre la cara articular de la cabeza del cuadrado), y termina en el margen anteroventral del cuadrado (justo donde nace el proceso condilar). Anteroventralmente a esta cresta existe una breve concavidad separada del resto de la cara articular cuadrado-pterigoides por una mínima cresta. Se estima que esta vacuidad también forma parte del área de sutura cuadrado-pterigoides. Contrario a *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), no se observa ninguna vacuidad en la cara posterior del proceso condilar como pneumaticidad craneana relictual.

El proceso condilar del cuadrado es al menos un 14% más corto que el cuerpo del cuadrado, mientras que en *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K337), el proceso condilar solo es un 6% más corto que el cuerpo del cuadrado. Si se considera una vista posterior del cuadrado derecho, la región condilar está lateralmente flexionada en relación al cuerpo del cuadrado, contrario al cuadrado más recto en vista nucal de *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011, fig. 7, 14). El proceso condilar del cuadrado es lateromedialmente amplio y anteroposteriormente esbelto en vista lateral, terminando en cóndilos anteroposteriormente esbeltos y lateromedialmente robustos. Comparativamente, aunque el proceso condilar en *Heterodontosaurus* parece mucho más esbelto en vista lateral, este proceso es subredondeado en sección transversal (Norman *et al*., 2011), en contraste con una sección más bien elipsoidal en *Manidens*. El proceso condilar, en su cara anterolateral y antes de llegar a la cresta que limita marginalmente a la superficie condilar, posee una concavidad que marca la extensión del anclaje para la musculatura mandibular *adductor mandibulae posterior*, la cual está dispuesta de forma oblicua y se extiende hasta la base de la componente ventral al

foramen paracuadrático del ala lateral del cuadrado. Existe una leve constricción entre el proceso condilar y los cóndilos articulares del cuadrado, contorneando una silueta redondeada sobre el cóndilo menor y una silueta cóncava sobre el cóndilo mayor en vista anterior. El ensanchamiento en la región condilar es mucho más marcado posteriormente que anteriormente en vista lateral. Entre la superficie articular y el resto del proceso condilar existe una cresta que marca el límite entre ambos, la cual es más prominente anteriormente que posteriormente. Esta cresta se encuentra dispuesta horizontalmente y posee forma de "m" en la cara posterior del proceso condilar, mientras que anteriormente la cresta posee una orientación oblicua anterodorsalmente y posee forma de "s", con un ángulo similar al que existe entre los cóndilos mayor y menor en vista posterior. En vista condilar, el ensanchamiento anteroposterior es mayor en el cóndilo mayor que en el menor, siendo también el punto más engrosado el cuadrado. En esta vista, se observa que los cóndilos se ubican en ángulo con respecto al cuerpo del cuadrado. Asimismo, el espacio intercondilar forma una cuenca que se orienta desde la porción posterior del cóndilo mayor hacia la porción anterior del cóndilo menor, en dirección oblicua con respecto a los cóndilos. Esta cuenca intercondilar se prolonga dorsalmente sobrepasando la región articular sobre la cara posterior del proceso condilar. La superficie condilar carece de punctuaciones, canalículos abiertos o cualquier tipo de textura. En *Manidens*, en vista dorsal del cuadrado izquierdo en posición natural, se observa que el ángulo formado entre los cóndilos con el plano perpendicular del eje del cráneo es cercano a los 11°. Debido a la deformación del cuadrado derecho, es probable que el ángulo de orientación natural de los cóndilos con respecto al plano perpendicular del cráneo se corresponda con los 11° medidos en el cuadrado izquierdo, menor a los 40° de *Heterodontosaurus* (Weishampel, 1984; Sereno, 2012, fig.92; *contra* Norman *et al*., 2011). En vista posterior del cuadrado

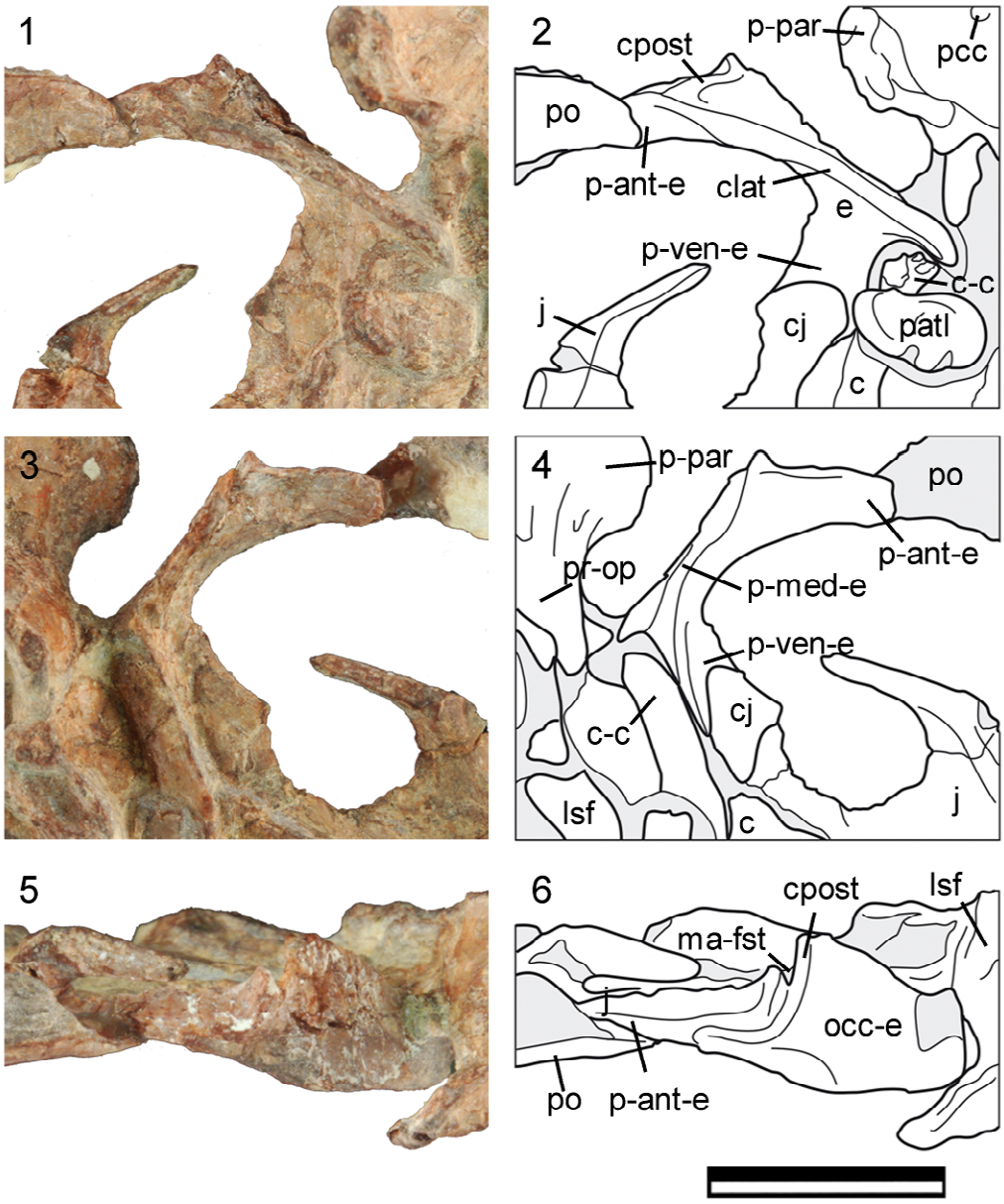
derecho, el ángulo formado entre diferencias de alturas de los cóndilos mayor y menor con respecto a horizontal en *Manidens* corresponde a 26°. Dado que el cuadrado derecho solo fue tafonómicamente afectado en uno de sus planos, se estima que estos 26° sean la condición natural de *Manidens*, siendo numéricamente menor que en *Heterodontosaurus* (30°, Sereno, 2012, fig.92). Entre los Ornithischia, una superficie articular bicondilar es común en el linaje, con el cóndilo mayor generalmente ubicado lateralmente (Weishampel, 1984). La disposición perpendicular de los cóndilos al eje del cráneo correspondería a la condición plesiomórfica en Ornithischia, observada en *Lesothosaurus* (Sereno, 1991). Con unos 11° con respecto al plano sagital del cráneo, *Manidens* tomaría un estadío intermedio entre la condición plesiomórfica y la derivada (observada en *Heterodontosaurus*; Sereno, 2012). La disposición de ambos cóndilos en el mismo plano en vista nucal corresponde a la condición plesiomórfica en Ornithischia, no solo se observa en *Lesothosaurus*, sino también en *Hypsilophodon*, *Dysalotosaurus*, *Zephyrosaurus* y *Dryosaurus*, aunque la disposición con respecto al plano sagital del cráneo en estos últimos es cercana a los 45° (Weishampel, 1984). En este caso, *Manidens* también toma una condición intermedia entre la plesiomórfica (disposición subigual de los cóndilos) y avanzada (cóndilo mayor localizado más distalmente que el menor).

3.3.1.12- Escamosal (Fig. 3.13). — El escamosal es un hueso trirradiado, que conecta la región temporal con la tabla craneana y la serie orbital, formando también parte importante de las fenestras craneanas infratemporal en su vértice posterodorsal y supratemporal en su vértice posterolateral, como es mencionado para *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), el resto de Ornithischia (Weishampel *et al*., 2004) y el resto de los diápsidos. En el caso de *Manidens*, solo el escamosal izquierdo

está preservado. Este escamosal está en articulación con el cuadrado, el postorbital (aunque levemente desfasado) y el cuadradoyugal izquierdos, mientras que no se preservó en contacto con el parietal y el proceso paroccipital del opistótico. La desarticulación de la región temporal izquierda con respecto a la bóveda craneana permite caracterizar la vista interna del escamosal preservado. Como menciona Pol *et al*. (2011a), el cuerpo principal del mismo se dispondría ventralmente inclinado en vista lateral, de manera similar a lo observado en *Hypsilophodon*, *Lesothosaurus* y *Heterodontosaurus*. Esta orientación es inferida al considerar la curvatura marcada del proceso anterior (postorbital) del escamosal, también conspicua en la cresta lateral del escamosal que recorre dicho proceso.

Aunque pobremente preservado, en vista dorsal puede delimitarse la silueta posterolateral de la fenestra delineada por el escamosal. El contacto medial del escamosal con el parietal, desde el extremo posterior de la fenestra supratemporal, que continúa posteroventralmente por detrás de la cresta posterior del techo craneano en la región occipital y termina cercano al supraoccipital, no está preservado. Por lo tanto, aunque el proceso medial en forma de ala del escamosal está preservado, seguramente está fracturado medialmente a la altura del contacto con el parietal. Internamente, el ala medial del escamosal en vista ventral forma una superficie plana.

El proceso postorbital del escamosal se desarrolla como un proceso robusto. Medialmente, este proceso desarrolla una cresta de disposición horizontal que delimita internamente una cara plana y ventralmente orientada. Esta superficie funcionaría como superficie para la sujeción del *adductor mandibulae externus medialis* (siguiendo las reconstrucciones de Norman *et al*., 2011). Se estima que la mencionada superficie anteroventralmente plana del ala medial del escamosal podría participar en el anclaje de la mencionada musculatura, o bien estaría limitando posteriormente esta musculatura.



[Figura 3.13- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-9, esquemas e imágenes fotográficas de la vista lateral (1-2), medial (3-4) y dorsal (5-6) del escamosal izquierdo. Abreviaturas: clat, cresta lateral del escamosal; cpost, cresta posttemporal del escamosal; lsf, laterosfenoides; ma-fst, margen de la fenestra supratemporal; pcc, pasaje craneocuadrático; p-ant-e, proceso anterior del escamosal; p-med-e, proceso medial del escamosal; p-par, proceso paroccipital; p-ven-e, proceso ventral del escamosal. El resto de las abreviaturas y grises son especificados en figuras anteriores. Escala equivale a 1cm.]

La porción más distal del proceso anterior del escamosal está fracturada, al inicio de la superficie de sutura con el postorbital, pero porta una fosa que se continúa en el proceso escamosal del postorbital (ver *Postorbital*), también un punto de sujeción para el anclaje

de la musculatura mandibular. Tanto por lo observado en el brevemente desfasado e incompleto proceso anterior del escamosal, como lo caracterizado en el postorbital aislado, puede decirse que el contacto entre ambos huesos forma una articulación solapada anteroposteriormente amplia, pero no puede asegurarse su extensión completa. El componente más robusto de la barra temporal es otorgado por el escamosal. La cresta lateral del escamosal se desarrolla de una forma prominente y oblicua posteroventralmente, para luego truncarse abruptamente en la porción media del proceso anterior. Esta cresta se extiende lateralmente desde la base del proceso anterior, hasta abruptamente terminar sobrepasando anteriormente, solo brevemente al vértice posterior de la fenestra supratemporal. En conjunto con la fosa localizada posterior al proceso lateral del postorbital, la cual se desarrolla posteriormente sobre el proceso escamosal del postorbital solo de forma breve, la cresta lateral en la base del proceso anterior del escamosal otorgan una superficie de anclaje para la musculatura *adductor mandibulae externus superficialis* (ver *Postorbital*). *Manidens* muestra en la barra temporal postorbital-escamosal una región que no desarrolla fosa para el anclaje de musculatura. En *Heterodontosaurus*, esta ausencia de fosa de anclaje para la musculatura mandibular es expresada como una incisión entre los paquetes musculares (Norman *et al*., 2011, fig. 34a), la cual se estima mayor en amplitud en *Manidens* que en *Heterodontosaurus*. Posteriormente, la cresta lateral del escamosal pasa por encima del proceso ventral del escamosal y sobrepasa el contacto escamosal-cuadrado, donde su orientación se acerca a la vertical y comienza a cerrarse medialmente. En este punto se estima que comienza la línea de sutura escamosal-proceso paroccipital, aunque esta porción del escamosal se encuentra cubierta por parte del basicráneo desarticulado. La cresta lateral del escamosal, ahora dispuesta posteriormente, podría haber contribuido con superficie de anclaje muscular para la musculatura *depressor mandibulae*, la cual

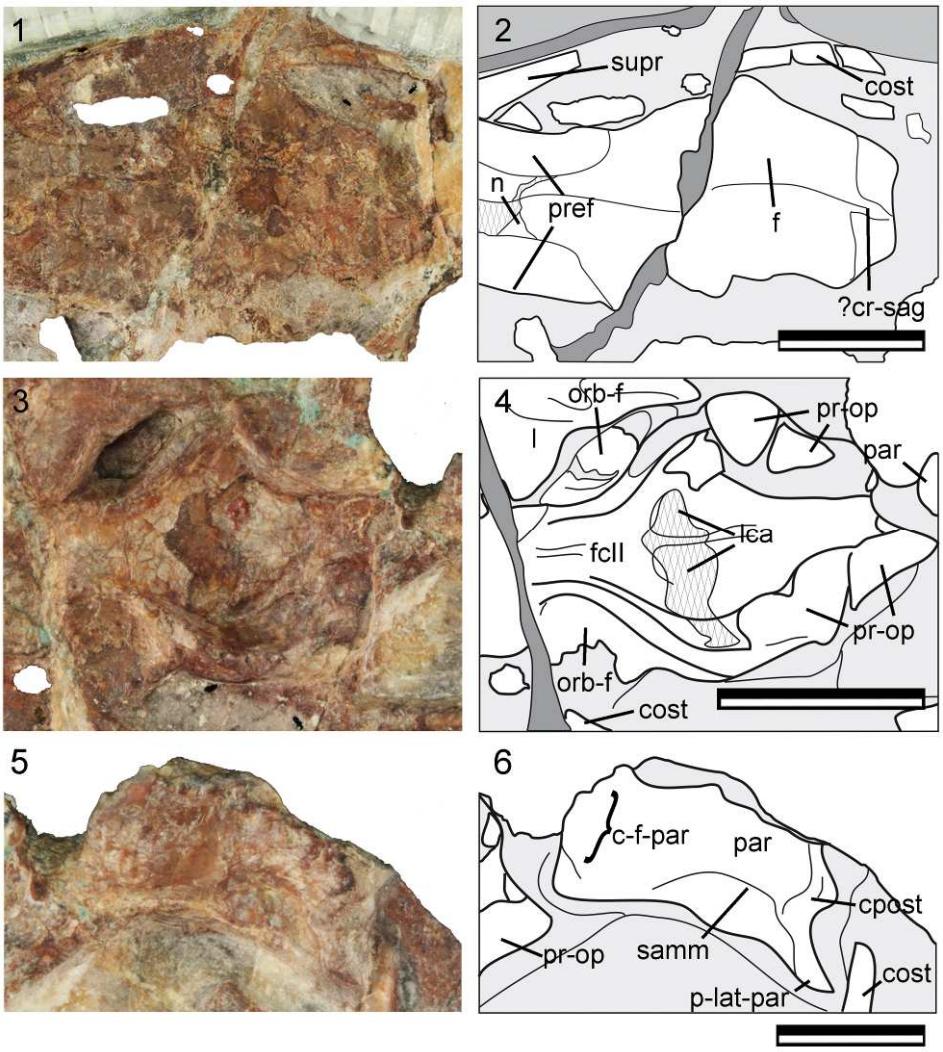
anclaría mayoritariamente en el margen del proceso paroccipital. Como correctamente comparan Pol *et al*. (2011a), esta cresta lateral con forma de repisa es lateralmente más prominente que en *Heterodontosaurus*. Anteriormente, en la base del proceso anterior del escamosal y en vista lateral, la cresta lateral del escamosal se dirige medial y posteriormente formando una notable cresta que marca la esquina posterolateral del cráneo. Esta cresta se continúa medialmente sobre el margen de la fenestra supratemporal dándole forma a la cresta post-temporal, una bifurcación posterior de la cresta parasagital de los parietales que se extiende sobre el margen posterior de la fenestra supratemporal limitada por el escamosal, similar a lo descripto en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2004c; 2011).

El proceso ventral del escamosal se ubica posteroventralmente en el cuerpo del escamosal. Este proceso contacta posteromedialmente con el cuadrado y lateralmente con el cuadradoyugal. El punto de contacto escamosal-cuadrado corresponde a una profunda incisión sobre el escamosal en forma de cuenca donde articula la cabeza redondeada del cuadrado. Tanto en vista posterolateral como posteromedial puede verse este contacto escamosal-cuadrado, cuyo límite medial incluye una prominente, angosta y dorsoventralmente breve cresta vertical que se dispone paralela y estrechamente adpresa al margen del cuadrado. Lateralmente, el proceso ventral del escamosal se extiende a lo largo del margen posterodorsal de la fenestra infratemporal, como una cara plana anterolateralmente orientada, la cual contacta ventralmente con el proceso posterodorsal del cuadradoyugal. Sobre el proceso ventral y posterior a la unión escamosal-cuadradoyugal, puede apreciarse el contacto escamosal-cuadrado que se ancla directamente en la base del proceso ventral. El contacto escamosal-cuadrado en vista lateral se ubica justo por debajo del punto más posterior de la cresta lateral del escamosal, cercano a la articulación escamosal-opistótico. Mientras que el proceso

ventral del escamosal está orientado anterolateralmente, posterior al mismo la cabeza del cuadrado está mirando posterolateralmente, por lo que el contacto entre ambos en vista lateral se corresponde con un breve cambio de orientación. En vista anteromedial a la breve cresta vertical que delimita anteriormente la cuenca de articulación con el cuadrado, puede verse la componente del proceso ventral del escamosal que contacta con el cuadradoyugal. Así, el proceso es laminar en grosor lateromedial, y la superficie articular con el cuadradoyugal se elonga ventralmente unos pocos milímetros más por debajo de la línea de sutura lateral entre ambos huesos, caracterizando un contacto levemente superpuesto entre ambos. El proceso ventral en su contacto con el cuadradoyugal parece paulatinamente afinarse a medida que se dirige ventralmente, pero su límite más ventral está fracturado.

3.3.1.13- Frontales (Fig. 3.7, 3.14). — Como menciona Pol *et al*. (2011a) tanto los frontales como los nasales se encuentran medialmente fusionados sin ninguna sutura visible. Los frontales están articulando anteriormente con los nasales, y anterolateralmente con los prefrontales, estando expuestos tanto externamente como internamente. En su cara interna, los márgenes bilobulados del cerebro anterior se encuentran fuertemente incididos en la faceta ventral de los frontales (Pol *et al*., 2011a). Los márgenes que rodean lateralmente al cerebro anterior, al foramen craneano I y al tracto olfatorio dorsalmente parecen estar engrosados, aunque no puede asegurarse que parte de este engrosamiento de la pared sea otorgada por partes del esfenetmoides (preesfenoides), laterosfenoides o proótico-opistótico. El tracto olfatorio moldeado en la cara interna del frontal carece de una subdivisión medial, por lo que esta característica se toma como inexistente, o al menos la participación del frontal en la misma (dado que no puede afirmarse la existencia de un mesetmoides o un esfenetmoides en *Manidens*).

La salida del foramen craneano I y el tracto nervioso delimitado dorsal y lateralmente por ambos frontales tiene un grosor de 3.94 mm. El ensanchamiento mayor del cerebro anterior (por detrás del punto articular entre frontales y postorbitales) tiene un amplitud lateromedial de 10.26 mm. Proporcionalmente, el foramen craneano I y su correspondiente tracto nervioso corresponden a un 41.83% el ancho total del cerebro anterior. Externo a los márgenes que limitan la cavidad craneana, la porción del frontal que integra parte de la órbita muestra superficie redondeada, con parte del margen dorsal de la misma lateralmente incompleto o recorrido por pequeñas punctuaciones (canalículos vasculares abiertos). Por detrás de la órbita y ubicada en el margen lateral, una incidencia en los frontales marca el punto donde articulan ambos postorbitales. La cavidad craneana interna muestra una porción posterior más angosta (4.02 mm, tomado del molde de látex) antes de abruptamente terminar, quedando delimitado el cerebro anterior y parte del cerebelo (Hopson, 1979). Esta porción posterior preservada del techo craneano podría incluir parte de los parietales, aunque se estima de igual forma que todo el techo craneano preservado corresponda a ambos frontales fusionados, cuyo límite anterior corresponde a la sutura nasales-frontales, y el límite posterior a la línea de articulación frontales-parietales. Aunque la superficie de ambos frontales está extensamente dañada, puede delinearse dorsalmente la línea de suturas nasales-frontales y prefrontales-frontales. Estas líneas de sutura no difieren de forma significativa a aquellas caracterizadas para *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). En vista dorsal, la línea de sutura nasal-prefrontal queda truncada cuando ambos huesos contactan con el frontal, mientras que la línea de sutura prefrontal-frontal continúa anteriormente y sin interrupción con la línea de sutura nasal-prefrontal hasta la línea media del cráneo. El punto de contacto nasal-prefrontal-frontal marca un cambio en el borde medial del prefrontal, donde este hueso deja de contactar al nasal y cambia la orientación de su cara

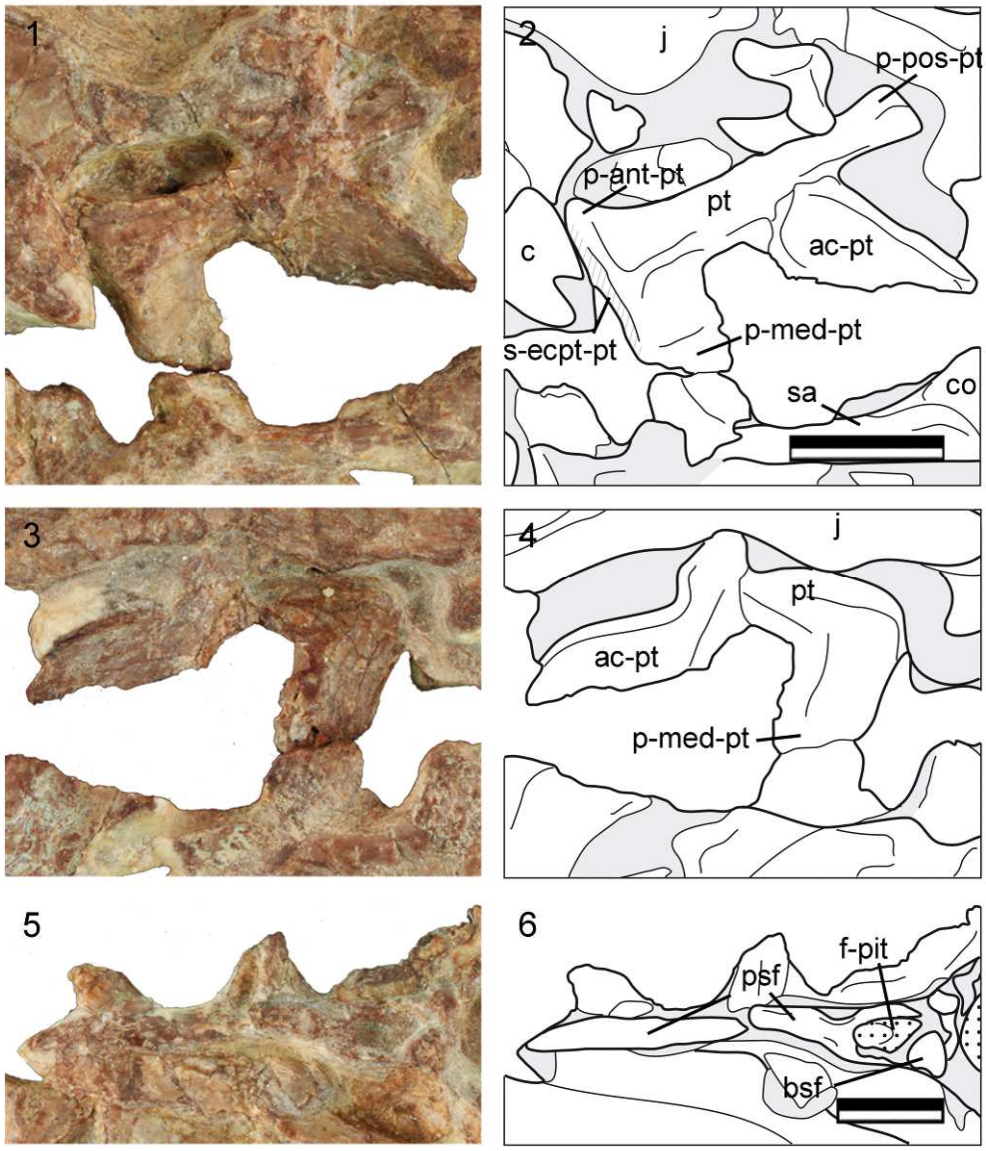


[Figura 3.14- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-11, detalle de ambos frontales y parietal izquierdo en vista dorsal (1-2, 5-6) y medial (3-4). Abreviaturas: c-f-par, región de contacto entre frontal y parietal; fcII, contribución al techo del foramen craneano II por parte de ambos frontales; lca lóbulos cerebrales anteriores marcados en la cara medial de ambos frontales; orb-f, contribución al límite interno de la órbita por parte del frontal; p-lat-par, proceso lateral del parietal que contactaría con el escamosal; pr-op, proótico-opistótico; samm, superficie de anclaje para la musculatura mandibular. El resto de las abreviaturas y referencias de líneas y tonos de grises fueron presentados en figuras anteriores. Escala equivale a 1cm en 1-4 y 5 mm en 5-6.]

articular para contactar al prefrontal. Debido al bajo grado de preservación de esta región, no puede correctamente afirmarse si el contacto del nasal con el frontal corresponde a una línea de sutura solapada como en *Heterotontosaurus* (Norman *et al.*,

2011) o es un contacto neto e interdigitado como se observa en *Dysalotosaurus* (MGB observación personal). Posteriormente, la contribución de los frontales para formar el límite anterior de la fenestra supratemporal está marcada en los mismos como una repentina depresión posterior. La diferencia en orientación entre la superficie dorsal y la superficie interna a la fenestra supratemporal está marcada por una cresta. La mencionada cresta se continúa medialmente hasta el contacto entre ambos frontales, donde se hace levemente más prominente y está orientada posteriormente. Esta cresta más prominente de orientación anteroposterior entre las fenestras supratemporales, es asociada a la contribución anterior a la cresta sagital del cráneo por parte de los frontales.

3.3.1.14- Parietal (Fig. 3.14). — Ubicado por detrás de los frontales, existe un hueso aplanado que por su ubicación, su forma y sus dimensiones, podría relacionarse al parietal izquierdo desarticulado. Este elemento es alargado en uno de sus ejes, y en uno de sus extremos se produce un ensanchamiento leve del elemento incluyendo una proyección lateral de un proceso. Dorsalmente en esta región, el margen posterior del hueso se proyecta dorsal y lateralmente, formando una cresta. Por su morfología, este elemento pareciera delimitar lateralmente una concavidad paralela a su eje más largo. Se estima que la parte más larga de este elemento formaría al cuerpo principal del parietal izquierdo, y que el margen proyectado dorsalmente en la región posterior del hueso formaría la contribución a la cresta postemporal por parte del parietal, al contactar con la región occipital (supraoccipital, exoccipital). El proceso lateralmente desarrollado en este hueso correspondería al proceso lateral del parietal que contacta con el escamosal izquierdo, del cual está desarticulado. La concavidad que este elemento forma internamente estaría formando el techo craneano, limitando



[Figura 3.15- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-9, detalle de pterigoides (1-4) y paraesfenoides (5-6) en imágenes (1,3,5) y esquemas (2,4,6). Abreviaturas: ac-pt, ala cuadrática del pterigoides; f-pit, fosa pituitaria delimitada por el basiesfenoides y el paraesfenoides; p-ant-pt, proceso anterior del pterigoides; p-med-pt, proceso medial o flanco ventral del pterigoides; p-pos-pt, proceso posterior del pterigoides que contacta con el basiesfenoides; s-ecpt-pt, superficie de articulación del pterigoides para el ectopterigoides. El resto de las abreviaturas, referencias de grises y tramas son presentadas en figuras anteriores. Escala equivale a 1cm para 1-4 y 5mm para 5-6]

dorsalmente la cavidad cefálica que alberga al cerebro posterior. Contrariamente, no puede identificarse ninguna superficie articular con facilidad, solo pueden inferirse. Así, no se observa ninguna superficie o contacto neto identificable con el frontal por delante, con el parietal a lo largo de la cresta sagital del cráneo por uno de sus lados, con la

región occipital posteriormente a lo largo de la cresta post-temporal, o lateroposteriormente con el escamosal. Asimismo, tampoco puede identificarse la contribución del parietal a la cresta sagital. La falta de identificación de estas características podría estar relacionada a que el presunto parietal izquierdo está cubierto por roca en todos sus límites, o que estos límites no se preservaron.

3.3.1.15- Paraesfenoides (Fig. 3.15). — Dado que los frontales se encuentran desarticulados, el piso de la caja craneana está descubierto, dejando en evidencia la posición articulada del paraesfenoides al basicráneo en vista dorsal, como elemento impar de posición anterior al basiesfenoides. El paraesfenoides mide solo 16.6 mm de largo, extendiéndose desde su articulación con el basiesfenoides hasta su porción más anterior preservada. El contacto del paraesfenoides con el basiesfenoides está dorsal y ventralmente cubierto, ambos componiendo el margen anterior de la fosa pituitaria. La fosa pituitaria delimitada por el paraesfenoides y el basiesfenoides es amplia y profunda. La presencia de un orbitoesfenoides laminar articulando sobre el paraesfenoides no puede asegurarse, una característica identificada en *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K337, Norman *et al*., 2011; fig. 2), *Camptosaurus* (Gilmore, 1909) y *Parksosaurus* (Galton, 1973a), aunque podría no haberse osificado, como es el caso inferido en *Hypsilophodon* (Galton, 1974a). El paraesfenoides aquí preservado, aunque seccionado en su porción media, muestra un largo proporcionalmente similar al de *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). La presencia de un preesfenoides entre paraesfenoides y basiesfenoides cercano a la fosa pituitaria no puede confirmarse, similar a lo mencionado en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011).

3.3.1.16- Pterigoides (Fig. 3.15). — Asociado a la región occipital y la base de la caja craneana, existe un hueso tetrarradiado cuya identidad se relaciona al pterigoides izquierdo fracturado y fragmentario. Su naturaleza fragmentaria afectó la orientación de los distintos procesos del pterigoides, de manera que todos están dispuestos en el mismo plano. En una visión anteroposterior, puede identificarse la base breve y robusta base del proceso anterior del pterigoides, el proceso ventral o mandibular del pterigoides (*pterygoid flange* siguiendo a Norman *et al*., 2011), el proceso posteromedial o ala cuadrática del pterigoides, y un breve proceso posteriormente dirigido. El proceso anterior del pterigoides articularía con el palatino lateralmente y con el vómer más distalmente. El proceso mandibular o flanco ventral del pterigoides articularía en la cara anterior de su base con el ectopterigoides. A lo largo de todo su margen posterior, el flanco ventral del pterigoides otorgaría una superficie de anclaje para la musculatura mandibular *pterygoideus posterior* (siguiendo las reconstrucciones de Norman *et al*., 2011), musculatura que rodea la mandíbula para anclar en la superficie lateral del prearticular y el proceso retroarticular. Debido a su desarticulación parcial y a su bajo grado de preservación, no puede asegurarse si la base del flanco ventral del pterigoides participaría en el anclaje de la musculatura *pterygoideus anterior*, como es mencionado para *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). Lateralmente, el ala cuadrática del pterigoides está fracturada en su base, desfasada del resto del pterigoides y extremadamente incompleta, ubicada en un plano incorrecto. Al imaginar al pterigoides en posición natural (flanco pterigoideo orientado ventralmente, proceso anterior orientado dorsolateralmente según el eje del pterigoides, y proceso basipterigoideo del pterigoides orientado posteriormente), se estima que la posición natural de esta ala cuadrática del pterigoides sería en el lado opuesto al que está preservado. Opuesto a la mencionada ala y sobre el pterigoides, se observa una serie de fragmentos de hueso.

Estos fragmentos de hueso, por su ubicación sobre el pterigoides, podrían corresponderse a parte de la base del ala cuadrática del pterigoides, la cual fue mencionada como desfasada desde su base. Comparativamente, se estima que el ala cuadrática del pterigoides estaría formada a lo largo de todo el eje anteroposterior del pterigoides y no se desarrollaría de una región puntual del mismo, más similar a *Lesothosaurus* y *Heterodontosaurus* que a *Dysalotosaurus* y *Thescelosaurus* (Sereno, 1991; Norman *et al*., 2011; Boyd, 2014; MGB, observación personal). Así, el margen anterior de esta ala cuadrática del pterigoides que se desarrolla a lo largo del eje pterigoideo se habría perdido tafonómicamente, como también todo el margen del ala pterigoidea, considerando la amplia faceta articular para el pterigoides en el cuadrado. Posteriormente, el proceso posterior del pterigoides contactaría con el basipterigoides.

3.3.1.17- Elementos indeterminados (Fig. 3.3, 3.4). — Por encima de ambas mandíbulas inferiores, la presencia de un elemento alargado (22.41 mm) y aplanado. Este elemento es de identidad dudosa debido a que no existen evidencias suficientes para correctamente identificar y caracterizar este elemento, incluyendo la observación de una superficie fracturada, cubierta por otros elementos óseos e incluso daños en los márgenes, que impiden la correcta identificación del hueso. En una visión general, el elemento pareciera tener simetría según el eje más largo, caracterizándose por ser más amplio en uno de sus extremos (9.86 mm) que en el otro (8.48 mm, teniendo en cuenta la extensión hipotética del vértice faltante). Ambos extremos son más amplios que la región media (6.48mm), como en los parietales de Ornithischia en general. El extremo más amplio posee ambos vértices orientados externamente, y una protuberancia en el centro entre ambos extremos, siendo un extremo trifurcado. Inicialmente se le había dado la identidad de parietales a este elemento, y este extremo trifurcado fue asociado a

las regiones articulares con el escamosal para los extremos, similar al extremo occipital de los parietales en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). La protuberancia en el centro podría corresponderse a la zona en que ambos parietales articulan con el supraoccipital y la elevación del mismo como la cresta sagital. A lo largo de la línea media en la cara más externa del elemento pareciera levantarse una cresta muy baja, la cual podría corresponderse al resto de la cresta sagital, mucho menos desarrollada que en *Heterodontosaurus*. El lado opuesto al extremo trifurcado muestra uno de sus vértices extensamente fracturado, y al vértice opuesto muestra una superficie lisa y anteroposteriormente cóncava de forma leve. En la cara opuesta, el elemento en cuestión es cóncavo, símil a lo esperado en vista medial de los parietales (los cuales estarían formando internamente el techo craneano). Si este elemento se correspondiese a los parietales medialmente articulados, entonces son anteroposteriormente más largos que los frontales (16.83 mm de largo), una característica ciertamente inusual en Dinosauria. Asimismo, la anatomía de este elemento haría inferir que *Manidens* carece de algún tipo de cresta parietal u occipital como en ceratópsidos y hadrosáuridos, una característica contradictoria con la preservada cresta post-temporal del escamosal. Asimismo, este elemento es más largo que la barra supratemporal formada por el postorbital y escamosal izquierdos (16.46 mm), siendo también una irregularidad a tener en cuenta al momento de darle identidad. Una simple comparación con su pariente más cercano, *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011; Sereno, 2012), nos permite dilucidar que el desarrollo de la cresta sagital del parietal es mínima y solo posterior, mientras que en el mencionado taxón abarca todo el largo de los parietales. La continuación de esta cresta parietal en la línea articular parietal-supraoccipital no se continúa como se observa en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). De esta forma, no se le da la identidad de parietal a este elemento sino que se considera como indeterminado.

Localizado posterior al maxilar y por encima de la región anterior del dentario derecho, se encuentra un hueso alargado compuesto por dos ejes que se contactan entre sí formando un ángulo levemente mayor al de 90°. Siguiendo la orientación del maxilar, el eje vertical de este hueso expone una cara columnar y carente de proyecciones posteriormente, mientras que anteriormente posee una cara oblicuamente en dirección dorsal, plana y con una prolongación dirigida anteriormente por detrás del maxilar. En donde este elemento cambia de ángulo, la mencionada porción vertical deja de ser columnar y comienza a aplanarse en un plano sagital al maxilar, dirigiéndose posteriormente. En este punto, el elemento se ensancha lateromedialmente y la superficie expuesta queda orientada dorsomedialmente en relación al maxilar. Este elemento en forma de V parece formar un único hueso, e inicialmente se le había dado por su confusa anatomía y su ubicación la identidad hipotética de lacrimal derecho. La asignación dudosa de esta identidad al hueso está relacionada a que en el presunto lacrimal no se observa ninguna faceta o cresta que evidencie un área de contacto de este elemento con cualquier otro. Finalmente, debido a que el lacrimal derecho ya fue previamente identificado, queda descartada esta hipótesis por completo, por lo que no puede asegurarse cual es la identidad de este elemento, considerándoselo indeterminado. Por otro lado, no se descarta la idea de que este elemento sea en realidad parte del maxilar derecho, correspondiéndose al extremo posterodorsal del mismo, el cual está fragmentado y desfasado del resto del maxilar.

3.3.2- Mandíbula inferior:

Como fue antedicho, ambas mandíbulas se encuentran preservadas. Aunque ambas mandíbulas muestran distinto grado de preservación y exponen a los elementos

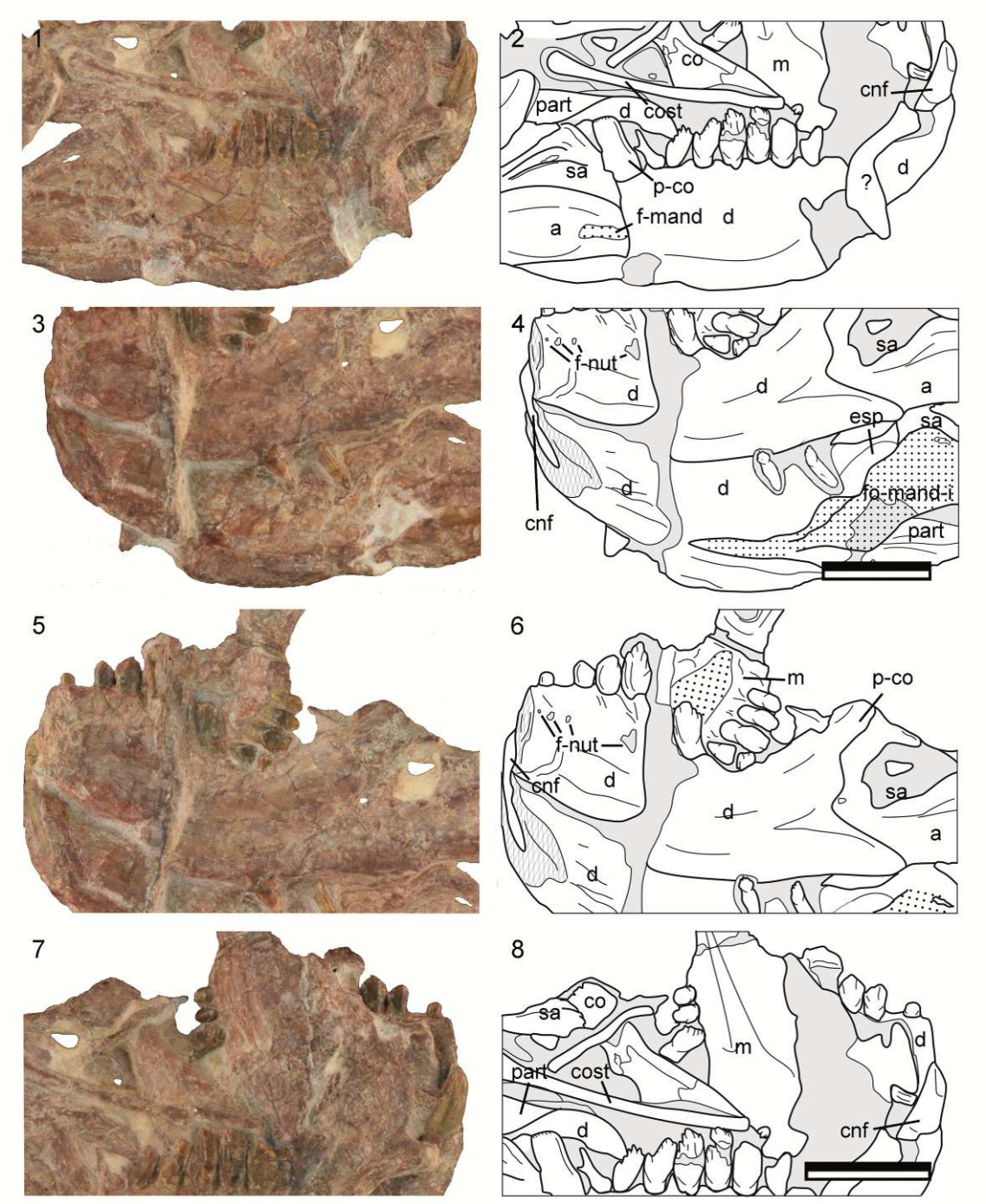
que la componen de forma distinta, por la simetría de la misma puede inferirse la anatomía completa.

3.3.2.1- Dentario (Fig. 3.16). — Ambos dentarios están preservados. Una línea de fractura recorre transversalmente el tercio anterior de ambos dentarios, haciendo que el tercio anterior de ambos dentarios queden posicionados de manera desfasada hacia arriba al resto. El dentario derecho solo carece de la región articular con el predentario por delante del conspicuo y característico diente caniniforme, el resto del dentario está relativamente dañado pero preservado de forma completa. Posterior al diente caniniforme, el margen alveolar y la cara lateral de este dentario están cubiertos por parte del maxilar derecho y un elemento indeterminado, cubriendo un espacio de cinco alvéolos. Medialmente y por detrás de la previamente mencionada línea de fractura, la mitad dorsal y el margen alveolar del dentario derecho están cubiertos por el dentario izquierdo, estando expuesto medialmente solo en su mitad ventral. El dentario izquierdo está preservado parcialmente y expuesto mayoritariamente en su cara lateral. El primer tercio del dentario por detrás de la posición del caniniforme preserva cinco alvéolos con cuatro coronas, previo a la mencionada fractura del dentario. Posteriormente a esta fractura, las regiones media y posterior del dentario izquierdo, exponen únicamente dos coronas dañadas y una tercera corona de recambio antes del distalmente incompleto proceso coronoideo. De esta forma, el caniniforme y la región cubierta anterior del dentario derecho y los cinco alvéolos (preservando cuatro coronas) por detrás del caniniforme del dentario izquierdo, quedan separados del resto de sus correspondientes ramas mandibulares.

Como Pol *et al*. (2011a) y Sereno (2012) mencionan, el dentario de *Manidens* corresponde a un elemento robusto y dorsoventralmente alto, similar a *Pegomastax*, el

recientemente recuperado taxón hermano de *Manidens* (Sereno, 2012). La amplitud dorsoventral del dentario de *Manidens* en su porción media corresponde a un valor levemente mayor al 33% del largo del mismo (desde la base anterior del caniniforme hasta la porción más posterior del proceso coronoideo del dentario). Esta condición contrasta con los dentarios más esbeltos del resto de los heterodontosáuridos (Thulborn 1974; Norman y Barrett 2002; Norman *et al*., 2004c; Zheng *et al*., 2009; Butler *et al*., 2010, Pol *et al*., 2011a; Sereno, 2012). Este valor es mayor al 30% medido en *Pegomastax* (Sereno, 2012), un 25% en *Echinodon* (NHMUK 48215b, medidas desde Sereno, 2012, fig.15), 19% en *Tianyulong* (IVPP V17090, material fotográfico), 24% en *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K1332, Norman *et al*., 2011, *Appendix* 6), 24% en *Lycorhinus* (NHMUK A100, Sereno, 2012).

El dentario derecho expone siete alvéolos (incluyendo el caniniforme y sin incluir aquellos cubiertos por el maxilar, lacrimal y dentario izquierdo), mientras que el izquierdo posee ocho alvéolos sin incluir una corona emergiendo en el alveolo más posteriormente posicionado. Pol *et al*. (2011a) consideran una hilera de dientes en el dentario compuesta por 11 coronas incluyendo al caniniforme, como en *Pegomastax* (Sereno, 2012) y *Echinodon* (NHMUK 48214, 48215a, 48215b; Sereno, 2012). Este número es mayor a los 10 de *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012) y *Tianyulong* (Sereno, 2012), y menor a los 11-12 de *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011; Porro *et al*., 2011), 12 de *Lycorhinus* (Hopson, 1975, 1980), y los 14 de *Abrictosaurus* (Thulborn, 1974). Se estima que el borde alveolar del dentario es dorsalmente recto desde la base del caniniforme hasta el punto más posterior de la hilera alveolar, más similar a *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012) y a *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009), que a



[Figura 3.16- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-10, detalle del dentario derecho (1-4) e izquierdo (5-8) en vista lateral (1-2, 6-7) y medial (3-4, 7-8), en imágenes fotográficas (1, 3, 5, 7) y esquemas (2,4,6,8). Abreviaturas: f-nut, forámenes nutricios; f-mand, fenestra mandibular; fo-mand-i, fosa mandibular interna. Para el resto de las abreviaturas y referencias de grises y tramas ver figuras anteriores. Escala equivale a 1cm.]

Heterodontosaurus (Norman *et al*., 2011) y *Abrictosaurus* (Sereno, 2012). La hilera de dientes de ambos dentarios está incidida internamente en relación a la cara lateral del

hueso, aunque carece de una cresta ventral y paralela al margen alveolar que marca más pronunciadamente este receso estilo mejilla, contrario a otros heterodontosáuridos (Sereno, 2012). Puede corroborarse la presencia de forámenes neurovasculares por debajo de la hilera de dientes para el tercio anterior del dentario izquierdo. La presencia de estos forámenes neurovasculares no puede identificarse en otras regiones del dentario. La presencia de estos forámenes neurovasculares asociada a la dentición es comúnmente asociada a la existencia de una mejilla muscular, lo cual posibilitaba el procesamiento intraoral de la comida, confirmada para la dentición anterior de *Manidens* (Sereno, 2012). La ausencia de una cresta prominente por debajo de la hilera de dientes que marque una significativa emarginación, en conjunto con la probable ausencia de forámenes neurovasculares por debajo de misma en la región media y posterior del dentario, podría indicar un escaso desarrollo de la emarginación dentaria. Esta emarginación sería significativamente menor a *Heterodontosaurus*, *Lycorhinus*, *Abrictosaurus* (Sereno, 2012) y *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009), aunque podría ser similar a *Echinodon* (Sereno, 2012) y *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012).

Anteriormente para ambos dentarios, se desconoce la cara articular dentario-predentario. El punto más anterior del dentario derecho corresponde a la base del caniniforme y parte de la sínfisis mandibular (aunque fracturada), mientras que del dentario izquierdo está preservado desde el primer diente postcaniniforme. Posterior al último diente preservado, el dentario se alza posterodorsalmente y compone la mitad anterior del proceso coronoideo (como en el resto de Ornithischia [Pol *et al*., 2011a]). En el dentario derecho, la altura máxima del proceso coronoideo del dentario es levemente menor a la región más alta de la hilera de dientes de la mejilla, aunque este proceso está dorsalmente incompleto. El ancho dorsoventral del dentario por debajo de la hilera dentaria corresponde a 11.46 mm, 16.09 mm en el proceso coronoideo para el

dentario derecho y 15.35 mm para el dentario izquierdo. Esta medición equivale a un 34-40% mayor al espesor máximo del dentario por debajo de la hilera de dientes, un número menor a los 160% estimado por Pol *et al*. (2011a). En vista lateral, el proceso coronoideo forma un ángulo más cerrado con respecto al margen dorsal del dentario en el dentario derecho que en el izquierdo. Una fractura que recorre la base del proceso coronoideo hasta el margen ventral del dentario podría estar afectando la orientación del mismo, exponiendo un ángulo más cerrado entre el proceso coronoideo y la rama mandibular. El ángulo formado en la intersección entre el eje longitudinal del dentario y la línea pasa por el punto más dorsal del proceso coronoideo del dentario y contacta tangencialmente al cambio de pendiente entre el margen dorsal del proceso coronoideo corresponde a 54° en el dentario derecho, y 32° en el izquierdo. Esta medición corrobora que la fractura y desplazamiento del proceso coronoideo derecho afecta su orientación con respecto al dentario, mientras que el izquierdo porta la condición natural. Se estima que el cambio de pendiente entre el margen alveolar y el proceso coronoideo es más tenue, evidenciado por el dentario izquierdo. Midiendo el ángulo entre el eje central del proceso coronoideo y el eje del dentario, el dentario izquierdo toma un valor cercano a los 45°, compartido con *Echinodon*, *Heterodontosaurus* y *Pegomastax* (Sereno, 2012), un ángulo que es mucho mayor a los 30° de *Lesothosaurus* (Sereno, 1991). El punto más posterior y dorsal del proceso coronoideo derecho está incompleto, existe un espacio entre dentario y el surangular que deja expuesto lateralmente al coronoides, el cual debería estar cubierto por el proceso coronoideo del dentario. Asimismo, el proceso coronoideo del dentario izquierdo parece también estar incompleto distalmente, pero en vista medial puede afirmarse que el coronoides y el surangular están completos. Con base en la articulación surangular-coronoides de la mandíbula derecha, el desarrollo dorsal del coronoides y comparando con el proceso

coronoideo del dentario en *Heterodontosaurus*, se infiere la región faltante del proceso coronoideo se proyectaría dorsalmente por encima del surangular, siguiendo al desarrollo dorsal del coronoides y cubriéndolo lateralmente. Así, el proceso coronoideo del dentario se desarrollaría por encima del punto más dorsal y anterior del surangular, correspóndase a un proceso posterodorsalmente dirigido que preserva su ancho anteroposterior hasta el extremo posterior de proceso, donde se afinaría abruptamente dando una silueta posterior redondeada. Este afinamiento no sería progresivo desde su base como en el caso de *Lesothosaurus* (Sereno, 1991), sino que tomaría una silueta morfológicamente similar a *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011).

La presencia de ambas ramas mandibulares permite caracterizar la articulación del dentario con el surangular y el angular. La región por debajo del proceso coronoideo del dentario izquierdo está completa y su articulación con el angular está preservada, mientras que el surangular izquierdo es fragmentario y gran parte se encuentra perdida. El dentario derecho está colapsado por debajo del coronoides, con el contacto dentario-angular de difícil identificación cercano al surangular, pero preservando al surangular completo y la sutura dentario-surangular de fácil identificación. Contrario a lo mencionado por Pol *et al*. (2011a) y otros autores, una profunda preparación de la mandíbula del holotipo de la especie *Manidens condorensis* (MPEF-PV 3211), dejó al descubierto la fenestra mandibular externa posterior al dentario. La fenestra mandibular está incluida en el angular y limitada anteriormente por el dentario, ubicada anterior a una extensa y superficial fosa mandibular externa. La fenestra mandibular externa limitada por el angular y el dentario es una condición similar a *Heterodontosaurus*, ya que *Tianyulong* posee una fenestra limitada dorsalmente por el surangular (Zheng *et al*., 2009). La forma anteroposteriormente elongada y dorsoventralmente aplanada de la fenestra es más similar a *Tianyulong* que a la fenestra de silueta redondeada de

Heterodontosaurus (Zheng *et al*., 2009; Norman *et al*., 2011). Siguiendo el margen ventral del dentario en vista lateral, un pequeño salto en dicho margen marca el límite ventral de la sutura dentario-angular (visible en ambos dentarios). Desde este punto, la línea de sutura del dentario se dirige anterodorsalmente hasta sobrepasar anteriormente la altura del proceso coronoideo (donde limita el margen anterior de la fenestra mandibular), y luego se dirige posterodorsalmente hacia el proceso coronoideo del dentario. Entre la fenestra mandibular y el proceso coronoideo, la línea de sutura forma en su camino dos cuencas, una para recibir a la región del angular dorsal al foramen mandibular y la otra para su contacto con el surangular. Esta condición es similar a *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), aunque el punto más anterior del contacto dentario-angular (y fenestra mandibular) no sobrepasa anteriormente al proceso coronoideo en el mencionado taxón como en *Manidens* (Norman *et al*., 2011, fig. 16). La línea de sutura dentario-surangular en la mandíbula izquierda preserva su silueta de forma completa, aunque este último esté dañado y el proceso coronoideo de este dentario está incompleto.

3.3.2.2- Surangular (Fig. 3.17-3.18). — Ambos surangulares están preservados, aunque el grado de preservación entre ambos difiere. En vista lateral, el surangular derecho está completo desde su contacto con el dentario hasta formar parte del proceso retroarticular de la mandíbula posteriormente. Gran parte de la sección posterior del surangular derecho está ocluida por un fragmento de hueso indeterminado, mientras que medialmente este surangular está completamente expuesto. En vista lateral, la barra dorsal del surangular izquierdo está completa y suturada con el proceso coronoideo del dentario (visible medialmente), aunque por debajo de la misma el cuerpo principal del surangular izquierdo está incompleto anteriormente (incluyendo al foramen anterior del

surangular). Anteriormente, el surangular se compone por un cuerpo dorsoventralmente amplio y una barra dorsal lateromedialmente robusta, como en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). Entre el cuerpo laminar y la barra dorsal más robusta, existe un foramen alargado y oblicuo a la altura del proceso coronoideo, con una fosa amplia formada por el contacto entre la barra dorsal y el cuerpo principal del surangular y una fosa filiforme y profunda que se extiende posteriormente. El límite ventral de la fosa anterior al foramen surangular, el foramen surangular y la fosa posterior al foramen está recorrido por una cresta de extensión anteroposterior, que forma un reborde dorsalmente prominente y convexo hacia arriba en vista lateral. La fosa anterior al foramen del surangular se continúa dorsalmente sobre la barra dorsal del surangular, donde se orienta ventralmente sobre una cresta lateralmente prominente presente a lo largo de la mitad anterior de la barra dorsal del surangular. Posteriormente en la fosa filiforme, el margen ventral esta delineado por la mencionada cresta orientada dorsalmente, pero el borde dorsal de la misma delineado por la barra dorsal es más redondeado y no forma parte de la fosa. Siguiendo lo mencionado por Norman *et al*. (2011) y Sereno (2012), esta cresta ventral a la fosa filiforme se corresponde con el punto de anclaje para los músculos *adductor mandibulae externus medialis*, anclados medialmente sobre la barra intertemporal (ver *Postorbital* y *Escamosal*). *Heterodontosaurus* posee un surangular similar en características generales que *Manidens*, mientras que *Tianyulong* carece de foramen anterior del surangular, donde el surangular es una lámina de hueso sin distinción entre barra dorsal y cuerpo ventral (Zheng *et al*., 2009; Norman *et al*., 2011). Excluyendo a *Manidens*, *Tianyulong* y *Heterodontosaurus* son las únicas dos especies las que preservan la región mandibular posterior al dentario completa dentro de Heterodontosauridae. La presencia de una fosa anterior al foramen anterior del surangular (sobre el contacto entre la barra dorsal y el cuerpo ventral del surangular), y

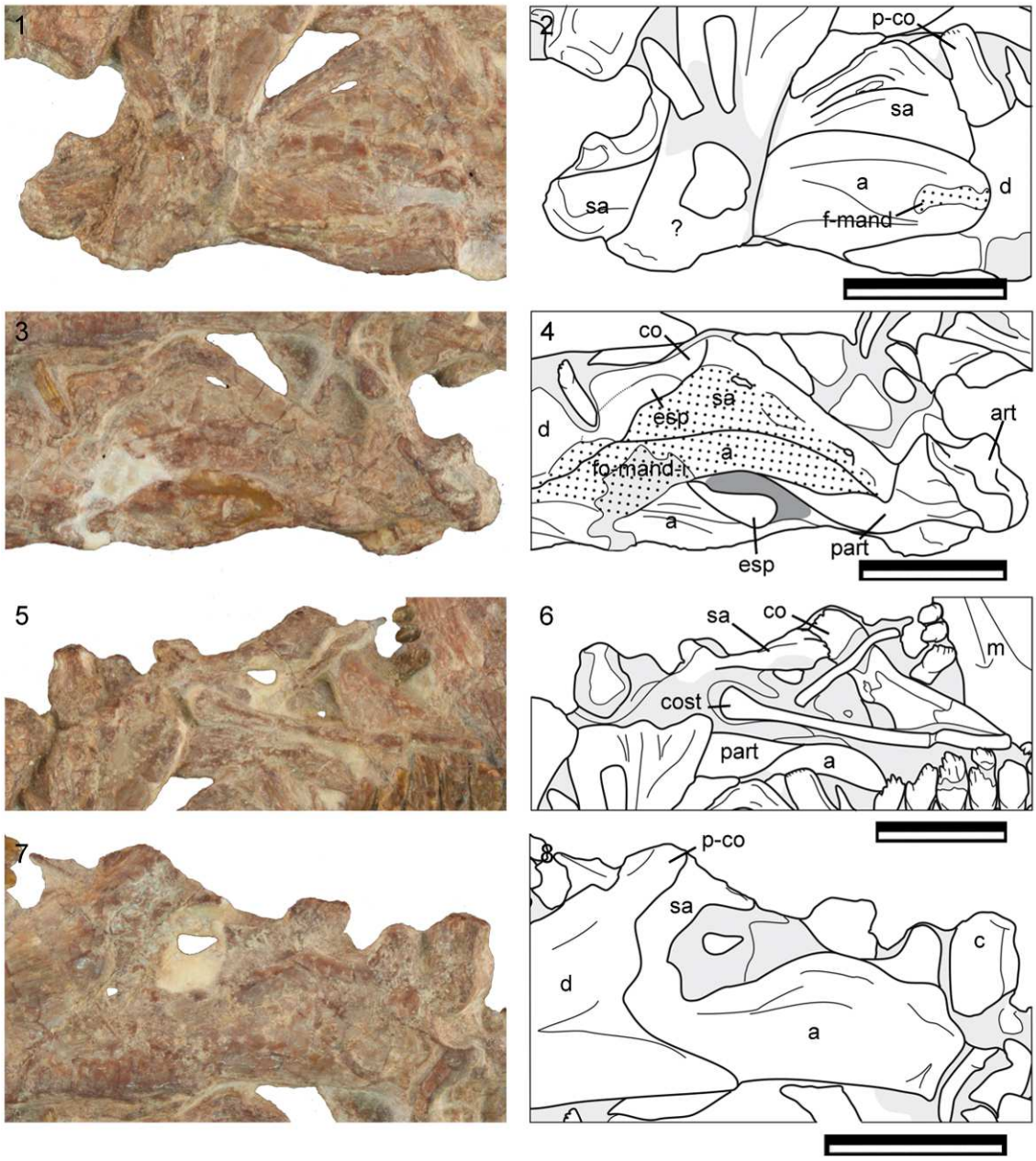
la forma levemente redondeada del foramen contrastan con la condición de *Heterodontosaurus*. En *Heterodontosaurus*, el foramen anterior del surangular es anteroposteriormente más alargado que en *Manidens*, y carece de fosa anterior al mismo, dado que anteriormente ambas partes del surangular no contactan entre sí sino que suturan con el dentario (*sensu* Norman *et al*., 2011, fig. 8, 16). Como fuera antedicho, se desconoce el contacto dentario-surangular entre el proceso coronoideo del dentario y la barra dorsal del surangular, debido a que posteriormente el proceso coronoideo está incompleto en ambas ramas mandibulares. La línea de sutura surangular-angular en vista lateral de la mandíbula derecha forma una línea convexa hacia arriba, dándole forma a un surangular más angosto que el angular. El surangular no forma una cresta lateralmente prominente que delimita dorsalmente a la fosa mandibular externa como en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2004c; 2011; Sereno, 2012), sino que la fosa mandibular externa en el surangular es superficial. El límite posterodorsal de la fosa mandibular externa es levemente prominente, involucrando la unión de ambas ramas del surangular y el angular. El contacto entre el cuerpo principal del surangular y el dentario está preservado en su mayor parte, excepto en la región articular dentario-surangular-angular, donde el material se encuentra colapsado y parcialmente cubierto por roca. Siguiendo el margen dorsal del surangular, éste se vuelve progresivamente bajo hacia la articulación mandibular. Contrario a lo observado en *Heterodontosaurus*, no existe un abrupto decaimiento del margen dorsal del surangular previo al inicio de la fosa glenoidea, sino que es progresivo hasta alcanzar el límite anterior de la misma (Norman *et al*., 2011). Previo al contacto con el límite anterior de la fosa glenoidea, está la salida lateral del foramen posterior del surangular, el cual es mencionado por Norman *et al*. (2011) y nombrado por Sereno (2012) en *Heterodontosaurus*. El foramen posterior del surangular está excluido de la fosa

filiforme posterior del foramen anterior del surangular y ubicado por detrás de la misma en *Manidens*, mientras que el mismo foramen en *Heterodontosaurus* sí está incluido en la mencionada fosa filiforme, marcando la finalización posterior de la misma (Norman *et al*., 2011). La articulación mandibular está posicionada ventralmente al margen alveolar (Pol *et al*., 2011a), aunque en menor medida en comparación a *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011) y otros ornitópodos derivados (Weishampel 1984).

Parte de la fosa glenoidea está reposando sobre la cara posterior del surangular, por lo que se estima que éste forma parte del límite anterior de la fosa glenoidea. Lateral y medialmente, la fosa glenoidea está limitada por el surangular y el articular respectivamente, en donde el surangular solo cumple una función marginal. Los límites anterior y posterior de la fosa glenoidea difieren en altura en vista lateral, siendo de altura subigual en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011; Sereno, 2012). Posterior a la fosa glenoidea, el largo anteroposterior del proceso retroarticular es menor al largo de la mencionada fosa delimitada por el surangular, estando dirigido levemente hacia abajo, mientras que en *Heterodontosaurus* el proceso retroarticular es mayor en longitud que la fosa glenoidea. Un proceso retroarticular de menor longitud que la faceta glenoidea es una característica común dentro de Ornithischia (Pol *et al*., 2011a). La fosa lateral del retroarticular por detrás de la fosa glenoidea es significativamente menor a lo observado en *Heterodontosaurus*, restringida al área posterior y levemente ventral a la fosa glenoidea, abierta laterodorsalmente y sin orientación posterior. En *Heterodontosaurus*, en cambio, el desarrollo de esta fosa es mucho mayor, ya que domina toda la mitad lateral del proceso retroarticular por detrás de la articulación mandibular, estando orientada laterodorsalmente formando una superficie que distalmente se orienta posterodorsalmente. Contrario a la superficial y extensa fosa

lateral de *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), esta diminuta fosa lateral del retroarticular es profunda y se encuentra limitada por fuertes crestas en *Manidens*. En vista dorsal del proceso retroarticular, *Heterodontosaurus* posee una amplia fosa lateral del retroarticular abarca desde el punto más posterior de la faceta glenoidea hasta el extremo posterior del retroarticular, En cambio, la fosa lateral del retroarticular en *Manidens* no alcanza el punto más distal de la mandíbula, y la cresta que limita medialmente esta breve y profunda fosa está orientada paralela al plano mandibular. La prominente cresta que limita ventralmente la fosa lateral del retroarticular, debido a su prominencia lateral, forma una cara cóncava y anteroventralmente orientada, que toma una orientación lateral cercana al margen ventral y posterior de la mandíbula. Esta característica no se observa en *Heterodontosaurus*, donde el límite ventral de la fosa lateral del retroarticular casi alcanza el margen ventral de la mandíbula, orientando ventralmente a toda la región por debajo del mismo. Esta cara anteroventralmente orientada forma la superficie de anclaje para el músculo *pterygoideus posterior*, el cual desde esta superficie se dirige anteroventralmente, pasando el margen ventral del surangular-prearticular y luego toma una dirección dorsal para contactar con el pterigoides (ver *Pterigoides*, siguiendo las reconstrucciones de Norman *et al*., [2011]).

En vista medial del surangular, la unión entre la barra dorsal y el cuerpo principal del surangular no forma ninguna fosa ni contacto sobresaliente, la barra dorsal al foramen anterior del surangular sobresale formando una cresta medial que progresivamente desaparece posteriormente, y el resto del surangular en vista medial carece de características remarcables. En esta vista, el surangular forma parte de la fosa aductora mandibular interna, dorsalmente delimitada por la sobresaliencia en forma de cresta de la barra dorsal del surangular, y ventralmente por el prearticular y parte del angular. Incluida en la fosa aductora mandibular interna puede observarse la línea de



[Figura 3.17- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-10, detalle de la mandíbula posterior derecha (1-4) e izquierda (5-8) en vista lateral (1-2, 7-8) y medial (3-4, 5-6), en imágenes fotográficas (1, 3, 5, 7) y esquemas (2, 4, 6, 8). Abreviaturas: art, articular. Para el resto de las abreviaturas y referencias relacionadas a tramas y grises revisar figuras anteriores. Escala equivale a 1cm.]

sutura del surangular con el angular, siguiendo la silueta de la línea de sutura lateral. El contacto surangular-coronoides puede apreciarse en la mandíbula izquierda. El coronoides se encuentra "volcado" y fuertemente ligado al punto más dorsal y anterior

de la barra dorsal del surangular. Más posteriormente, puede observarse no solo la salida medial del foramen posterior levemente ocluida por roca y rodeada de hueso fracturado, sino que también se reconoce la línea de sutura surangular-prearticular.

3.3.2.3- Angular (Fig. 3.17). — El angular está preservado en ambas mandíbulas. El angular derecho está completamente preservado, mientras que solo la parte ventral del angular izquierdo está preservada. Dorsalmente, el angular izquierdo está fracturado o cubierto por fragmentos óseos y roca en ambas caras, elementos que ocluyen al hueso y no permiten su identificación. De cualquier forma, en base al material disponible puede caracterizarse la anatomía de este hueso. Como fuera mencionado, la línea de sutura surangular-angular en vista lateral es convexa hacia arriba y delimita un angular más amplio dorsoventralmente que el surangular. Siguiendo lo mencionado por Sereno (2012), esta característica fue codificada como un carácter derivado compartido entre las especies *Manidens* y *Heterodontosaurus* en su matriz (Sereno, 2012, pag. 148). Se hace notar que la relación surangular-angular de *Manidens* es similar a aquella mencionada por Norman *et al*. (2011) y Pol *et al*. (2011a, *contra* Sereno, 2012) para *Heterodontosaurus*. Contrario a *Heterodontosaurus*, la fosa mandibular externa carece de un límite dorsal conspicuo (ver *Surangular*), pero en su margen ventral el angular sobresale lateralmente formando el límite ventral de la fosa. El angular limita al punto más profundo de la fosa mandibular en el vértice anteroventral de la misma, por debajo y detrás de la fenestra mandibular, y cerrándola posterodorsalmente a la altura del foramen posterior del surangular. Sobre el margen ventral brevemente ensanchado del angular, componente del borde ventral de la mandíbula en vista lateral, el angular articula con el proceso posterior del dentario caracterizando una superficie articular solapada en donde el angular queda por detrás

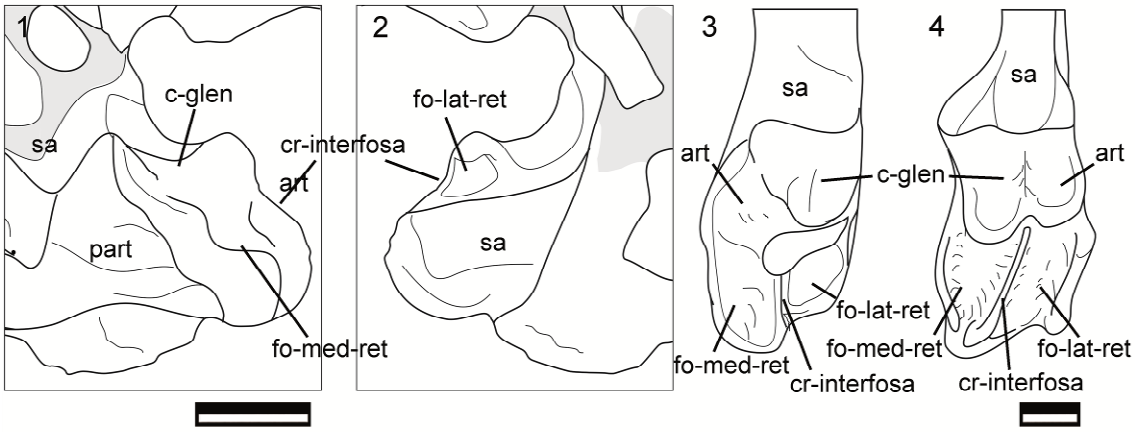
del proceso del dentario. Dorsalmente a esta articulación dentario-angular, solo el proceso posterior del dentario participa en el límite ventral de la fosa mandibular externa. La fosa mandibular se vuelve repentinamente profunda en el límite posterior del dentario, pero no existe una conspicua cresta que limita anteriormente a la fosa mandibular externa. Ésta se vuelve progresivamente superficial sobre la cara lateral del dentario, hasta completamente desaparecer sobre el mismo. La prominencia lateral del margen ventral de la fosa mandibular externa es menos pronunciada que en *Heterodontosaurus* por lo que, en comparación con este último, esta fosa es superficial en profundidad y transicional en sus límites en *Manidens* (incluyendo al límite dorsal inexistente que involucra al surangular). Dado que la fosa mandibular externa ocupa la mayor parte del cuerpo del angular, su superficie es lateralmente cóncava.

No existen muchas características del angular en su cara medial para contrastar. Puede afirmarse que el angular compone parte de la fosa mandibular interna junto con el surangular, delimitarse el contacto surangular-angular (similar a lo observado en vista lateral), y afirmar que articula con el prearticular formando medialmente una cara articular cóncava hacia arriba donde descansa el prearticular. Como en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), el esplenial estaría articulando medialmente con el angular en todo su margen ventral, aunque este contacto esplenial-angular no está preservado debido a la pobre preservación del esplenial en esta región (ver *Esplenial*). Si existe participación del angular en los límites de la fosa mandibular interna, ésta es breve o ínfima, dado que ésta se encuentra limitada por los huesos circundantes (dentario, surangular, prearticular y esplenial).

3.3.2.4- Prearticular (Fig. 3.17-3.18). — Aunque el registro morfológico de este elemento es limitado debido a la fragmentación del fósil en esta región, al resumir la

anatomía de ambos prearticulares compensando las características preservadas puede realizarse una buena caracterización de los mismos. El prearticular está expuesto medialmente en ambas hemimandíbulas. El prearticular izquierdo está cubierto anteriormente por una costilla, y posteriormente por un elemento de identidad indeterminada, preservando al descubierto la articulación con un fragmento del esplenial y el angular. El prearticular derecho está completamente descubierto, pero el contacto angular-prearticular está recorrido por una fractura y parcialmente cubierto con pegamento, mientras que la línea de contacto esplenial-prearticular se encuentra cubierta por una fina pátina de óxido y solo visible en la mandíbula izquierda. De esta forma, la porción anterior será descripta anatómicamente con base en el prearticular izquierdo, mientras que posteriormente puede caracterizarse con base en el prearticular derecho.

Anteriormente, el prearticular parece no bifurcarse en la rama mandibular derecha, de manera que no formaría el margen posterior de la fenestra mandibular interna como se observa en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). Medialmente, el contacto angular-prearticular en la mandíbula derecha incluye un área de contacto solapada en la que el angular forma una concavidad anteroposteriormente elongada donde apoya la cara lateral y ventral del prearticular. El prearticular se prolonga dorsalmente sobre el área de sutura, mientras que el angular lo hace ventralmente, formando una línea de sutura con forma de S acostada en vista medial. En la mandíbula izquierda, por encima del prearticular puede trazarse una fina línea de sutura que divide al angular del prearticular justo por debajo de la costilla. El cuerpo del prearticular encerrado entre el esplenial y el angular se afina anteriormente, y posteriormente toma una leve torsión. Posteriormente en el prearticular, lo que antes formaba el piso de la fosa mandibular interna pasa a orientarse laterodorsalmente hasta la base de la



[Figura 3.18- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-10, detalle del proceso retroarticular de la mandíbula derecha (1-3), con una comparación con *Heterodontosaurus* (4, espécimen SAM-PK-K 1332, basado en imágenes presentadas por Norman *et al*., 2011), en vistas lateral (1), medial (2) y articular (3-4). Abreviaturas, cr-interfosa, cresta interfosa formada por el articular y el surangular; fo-lat-ret, fosa lateral del retroarticular, formada íntegramente por el surangular; fo-med-ret, fosa medial del retroarticular, formada íntegramente por el articular. Las abreviaturas y referencias de tramas y grises restantes fueron presentadas en figuras anteriores. Escala equivale a 5 mm.]

articulación mandibular, y lateroventralmente por detrás de la misma. Ante esta reorientación, el prearticular toma una forma de "copa" en vista medial, la cual sostiene al articular, siendo limitado dorsalmente por el surangular y el articular, y ventralmente por el angular en su porción anterior, y por el surangular en su cara lateral. La región torsionada del prearticular forma una cara cóncava de dirección anterodorsal, donde se estima que resguardaba al paquete muscular mandibular *pterygoideus posterior*, antes de contactar al pterigoides. La línea de sutura entre surangular y prearticular puede seguirse desde cerca del foramen posterior del surangular y hasta el articular, y desde la cresta en el plano sagital del proceso retroarticular hasta el punto más posterior del angular. En vista ventral puede apreciarse el contacto entre el surangular y el prearticular por debajo del proceso articular y por detrás del contacto entre el esplenial y el prearticular, el cual alcanza al punto más posterior de la mandíbula. El límite entre el prearticular y el articular puede verse por debajo del borde engrosado del articular. Por debajo de esta línea de sutura engrosada entre el prearticular y el articular, la presencia

de una fosa excavada y subdividida por una cresta de orientación posterodorsal marca el punto de anclaje para la musculatura *pterygoideus anterior*.

3.3.2.5- Articular (Fig. 3.17-3.18). — Ambos articulares están presentes en el holotipo de *Manidens*. El articular izquierdo está articulando con los cóndilos del correspondiente cuadrado y su contribución al proceso retroarticular está incompleta, y cubierta de roca y fragmentos fósiles, por lo que las consideraciones morfológicas de este elemento fueron concluidas con la observación únicamente del articular derecho. Los límites del articular con el surangular y el prearticular son claramente diferenciables. Como fuera antedicho, el articular (junto con el surangular) forma parte de la cresta media que separa a la fosa lateral del retroarticular del resto de la faceta glenoidea. En esta cresta, el componente medial es otorgado por el articular, mientras que el componente lateral es otorgado por el surangular. La cresta que limita medialmente a la fosa lateral del retroarticular, formada por el contacto surangular-articular, continúa posterior y ventralmente por detrás y ventral a la fosa lateral del retroarticular. Esta cresta de orientación en el plano sagital de la hemimandíbula, se desarrolla hasta el extremo posterior del proceso retroarticular, de manera que separa una cara lateral del proceso dominada por el surangular, de una cara medial del mismo dominada por el articular y el prearticular (por debajo del articular). Esta condición es similar a aquella observada en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011) y en algunos ornitópodos (*e.g*., *Thescelosaurus* [Galton 1997]). En *Heterodontosaurus*, el proceso retroarticular de la mandíbula se desarrolla por debajo de la cresta de disposición sagital, dándole una orientación posterodorsal, mientras que en *Manidens condorensis* la cresta sobrepasa posterior y ventralmente al proceso retroarticular, tomando una orientación predominantemente posterior. Posteroventralmente, esta cresta toma una

dirección medial y ventral y se engrosa, ahora formando parte de la sutura prearticular-articular. El límite prearticular-articular está por debajo de un fuertemente engrosado margen del articular, el cual marca el inicio de la fosa glenoidea medialmente y de la fosa medial del retroarticular (amplia y orientada posteromedialmente).

En una vista posterodorsal del articular (viendo perpendicularmente la superficie articular para el cuadrado), pueden apreciarse las dimensiones y límites de la faceta glenoidea y su relación con las fosas lateral (en el surangular) y medial (en el articular) del proceso retroarticular. La faceta glenoidea puede claramente delimitarse lateralmente, donde descansa sobre una plataforma que el surangular forma para el articular. Más medialmente, una breve y baja cresta en el articular limita el margen medial de la faceta glenoidea. Este margen medial de la faceta glenoidea no forma un sobrenivel por encima de la fosa medial del retroarticular, la cual está desarrollada posterior y medialmente sobre el articular, sino que marca una separación con pendiente transicional. En *Heterodontosaurus* la faceta glenoidea descansa sobre un pedestal formado por el articular completamente, disponiendo más dorsalmente a esta faceta y más ventralmente a la fosa medial del retroarticular, ambos separados por una prominente cresta y un pronunciado desnivel (SAM-PK-K1332, Norman *et al*., 2011). En *Manidens*, la faceta glenoidea y la fosa medial del retroarticular alcanzan el mismo nivel y es difícil de diferenciarlas en su punto más anteromedial. Desde este punto y dirigiéndose posteriormente, la faceta glenoidea preserva su nivel mediante una breve repisa formada por el articular y la mencionada cresta medial de separación, y la fosa medial del retroarticular se ensancha posteroventralmente por detrás de la faceta glenoidea. Sobre esta faceta glenoidea del articular, el cóndilo mayor se ubica cómodamente, y el cóndilo menor parece quedar suspendido medialmente en una posición anterodorsalmente (o sostenido mediante tejido blando no preservado en el

material fósil). Esta articulación es corroborada por el cóndilo del cuadrado izquierdo en articulación con la faceta glenoidea de la rama mandibular del mismo lado.

Pol *et al*. (2011a) interpretaron que la faceta glenoidea se desarrollaba como una anteroposteriormente elongada faceta articular, la cual superaba en longitud la cabeza distal del cuadrado. Su consideración parecía incluir tanto a la faceta glenoidea como a la fosa medial del retroarticular como componentes de la faceta articular para la cabeza distal del cuadrado, interpretando una cara articular mucho mayor a la aquí descripta. El límite entre la fosa medial del retroarticular y la faceta glenoidea característicamente transicional en comparación con la conspicua condición de *Heterodontosaurus* antes mencionada, parece haber influido en esta interpretación la cual se descarta en una visión más detallada realizada en el presente trabajo. En base a las conclusiones de Pol *et al*. (2011a), Sereno (2012) reinterpretó esta afirmación de manera funcional, concluyendo que podía inferirse un movimiento mandibular del tipo propalinal (hacia delante y atrás) de la mandíbula para *Manidens*, algo que el autor no podía verificar con las imágenes a disposición. Contrariamente, con base en la morfología de las facetas de desgaste en las coronas aisladas referidas a *Manidens*, Becerra *et al*. (2014) concluyen en un movimiento ortal (hacia arriba y abajo) de la mandíbula, algo que se verifica en base a la anatomía de la fosa glenoidea aquí descripta y también considerando a la disposición en articulación del cuadrado con el articular izquierdo.

3.3.2.6- Esplenial (Fig. 3.17). — Como en *Heterodontosaurus*, el esplenial habría compuesto una fina placa que recubre medialmente al dentario, formando el límite anterior y ventral de la fosa mandibular interna. Aunque solo visibles o preservados en parte, hay fragmentos de ambos espleniales en las mandíbulas. El esplenial derecho está incompleto y representado por el margen distal del proceso dorsal

del esplenial, el cual se dirige a la base del coronoides, y parte del esplenial encontrado en una región colapsada del margen ventral del dentario. El esplenial izquierdo preserva parte de su proceso posterior (que cubre parcialmente al angular y contacta al prearticular), y parte del proceso dorsal (que contacta con el coronoides), estando parcialmente ocluido por una costilla y la hilera de dientes del dentario derecho, e incompleto entre el proceso posterior cercano al prearticular el proceso dorsal. El contacto esplenial-prearticular puede apreciarse en la mandíbula izquierda. El contacto angular-prearticular puede claramente verse en la rama mandibular derecha, dado que no está cubierto por el esplenial ya que no está preservado en esta región de la mandíbula derecha. Anterior a esta línea de sutura y en la mandíbula izquierda, el proceso posterior del esplenial recubre parcialmente la línea de sutura y se dirige anteriormente sobre el margen medioventral de la mandíbula, aunque está fracturado y no continúa anteriormente. Dorsalmente a una costilla asociada al material craneano, parte del proceso dorsal del esplenial se observa en contacto con el coronoides izquierdo, sin preservar el extremo más dorsal del esplenial que contribuye al proceso coronoideo, exponiéndose una cara articular plana donde el proceso dorsal del esplenial apoya sobre el coronoides. La rama mandibular derecha preserva el punto más dorsal del esplenial cercano al coronoides, pero el resto del contacto coronoides-esplenial está cubierto. Comparativamente con *Heterodontosaurus*, no puede afirmarse que exista una componente anterior en el límite de la fenestra mandibular interna otorgada por el esplenial, aunque ventral al ausente extremo dorsal del esplenial en la mandíbula izquierda existe una breve silueta cóncava hacia atrás en el dentario que podría dar indicios de esta característica. Donde debería estar la porción ventral y posterior del esplenial en la mandíbula derecha, solo se observa un borde colapsado y brevemente cubierto con roca, con unos fragmentos de hueso por encima de la articulación dentario-

angular. Se estima que estos fragmentos hayan formado parte del esplenial. Debido a la ausencia del resto del esplenial, la porción anterior de la fosa mandibular interna está al descubierto, la cual se afina y cambia transicionalmente de profundidad anteriormente, e incluye la región de anclaje para el músculo *adductor mandibulae posterior*. Por debajo de este afinamiento anterior de la fosa mandibular interna se observa al dentario únicamente, yaciendo sobre estos mínimos fragmentos del esplenial derecho. De esta forma, la afinada componente anterior de la fosa mandibular derecha corresponde a aquella porción de la fosa que se encuentra cubierta por el esplenial, junto con la rama ventral del dentario (similar a *Heterodontosaurus*, SAM-PK-K1332). Asimismo, no se excluye la idea de que parte de esta región deprimida en la cara medial del dentario sea parte de la superficie articular entre el dentario y el esplenial. Dorsal a la afinada componente anterior de la fosa mandibular interna, el proceso dorsal del esplenial puede verse contactando con el coronoides.

3.3.2.7- Coronoides (Fig. 3.17). — Este elemento está preservado en ambas mandíbulas, aunque su presencia es poco informativa en la rama mandibular derecha por estar completamente ocluido por el dentario izquierdo. En la rama mandibular derecha, la ausencia del extremo más dorsal y posterior del proceso coronoideo del dentario permite identificar parte de la cara lateral del coronoides derecho, la cual articularía con el extremo ausente de dentario en su cara medial. El coronoides izquierdo está expuesto en vista medial, desde la base del último diente preservado del dentario, hasta su punto más posterior y dorsal. Entre las cosas a destacar de este elemento se incluyen la presencia de un margen dorsal rugoso del coronoides y la participación del margen posterior del coronoides como límite anterodorsal de la fosa aductora muscular interna. La presencia de esta rugosidad en el punto más dorsal del

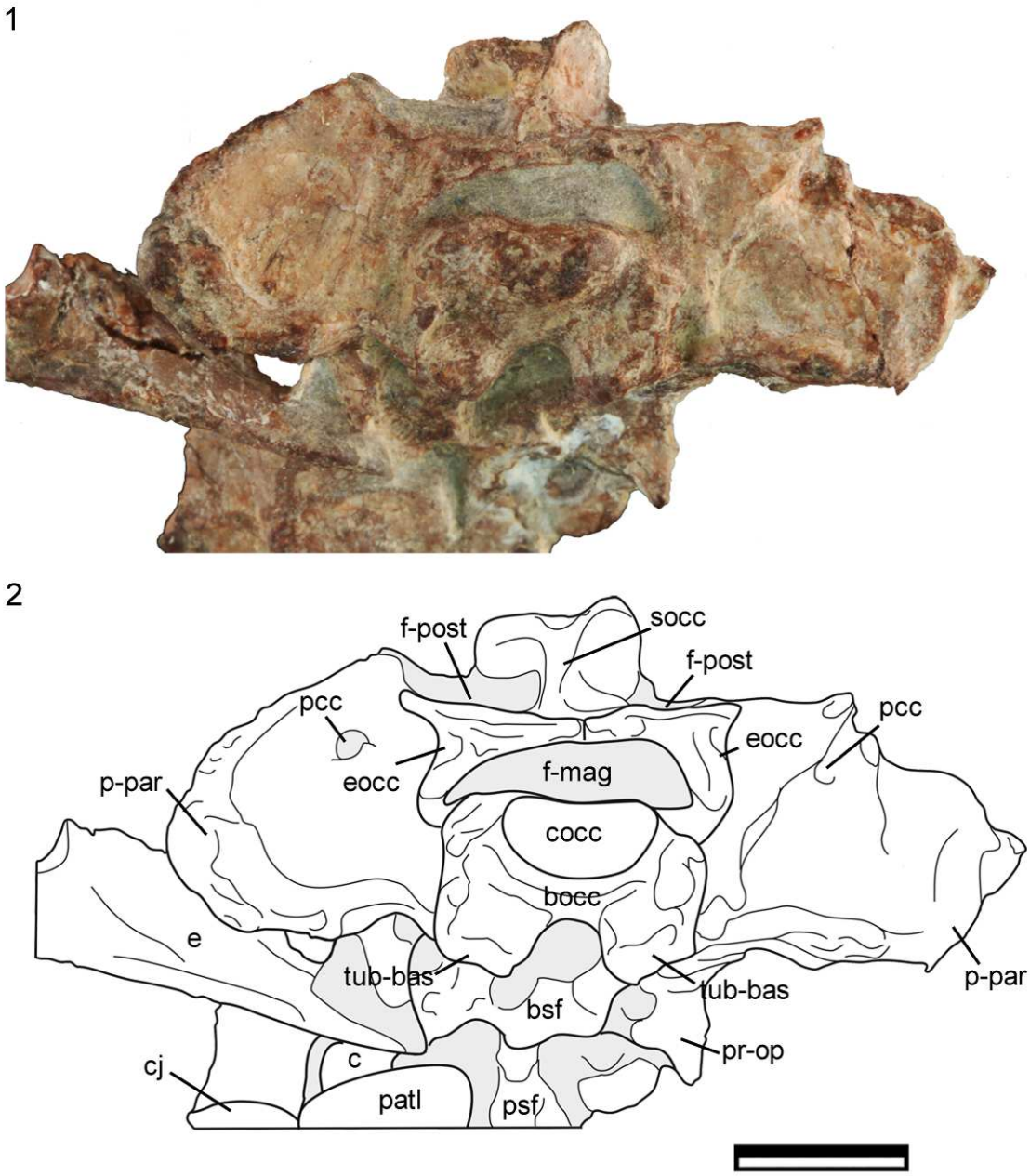
coronoides evidencia una zona de anclaje para la musculatura mandibular *adductor mandibulae externus profundus*, característica que se infiere como compartida con *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011, fig. 35a), *Dysalotosaurus* (MGB, observación personal) y otros ornitópodos (*e.g.*, Norman *et al*., 2004c). El coronoides se localiza por encima del punto más dorsal del surangular, pero no puede asegurarse si el coronoides se proyecta dorsalmente por encima del proceso coronoideo del dentario (haciéndolo visible lateralmente, como en *Heterodontosaurus*) o si su desarrollo dorsal fuera menor o subigual que el del dentario, ya que el desarrollo posterior del proceso coronoideo del dentario se desconoce. El contacto coronoides-esplenial puede apreciarse solo parcialmente para ambos coronoides. El punto más dorsal y posterior del esplenial (y su contacto con el coronoides) se perdió en la mandíbula izquierda y es reconocible en la mandíbula derecha. El contacto coronoides-esplenial por delante de este punto puede apreciarse por debajo del último diente y paralelo al margen alveolar en el dentario izquierdo, mientras que en el derecho esta porción se encuentra ocluida por el dentario izquierdo y un diente aislado.

3.3.3- Región occipital y caja craneana:

3.3.3.1- Supraoccipital (Fig. 3.19). — Este elemento único e impar está delimitando el margen dorsal del foramen magnum, lateroventralmente contactando con ambos exoccipitales y con el ala posterolateral del opistótico (tomada en esta descripción como *proceso paroccipital*). La contribución dorsal al margen del foramen magnum es una característica plesiomórfica de *Manidens* también presente en *Lesothosaurus* (Sereno, 1991), *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), ornitópodos basales (Galton, 1989), estegosáuridos (Gilmore, 1914) y protoceratópsidos (Brown y Schlaikjer, 1940). En iguanodóntidos (Norman, 2004), hadrosaurios (Horner *et al*.,

2004) y ceratópsidos (Dodson *et al*., 2004) ambos exoccipitales excluyen al supraoccipital del margen del foramen. Morfológicamente y en vista occipital, la porción conservada del supraoccipital asemeja a una mariposa. Cuatro alas que se dirigen dorsal y ventralmente, unidas por un cuerpo que forma una cresta de disposición dorsoventral y de prominencia breve y dirigida posteroventralmente. Las alas ventrales del supraoccipital son aquellas que contactan ventralmente con ambos exoccipitales en su porción más medial y con ambas alas del opistótico en su porción lateroventral. Las alas dorsales del supraoccipital están libres y disponen de una vista tanto occipital como interna a la cavidad craneana. Estas alas tienen una cara plana y se encuentran orientadas lateroventralmente en vista posterior. Haciendo referencia a las homologías planteadas con la especie *Heterodontosaurus*, debería abrirse posteriormente la fenestra post-temporal en la unión parietal-supraoccipital-opistótico o cercano a ésta (*e.g.*, *Lesothosaurus* [Sereno, 1991]). Cercano al supraoccipital, el margen dorsal de ambas alas del opistótico que medialmente terminan contactando con el supraoccipital se vuelve más bajo antes de contactarlo. Asimismo, la base de ambas alas dorsales del supraoccipital delimita en cuerpo de este elemento un margen subredondeado. Se supone que el parietal se dobla posteroventralmente por detrás de la cresta postemporal del cráneo para formar parte de la región occipital, ubicándose por encima de las alas dorsales del supraoccipital, formando una cara articular solapada con las mismas. El cuerpo del surangular formado por la mencionada cresta breve y dorsoventralmente dispuesta antes mencionada estaría separando ambos parietales posteriormente. Este tipo de relación entre el supraoccipital y el parietal está documentada en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), *Lesothosaurus* (Sereno, 1991), *Hypsilophodon* (Galton, 1974a), *Orodromeus* (Scheetz, 1999), entre otros, pudiendo estar presente también en *Manidens*. Como es el caso de *Orodromeus* (Scheetz, 1999),

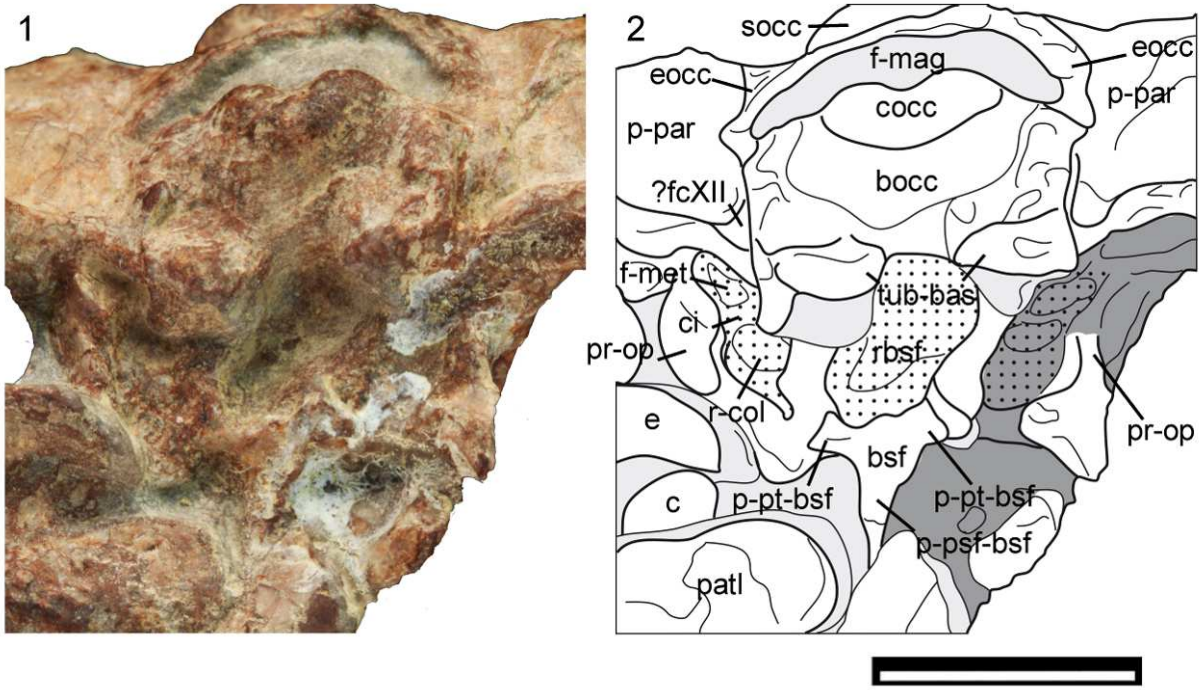
se infiere que ambas alas dorsales del supraoccipital se ubicarían por delante de la componente occipital de los parietales, de manera que en vista occipital las alas dorsales del supraoccipital estarían ocluidas por los parietales. Así, al considerar esta relación entre el parietal y el supraoccipital, y teniendo en cuenta el margen subredondeado entre el cuerpo del supraoccipital con sus alas dorsales y con respecto al contacto con los procesos paroccipitales, este elemento delimitaría ambas fenestras posttemporales. Estas fenestras servirían de pasaje a la cavidad cefálica para la vena *capitis dorsalis* (Norman *et al*., 2004c). Contrario a lo caracterizado para *Orodromeus* (Scheetz, 1999), el supraoccipital no contacta con el laterosfenoides anteriormente, dado que no se proyecta mucho anteriormente por encima del proótico. Suponiendo que la componente occipital del parietal contacta medialmente con el supraoccipital y ventralmente con el ala del opostótico, entonces puede condicionalmente afirmarse que no existe contacto entre el escamosal y el supraoccipital. Siguiendo la anatomía del supraoccipital de *Heterodontosaurus*, un proceso dorsal a ambas alas articulares parietal-supraoccipital que se afina dorsalmente casi alcanzando al margen craneano posterior y la cresta posttemporal, el cual separa ambas alas occipitales del parietal, no está preservado. Debido a la fragilidad del material, la presencia o ausencia de este proceso dorsal del supraoccipital no puede ser corroborada. Cercano al foramen magnum, el supraoccipital se engrosa brevemente para formar un labio que limita dorsalmente la salida del cráneo, normal dentro de Ornithischia. Con base en las nuevas interpretaciones planteadas por Norman *et al*. (2011) y las aquí mencionadas, la posición de la fenestra post-temporal se reubica de ser incluida dentro del proceso paroccipital (como fuera anteriormente inferido por Norman *et al*. [2004c] para *Heterodontosaurus* y por Pol *et al*. [2011a] para *Manidens*), a posicionarlo entre parietal-supraoccipital-opistótico, como actualmente se entiende para *Heterodontosaurus*.



[Figura 3.19- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-9, detalle de la región occipital del cráneo en imagen fotográfica (1) y esquema (2). Abreviaturas: bocc, basioccipital; cocc, cóndilo occipital; eocc, exoccipital; f-post, margen ventral del foramen postemporal (siguiendo a Norman *et al*., 2011); pcc, pasaje craniocuadrático; pr-op, proótico-opistótico; p-par, proceso paroccipital del proótico-opistótico. El resto de las abreviaturas y referencias de grises fueron mencionados en figuras anteriores. Escala equivale a 5mm.]

3.3.3.2- Exoccipitales (Fig. 3.19). — Dado que el basicráneo completo está en excelentes condiciones de preservación, ambos exoccipitales están preservados y pueden correctamente diferenciarse del resto de los elementos del cráneo. Ambos huesos forman los pilares que limitan lateralmente al foramen magnum. La línea de sutura entre los exoccipitales con el supraoccipital, ambos opistóticos y el basioccipital es notable, por lo que puede hablarse de exoccipitales y ala lateral del opistótico de manera separada, dado que ambos elementos están fuertemente suturados pero no imperceptiblemente fusionados. Desde su articulación con el supraoccipital, los exoccipitales se prolongan lateralmente (pero de manera muy breve) por encima de las alas laterales del opistótico, desde donde comienza a afinarse hasta alcanzar su límite ventral con el basioccipital, por debajo del foramen magnum y cercano a la base de los tubérculos basales. En *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), esta breve extensión lateral de los exoccipitales y su continuación ventralmente a lo largo del cuerpo del basioccipital está ausente, estos elementos están restringidos a formar los límites laterales del foramen magnum. El engrosamiento del margen dorsal del foramen magnum en el supraoccipital es continuado lateralmente en ambos exoccipitales, afinándose ventralmente hasta desaparecer en los vértices ventrolaterales del foramen magnum. En estos vértices, puede verse la línea de sutura exoccipital-basioccipital, lo cual permite afirmar que ambos exoccipitales están excluidos del cóndilo occipital. Esta exclusión también se observa en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), lo cual difiere de la condición basal de Ornithischia presente en *Lesothosaurus* (Sereno, 1991), *Gasparinisaura* (Coria y Salgado, 1996; MUCPv-208, MGB observación personal), *Zephyrosaurus* (Sues, 1980), *Hypsilophodon* (Galton, 1974a) y *Jeholosaurus* (Barrett y Han, 2009). En los mencionados taxones, el exoccipital proporciona una superficie articular que está parcial o totalmente fusionada al cóndilo occipital.

3.3.3.3- Basioccipital (Fig. 3.19). — El basioccipital se compone por el cóndilo occipital, la contribución del basioccipital al piso craneano (dorso del basioccipital) y la porción ventral del basioccipital. Sutura dorsalmente con ambos exoccipitales y anteriormente con el basiesfenoides. El cóndilo occipital está enteramente formado por el basioccipital, el cual abarca poco más de la mitad (4.5 mm) del ancho lateromedial del foramen magnum (7.98 mm). La superficie cóncava dorsal de este cóndilo le otorga una silueta en forma de U en vista articular, aunque en morfología está mucho más lateralmente elongado que dorsoventralmente, contrario a *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011) donde el cóndilo es fuertemente alargado dorsoventralmente y lateralmente poco desarrollado. En vista lateral, el cóndilo occipital es bajo y la constricción en su base denota un cuello que está pobremente desarrollado, la cara articular del cóndilo está pobremente diferenciada de la base del cóndilo, proyectándose brevemente del basioccipital. Se estima que esta breve prominencia se debe a que la región occipital está colapsada, dejando a la región ventral del basicráneo cerca del mismo plano que la región occipital del cráneo. A los flancos del cóndilo occipital, la línea de sutura del basioccipital con el exoccipital y ala del opistótico está engrosada, la cual continúa ventralmente hasta la base de los tubérculos basales. A partir de este contacto, el engrosamiento se orienta lateralmente y contacta con el abultado margen ventral del ala del opistótico (*crista tuberalis*). Se infiere que la salida del nervio hipogloso se encontraría en el punto más dorsal de este engrosamiento, el foramen XII estaría limitado el engrosado contacto exoccipital-basioccipital, aunque no puede verse seguramente por el mencionado daño de la región occipital. Los tubérculos basales se encuentran bien separados y por debajo del cóndilo occipital (Pol *et al*., 2011a), los cuales son breves en largo y abultados en ancho lateromedial, con dirección



[Figura 3.20- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-9, detalle de la región ventral del cráneo, en imagen fotográfica (1) y esquema (2). Abreviaturas: ci, cresta interfenestralis; f-met, foramen metótico, salida del cráneo de los nervios craneanos IX-XI; p-psf-bsf, proceso anterior del basiesfenoides que contacta con el paraesfenoides; p-pt-bsf, proceso pterigoideo del basiesfenoides; ?fcXII, posible salida del nervio craneano XII. El resto de las abreviaturas y referencias a los grises fueron presentadas en figuras anteriores. Escala equivale a 5mm.]

enteramente ventral. Dado que la cara posterior de estos tubérculos está parcialmente cubierta por roca, no puede expresarse correctamente su amplitud anteroposterior. Aunque se sabe que el basioccipital forma parte del piso de la caja craneana, a simple vista no puede caracterizarse mucho de su anatomía por el pequeño tamaño del espécimen.

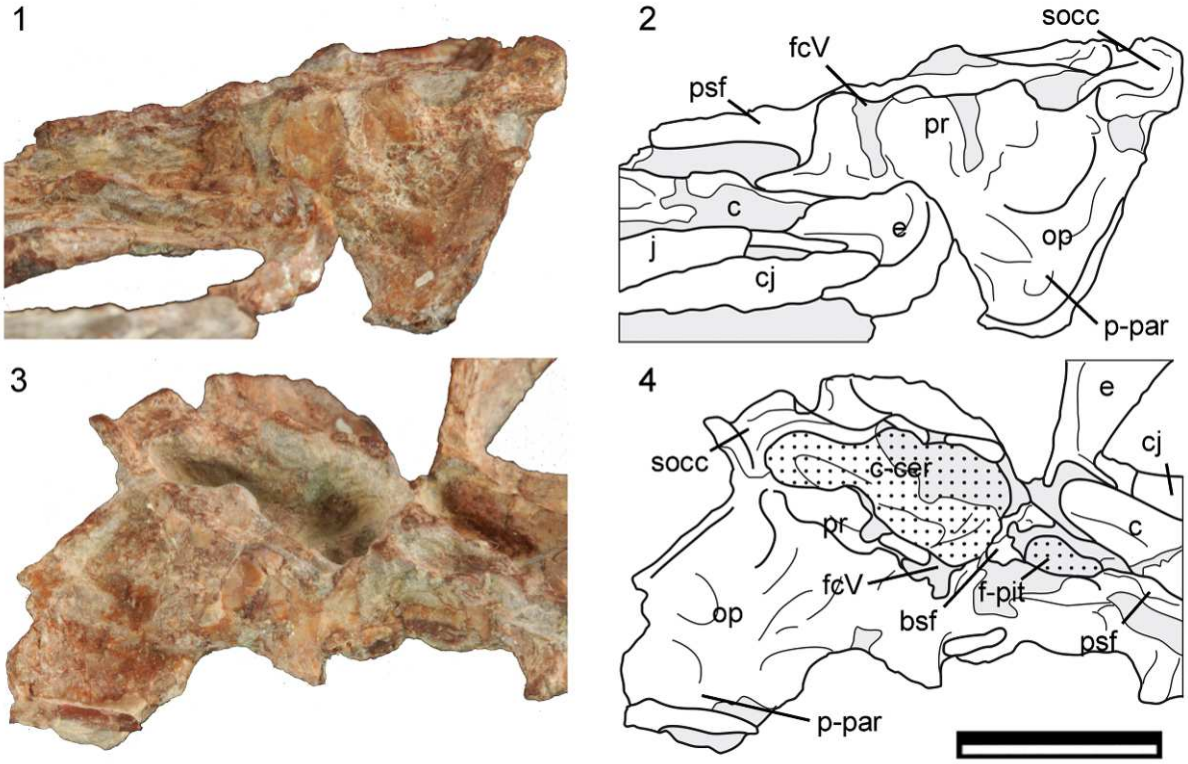
3.3.3.4- Basiesfenoides (Fig. 3.20). — El basiesfenoides está preservado de manera completa aunque con un cuerpo levemente desfasado y parcialmente cubierto por roca. Este elemento contacta anteriormente con el paraesfenoides y posteriormente con el basioccipital. El contacto con el paraesfenoides solo puede apreciarse

dorsalmente, formando en conjunto ambos márgenes de la fosa pituitaria (dado que compone el margen posterior de la misma), pero no ventralmente debido a la presencia de fragmentos de hueso de difícil identificación. La fosa pituitaria se introduce de manera profunda en el cuerpo principal del basiesfenoides, una característica claramente visible dado que el piso craneano está dorsalmente expuesto por la ausencia de los frontales. El contacto con el basioccipital puede apreciarse ventralmente solo en parte, la componente de los tubérculos basales otorgada por el basiesfenoides con su típica forma de labio (también separados por una profunda muesca que divide estos tubérculos) está cubierta de roca. Asimismo, la presencia de roca por delante de los tubérculos basales indica la existencia de una breve concavidad por delante de los mismos, la cual fue rellena de roca, y debido a la fragilidad de estos tubérculos, se optó por no comprometer el material con la extracción de esta roca. Esto contrasta con la condición en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), donde los tubérculos basales son cóncavos posteriormente en vez de anteriormente (como aquí se infiere). Como menciona Pol *et al*. (2011a), el basiesfenoides es un elemento corto y amplio, con un receso basiesfenoidal ventral bien desarrollado, contrastando con un surco superficial presente en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), siendo poco común entre los Ornithischia. Este receso basiesfenoidal se relaciona a la pneumaticidad craneana (Wilmer, 1990, 1997). Por su localización en la cara ventral del basiesfenoides, este receso podría estar formando parte del sistema neumático faringotimpánico (o paratimpánico, que involucra los huesos de la caja craneana [Witmer, 1997]), el cual se observa en terópodos (*e.g*., Sampson y Witmer, 2007; Witmer y Ridgely, 2009) y cocodrilos (Witmer y Ridgely, 2008; Dufeau, 2011; *Caiman latirostris*, MACN-V-1420, MGB observación personal). Su presencia también puede apreciarse en el saurópodo *Europasaurus holgeri* (replica de DFMMh/FV 581.1, MGB observación

personal) *Mussaurus* (espécimen sin nominación alojado en el Museo Egidio Feruglio). Este receso está limitado por dos láminas laterales que comunican desde la base de los tubérculos basales hasta el límite anterior formado por la unión medial de los procesos pterigoideos del basiesfenoides. Anterior a esta cresta que une los procesos pterigoideos del basiesfenoides, el basiesfenoides se afina y se proyecta anteriormente hasta contactar con el paraesfenoides, similar a lo mencionado para *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). La presencia de surcos sagitales en este proceso, presentes en el taxón anteriormente mencionado, no puede confirmarse dado que el material está cubierto. Los procesos pterigoideos del basiesfenoides se proyectan anterolateralmente de forma breve, posteriormente contactando las finas láminas laterales que delimitan lateralmente al receso basipterigoideo. Estas procesos pterigoideos unidos medialmente por una cresta, en conjunto con la continuación anterior del basiesfenoides forman una estructura trirradiada. En vista dorsal, puede verse la contribución del basiesfenoides al piso craneano y a los límites laterales de la cavidad cefálica, alcanzando lo que se supone sea el margen inferior del foramen craneano V (para el nervio trigémino).

3.3.3.5- Proótico-Opistótico (Fig. 3.19-3.21). — Como ambos pares de elementos se encuentran indiferenciablemente fusionados, marcar un límite entre ellos podría llevar a interpretaciones erróneas. En este caso, como suele ser común en la bibliografía, se considerará una descripción de ambos elementos sin plantear una línea de sutura. Ambos procesos paroccipitales del opistótico son dorsoventralmente altos, relativamente cortos y poseen márgenes laterales redondeados y engrosados (Pol *et al*., 2011a). En comparación con las reconstrucciones planteadas para la región occipital del cráneo de *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), los procesos paroccipitales parecen estar más desarrollados lateralmente y ser dorsoventralmente más angostos que el

mencionado taxón. El margen lateral engrosado se observa desde su inicio ventral, a lo largo de todo el margen lateral y comienza a afinarse dorsalmente. El contacto del proceso paroccipital con el escamosal puede inferirse gracias a que este engrosamiento marginal del los procesos paroccipitales es truncado en una región cuyo margen denota una fractura. En esta región de fractura se estima que contacta el escamosal. En vista occipital e incluido en cada proceso paroccipital, un amplio foramen se encuentra desarrollado. Las interpretaciones anteriores tanto para *Manidens* (Pol *et al*., 2011a), como para *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2004c) tomaban a esta fenestra como el foramen posttemporal, por donde pasaría la vena *capitis dorsalis*. Esta inferencia también es común en ornitópodos basales como *Jeholosaurus* (Barrett y Han, 2009), *Orodromeus* (Scheetz, 1999), *Hypsilophodon* y *Zephyrosaurus* (Norman *et al*., 2004c). Nuevas interpretaciones en los cráneos de *Heterodontosaurus* permiten afirmar que el foramen posttemporal se ubica en la línea de sutura parietal-supraoccipital-opistótico, mientras que el foramen que atraviesa el proceso paroccipital se infiere como un remanente del pasaje craneocuadrático, un canal vascular occipital que llevaría el tronco principal del nervio facial, la arteria orbitotemporal y la vena cefálica lateral (Norman *et al*., 2011c). De manera homóloga, una amplia fenestra de localización similar en un taxón tan cercano como *Manidens* debería llevar consigo las mismas interpretaciones. Así, se reinterpreta a la fenestra posttemporal de Pol *et al*. (2011a) como un canal vascular occipital, mientras que la nueva fenestra post-temporal es interpretada como localizada en el límite parietal-supraoccipital-opistótico, como en *Heterodontosaurus*. La condición mencionada en ornitópodos basales, junto con la homología entre forámenes y canales no está incluida en los objetivos de esta tesis doctoral, por lo que no será discutida.



[Figura 3.21- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-9, detalle de la región lateral de la caja craneana (proótico y opistótico). Abreviaturas: c-cer, cavidad que alojaría al cerebro; fcV, foramen craneano para el nervio craneano V; op, opistótico; pr, proótico. El resto de las abreviaturas y referencias de grises y tramas fueron presentados en figuras anteriores. Escala equivale a 1cm.]

Ventralmente y de manera simétrica, el margen ventral del proceso paroccipital forma un conspicuo engrosamiento, un proceso breve y abultado y posteriormente dirigido. En vista ventral y a los lados del basiesfenoides, el proótico-opistótico limita posterior y lateralmente una depresión que porta dos concavidades. Se estima que esta depresión corresponde al foramen metótico. El resto de los límites de dicho foramen se componen posteriormente con la engrosada unión exoccipital-opistótico (una continuación del margen engrosado del proceso paroccipital), medialmente por las láminas del basiesfenoides que limitan el receso basiesfenoidal y anteriormente por el contacto basiesfenoides-proótico. En esta depresión común se abren dos concavidades y están separadas por una breve cresta, aunque su identidad no está del todo clara. En esta depresión común, se infiere que deberían estar ubicados la salida del foramen metótico

(incluyendo forámenes de los nervios craneanos IX-XI y la vena yugular) y el receso columelar. El receso columelar (o ventana oval), donde estaría apoyando el pie de la columela, no puede localizarse con seguridad, pero normalmente suele encontrarse ubicado en la línea articular proótico-opistótico y orientado ventralmente. Como es mencionado en la especie *Kentrosaurus* (Galton, 1988), *Stegosaurus* (Galton, 2001), y *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), se estima que la fenestra ovalis está ubicada anteriormente, mientras que la salida del foramen metótico está ubicada posteriormente dentro de esta depresión, y la cresta que los separa corresponde a la *crista interfenestralis*. Finalmente y como fuera mencionado, se estima que el foramen craneano XII tendría su salida cercano al vértice ventromedial donde se unen el proceso paroccipital con el basioccipital, ubicándose dorsalmente el punto más ventral de ambos exoccipitales. Esta asignación es dudosa debido a que esta región no está completamente desprovista de roca.

Lateralmente, la salida del nervio facial a través del foramen craneano VII (comúnmente incluido en el proótico) no puede apreciarse, aunque se estima que estaría atravesando el proótico y por detrás del foramen V, el cual pareciera ubicarse cercano al borde más dorsal preservado del proótico. En vista laterodorsal y anterior del proceso paroccipital, puede verse que la unión entre la pared del cerebro (proótico) con la componente occipital del opistótico forma dos crestas amplias y suaves que invaden la cara anterior del proceso paroccipital desde la pared craneana. Entre cada cresta y por encima de la cresta más dorsal se forma una concavidad, siendo la más dorsal aquella más profunda.

3.3.3.6- ?*Laterosfenoides*. — Como se mencionó anteriormente, la presencia de al menos parte del laterosfenoides no puede confirmarse. Si parte de estos elementos se

encuentran presentes en el material holotipo de la especie *Manidens condorensis* (MPEF-PV 3211), sería formando parte de los engrosados márgenes de la cavidad cefálica. Asociado al resto del basicráneo, la presencia del laterosfenoides no puede corroborarse con seguridad, dado que el punto más anterior del foramen V (nervio trigémino) no se encuentra delimitado. Si existe parte del laterosfenoides asociado al piso craneano, éste compondría parte del margen anteroventral del mencionado foramen, aunque no se observa ninguna línea de sutura que corrobore esta unión entre huesos. De esta forma, se estima que no solo el cuerpo principal de ambos laterosfenoides podrían estar ausentes, sino que también no hay forma de identificar las salidas de los nervios motores oculares comunes (foramen craneano III) y de los nervios trocleares (foramen craneano IV). Finalmente, parte del laterosfenoides podría haberse preservado asociado a los frontales, aunque de la misma forma, al no poder identificar líneas de suturas, ésta corresponde a una suposición.

3.3.4- Dentición:

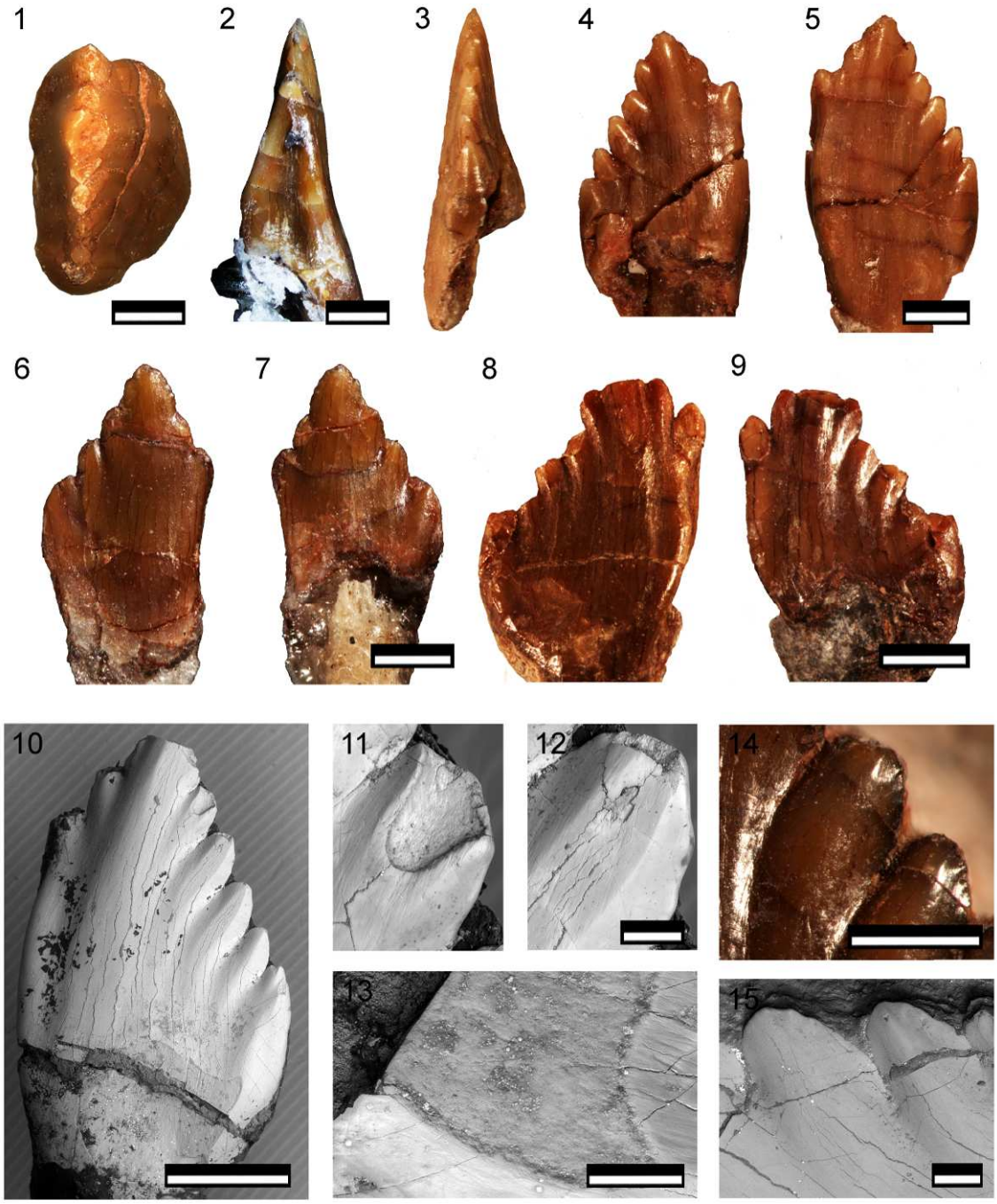
La dentición fue caracterizada de manera general por Pol *et al*. (2011a) y de manera detallada por Becerra *et al*. (2014). En ambas caracterizaciones, la anatomía de las coronas y la configuración de la hilera dentaria fue descripta con base en las coronas presentes en el dentario (espécimen MPEF-PV 3211) y en coronas aisladas (Becerra *et al*., 2014). Sin embargo, la dentición presente en el maxilar no fue mencionada. La presencia de coronas en el material holotipo permite a grandes rasgos caracterizar la dentición de la especie. Asimismo, las coronas aisladas asociadas a la especie dan un panorama mucho más detallado sobre la anatomía dentaria, presencia y orientación de las facetas de desgaste, e incluso permite incursionar en la orientación de los cristales en el esmalte de la corona (ver Capítulo 7). En esta descripción de la dentición se hará

referencia a la morfología de las coronas aisladas, como así también a aquellas coronas presentes en el material holotipo de la especie.

Englobando la anatomía de la corona de la especie *Manidens condorensis* (Fig. 3.22), puede decirse que esta especie posee un fuertemente alargado y robusto caniniforme como primera corona preservada en el dentario (Pol *et al*., 2011a). Esta característica es una de las más conspicuas que asocian a *Manidens* a la familia Heterodontosauridae (Norman *et al*., 2004c; Zheng *et al*., 2009; Butler *et al*., 2010, Sereno, 2012). En *Manidens*, la heterodoncia no solo se debe a la presencia de un alargado caniniforme, sino también a la variación en tamaño y proporciones de las coronas postcaniniformes a lo largo de la hilera dentaria (Becerra *et al*., 2014). En *Manidens*, existen coronas en la hilera de dientes que son más altas que anchas en conjunto con coronas de proporciones subiguales, similar a *Lycorhinus* (Hopson 1975), *Heterodontosaurus* (Hopson 1980; Norman *et al*., 2004c), *Lanasaurus* (Gow, 1975, 1990), *Abrictosaurus* y *Pegomastax* (Sereno, 2012). Este tipo de heterodoncia en tamaño y proporciones es menos pronunciada en *Echinodon* (Norman y Barrett 2002; Sereno, 2012), *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009) y *Fruitadens* (Butler *et al*., 2010, 2012). Como menciona Becerra *et al*. (2014), la heterodoncia en proporciones de la hilera de dientes resulta en coronas con un cociente alto/ancho mayor en la región anterior y media, y coronas con un cociente alto/ancho mucho menor en la región posterior de la hilera dentaria. Asimismo, la hilera de dientes en *Manidens* inicia con coronas anteriormente más bajas, mostrando un progresivo incremento en altura hasta la región media, y luego mostrando una decrecimiento en la altura hacia la coronas más posteriores (Becerra *et al*., 2014), siendo parte de esta heterodoncia. La heterodoncia de tamaño y proporciones de las coronas en la hilera dentaria es bastante común en ornitisquios basales como *Lesothosaurus* (Sereno, 1991), *Pisanosaurus* (Casamiquela

1967; Bonaparte, 1976), *Hypsilophodon* (Galton, 1974a), y las mencionadas especies de heterodontosáuridos (Sereno, 2012).

La distinción entre coronas del maxilar y dentario no fue realizada en la descripción de la dentición de *Manidens* (Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2014), debido a que se desconocen las características de la dentición maxilar media-posterior, y la dentición maxilar anterior nunca fue descripta. Aunque será posteriormente detallado para cada elemento de la mandíbula, la anatomía dentaria posterior al caniniforme se asume igual para las dos hileras tanto del maxilar como dentario (Becerra *et al*., 2014). De manera que al describir la dentición, se habló de caras oclusales (aquella con faceta de desgaste, la cual presenta una mayor extensión apicobasal) y no oclusales (sin faceta de desgaste, con menor extensión apicobasal), en referencia a la anatomía de las coronas aisladas. Para esta descripción general, se optó por seguir esta decisión. Las coronas son lateromedialmente comprimidas, con forma de hoja y con una constricción en la base entre la raíz y la corona. Estas coronas son abultadas en la base pero carentes de cíngulo como un margen conspicuo, aunque algunas de ellas poseen una insinuada cresta que nace en la base del dentículo más distal. Las coronas son fuertemente asimétricas a ambos lados del ápice, difiriendo significativamente la extensión apicobasal de la cara oclusal y no oclusal (Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2014). Éstas poseen una distribución asimétrica de los dentículos (1-2 mesiales y 4-5 distales al ápice). La asimetría en la distribución de los dentículos se mantiene a lo largo de toda la hilera dentaria, una característica ausente en el resto de los heterodontosáuridos (Thulborn 1974; Charig y Crompton 1974; Hopson 1975; Norman y Barrett 2002; Zheng *et al*., 2009; Butler *et al*., 2010), excepto *Pegomastax* (Sereno, 2012). Las coronas carecen de una cresta central bien desarrollada, mostrando solo una breve prominencia apicobasal que se desarrolla desde el ápice y se desvanece paulatinamente antes de alcanzar la



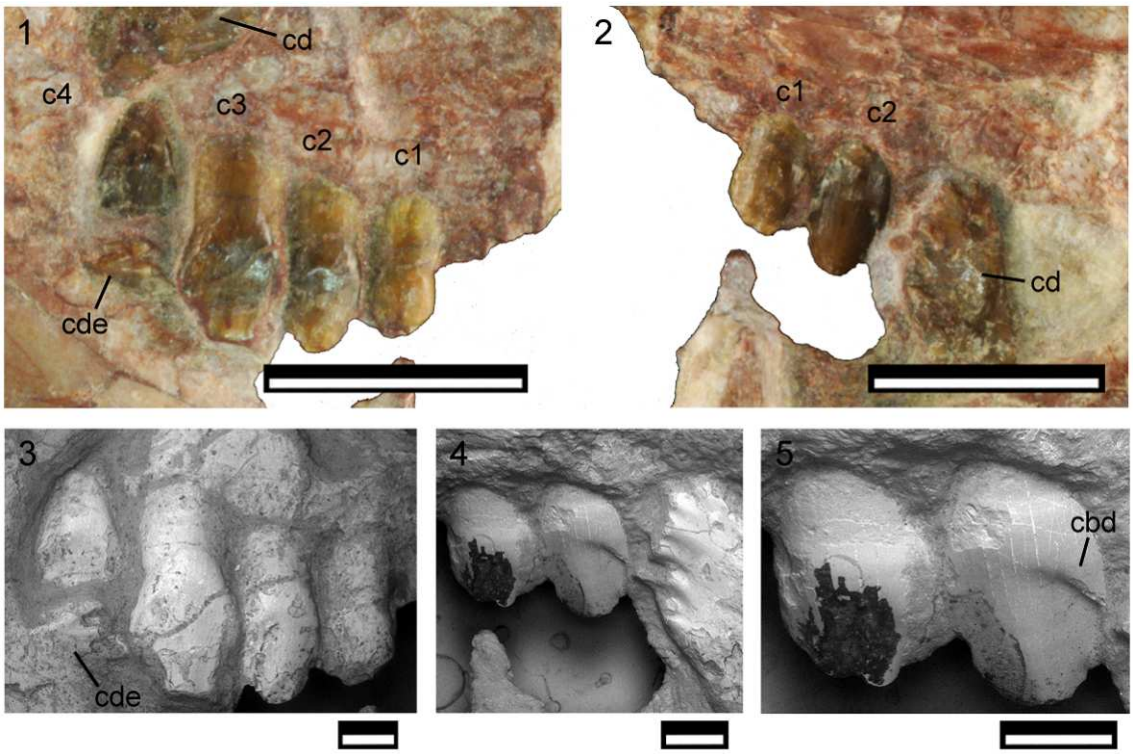
[Figura 3.22- *Manidens condorensis*, especímenes MPEF-PV 3813 (1, 14), MPEF-PV 3811 (2, 15), MPEF-PV 1718 (3-5), MPEF-PV 3815 (6-7), MPEF-PV 1786 (8-9), MPEF-PV 3812 (10-13), ejemplos de coronas aisladas que resumen la morfología dentaria de la especie en vistas oclusal (1), mesial (2), distal (3), labial (5-6, 8, 10-15) y lingual (4, 7, 9). Notar en las mencionadas la presencia de una cavidad mesial (1-2), diverso desarrollo de las facetas de desgaste (8, 10-13) apicales (8, 11-12) y basal (13), las crenulaciones del esmalte en el margen de corte de los dentículos (14-15) y la asimetría en la distribución de los dentículos y el largo de las carenas mesial y distal. La heterodoncia en tamaño y proporciones es ejemplificada con 6-7 representando la región anterior, 1-5 la región media y 8-9 la región posterior (siguiendo a Becerra *et al*., 2014). Escala equivale a 1mm en 1-10 y 14, 0.2mm en 15 y 0.1mm en 11-13.]

mitad de la corona, la cual esta más desarrollada que en *Fruitadens* (*e.g.*, Butler *et al*., 2010), pero mucho menos que *Heterodontosaurus* (*e.g.*, Hopson 1980). Para cada dentículo también existe una cresta poco abultada en su base, que se pierde poco después de entrar en la cara de la corona. Las crestas basales de cada dentículo son más notorias en la cara no oclusal que en la oclusal. Otra característica que marca la asimetría de las coronas, es la presencia de una profunda cavidad mesial limitada por dos labios, los cuales son levemente distintos morfológicamente uno del otro. El labio de la cara oclusal posee una silueta en forma de "C", mientras que el labio de la cara opuesta tiene forma de "S", ambos en vista lateral (Becerra *et al*., 2014). Sobre esta cavidad mesial, el dentículo más mesial de la corona se proyecta anteriormente de manera breve, otorgando la forma de "mano" de las coronas tan características de esta especie. Autapomórfico dentro de Heterodontosauridae (Pol *et al*., 2011a, Becerra *et al*., 2014), la presencia de crenulaciones enteramente formadas por esmalte formando un margen aserrado en cada dentículo, y es una característica observada tanto en las coronas aisladas como en las coronas del holotipo de *Manidens*. Una característica similar es mencionada en otros ornitópodos, hablándose de dentículos subsidiarios en *Drinker nisti* (Bakker *et al*., 1990), y un diente aislado de hypsilofodóntido (Rauhut 2002]). Siguiendo lo mencionado por Becerra *et al*. (2014), la presencia de facetas de desgaste divididas en una componente apical (en cada dentículo) y una basal (basal y distal, por debajo del último dentículo), que se mantienen sin formar una faceta continua también compone una característica única de esta especie.

3.3.4.1- Dentición Maxilar (Fig. 3.23). — A simple vista, cinco coronas pueden apreciarse en el maxilar del holotipo de *Manidens condorensis*, de las cuales cuatro están posicionadas anteriormente, y la quinta puede observarse como una corona de

recambio a punto de emerger en el margen alveolar más posterior preservado. Para la corona en erupción, solo pueden verse asomar los tres dentículos más apicales, mientras que el resto continúa dentro del maxilar. En cuanto a las coronas ubicadas anteriormente, su preservación en la cara lateral es fragmentaria, y solo pueden verse tres coronas completamente, mientras que la cuarta corona está ocluida por una corona del dentario que se encuentra superpuesta.

En vista lateral y aunque bastante dañadas, las cuatro coronas anteriormente mencionadas están cercanamente posicionadas entre sí, y puede claramente observarse que la corona más anterior preservada incluso presenta una cavidad mesial muy breve, lo cual otorga esta posibilidad de incrementar esta configuración empaquetada de la dentición para la especie *Manidens condorensis* (Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2014). Una visión general de estas cuatro coronas otorga una idea acerca de la variación de tamaño de las coronas en la hilera de la dentición maxilar. En solo tres posiciones puede verse que existe una heterodoncia de tamaño muy desarrollada en el maxilar, la primera corona levemente mayor en tamaño a la mitad de la tercera corona de la misma hilera de dientes. Basalmente en la cara lateral, existe una constricción entre la corona y la raíz (común en ornithischia; *e.g.*, Weishampel, 2004), y no existe ningún cíngulo por encima de ésta. Más apicalmente, todas las coronas están dañadas o incompletas, aunque no puede especificarse ningún rasgo morfológico. Apicalmente, la tercera corona preservada está truncada, con una línea de fractura recta y paralela al margen alveolar del maxilar, pudiendo tratarse del desarrollo de una faceta de desgaste. Viendo en detalle y variando el ángulo en el que la luz contacta las coronas, puede apreciarse en la cara lateral de las mismas la presencia de muy levemente insinuadas crestas superficiales en la mitad apical de la segunda y tercer corona. Estas crestas superficiales



[Figura 3.23- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-10, detalle de las coronas anteriores del maxilar en vista labial (1, 3) y lingual (2, 4-5), con detalles obtenidos en el MEB (3-5). Abreviaturas, c1-c4, posiciones dentarias del maxilar desde la corona 1 a la corona 4; cbd, cíngulo basal distal de la segunda corona del maxilar; cd, corona del dentario; cde, corona del dentario en erupción. Escala equivale a 1cm en 1-2 y 1mm en 3-5.]

son relacionadas a aquellas crestas y surcos que nacen en la base de cada dentículo y se desarrollan brevemente a lo largo de la cara lateral de la corona.

Medialmente, solo las dos coronas más anteriores del maxilar están expuestas, el resto están ocluidas por una corona del dentario. Como fuera antedicho, la forma y distribución de los dentículos a lo largo del margen de la corona, no puede describirse, dado que este rasgo está ausente. No está presente una cresta principal de disposición apicobasal en la región media de la cara de la corona, ni tampoco crestas que nacen en la base de cada dentículo y se desplazan basalmente a lo largo de la cara lingual de estas coronas, similar a las observaciones realizadas en las coronas aisladas (Becerra *et al*., 2014). Una característica sorpresivamente conspicua es la presencia de un cíngulo distal

en la cara lingual de la segunda corona maxilar preservada, una estructura de disposición oblicua y de margen ciertamente prominente. En esta vista, las coronas están apicalmente incompletas y desgastadas, pero no puede relacionarse con seguridad que este desgaste sea debido a la interacción oclusal con coronas del dentario o se trate de una característica de origen más bien tafonómico.

A grandes rasgos, estas cuatro coronas del maxilar son significativamente menores en tamaño que aquellas pertenecientes a la región media-posterior preservadas en el dentario derecho del holotipo (al menos la mitad en tamaño). Asimismo, estas coronas del maxilar son similares en tamaño a aquellas coronas preservadas en la región anterior del dentario izquierdo. Incluso, estas cuatro coronas del maxilar muestran una variación similar en el tamaño a las coronas dentarias de la región anterior del dentario izquierdo. La presencia de estas coronas ubicadas en uno de los extremos del maxilar fue una de las características clave que permitió orientar y reinterpretar la anatomía del maxilar (ver *Maxilar*). Los rasgos morfológicos de las coronas del maxilar (*i.e.*, presencia de cavidad mesial orientada anteriormente, extensión apicobasal diferencial entre las caras de la corona), junto con la comparación con la hilera de dientes preservada en el dentario (*i.e.*, heterodoncia en tamaño preservando una proporción de las coronas más altas que anchas, como en la dentición anterior del dentario; Becerra *et al*., [2014]), permitieron relacionar a esta dentición a la región anterior de la hilera de dientes. Gracias a estas características, pudo orientarse anteroposteriormente y mediolateralmente al maxilar. Asimismo, en comparación con las coronas anteriores del dentario izquierdo, la presencia de una cavidad mesial en la segunda corona preservada del maxilar y la disposición cercanamente agrupada de estas coronas indica que el empaquetamiento de la hilera dentaria en el maxilar se desarrollaba en toda la hilera dentaria. En el dentario, en cambio, solo las coronas de posiciones media-posteriores

muestran este empaquetamiento, habiendo una mínima cavidad mesial preservada en la cuarta corona, siendo más evidente desde la quita corona y hacia atrás en la hilera de dientes.

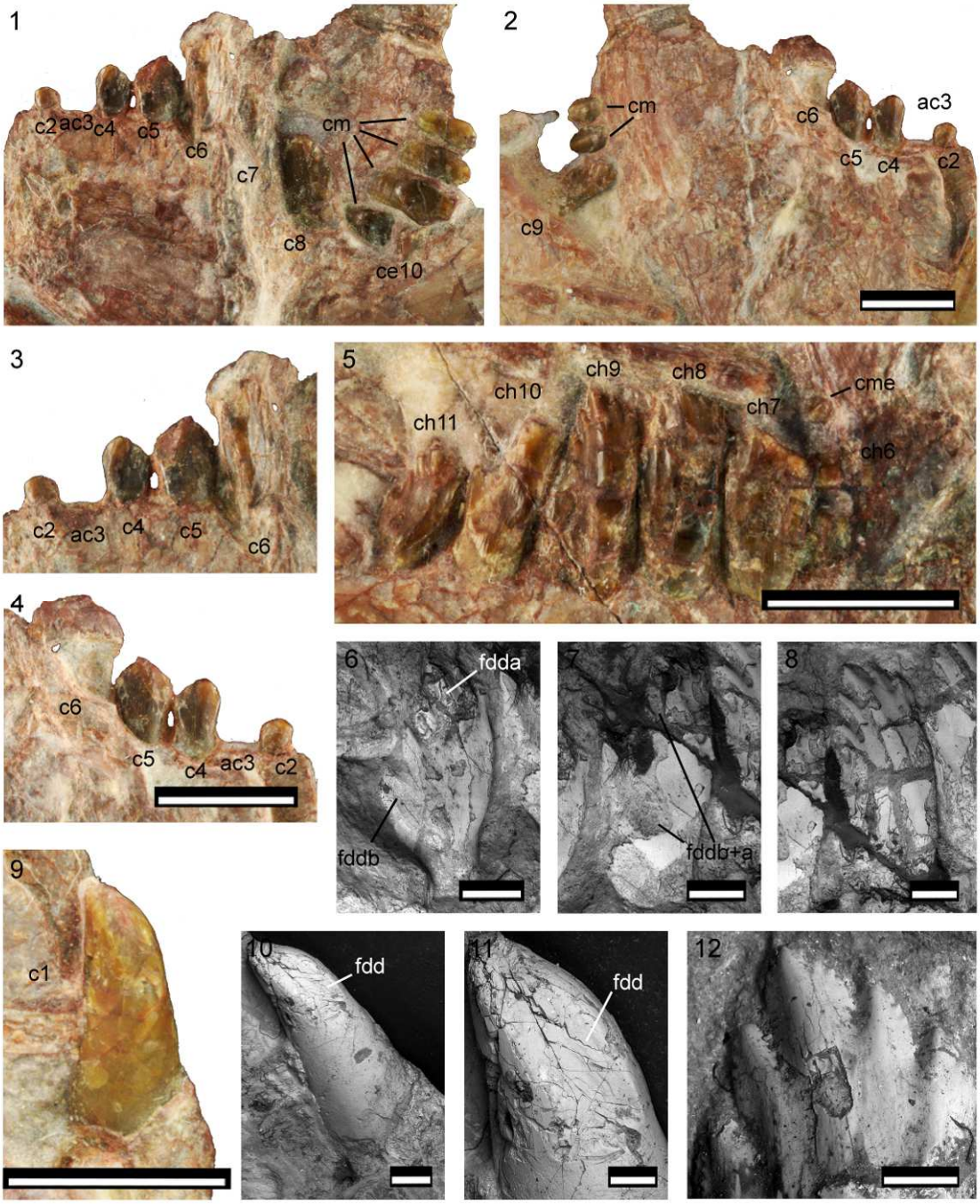
3.3.4.2- Dentición Dentario (Fig. 3.24). — Como fue mencionado anteriormente en la descripción del dentario, siete alvéolos fueron identificados en el dentario derecho (incluyendo el caniniforme hipertrofiado), y ocho en el dentario izquierdo (excluyendo a la corona de recambio emergente en la dentición posterior). Mientras que el dentario derecho preserva anteriormente a la corona del tipo caniniforme, y la dentición media-posterior del dentario (con los dientes anteriores cubiertos por el maxilar y el dentario izquierdo), en el dentario derecho está representada la región anterior de la hilera dentaria (dentición media está deformada o ausente, y solo dos coronas representan la dentición posterior). Así, se infiere que la hilera dentaria está compuesta por 11 coronas (*e.g.*, Pol *et al*., 2011a), de las cuales las cinco primeras posiciones postcaniniformes son representadas por las coronas del dentario izquierdo (cuatro coronas y un alveolo vacío), y las últimas cinco coronas postcaniniformes y el caniniforme están representadas por la dentición del dentario derecho.

El diente caniniforme es una corona robusta y subcónica, solo levemente comprimida lateromedialmente. Esta conspicua corona está recurvada en dirección posterior y el ápice está dirigido más dorsal que posteriormente, con una desviación lateral leve. Esta corona carece de dentículos o aserraciones marginales, como se observa en *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012), un estado que contrasta con la situación de *Heterodontosaurus*, *Lycorhinus*, *Abrictosaurus* y *Pegomastax* (Charig y Crompton 1974; Hopson 1975; Sereno, 2012). Aunque carente de aserraciones, una carena se insinúa apicalmente en el margen distal de la corona caniniforme, una característica

ausente en el margen mesial. En vista anterior al dentario, la raíz del diente caniniforme está anteriormente expuesta, denotando que la raíz de este diente es mayor en largo que la corona por encima del dentario derecho. Aunque sea poco informativo, parte de la raíz se encuentra expuesta anteriormente en la fractura que limita al dentario izquierdo, justo anterior a la primera corona preservada. Una extensa faceta de desgaste labiomesialmente orientada ocupa el tercio distal del caniniforme, extendiéndose hasta casi alcanzar el ápice de dicha corona (Becerra *et al*., 2014). Esta faceta es plana y continua, con un límite mesial marcado pero suave, aunque el resto de los límites y parte de la superficie de desgaste recorridos completamente por fracturas. Coronas caniniformes apicalmente desgastadas fueron reportadas para *Lycorhinus* y *Heterodontosaurus* (Gow 1990; Norman *et al*., 2011). En *Manidens*, esta faceta es continua, plana y no contacta el ápice (contrastando así con el estado de los mencionados taxones). Sereno (2012) refiere a las facetas de desgaste de *Lycorhinus* y *Heterodontosaurus* a un daño apical de las coronas caniniformes que posteriormente fue desgastado por la manipulación de alimentos por parte de las coronas caniniformes, en vez de una interacción de la corona con una corona de la mandíbula superior. En la especie *Heterodontosaurus*, Norman *et al*.(2011) relacionan la presencia de una faceta de desgaste en el caniniforme al comportamiento de desenterrar e inclusive desgarrar alimento con estos caniniformes, o a un comportamiento agnóstico de pelea entre individuos. En *Manidens*, Becerra *et al*. (2014) relacionan el origen de esta faceta de desgaste a una interacción interdentaria con un hipotético caniniforme ubicado opuesto al del dentario en la dentición del premaxilar, el cual se posicionaría anteriormente al caniniforme del dentario durante el movimiento mandibular. Como fue mencionado en algunas descripciones (Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2014), las coronas postcaniniformes de *Manidens* portan de facetas de desgaste relacionadas al

procesamiento de alimento, por lo que no sería extraño una faceta de igual origen en el caniniforme. Asimismo, comportamientos de desenterramiento y desgarre de material alimenticio también explicarían la presencia de la faceta de desgaste en el holotipo de *Manidens*. En esta descripción y en base a las hipótesis presentadas por Sereno (2012) y Norman *et al*. (2011), no puede corroborarse la existencia de una interacción interdental entre el caniniforme del dentario con el del premaxilar debido a que este último no está preservado, por lo que se considera que actualmente cualquiera de hipótesis presentadas son igualmente probables para el caso de *Manidens*.

La presencia de parte de la raíz del caniniforme en el dentario izquierdo justo por debajo de la primera corona preservada podría indicar que esta corona corresponde a la primer posición postcaniniforme del dentario, existiendo una breve superficie sin dientes entre ambos. En base a la suposición de que la curvatura de la corona caniniforme continúa desde la corona hacia la raíz (como es observado en el dentario derecho), podría pensarse que entre el diente caniniforme y la primer corona del dentario existiría un espacio sin dientes o diastema entre ambos. Debido a que esta región está incompleta en el dentario izquierdo, ya que por detrás del diente caniniforme derecho la dentición postcaniniforme anterior es ocluida por el maxilar y el dentario izquierdo, no puede concluirse con seguridad la existencia y extensión de una diastema entre el caniniforme y la primer corona postcaninifome con base en el material holotipo (esta temática será abordada en la descripción del material referido). Esta diastema de al menos un alvéolo de longitud entre el caniniforme del dentario y la primer corona postcaniniforme existe en el resto de los heterodontosáuridos con dentición mandibular conocida (*e.g.*, Sereno, 2012), por lo que se estima que podría existir en *Manidens condorensis*, siendo una hipótesis que quedará esperando a ser corroborada.



[Figura 3.24- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-10, detalles de los dientes preservados en el dentario izquierdo (1-4) y derecho (5-12), en vistas labial (1, 3, 5-12) y lingual (2, 4), con detalles obtenidos en el MEB (6-8, 10-12) de las coronas mejor preservadas, mostrando desarrollo de facetas de desgaste (6-7, 10-11) y las crenulaciones en el esmalte (8, 12). Las denominaciones de las posiciones de cada corona fueron realizadas considerando a un caniniforme como primera corona en el dentario izquierdo y a 11 coronas en la hilera dentaria hipotética del dentario derecho. Abreviaturas: ac3, alvéolo vacío de la corona en posición 3 del dentario; c2, c3-c9, coronas en el dentario de posición 2 a 9; ch6-ch11, coronas de posición hipotética 6 a 11; cm, corona del maxilar; cme, corona del maxilar en erupción; fdd, faceta de desgaste; fdda, faceta de desgaste apical; fddb, faceta de desgaste basal; fddb+a,

faceta de desgaste excesivo que involucra una unificación de las facetas apical y basal de la corona. Escalas equivalen a 1cm para 1-2 y 5, a 5mm para 3-4 y 9, a 1 mm para 6-8 y 10, y 0.5 mm para 11-12.]

Las primeras tres coronas del dentario izquierdo, ubicadas en las primeras cuatro posiciones más proximales del dentario, son coronas bajas y pequeñas, bien espaciadas y pobremente preservadas (Pol *et al*., 2011a). Estas tres coronas representan anatómicamente a las primeras cuatro piezas de la hilera de dientes hipotética para el dentario (dado que la segunda corona está cortada desde su base). Como se mencionó anteriormente, el empaquetamiento de las coronas anteriores es mayor en el maxilar que en el dentario. Tanto en vista lateral como medial, las coronas carecen de rasgos morfológicos como crestas, cíngulos o surcos conspicuos, y están apicalmente incompletas. Como en las coronas maxilares anteriores, si se varía el ángulo en el que la luz contacta la superficie de la corona, pueden observarse unas crestas bajas y superficiales que se suponen originarias de las bases de los dentículos, las cuales carecen de extensión hacia la base de la corona. La primera corona preservada carece de rasgos morfológicos, solo está levemente comprimida lateromedialmente, carece de margen preservado, siendo básicamente baja y subcilíndrico. Aunque se desconoce la anatomía de la primera corona preservada, la tercera y cuarta corona preservadas son asimétricas mesiodistalmente según un plano longitudinal que pasa por el ápice, y carecen de curvatura dirigida posteriormente. La corona posicionada en cuarto lugar dentro de la hilera de dientes es la primera presentando una cavidad mesial superficial, con los labios que forman su límite poco desarrollados. La quinta corona presenta una cavidad mesial más conspicua, apicobasalmente alargada y lateromedialmente angosta, poco profunda y con labios limitantes más desarrollados que la anterior. Esto contrasta con las coronas del maxilar, donde la segunda corona de la hilera de dientes ya presenta una cavidad mesial.

Los dientes subsiguientes, representados anatómicamente por la hilera de dientes del dentario derecho, rápidamente incrementan su tamaño posteriormente, tanto mesiodistalmente como apicobasalmente. Las últimas dos coronas de esta hilera de dientes decrecen en altura apicobasal, pero mantienen el ancho mesiodistal de las mismas (Pol *et al*., 2011a). De esta forma, las coronas más altas están posicionadas el punto más posterior de la región media de la hilera de dientes, como se observa en *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012), *Abrictosaurus* (Thulborn, 1974), *Lycorhinus* (Sereno, 2012) *Lanasaurus* (Gow, 1990) y *Pegomastax* (Sereno, 2012). La heterodoncia en tamaño y proporciones en la dentición de *Tianyulong* y *Echinodon* es mucho menos marcada que en *Manidens* (Zheng *et al*., 2009; Sereno, 2012). La heterodontocia de tamaño y proporciones en las coronas postcaniniformes presente en *Heterodontosaurus*, donde las primeras dos (SAM-PK-K1332, maxilar izquierdo y dentario derecho) o tres (SAM-PK-K337, maxilar izquierdo) coronas tienen tamaños pequeños y preceden a una hilera de dientes de mucho mayor tamaño, existiendo una leve reducción en tamaño de las últimas coronas (excepto en el dentario derecho del espécimen SAM-PK-K1332), está más desarrollada que en *Manidens* (Hopson 1980; Norman *et al*., 2004c, 2011).

La preservación de la región media y posterior de la hilera dentaria es fragmentaria (Becerra *et al*., 2014). En el dentario derecho, la primer corona preservada está colapsada y carece de caracteres descriptibles. La segunda corona preservada está incompleta tanto mesial como apicalmente. La tercera corona preservada es recorrida por una fractura que está desarticulando a la región apical de la corona con respecto a su base. La cuarta corona está en excelente estado de preservación. Solo parte del margen distal de la quinta corona está perdido. La sexta y última corona preservada en la hilera de dientes del dentario derecho está perfectamente preservada. Entre las autapomorfías dentarias mencionadas por Pol *et al*. (2011a), corroboradas en la mayoría de las coronas

aisladas, también puede verificarse en la dentición preservada en el holotipo de la especie. La característica proyección mesial del primer dentículo del margen de la corona por encima de la cavidad mesial es conspicua en la última corona del dentario derecho (otorgando a esta corona una forma de "mano"). La presencia de crenulaciones en el esmalte en el margen de los dentículos es una característica evidente únicamente en el margen de los tres dentículos más apicales de la corona en la cuarta posición del dentario derecho, y en el margen del segundo y tercer dentículo por detrás del ápice de la cuarta corona preservada en la dentición anterior del dentario izquierdo.

Las coronas presentes en el dentario derecho de *Manidens* no difieren significativamente de la condición general descripta en los primeros párrafos de esta sección. Las coronas del dentario muestran una típica forma de hoja, lateromedialmente comprimidas y asimétricas al considerar la extensión apicobasal de las caras de la corona, y mesiodistalmente asimétricas con 1-2 dentículos anteriores al ápice y 3-4 posteriores al mismo. El número de dentículos y el grado de curvatura de la corona parecen estar relacionados con la posición de esta corona dentro de la hilera dentaria (Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2014). Sobre su cara expuesta (labial), puede verse una cresta central pobremente desarrollada, unas crestas que nacen en la base de cada dentículo y recorren las coronas en distinto grado, siendo breves en las coronas posteriores y más extensas en las coronas de la región media. Las coronas medias, en comparación con las coronas más anteriores, son al menos el doble en tamaño y similares en cuanto a las proporciones de largo/ancho (Becerra *et al*., 2014). Junto con las coronas de la región posterior, estas coronas de la región media muestran una muy leve curvatura posterior en el ápice, una extensa cavidad mesial y forman en conjunto una hilera dentaria anteroposteriormente empaquetada. La configuración cercanamente apretada de la hilera de dientes es significativamente distinta a lo observado en especies

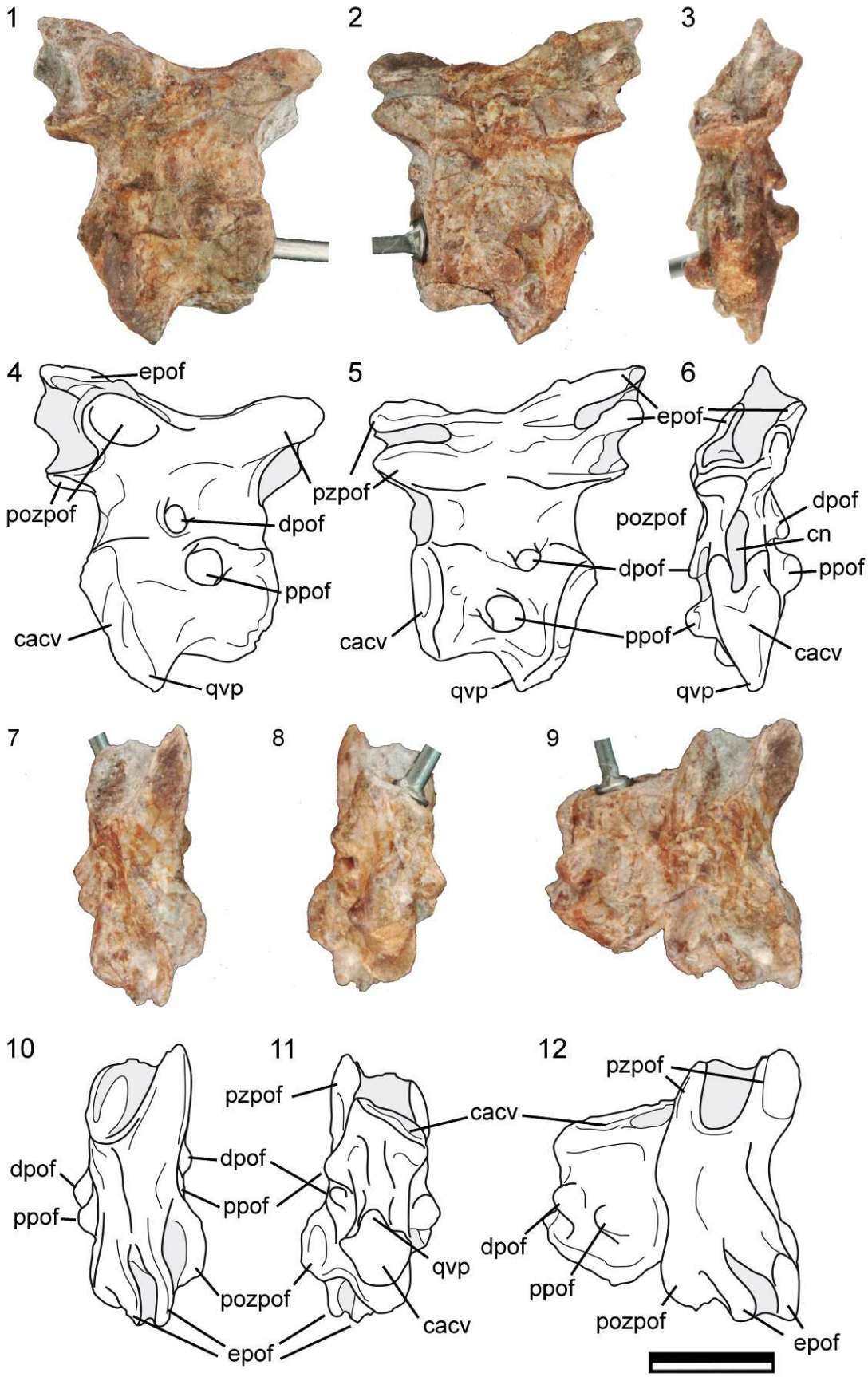
basales dentro de Heterodontosauridae como *Echinodon* (Sereno, 2012), *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012) y *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009; Sereno, 2012). Este empaquetamiento se condice funcionalmente con la condición presente en *Lycorhinus* (Hopson 1975) y *Heterodontosaurus* (Hopson 1980; Norman *et al*., 2011), aunque morfológicamente difieren. Las coronas de *Lycorhinus* muestran una imbricación que permite un leve empaquetamiento de la dentición (Sereno, 2012; SAM-PK-K 3606, MGB observación personal en material fotográfico), mientras que *Heterodontosaurus* muestra una cara plana entre coronas que permite el desarrollo hilera de dientes fuertemente empaquetada (*e.g.*, Sereno 2012). En cambio, en *Manidens*, las coronas dentarias pertenecientes a la misma hilera de dientes están empaquetadas formando una relación de convexidad-concavidad entre coronas, de manera que el margen distal de la corona anterior queda incluido en la cavidad mesial de la corona posteriormente ubicada (Becerra *et al*., 2014). La presencia de una cavidad mesial delimitada por dos labios anteriormente proyectados, la cual aloja parte de la corona posicionada anteriormente, es una característica que asemeja a las coronas de *Manidens* con aquellas presentes en linajes de ornitópodos derivados (Dryosauridae [Galton, 1983], Ankylopollexia [Norman, 2004; Horner *et al*., 2004]) y ceratópsidos (Bakker, 1986; Dodson *et al*., 2004). En el caso de los mencionados linajes más derivados dentro de Ornithischia, las coronas muestran en su base a una cavidad mesial y otra distal, en donde se alojan coronas de familias dentarias distintas, formando una batería dentaria, mientras que en *Manidens* la cavidad es única y mesial, y aloja dientes de la misma familia dentaria. En la dentición del dentario, la identificación de facetas de desgaste en las coronas postcaniniformes solo incluye la base de la última corona del dentario derecho, la cual al estar bajo el último dentículo de la corona, se condice en posición con las observadas en coronas aisladas (Becerra *et al*., 2014). En base al material preservado, el desarrollo

de facetas de desgaste en la región apical de las coronas no puede caracterizarse, debido a que ninguna de ellas muestra este tipo de desgaste. Por otro lado, la presencia de límites más bien netos y redondeados en la región fracturada de la quinta corona postcaniniforme en el dentario derecho permite relacionar a gran parte de este supuesto daño de la corona al desarrollo de una extensa faceta de desgaste que abarca toda la región distal de la corona, incluyendo parte del ápice de la misma.

3.3.5- Esqueleto Axial:

Las vértebras preservadas representan morfológicamente a todas las regiones del esqueleto axial, aunque solamente la región sacra del mismo conserva todas las vértebras. Las 16 vértebras encontradas en el espécimen MPEF-PV 3211 están desarticuladas, a excepción de aquellas en la región sacra. La posición inferida para cada elemento es sugerida en base a sus rasgos morfológicos y la comparación con el espécimen de *Heterodontosaurus* SAM-PK-K 1332 (entre otras especies), el cual preserva un esqueleto axial casi completo (Santa Luca, 1980). En una visión general, todas las vértebras presentan un arco neural fuertemente fusionado al centro vertebral, sin línea de sutura notoria, por lo que se estima que el espécimen MPEF-PV 3211 estaría en un estadío ontogenético avanzado (Brochu, 1996; Irmis, 2007), aunque no se afirma que este espécimen representa al tamaño adulto definitivo.

3.3.5.1- Vértebras Cervicales (Fig. 3.25-3.26). — Aunque Pol *et al*. (2011a) se refiere a “las vértebras cervicales”, solo una vértebra del material preservado se describe en el manuscrito, la cual está completamente aislada (MPEF-PV 3211-8). Una segunda vértebra asociada al bloque con costillas, cintura escapular, frontales y algunas otras vértebras todavía espera a ser descripta, la cual será detallada en este texto (MPEF-PV



[Figura 3.25- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-8, vértebra cervical aislada en vistas laterales (1-2, 4-5), posterior (3, 6), dorsal (7, 10), ventral (8, 11) y dorsal del arco neural (9, 12), en

imágenes fotográficas (1-3, 7-9) y esquemas (4-6, 10-12). Abreviaturas: cacv, cara articular del centro vertebral; cn, canal neural; dpof, diapófisis; epof, epipófisis; ppof, parapófisis; pozpof, postzigapófisis; pzpof, prezigapófisis; qvp, quilla ventral posterior del centro vertebral. Las regiones en tonos de grises corresponden a zonas cubiertas de roca. La escala equivale a 5mm.]

3211-11-vc). Finalmente, un elemento impar cercano a la región occipital y temporal (Fig. 3.2), es aquí identificado como un proatlas. No puede decirse mucho de la anatomía del elemento identificado como proatlas (Fig. 3.2 y otras), ya que se corresponde a un hueso aislado con forma de placa que presenta una breve concavidad en su cara expuesta. No se identifica ningún tipo de cara articular del proatlas para la región occipital o con el centro vertebral del atlas, aunque podría relacionarse a la pobre preservación del elemento. Ningún otro rasgo anatómico del elemento es notado, por lo que esta asignación es tentativa.

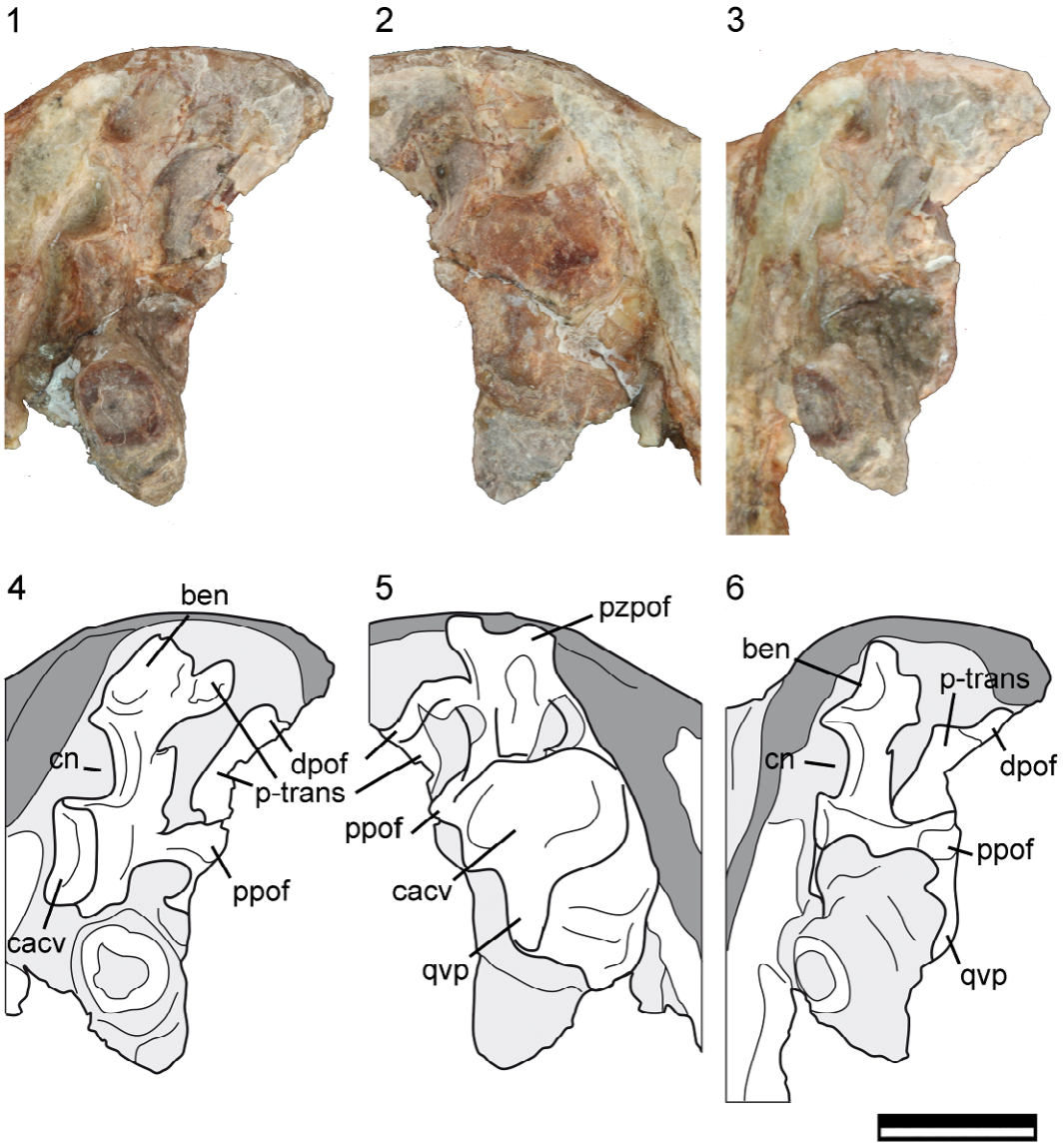
La vértebra cervical aislada MPEF-PV 3211-8 es anteroposteriormente corta en comparación con las vértebras dorsales, posee diapófisis y parapófisis con forma de procesos cortos y robustos, con epipófisis fuertemente elongadas e hipertrofiadas por encima de las postzigapófisis (Pol *et al*., 2011a). Una visión más profunda de este elemento, nos permite dilucidar otras características de gran importancia que no fueron mencionadas. El centro vertebral posee forma de paralelogramo en vista lateral (con la cara articular posterior levemente desfasada ventralmente), es más largo que alto y lateralmente comprimido, y posee un margen ventral de silueta cóncavo en vista lateral. Tanto lateralmente, como articular y ventralmente, se observa una quilla de posición ventral y posterior, sobre el plano sagital de la vértebra. Esta quilla es alargada pero no está fuertemente diferenciada del resto del centro vertebral, y contribuye a la silueta cóncava del margen ventral en vista lateral y a la silueta lateral de paralelogramo del centro vertebral. La cara articular anterior del centro vertebral forma una superficie cranealmente plana. En vista posterior, la cara articular de la vértebra está cubierta por

roca en parte. En esta vista, la presencia de una quilla contribuyendo al margen ventral de la cara articular, en conjunto con la exposición de parte de la cara articular, nos permiten dilucidar una cara articular caudalmente cóncava. Aunque la concavidad de la cara articular posterior es más bien superficial, contrasta con la cara articular anterior cranealmente plana. Aunque se trate de una vértebra colapsada y torsionada debido a procesos tafonómicos, puede dilucidarse que corresponde a una vértebra opistocélica. Tanto la diapófisis como la parapófisis corresponden a procesos cortos y robustos, los cuales son característicamente prominentes en vista ventral y articular. De los procesos mencionados, la parapófisis es mayor en largo, más prominente lateralmente y más robusta que la diapófisis, ubicándose anteroventralmente a la misma. Ambas parapófisis son procesos anclados en el centro vertebral, mientras que ambas diapófisis forman parte del arco neural, aunque posicionada ventralmente y bien cerca de la parapófisis. La superficie lateral del centro vertebral es cóncava lateralmente, característica más notoria por detrás de la parapófisis. Las prezigapófisis están bien separadas de las postzigapófisis, ambas proyectadas por encima del centro vertebral en vista lateral. La región por debajo de las zigapófisis está dorsalmente elongada, ubicando a las pre y postzigapófisis bien por encima del centro vertebral. Las caras articulares de las pre y postzigapófisis están orientadas en el plano horizontal, siendo una característica más notoria al observar la vértebra desde su lado izquierdo, siendo el lado menos afectado tafonómicamente de la vértebra cervical. Por encima de cada postzigapófisis en vista dorsal, un proceso posteromedialmente orientado se desarrolla formando una epipófisis. Una espina neural extremadamente baja y con forma de cresta breve se forma en la unión de las zigapófisis, contrario a lo mencionado por Pol *et al*. (2011a).

Algunas características generales para ornitópodos basales y específicas para *Heterodontosaurus* nos permiten indagar acerca de la posición que tomaría esta vértebra

dentro de la región cervical de *Manidens*. La presencia de para y diapófisis dispuestas cercanamente, en conjunto con una espina neural baja y la forma de paralelogramo del centro vertebral corresponden a características presentes en vértebras cervicales anteriores (Norman *et al*., 2004c). Tanto en vértebras anteriores como posteriores dentro de la región cervical, la orientación de las caras articulares de las zigapófisis están dispuestas cercanas al plano horizontal (Norman *et al*., 2004c). En comparación con *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980), la quilla ventral poco diferenciada del centro vertebral y la distancia anteroposterior de las zigapófisis permiten relacionar a esta vértebra con aquellas más anteriores. Concluyentemente, la presencia de epipófisis elongadas por encima de cada postzigapófisis asemeja mucho a las características observadas en la vértebra C3 de *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980). De esta forma, se infiere que esta vértebra estaría posicionada como tercera vértebra cervical en *Manidens*. En la especie *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012), los autores infieren una posición C3 para una de las dos vértebras cervicales preservadas del material holotipo de la especie. Comparativamente, aunque *Manidens* comparte también la presencia de epipófisis sobre las postzigapófisis con *Fruitadens*, ambas especies difieren en que la parapófisis es dorsoventralmente comprimida y menor en tamaño que la diapófisis en *Fruitadens*. La vértebra cervical C3 de *Hypsilophodon* (Galton, 1974a) y *Lesothosaurus* (Sereno, 1991) no difiere significativamente en morfología a la de *Manidens*, tal y como refiere Butler *et al*. (2012) para el caso de *Fruitadens*, a excepción de la fuertemente desarrollada epipófisis, la cual es menor en largo en *Hypsilophodon* y *Lesothosaurus*.

Una segunda vértebra cervical fue identificada en este trabajo, la cual solo a raíz de la comparación anatómica con *Heterodontosaurus tucki* (SAM-PK-P1332) pudo determinarse su identidad y su asociación dentro del esqueleto axial. Esta vértebra cervical está parcialmente cubierta por roca por debajo de la cara articular posterior del



[Figura 3.26- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-11-vc, detalle de vértebra cervical en vistas posterolateral (1, 4), anterior (2, 5) y lateral (3, 6), en imágenes fotográficas (1-3) y esquemas (4-5). Abreviaturas: ben, base de la espina neural; p-trans, proceso transverso. El resto de las abreviaturas y referencias de grises fueron mencionadas en figuras anteriores. Escala equivale a 5mm.]

centro vertebral. Las zigapófisis intervertebrales no están preservadas, todo el lado izquierdo y dorsal del arco neural y parte del lado izquierdo del centro vertebral. Tanto la parapófisis como la diapófisis del lado derecho de la vértebra están cubiertas en su porción articular por roca. La parapófisis está expuesta en vista posterolateral, y la diapófisis en vista lateral y articular anterior. La base del proceso transverso está

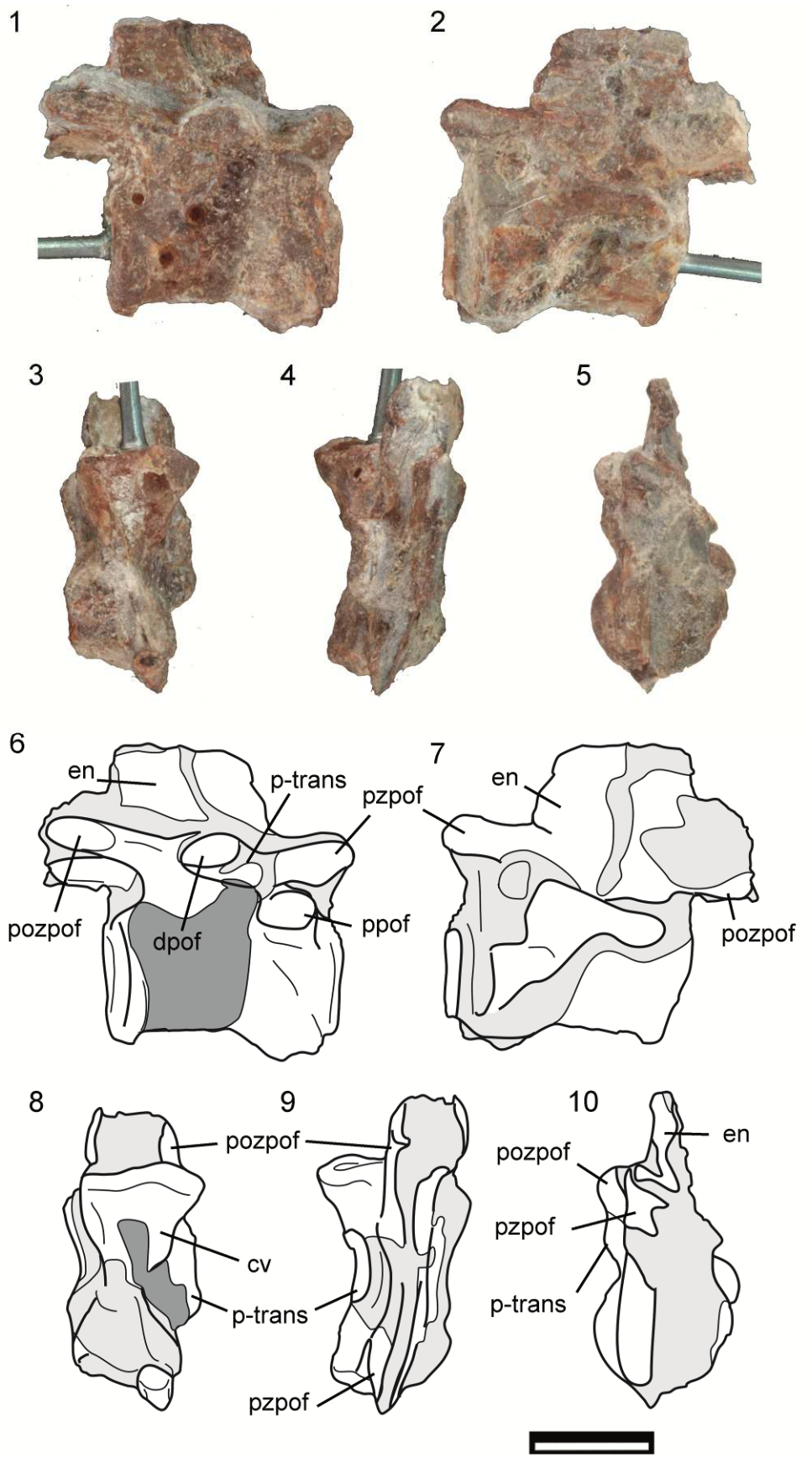
expuesta lateral y ventralmente únicamente. El centro vertebral en vista lateral es corto y con forma levemente trapezoidal, y aunque la cara articular posterior está parcialmente cubierta de roca, puede afirmarse que el centro vertebral era claramente opistocélico. El centro vertebral posee una quilla ventral pronunciada, la cual forma parte del borde articular de la cara anterior del centro vertebral. En vista anterior del arco neural, la diapófisis se separa del arco neural justo en la base de la prezigapófisis, estando a la misma altura que la mencionada en vista lateral. Puede verse anteriormente que la diapófisis está bien por encima del canal neural delimitado por el arco neural y separada de la parapófisis, la cual se mantiene justo por debajo de la línea de sutura neurocéntrica (visible en vista anterior). La base de la parapófisis también participa formando el margen de la cara articular anterior del centro vertebral. La parapófisis es un proceso prominente lateralmente en su punto más anterior, y posteriormente toma forma de cresta longitudinal a la vértebra que se desarrolla hacia aproximadamente la mitad posterior del centro vertebral. En la base y por encima de la diapófisis, se observa una superficie cóncava que se vuelve verticalmente plana en vista lateral, la cual se asume que es la unión entre la base de la diapófisis y la base de la espina neural.

Comparativamente con *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980), la presencia de un centro vertebral anteroposteriormente corto, de forma trapezoidal, con una quilla ventral fuertemente desarrollada, con las parapófisis y diapófisis fuertemente separadas, y con la diapófisis dorsalmente dispuesta sobre el arco neural y bien por encima de la parapófisis se observa en las últimas vértebras cervicales. En ornitópodos basales (Norman *et al*., 2004c), la presencia de un centro vertebral opistocélico se observa en vértebras cervicales desde la tercera a la séptima. Si combinamos las características de un centro vertebral de forma trapezoidal (vértebras C7 y C8 en *Heterodontosaurus*, Santa Luca, 1980), anteroposteriormente corto y opistocélico (vértebras de la C3 a la

C7, Norman *et al*., 2004c), con las diapófisis alineadas con las zigapófisis (solo en la vértebra C7 en *Heterodontosaurus*, Santa Luca, 1980), permite determinar que esta vértebra parcialmente fragmentada corresponde a la vértebra C7.

3.3.5.2- Vértebras Dorsales (Fig. 3.27-3.29). — Seis vértebras dorsales fueron identificadas en el material holotipo de *Manidens* MPEF-PV 3211, de las cuales dos fueron completamente aisladas del resto del material fósil (MPEF-PV 3211-2 y MPEF-PV 3211-4). Tres de estas vértebras están asociadas al bloque con costillas, cintura escapular y frontales anteriormente mencionado (MPEF-PV 3211-11-v1, MPEF-PV 3211-11-v2 y MPEF-PV 3211-11-v3, Fig. 3.4). La vértebra restante está posicionada por detrás del proceso retroarticular de la mandíbula izquierda, asociado entonces al bloque que contiene ambos dentarios y el maxilar (MPEF-PV 3211-10-v-dor, Fig. 3.3).

Aunque una buena cantidad de características típicas de vértebras dorsales pueden observarse en las vértebras aisladas, la vértebra asociada a los dentarios es aquella que muestra una mejor preservación. Una de las vértebras aisladas (espécimen MPEF-PV 3211-2), posee un centro vertebral fragmentario en su lado derecho (región media del centro no está preservada), con el lado izquierdo cubierto por un fragmento de hueso a la altura de la parapófisis, las zigapófisis ventralmente desplazadas y la diapófisis izquierda fracturada en su base (Fig. 3.27). Esta vértebra preserva la región del arco neural en vista lateral derecha (espina neural y ambas zigapófisis intervertebrales), parapófisis y diapófisis y las caras articulares del centro vertebral con pocas modificaciones tafonómicas. La segunda vértebra aislada (espécimen MPEF-PV 3211-4), está completamente preservada, pero alterada tafonómicamente (Fig. 3.27). Todo el arco neural está quebrado en su base y colapsado por encima del proceso transverso izquierdo, el proceso transverso derecho está ausente desde su base



[Figura 3.27- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-2, vértebra dorsal aislada en vistas lateral derecha (1, 6), izquierda (2, 7), ventral (3, 8), dorsal (4, 9) y articular anterior (5, 10), en

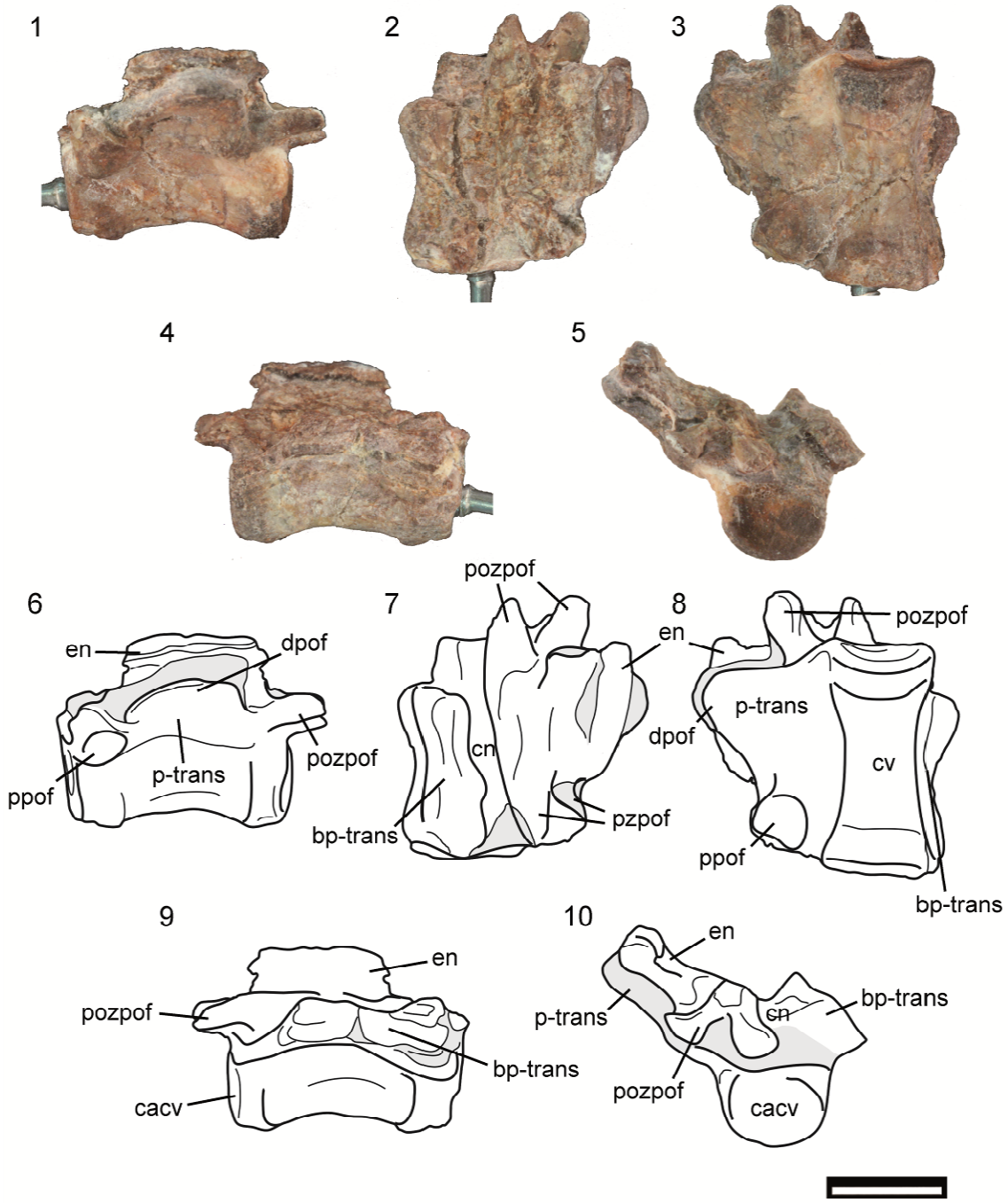
imágenes fotográficas (1-5) y esquemas (6-10). Abreviaturas: en, espina neural; p-trans, proceso transverso. El resto de las abreviaturas y referencias sobre tonalidades de grises fueron especificadas en figuras anteriores. Escala equivale a 5mm.]

(incluyendo a la parapófisis), preservando intactos al centro vertebral y al proceso transverso izquierdo (incluyendo a la parapófisis). El lado derecho de la vértebra preserva la base del proceso transverso faltante y parte del arco neural por encima de ésta. El lado izquierdo de la vértebra expone una excelente preservación de su anatomía por debajo del proceso transverso, estando dorsalmente cubierto por las zigapófisis y el arco neural. El arco neural colapsado expone una vista dorsal de las pre y postzigapófisis y la base fracturada de la espina neural, la cual está desplazada levemente de su base y volcada encima del proceso transverso izquierdo de la vértebra. De las tres vértebras dorsales encontradas en el bloque MPEF-PV 3211-11 (Fig. 3.4), aquella más cercana a los frontales expone solo su mitad posterodorsal en vista lateral izquierda, donde puede verse en detalle para y diapófisis, postzigapófisis y la cara articular posterior del centro vertebral (MPEF-PV 3211-11-v1, Fig. 3.28). En uno de los extremos del bloque, tres vértebras se encuentran agrupadas, de las cuales dos corresponden a vértebras dorsales. Una de ellas expone el lado izquierdo de la misma casi en su totalidad, y aunque la porción anterior del centro vertebral está cubierta por material rocoso y parte de la segunda vértebra dorsal, el otro lado del bloque expone la parte anterolateral derecha de la misma (MPEF-PV 3211-11-v2, Fig. 3.28). La segunda de las mencionadas vértebras agrupadas está exponiendo el lado izquierdo de la misma posteroventralmente, y una pobremente preservada región del arco neural en vista dorsolateral derecha (MPEF-PV 3211-11-v3, Fig. 3.28). En el bloque de los dentarios, la sexta vértebra está en perfectas condiciones de preservación, aunque algunos

fragmentos de hueso bloquean parcialmente la vista lateral izquierda de la misma (MPEF-PV 3211-10, Fig. 3.28).

Las vértebras varían en cuanto a proporciones generales, incluyendo la altura del arco neural con respecto al centro vertebral, el largo y robustez de los procesos transversos, la altura de la espina neural, entre otros. Generalizando, el centro vertebral es de silueta subcuadrada en vista lateral, subcilíndricos en forma y con superficies lateralmente cóncavas en sentido anteroposterior. Estas vértebras carecen una cresta prominente que bordea los márgenes de las caras articulares intercentrales y de quilla ventral (como en la C7 antes descripta), el margen que limita lateralmente la cara articular del centro vertebral es marcado pero no de forma prominente. Aunque en su mayoría las caras articulares del centro vertebral están diagenéticamente modificadas, los centros vertebrales tienen caras articulares de silueta subcircular en vista articular, pareciendo ser en su mayoría anfiplanos a levemente opistocélicas.

Las parapófisis están posicionadas siempre en el arco neural, por encima del centro vertebral en todas las vértebras, aunque la distancia entre parapófisis y diapófisis varía una de otra. La parapófisis está fuertemente separada de la diapófisis en aquellas vértebras con un proceso transverso bajo, estando en la base del mismo en las vértebras con proceso trasverso más desarrollado. Así, la parapófisis más separada de la diapófisis se observa en aquella vértebra asociada al dentario (MPEF-PV 3211-10, Fig. 3.28), ambos unidos por una cresta paradiapofisaria baja y afinada. La vértebra aislada MPEF-PV 3211-2 (Fig. 3.27), muestra una parapófisis más cercana a la diapófisis que la vértebra anterior, también sin desarrollar un proceso transverso elongado. Finalmente en las restantes vértebras, la parapófisis está posicionada en la base del proceso transverso, la distancia entre la parapófisis y diapófisis depende ahora del largo del proceso transverso. La vértebra que muestra un proceso transverso menos desarrollado, y por



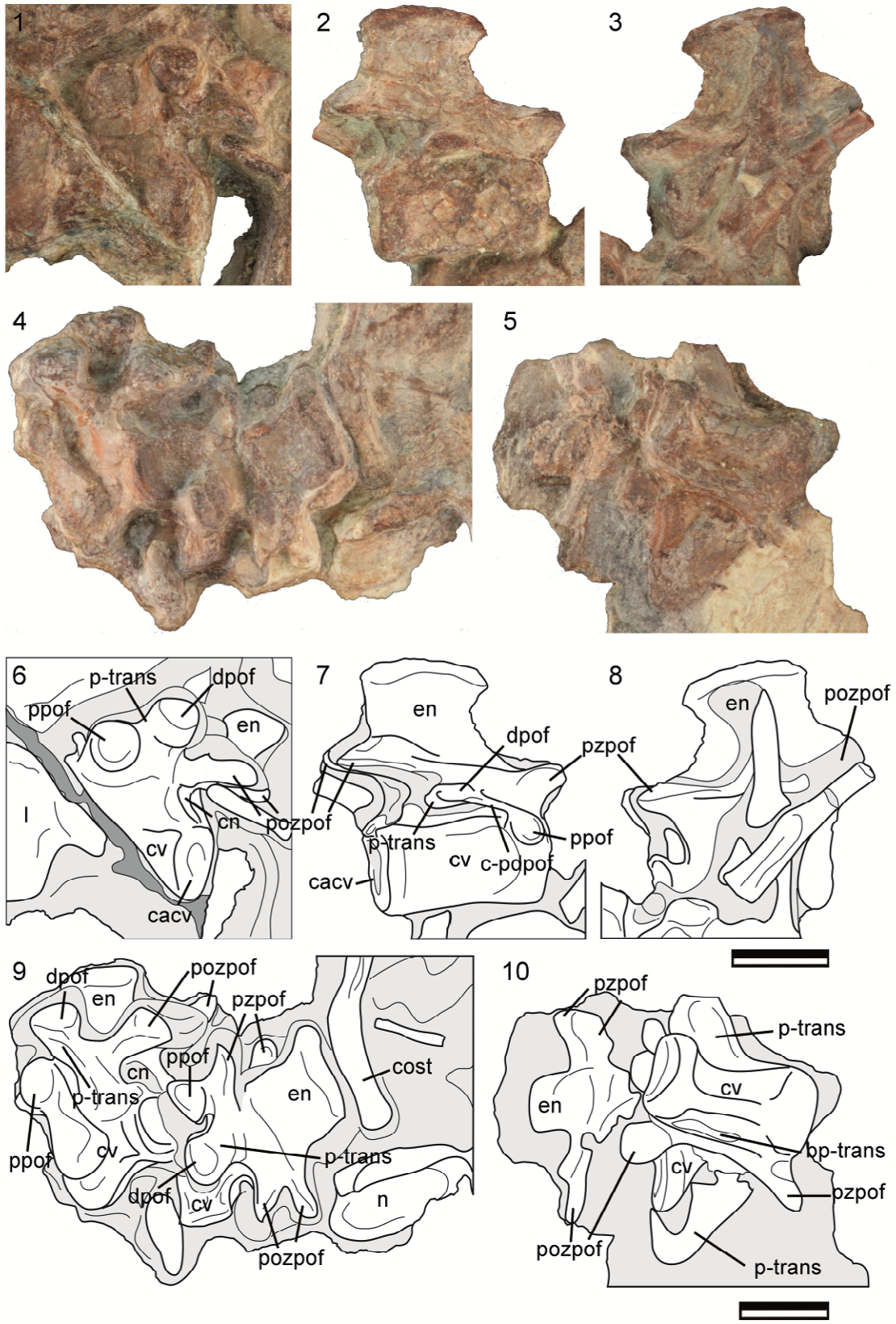
[Figura 3.28- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-4, vértebra dorsal aislada en vistas lateral izquierda (1, 6), dorsal (2, 7), ventral (3, 8), lateral derecha (4, 9), y articular anterior (5, 10), en imágenes fotográficas (1-5) y esquemas (6-10). Abreviaturas: bp-trans, base del proceso transverso fracturado; cn, canal neural del centro vertebral. El resto de las abreviaturas y referencias sobre tonalidades de grises fueron especificadas en figuras anteriores. Escala equivale a 5mm.]

ende una menor separación entre parapófisis y diapófisis es observado en la vértebra MPEF-PV 3211-11-v1, alejándose progresivamente en MPEF-PV 3211-11-v2, MPEF-

PV 3211-4 (aunque la parapófisis se ubica bien por delante en relación al centro vertebral y por debajo del proceso transverso), y más distantes en MPEF-PV 3211-11-v3 (Fig. 3.27-3.28). Mientras que en las vértebras MPEF-PV 3211-10 y MPEF-PV 3211-2 el proceso transverso es breve, el largo del proceso transverso en el resto de las vértebras sigue el mismo orden que el anteriormente mencionado para la distancia entre parapófisis y diapófisis. El largo de los procesos transversos en las vértebras dorsales descriptas es comparativamente menor que lo observado en *Hypsilophodon* (Galton, 1974), pero similar a algunas de las preservadas en *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K-1332). La parapófisis está proyectada lateralmente sobre la base del proceso transverso en el arco neural de las vértebras MPEF-PV 3211-11-v1, MPEF-PV 3211-11-v2 y MPEF-PV 3211-11-v3, mientras que en el resto corresponde a una faceta apoyada sobre el arco neural, o en la base del proceso transverso pero sin estar lateralmente proyectado (*e.g.*, MPEF-PV 3211-4). La diapófisis está en el punto distal del proceso transverso en todas las vértebras dorsales, siendo una cara articular subredondeada en las vértebras MPEF-PV 3211-11-v1, v2 y v3 (similar a lo observado en las vértebras D5-7 de *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K-1332). Parapófisis y diapófisis nunca se fusionan ni llegan a estar ambas distalmente el proceso transverso. Todos los procesos transversos están dispuestos horizontalmente y alineados con las zigapófisis, o dirigidos en ángulo levemente dorsal (MPEF-PV 3211-4 y MPEF-PV 3211-11-v3). Los procesos transversos están orientados posteriormente de forma breve, exceptuando aquellos donde es muy corto (MPEF-PV 3211-2, MPEF-PV 3211-10) o la vértebra MPEF-PV 3211-11-v1, la cual muestra un proceso transverso breve pero orientado posterodorsalmente por encima de la postzigapófisis.

Existe una diferencia en altura entre las prezigapófisis y las postzigapófisis con respecto al centro vertebral. En vista lateral, las zigapófisis no están muy separadas del

centro vertebral, el arco neural por debajo de las zigapófisis es más bien bajo en comparación con lo visto en vértebras cervicales. Asimismo, se observa que las postzigapófisis están proyectadas posteriormente en mayor grado por fuera del nivel del centro vertebral, en comparación con la proyección anterior de las prezigapófisis de la misma vértebra. En las vértebras MPEF-PV 3211-2, MPEF-PV 3211-10, MPEF-PV 3211-11-v1 y MPEF-PV 3211-11-v3 se observa que las postzigapófisis están más dorsalmente que las prezigapófisis en relación a la altura con el centro vertebral, siendo una mayor diferencia para las dos últimas mencionadas. El ángulo de orientación de las caras articulares en las zigapófisis solo puede determinarse en las vértebras MPEF-PV 3211-10, MPEF-PV 3211-2, y MPEF-PV 3211-11-v1, estando en el plano horizontal en las primeras (aunque brevemente modificado por procesos diagenéticos en MPEF-PV 3211-2), y la tercera mencionada tiene un ángulo cercano pero menor a los 45°. Todas las vértebras con espina neural preservada comparten la presencia de un engrosamiento del margen dorsal de la misma (excepto MPEF-PV 3211-11-v1 y v3). La espina está posteriormente descansado sobre el punto donde ambas bases de postzigapófisis se separan del arco neural, similar a lo observado en todas las vértebras dorsales de *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980) y las últimas siete dorsales de *Hypsilophodon* (Galton, 1974a). El margen posterior de la espina neural se encuentra en concordancia (MPEF-PV 3211-10, MPEF-PV 3211-4) o levemente proyectado posteriormente (MPEF-PV 3211-2) por sobre la cara articular posterior del centro vertebral. El límite anterior de la espina neural está ubicado posterior a la cara articular anterior en vista lateral, aunque también tiene su base donde ambas prezigapófisis se separan del arco neural. En vista lateral, se observa que la espina neural en MPEF-PV 3211-10 es más alta que larga, mientras que en el resto de las mencionadas, la espina neural es baja y amplia. Comparativamente con *Heterodontosaurus*, el desarrollo dorsal



[Figura 3.29- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-11 (1, 4-6, 8-10) y MPEF-PV 3211- 10 (2-3, 7-8), vértebras dorsales asociadas al material postcraneano, imágenes fotográficas (1-5) y esquemas. Siguiendo la descripción en el texto para el espécimen MPEF-PV 3211-11, la vértebra v1 está figurada en

1 y 6; las vértebra v2 y v3 están figuradas en 4-5 y 9-10, siendo v3 la vértebra más cercana el extremo de la roca, y la vértebra v2 ubicada internamente en el extremo de la roca. En 5 y 10 la vértebra figurada corresponde a la vértebra caudal asociada al material postcraneano. Abreviaturas: c-pdpof, cresta paradiapofisaria. El resto de las abreviaturas y referencias de grises fueron mencionadas en figuras anteriores. Escala equivale a 5mm.]

de la espina neural es menor en las vértebras dorsales preservadas (excepto MPEF-PV 3211-10) siendo espinas más bien bajas y amplias (Pol *et al*., 2011a). En cuanto al posicionamiento hipotético de cada vértebra en la región dorsal de la columna vertebral, se tomó como premisa que esta porción del esqueleto axial sería *a priori* similar a la de *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980). Así, se tiene en cuenta la presencia de 12 vértebras dorsales para realizar la asignación de las vértebras aisladas, aunque en realidad su número es incierto para *Manidens* y las conclusiones con bases morfológicas también incluyen comparaciones con especies de ornitópodos basales. Comparativamente con *Heterodontosaurus*, un cambio transicional en características de vértebra cervical posterior a torácica anterior, no se observa en ninguna de las vértebras preservadas. Así, ninguna de las vértebras dorsales muestra una poco desarrollada quilla ventral, márgenes intercentrales fuertemente marcados, una espina neural significativamente menor en ancho que el centro vertebral, por lo que se infiere que al menos las primeras dos posiciones no están representadas (Santa Luca, 1980; Butler *et al*., 2012). En muchas especies de ornitópodos basales, la distancia entre parapófisis y diapófisis se reduce cuanto más posterior se ubica la vértebra (Norman *et al*., 2004c), una característica que será utilizada en esta descripción para plantear hipótesis de posición para las vértebras aisladas. Contrario a *Heterodontosaurus*, donde la altura parece también crecer de anterior a posterior (Santa Luca, 1980), el largo de la espina neural en las vértebras dorsales de *Manidens* parece no condecir con la variación en distancia entre parapófisis y diapófisis antes mencionada. La variación en alto de las

espinas neurales no será utilizada para identificar una posición hipotética para cada vértebra aislada. De esta forma, la vértebra asociada a ambos dentarios (MPEF-PV 3211-10) corresponde a aquella vértebra posicionada más anteriormente. La presencia de caras articulares en las zigapófisis ubicadas en el plano horizontal es común en vértebras dorsales anteriores (Norman *et al*., 2004c), mientras que una cresta paradiapofisaria se observa en *Heterodontosaurus* solo en la vértebra de posición D3 (Santa Luca, 1980). Ambas características asocian a dicha vértebra a una posición anterior, probablemente a una posición D3, aunque la distancia entre pre y postzigapófisis al centro vertebral es la esperada en vértebras posteriores, y carece de quilla ventral reducida como se observa en la D3 de *Heterodontosaurus* y *Fruitadens* (Santa Luca, 1980; Butler *et al*., 2012). La vértebra MPEF-PV 3211-2 se continúa en distancia entre parapófisis y diapófisis, la cual carece de cresta paradiapofisaria pero posee también zigapófisis con caras articulares orientadas cercanas al plano horizontal, por lo que se la ubica en una posición D4. Posteriormente se ubica la vértebra MPEF-PV 3211-4, la cual posee la parapófisis de posición anterior en el arco neural, en la base y por debajo del proceso transverso, dorsalmente visible solo levemente, similar a la vértebra D6 de *Hypsilophodon* (Galton, 1974c) y *Othnielosaurus* (Galton y Jensen, 1973), por lo que se la relaciona a esta posición. En vista dorsal, la vértebra MPEF-PV 3211-11-v2 muestra una parapófisis lateralmente prominente que ocupa la primera mitad del arco neural por encima del centro vertebral, la cual se condice morfológicamente con las dorsales D8-D10 de *Hypsilophodon*. Asimismo, esta vértebra muestra similitud morfológica con la vértebra la D10 de *Heterodontosaurus*, sin formar un proceso transverso bífido en vista dorsal como sucede en la anteriormente mencionada especie sino más bien un proceso “escalonado” como sucede en las vértebras D8-10 de *Hypsilophodon*. La presencia de un proceso transverso bífido podría

no ser una condición compartida con *Heterodontosaurus*, ya que no se observa en las preservadas vértebras dorsales pero tampoco es común entre ornitópodos basales. Asimismo, no existe diferencia en altura entre pre y postzigapófisis (como se espera en vértebras de la región media de vértebras dorsales) y las dimensiones de la espina neural de MPEF-PV 3211-11-v2 son similares a la vértebra MPEF-PV 3211-4, la cual fue ubicada en una posición D6. De esta forma, se infiere una posición D8 para la mencionada vértebra MPEF-PV 3211-11-v2. Las vértebras restantes (MPEF-PV 3211-11-v1 y MPEF-PV 3211-11-v3) solo exponen su cara posterolateral izquierda sin incluir la espina neural. En comparación con el resto de las vértebras, éstas poseen un arco neural alto en relación al centro vertebral, también una parapófisis amplia y localizada en la base del proceso transverso, la cual está más proyectada lateralmente sobre el proceso transverso en MPEF-PV 3211-11-v3 que en MPEF-PV 3211-11-v1. Como menciona Santa Luca (1980), se observa que las postzigapófisis se ubican bien por encima del centro vertebral, como ocurre en las últimas vértebras de la región dorsal de *Heterodontosaurus*. Morfológicamente, la única diferencia visible entre ambas vértebras es la longitud del proceso transverso, siendo mayor en v3 que en v1. En *Heterodontosaurus* e *Hypsilophodon*, la distancia entre parapófisis y diapófisis se reduce cuanto más posterior se posiciona la vértebra, hasta formar una cara articular única distal en el proceso transverso en las últimas dos vértebras (D11-12 y D14-15 respectivamente). En *Hypsilophodon* la reducción en distancia entre parapófisis y diapófisis incluye también una reducción en el largo del proceso transverso, entre las vértebras D7-13. Aunque no puede determinarse con seguridad si las últimas dos vértebras dorsales del holotipo de *Manidens* mostraban una única cara articular para la costilla, puede inferirse que la reducción en distancia entre parapófisis y diapófisis podría haberse dado por la reducción en largo del proceso transverso. De esta forma, se

estima que ambas vértebras podrían haber tomado una posición posterior en *Manidens*, en donde la presencia de ambas apófisis sin fusionar, las relaciona a una posición D9-10 con la vértebra v3 en una posición más anterior que v1.

Teniendo en cuenta que probablemente las vértebras dorsales preservadas solo representen un tercio de la región dorsal del esqueleto axial, y que la posición otorgada a cada vértebra solo es hipotética, se observa que transicionalmente las vértebras reducen el largo de su espina neural desde la región postcervical hasta la región dorsal media. Las vértebras dorsales asignadas a una región posterior vuelven a mostrarse dorsoventralmente altas, y aunque no preservan su espina neural, las espinas neurales altas de las vértebras sacras indican que probablemente las vértebras dorsales posteriores deberían también portar espinas neurales altas, marcando un cambio transicional en los rasgos anatómicos de las vértebras.

3.3.5.3- Vértebras Sacras (Fig. 3.32). — Recientemente, Sereno (2012) planteó varias homologías con respecto a las vértebras sacras entre *Lesothosaurus* y *Heterodontosaurus*. Basado en esta interpretación comparativa, el autor infiere que la S1 considerada por Santa Luca (1980) correspondería en realidad a la D13, dado que aunque la vértebra está fusionada al sacro mediante la región articular del centro vertebral, la costilla de dicha vértebra parece no contactar el ilion según el autor. Asimismo, el autor advierte que la costilla de la vértebra S2 articula con la porción media del proceso preacetabular del ilion, como la S1 de *Lesothosaurus*. También, la articulación de la costilla sacra de la vértebra S3 en *Heterodontosaurus* en el pedúnculo púbico del ilion se condice con la S2 de *Lesothosaurus*. Esta interpretación lleva a la consideración de que la especie *Heterodontosaurus* solo tiene 5 vértebras en la región sacra, condición basal dentro de Ornithischia (Norman *et al*., 2004a; Sereno, 2012). Tal

como menciona Sereno (2012), la definición de vértebra sacra o dorsal debe basarse en el contacto entre las costillas de dichas vértebras con la cintura pélvica, no por su condición fusionada de los centros vertebrales, por lo que esta vértebra S1 sería en realidad una D13 en *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K 1332). La presencia de seis vértebras con centros fusionados en el sacro pero con las costillas de la primer vértebra que no contactan con el ilion también es compartida con *Hypsilophodon* (NHMUK R196), *Parksosaurus*, *Thescelosaurus* y *Dysalotosaurus* (Galton, 1974b). Esta condición pentapleural es similar a la mencionada por Sereno (2012) para *Heterodontosaurus*. En esta descripción se mantiene la tradicional consideración del primer centro vertebral coosificado con las vértebras sacras como componente del sacro para *Heterodontosaurus* sin importar la interacción de esta vértebra con el ilion, debido a que la fusión de los centros vertebrales en el sacro compone una única unidad funcional.

Así, el sacro de *Manidens condorensis* se compone por seis vértebras sacras que se encuentran fusionadas entre sí, involucrando una fusión de los centros vertebrales por sus caras articulares, fusión de zigapófisis y entre espinas neurales vecinas. La fusión de zigapófisis y espinas neurales a lo largo de todo el sacro forma tres láminas dorsales parcialmente cubiertas por el margen dorsal del ilion. En el caso de *Manidens*, la presencia de seis vértebras sacras se confirma, dado que desde la primera hasta la última, existe un contacto neto entre la cintura pélvica y las costillas de las vértebras sacras. Independientemente de su contacto con la cintura (sin hacer distinción entre vértebras dorsosacras y sacras), la presencia de seis vértebras en esta región es compartida con los heterodontosáuridos *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980) y *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012), y con los ornitópodos *Jeholosaurus* (Han *et al*., 2012), *Haya* (Makovicky *et al*., 2011), *Orodromeus* (Scheetz, 1999), *Parksosaurus*,

Thescelosaurus, *Othnielosaurus* (Norman *et al*., 2004c), *Psittacosaurus* (You y Dodson, 2004) y algunos especímenes de *Hypsilophodon* (NHMUK R193; Galton, 1974a). En cambio, la presencia de cinco vértebras sacras se observa en el ornitisquio basal *Lesothosaurus* (Sereno, 1991), y los neornitisquios basales *Agilisaurus* (ZDM T6011; Peng, 1992), *Hexinlusaurus* (ZDM T6001; He y Cai, 1984; Barrett *et al*., 2005), *Stormbergia* (Butler, 2005) y probablemente *Eocursor* (Butler *et al*., 2007). Sacros con más de seis vértebras se observa en ornitópodos derivados (Norman, 2004) y ceratópsidos (Dodson *et al*., 2004).

Como fue mencionado, la primera vértebra sacra corresponde a la más alta de la mencionada región, con un centro lateralmente comprimido y dorsoventralmente alto, formando ventralmente una prominente cresta cóncava hacia abajo en vista lateral. En vista ventral, el centro vertebral muestra un ensanchamiento lateral de las caras articulares, otorgando una forma de "H" al centro vertebral. La cara articular anterior del centro vertebral es levemente cóncava y lateralmente ensanchada, como en *Hypsilophodon* (Galton, 1974a) y *Jeholosaurus* (Han *et al*., 2012), aunque esta misma es más alta que ancha, contrario al anteriormente mencionado taxón. Comparativamente, la cara articular anterior está más lateralmente ensanchada y es dorsoventralmente más baja que la cara articular posterior del mismo centro vertebral, por lo que la cara anterior posee una silueta subredondeada mientras que la cara posterior es elíptica con el eje mayor dispuesto en el plano vertical. Las prezigapófisis de la vértebra S1 poseen su cara articular dispuesta en un ángulo cercano a los 45°, característica común en ornitópodos basales (Norman *et al*., 2004c). Dado que ambos iliones están desfasados anteriormente con respecto a las primeras vértebras sacras, puede observarse que ambas costillas están articulando con la S1, con un contacto fusionado pero visible, y distalmente exponen una anteroposteriormente amplia y

dorsoventralmente angosta cara articular. En la vértebra S1, las costillas vertebrales son cortas y amplias, articulando con un breve y amplio proceso transverso en la vértebra y con el extremo cercano al punto más anterior del proceso preacetabular del ilion. El proceso transverso y la costilla de la vértebra S1 están localizados sobre la mitad anterior del arco neural. La espina neural de la vértebra S1 posee un largo craneocaudal constante, con su base en concordancia con la cara articular del centro vertebral anteriormente y con el límite posterior de la misma a unos 2 mm por delante del punto más posterior del centro vertebral en vista lateral. Las prezigapófisis de esta vértebra se extienden anteriormente por encima del centro vertebral, y las postzigapófisis de esta vértebra no se extienden posteriormente por detrás del centro vertebral, sino que se encuentran por detrás del límite posterior del mismo.

La forma del centro vertebral de la vértebra S2 se corresponde en morfología con la S1 en general, siendo lateralmente comprimida y con una cresta ventral, con caras articulares del centro vertebral de forma elíptica con el eje mayor dispuesto en la vertical. En las vértebras S1-S3, el contacto entre los centros vertebrales muestra un margen articular engrosado en comparación con un lateralmente comprimido centro vertebral, siendo centros vertebrales con forma de “H” en vista ventral y con los lados lateralmente cóncavos. Comparativamente en vista lateral, tanto S1 como S2 son ventralmente cóncavas, aunque puede claramente verse que la S2 es menos cóncava que la S1. En el lado izquierdo de la vértebra S2 puede notarse que el arco neural está anteriormente proyectado sobre su centro vertebral, de manera que las prezigapófisis y el margen anterior de la espina neural están por delante del centro vertebral y sobre la región posterior de la S1 (contrario a lo observado en vértebras dorsales). Así como sucede en la S1, las postzigapófisis de la S2 no se extienden posteriormente por encima del centro vertebral, sino que están posicionadas por delante del mismo, con el límite

posterior de la espina neural levemente más anterior que las mencionadas zigapófisis. Tanto en la S1 como en la S2, el alto dorsoventral de la región del arco neural es mayor que el alto del centro vertebral. Solo parte de la costilla derecha de la vértebra S2 está preservada, mientras que la izquierda se perdió. Esta costilla es proximodistal y dorsoventralmente corta, anteroposteriormente amplia, la cual apoya sobre un breve pero anteroposteriormente amplio proceso transverso en el arco neural y exponiendo en parte la cara articular que contacta medialmente con el proceso preacetabular del ilion derecho.

Solo parte del arco neural por debajo de las zigapófisis, el margen dorsal de la espina neural y los límites anterior y posterior de la vértebra S3 están expuestos, mientras que el resto de la vértebra está cubierto por el ilion. Se infiere que el centro vertebral de esta vértebra es morfológicamente similar a aquel de la S2. La porción del arco neural es levemente mayor en alto dorsoventral que el de su centro, como en las vértebras sacras anteriores. La costilla de la vértebra S3 solo está parcialmente expuesta en vista lateral para el lado izquierdo y anterolateral para el derecho. La costilla sacra contacta lateralmente con una superficie articular amplia en el centro vertebral de la S3, como se observa en *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012). Esta costilla sacra se dirige posterolateralmente para contactar con la cara anteromedial del pedúnculo púbico del ilion, como se observa en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980), *Hypsilophodon* (Galton, 1974a) y *Orodromeus* (Scheetz, 1999). Aunque el lado izquierdo está parcialmente cubierto, puede identificarse el mencionado contacto entre la costilla sacra de la S3 y el ilion, mientras que este contacto no puede observarse en el lado derecho de la vértebra debido a la existencia de una fractura y desfasaje en este punto. El contacto articular del centro vertebral de la S3 con la cara anterior de la S4 puede verse a través del acetábulo perforado del lado izquierdo de la cintura pélvica siendo

morfológicamente similar al observado en el contacto S2-S3, por lo que se infiere que ambas caras articulares de la S3 son más altas que anchas, como fuera mencionado para la S2.

La vértebra S4 solo está parcialmente expuesta. El contacto S3-S4 se observa a través del acetábulo izquierdo, mientras que el contacto S4-S5 puede verse a través del acetábulo derecho. Solo el margen dorsal de la espina neural de la vértebra S4 puede verse parcialmente entre ambos íliones, aunque está parcialmente cubierto por pegamento. El resto de la vértebra está cubierto por la parte media de ambos iliones, por lo que no puede decirse mucho de su anatomía.

La vértebra S5 está expuesta levemente en su cara ventral, la cual muestra una expansión anteroposterior del centro vertebral. Este cambio morfológico del centro vertebral está evidenciado por el pasaje de una superficie ventral lateralmente comprimida y formando una cresta ventralmente prominente a una superficie ventral plana y un cuerpo vertebral más subcilíndrico. De esta forma, se estima que la cara articular anterior de esta vértebra está más expandida dorsoventral que lateralmente, así como también se infiere indirectamente que el centro vertebral de la S4 sería similar a los ya mencionados centros anteriores (lateromedialmente comprimidos, con caras articulares más altas que amplias). La expansión posterior del centro vertebral es una característica observada en la S3 de *Jeholosaurus* (Han *et al*., 2012). La cara ventral posterior de la S5 forma dos crestas bajas separadas por una fosa superficial, que crecen en altura posteriormente y terminan en el margen ventral de la cara articular posterior, marcando el límite entre la cara lateral y la cara ventral del centro vertebral. Se infiere que la cara articular anterior es anatómicamente distinta a la posterior, con la cara anterior más dorsoventralmente alta y lateralmente angosta, mientras que la posterior sería subcircular en vista articular, anatómicamente similar a la S1 (pero de forma

inversa). El resto de la vértebra no puede observarse por estar bajo los iliones, aunque se estima que la correspondiente costilla sacra contacte con el pedúnculo isquiático del ilion en su cara medial, haciendo homologías con *Heterodontosaurus* (Santa Luca 1980).

La vértebra S6 expone ventralmente una superficie plana similar a aquella observada en la mitad posterior de la vértebra S5, con la cual articula anteriormente. En vista ventral se hace evidente la presencia de una prolongada y cilíndrica costilla sacra derecha, la cual contacta con la mitad anterior del centro vertebral y se dirige lateralmente y en menor medida anterior y dorsalmente hacia el proceso postacetabular del ilion. Su contacto con el centro vertebral es incluso más ventral que aquel observado en *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012), aunque mantiene la condición subcilíndrica de su base, contrario a las costillas sacras dorsoventralmente planas y anteroposteriormente amplias ancladas sobre la línea de sutura neurocentral observado en los ornitópodos basales *Hypsilophodon* (Galton, 1974a), *Orodromeus* (Scheetz, 1999) y *Othnielosaurus* (Galton y Jensen, 1973). Dado que el ilion derecho está desfasado con respecto a las vértebras sacras, la cara articular de la costilla sacra derecha de la S6 está expuesta lateralmente, siendo de silueta subcircular. La postzigapófisis izquierda expone su cara articular dispuesta a 45° con respecto a la horizontal, encontrándose por detrás del extremo más posterior del centro vertebral, como ocurre en el resto de las vértebras sacras. La cara articular posterior del centro vertebral es oblicua orientada posterodorsalmente si se observa lateralmente, como ocurre en *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012). Las vértebras S4-S6 se ubican por detrás del proceso postacetabular, pero no puede asegurarse que contacten con la cresta medial con forma de estante del mencionado proceso (*brevis shelf*), como en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980; Sereno, 2012), debido a que en esta región no se observa el desarrollo de este “estante

breve" sino más bien un leve cambio en pendiente en la región posterior del proceso postacetabular del ilion (ver *Ilion*).

El sacro completo muestra que existe una variación en el alto y el largo de los centros vertebrales, estas medidas se reducen cuanto más posterior se localiza la vértebra. El largo de la espina dorsal varía dentro del sacro, de forma tal que la espina más alta corresponde a la vértebra más anterior del sacro, desde la cual la altura disminuye posteriormente, similar a lo observado en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980). En vista lateral, el sacro posee una característica forma de cuña cuyo alto dorsoventral se afina posteriormente. La silueta dorsal y ventral del sacro forman dos líneas convexas hacia arriba y subparalelas. No se observa ningún foramen en las caras laterales de todas las vértebras sacras, los cuales suelen relacionarse a canales vasculares. La presencia de una cresta ventral en las lateralmente comprimidas vértebras sacras S1-S4 no se condice con la condición observada en las ventralmente planas vértebras sacras de *Fruitadens* (Butler, 2012) y las anteriores de *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980). Por otro lado, la condición ventralmente plana de las vértebras S5-S6 es similar a *Fruitadens* (y *Scutellosaurus* [Colbert, 1981]), pero opuesto a *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980; Butler *et al*., 2012). Entre ornitisquios basales, la presencia de una cresta ventral en los centros vertebrales sacros es compartido con *Lesothosaurus* y en menor medida con *Stormbergia* (Thulborn, 1972; Butler, 2005). *Manidens* difieren de estas especies en que los centros vertebrales con cresta ventral son más altos que anchos, mientras que los mencionados taxones muestran centros vertebrales más amplios lateralmente que dorsoventralmente (como en *Scutellosaurus* [Colbert, 1981]). Contrario a lo observado en muchos ornitópodos (*Othnielosaurus*, *Hypsilophodon*, *Dryosaurus*, *Dysalotosaurus*, *Thescelosaurus*), no existen costillas sacras intersegmentarias sino que cada costilla se relaciona con un centro vertebral

(Galton y Jensen, 1973; Galton, 1974a; Galton, 1974b; Shepherd *et al*., 1977; Galton, 1981). La presencia de costillas sacras en las vértebras S1-S2 menores en tamaño que aquellas en sacras más posteriores es compartida con *Heterodontosaurus* y *Fruitadens* (Santa Luca, 1980, Butler *et al*., 2012), las cuales contactan con el proceso preacetabular. Según la visión de Butler *et al*. (2012), esto difiere de la condición en ornitópodos basales, ceratópsidos y paquicefalosáuridos, en donde solo existe una única costilla sacra esbelta que contacta con el proceso preacetabular. Entre linajes dentro de Ornithischia, los caminos evolutivos que parecen haber llevado a la condición de seis vértebras sacras podrían haber diferido entre los mencionados linajes. Como algunos autores refieren, la anquilosis de las vértebras sacras podría ser una característica que varía con la edad (*e.g*., Galton, 1974a). Norman *et al.* (2004c) relaciona la ausencia de fusión entre los centros vertebrales de la región sacra en el espécimen tipo del heterodontosáurido *Abrictosaurus consors* NHMUK RU B54 a un estadío juvenil (Thulborn, 1974). La presencia de vértebras sacras con centros, zigapófisis y espinas completamente fusionadas en el holotipo de la especie *Manidens condorensis* podría estar indicando la llegada a un estadío ontogenético avanzado, una conclusión similar a la tomada por Sereno (2012) en el espécimen tipo de *Tianyulong* STMN 26-3.

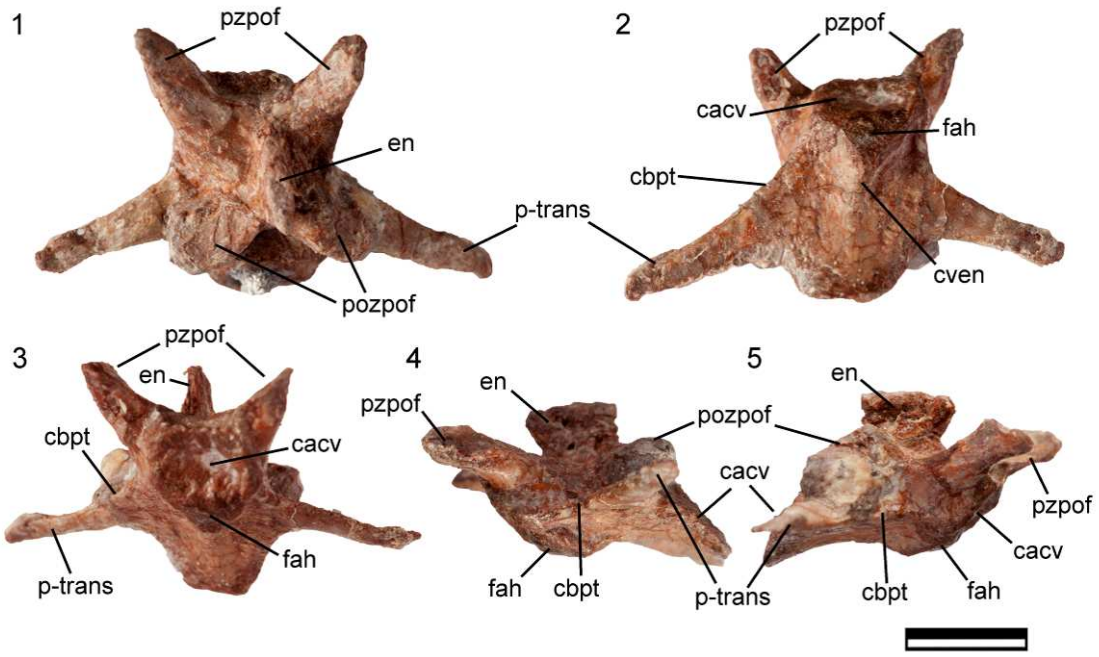
3.3.5.4- Vértebras Caudales (Fig. 3.29-3.30). — Dos vértebras caudales fueron reconocidas en el postcráneo de *Manidens condorensis* MPEF-PV 3211. La primera de ellas está brevemente descripta por Pol *et al*. (2011a), en donde únicamente es caracterizada como de centro bajo y alargado con una bien desarrollada faceta para la espina hemal (MPEF-PV 3211-3). La otra vértebra caudal aquí reconocida está asociada al bloque MPEF-PV 3211-11 (Fig. 3.4), compartiendo su posición en el bloque junto

con las vértebras MPEF-PV 3211-11-v2 y v3, la cual llamaremos MPEF-PV 3211-11-v4.

La primera vértebra a ser descripta (MPEF-PV 3211-3) corresponde a una vértebra caudal completamente despojada de material rocoso, con el centro vertebral diagenéticamente deformado, tomando una forma aplastada dorsoventralmente y solo afectando brevemente la preservación del arco neural, el cual se encuentra prácticamente en perfectas condiciones. El centro vertebral está alterado de forma tal que la cara articular anterior esta orientada anteroventralmente, mientras que la cara articular posterior se orienta posterodorsalmente. El centro es procélico, con seguridad más largo que alto, aunque la deformación diagenética antes mencionada solo permite inferir que es más ancho lateralmente que dorsoventralmente alto. Por debajo de la cara articular anterior del centro vertebral, se observa la superficie articular para la espina hemal orientada anteroventralmente, la cual sobresale posteroventralmente en vista lateral. En vista ventral, el centro vertebral denota una cresta media que nace desde la faceta articular para la espina hemal y se dirige posteriormente volviéndose difusa por detrás de los procesos transversos, contrario a *Heterodontosaurus* en donde la mencionada cresta se extiende medialmente en la cara ventral del centro alcanzando ambas articulaciones (Santa Luca, 1980). En vista lateral, el margen ventral de la cara articular posterior del centro vertebral sobresale ventralmente, lo cual delimita una silueta cóncava para el margen ventral del centro vertebral en vista lateral. Las caras laterales del centro vertebral aparentan ser cóncavas en sentido anteroposterior, siendo mayor esta concavidad justo por detrás de la cara articular de la espina hemal. Contrario a lo observado en *Heterodontosaurus*, la huella articular para la espina hemal solo está marcada por debajo de la cara articular anterior del centro vertebral, su contraparte posterior carece de esta superficie (Santa Luca, 1980). No es visible la línea de sutura

neurocentral, aunque se infiere que la misma estaría localizada por debajo de los procesos transversos, como en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980). Los procesos transversos de esta vértebra tienen su base anterior a la mitad del centro vertebral y se extienden posteriormente, ocupando gran parte de la segunda mitad por encima del centro vertebral, similar a *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980), *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012) y *Tianyulong* (STMN 26-3, MGB observación personal en material fotográfico). Los procesos transversos de esta vértebra nacen de una cresta longitudinal que se extiende comunicando ambas articulaciones intercentrales, y están orientados posteriormente y en el plano horizontal, como en las vértebras caudales de *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980). La cresta longitudinal presente en la base de los procesos transversos divide a la vértebra en una porción dorsal con los elementos del arco neural, y en otra ventral con el centro vertebral. El ancho lateral de la vértebra uniendo los extremos distales de los procesos transversos (17.9 mm) supera en valor al largo anteroposterior del centro vertebral (8.59 mm). Por encima de la cresta longitudinal en la región anterior nacen las prezigapófisis, las cuales poseen caras articulares dispuestas a 45° de la horizontal y se extienden por delante del centro vertebral en comparación con las postzigapófisis, siendo más largas que las mencionadas. Las prezigapófisis se afinan distalmente por detrás de la cara articular, mientras que las postzigapófisis poseen un margen distal redondeado con la cara articular dispuesta cercana al mismo. En vista dorsal, las postzigapófisis nacen orientadas posteriormente y luego se curvan lateralmente desde su base, abriéndose hacia los lados de la vértebra y tomando una forma de “J”, en donde el extremo distal diverge lateralmente de su eje orientado paralelo al plano sagital. En vista dorsal, tanto el margen anterior como el posterior de las postzigapófisis son cóncavos anteriormente. El extremo distal de la postzigapófisis está levemente ensanchado anteriormente si se lo

observa en vista dorsal, característica apreciable al considerar el cambio del margen anterolateral de las mismas. Las zigapófisis parecen estar diagenéticamente deformadas, debido a que las postzigapófisis se encuentran orientadas en el plano horizontal en vez de posterodorsalmente inclinadas (alteración evidenciada por fracturas en la base de las mismas), y las prezigapófisis se encuentran formando un ángulo menor a los 45°. Comparativamente, las vértebras caudales anteriores en *Heterodontosaurus* disponen las zigapófisis entre los 90-45° de la horizontal en vista lateral con respecto al arco neural. Las bases de las zigapófisis confluyen medialmente en una espina neural bien desarrollada. Esta espina posee el extremo anterior de su base descansando por detrás de las prezigapófisis, alejada del margen anterior del arco neural y la entrada del canal neural, y el posterior por detrás de las bases de las postzigapófisis, justo en el límite posterior del arco neural y por encima de la salida del canal neural. La espina neural se extiende dorsalmente y se ensancha por encima de su base inmediatamente tanto anterior como posteriormente, aunque se encuentra dorsalmente incompleta. En vista posterodorsal puede apreciarse que el margen posterior de las postzigapófisis se orienta dorsalmente de forma leve al contactar con la base de la espina neural, formando una base amplia de la espina neural en la unión con las postzigapófisis. Por encima de este contacto el borde posterior de la espina neural se vuelve afinado, la proyección del borde posterior de la espina neural sobre su base hace que el mismo se extienda por encima del límite posterior del arco neural. Para plantear hipótesis sobre su posición hipotética dentro de la cola de *Manidens*, puede compararse con aquellas especies de Heterodontosauridae que preservan vértebras caudales proximales *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980; Sereno, 2012), *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012) y *Tianyulong* (Sereno, 2012; STMN 26-3). Las características en común como los elongados procesos transversos, la espina neural desarrollada y la presencia de pre y postzigapófisis



[Figura 3.30- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211- 3, vértebra caudal aislada en vista dorsal (1), ventral (2), articular anterior (3), lateral izquierda (4) y derecha (5). Abreviaturas: cbpt, cresta basal y anterior al proceso transverso; fah, faceta articular para la espina hemal. El resto de las abreviaturas fueron presentadas en figuras anteriores. Escala equivale a 5mm.]

lateralmente abiertas en vista dorsal (en vez de cercanas al plano sagital del centro) permiten relacionar a esta vértebra a una posición caudal anterior (Pol *et al*., 2011a). La presencia de centros vertebrales proximales más largos que altos se condice con la condición de otros heterodontosáuridos (Santa Luca, 1980; Butler *et al*., 2012), distinto de los centros subiguales (*Jeholosaurus*, *Othnielosaurus*) o más altos que largos (*Hypsilophodon*, *Thescelosaurus*, *Orodromeus*, *Oryctodromeus*) de ornitópodos basales (Galton, 1974a; 1974b; Scheetz, 1999; Krumenacker, 2010; Han *et al*., 2012; Galton y Jensen, 1973). También difiere en las características de los centros vertebrales más altos que largos de ornitópodos de mayor tamaño como *Camptosaurus dispar* (Gilmore, 1909), *Tenontosaurus dossi* (Wilker *et al*., 1997), *Tenontosaurus tilletti* (Forster, 1990) dryosáuridos (*Dryosaurus altus*, *Dysalotosaurus lettowvorbecki*; Galton, 1981), y linajes más derivados (Iguanodontidae, Hadrosauridae; Norman, 2004; Horner *et al*.,

2004). Por otro lado, la presencia de postzigapófisis lateralmente orientadas con un margen anterior ensanchado anteriormente de forma leve, en conjunto con una espina neural ensanchada anteroposteriormente desde su base no se observa en ningún heterodontosáurido. Una constricción en la base de la espina neural en las vértebras anteriores de *Orodromeus* es figurada por Scheetz (1999, fig. 18A), aunque no son mencionadas en la descripción. Las últimas características mencionadas componen características únicas de la especie *Manidens* dentro de Heterodontosauridae.

La segunda vértebra caudal identificada está expuesta en vista ventral únicamente, asociada a vértebras dorsales en el espécimen MPEF-PV 3211-11. Aunque la anatomía completa de esta vértebra no puede caracterizarse con métodos convencionales, mucho puede caracterizarse y compararse con la vértebra caudal proximal anteriormente caracterizada. El centro vertebral es más largo que alto y ancho, con sus flancos laterales y ventralmente cóncava, cuya cara articular posterior está preservada pero parcialmente cubierta con sedimento, y su cara articular anterior está parcialmente incompleta. La cara articular posterior del centro vertebral es subcircular en silueta si se observa en vista articular y plana en superficie, mientras que se desconoce la naturaleza de la articulación anterior. La presencia de una superficie de articulación ventral para la espina hemal solo puede confirmarse en el margen ventral de la articulación posterior del centro vertebral, mientras que anteriormente esta sección está incompleta. Comparativamente, esta faceta para la espina hemal es menor en tamaño que aquella presente en la vértebra anteriormente descripta, y ubicada en el lado opuesto de la vértebra. Ventralmente, el centro vertebral es esbelto en su porción media y carece de cresta medial de disposición anteroposterior, contrario a la vértebra MPEF-PV 3211-3. El lado derecho de la vértebra en vista ventral está preservado prácticamente sin modificaciones y con el proceso transverso en posición natural,

mientras que todo el segmento del arco neural fue diagenéticamente desplazado hacia la izquierda, incluyendo la fractura y desplazamiento del correspondiente proceso transverso. Como fue descripto para el espécimen MPEF-PV 3211-3, el proceso transverso se encuentra anclado con el punto más anterior de su base sobre la mitad del centro vertebral, y desarrollado posteriormente hasta que su base contacta con el margen lateralmente engrosado de la cara articular intervertebral posterior. La longitud de los procesos transversos es menor (distancia entre los extremos distales de los procesos transversos aproximadamente 12.3 mm) y el largo del centro vertebral es mayor (9.2 mm) a aquellas del espécimen MPEF-PV 3211-3. Una tendencia de alargamiento de centro vertebral y acortamiento de procesos transversos es documentada en las primeras vértebras caudales de *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980), también observada en otros ornitópodos basales (Norman *et al*., 2004c). Con base en el escasamente modificado proceso transverso derecho puede afirmarse que el mismo está horizontalmente dispuesto y orientado posteriormente, como en MPEF-PV 3211-3. Al estar completamente desplazado hacia la izquierda, el arco neural expone lateralmente a la ya mencionada cresta basal del proceso transverso de extensión anteroposterior y horizontalmente dispuesta, de la cual nace el proceso transverso. Sobre la mencionada cresta y en su mitad posterior, puede observarse la superficie fracturada en donde se anclaba el proceso transverso izquierdo, localizado a pocos milímetros de distancia. El desplazamiento hacia la izquierda del arco neural expone una vista lateroventral de las zigapófisis del lado izquierdo, aunque también puede verse en vista ventral la postzigapófisis del lado derecho y en vista dorsal la prezigapófisis del mismo lado. Solo a modo informativo pueden reconocerse las caras articulares planas de ambas postzigapófisis, mientras que las prezigapófisis se caracterizan por ser más esbeltas y alargadas que las anteriormente mencionadas.

Considerando el cambio morfológico transicional en las vértebras caudales de *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980), la presencia de procesos transversos más cortos y un centro vertebral más alargado que la vértebra caudal MPEF-PV 3211-3 permite relacionar a la vértebra caudal MPEF-PV 3211-11 a una posición más posterior. La presencia de procesos transversos alargados y posteriormente orientados en *Heterodontosaurus* solo incluye a las primeras nueve vértebras caudales, mientras que en las restantes este proceso se reduce y carece de orientación posterior (Santa Luca, 1980). Esta vértebra podría estar incluida dentro de las primeras nueve vértebras caudales para *Manidens*. Finalmente, la breve concavidad del centro vertebral y el escaso desarrollo de la superficie de articulación con la espina hemal permiten relacionar a la vértebra a una posición posterior dentro de las primeras nueve vértebras caudales.

3.3.5.5- Costillas y Tendones Osificados (Fig. 3.4). — la presencia de costillas asociadas al material de *Manidens* puede corroborarse en varios de los bloques que contienen al holotipo (MPEF-PV 3211-1, 10, 11). Las costillas asociadas al esqueleto axial dorsal corresponden a cinco elementos en los cuales puede correctamente diferenciarse la presencia de un tubérculo y/o un capítulo, asegurando la identidad de ese elemento como una costilla. Una de ellas (MPEF-PV 3211-11-c1), muestra ambos procesos que contactan con las vértebras dorsales preservados, por lo que pueden caracterizarse. El capítulo es al menos tres (7.6 mm) veces más largo que el tubérculo (3.81 mm), los cuales se encuentran formando entre sí un ángulo casi perpendicular. La línea que une los extremos del tubérculo y capítulo forma con el eje de la costilla preservada un ángulo aproximadamente cercano a los 75° (mayor al documentado en *Heterodontosaurus* [Santa Luca, 1980]). Lateralmente por debajo de la unión del

tubérculo con el capítulo, la costilla muestra una cresta desarrollada a lo largo del eje, dando una sección triangular a la misma, similar a la sección inferida para el eje de su correspondiente capítulo. Una costilla cercana (MPEF-PV 3211-11-c2), preserva también tubérculo y capítulo, cuyo largo es levemente menor a los mencionados (3.21 y 6 mm, respectivamente). Ésta misma está expuesta medialmente, mostrando una cara plana a lo largo del eje de la costilla y en el capítulo. Aunque ambas costillas mencionadas están distalmente incompletas, la porción preservada muestra un eje lateromedialmente esbelto y con un ancho anteroposterior mayor, el cual posee su máximo grosor proximalmente y se afina distalmente. Una tercer costilla (MPEF-PV 3211-11-c3), tiene un valor similar al mencionado en el largo del capítulo, cuyo eje se encuentra expuesto en vista lateral, denotando la presencia de un surco que se dirige ventralmente desde la base del capítulo hasta aproximadamente la mitad de la costilla, similar a *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K 1332). Aquella costilla encontrada asociada a las mandíbulas (MPEF-PV 3211-10-c4) muestra un capítulo más reducido en largo (4.76 mm), aunque distalmente engrosado, cuya orientación se encuentra cercanamente alineado al eje de la costilla. El tubérculo es solo una cara articular brevemente prominente, lo suficiente como para orientar la cara articular mediodorsalmente.

Comparativamente con *Heterodontosaurus*, se puede concluir en la anatomía de las costillas dorsales como elementos alargados y distalmente afinados, con la cara medial plana y la lateral mostrando un surco de profundidad y largo variable desarrollada siguiendo el eje de la costilla, cuyo margen posterior puede desarrollarse excesivamente formando una cresta y haciendo imperceptible la presencia del mencionado surco. Observando a *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K 1332), la presencia de costillas con tubérculo y capítulo bien desarrollado se observa en las primeras vértebras dorsales (cercanas a la cintura escapular), mientras que las costillas de

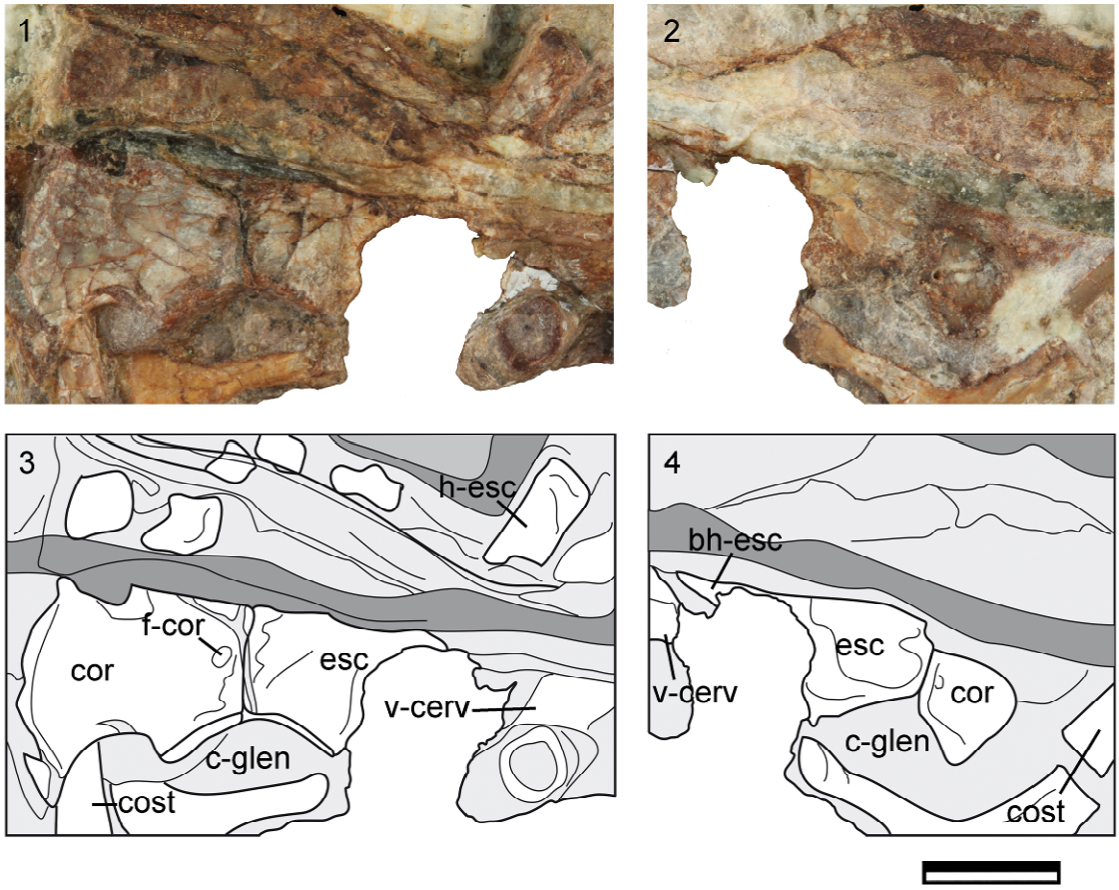
posición más posterior muestran una reducción en el tubérculo y un alineamiento entre el eje de la costilla y el capítulo. Estas condiciones morfológicas nos permiten dar una posición aproximada a las vértebras descriptas, donde aquellas con tubérculo y capítulo alargado toman posiciones proximales en el dorso de *Manidens*, mientras que aquellas con un tubérculo reducido se ubican más distalmente. Los capítulos de las costillas anteriores preservadas en *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K 1332) y *Tianyulong* (STMN 26-3) muestran ser más robustos que aquellos de *Manidens*.

Por otro lado, la presencia de al menos otros nueve elementos alargados, afinados y fracturados (desde las vértebras dorsales y hacia el extremo opuesto, las longitudes corresponden a 14.33, 46.1, 45, 11.56, 38.7, 6 ,16.3, 27.7 y 37.5 mm respectivamente) llevaron a referir *a priori* a algunos de estos como tendones osificados aislados asociados al postcráneo de *Manidens*. Para corroborar esta hipótesis, fueron tomadas dos muestras de estos elementos alargados y seccionadas transversalmente para análisis histológico, de manera de discernir definitivamente si se trataba de costillas o de tendones osificados. Las muestras se corresponden a las porciones cuyas medidas son 6 y 27.7 mm. Se hará detalle sobre la histología de estos elementos en párrafos subsiguientes.

Mientas que las costillas asociadas a las vértebras sacras ya fueron descriptas en asociación con el sacro, no hay evidencias para considerar la presencia de tendones osificados en esta región, al menos a simple vista.

3.3.6- Esqueleto Apendicular:

3.3.6.1- Escápula (Fig. 3.31). — Como menciona Pol *et al*. (2011a), parte de la escápula izquierda de *Manidens condorensis* representando morfológicamente al cuerpo proximal de la escápula está preservado en el espécimen holotipo. Aunque la escápula



[Figura 3.31- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-11, escápula y coracoides derechos en vista lateral (1, 3) y medial (2, 4), en imágenes fotográficas (1-2) y esquemas (3-4). Abreviaturas: bh-esc, base de la hoja escapular; cor, coracoides; c-glen, cavidad glenoidea de la escápula y coracoides en conjunto; esc, escápula; f-cor, foramen coracoideo. El resto de las abreviaturas y referencias de grises fueron presentadas en figuras anteriores. Escala equivale a 5mm.]

está expuesta medial y lateralmente, solo el margen que limita la cavidad glenoidea se encuentra bien preservado. Asimismo, parte del ala escapular parece haberse preservado en desarticulación del cuerpo de la escápula, ubicándose levemente desfasado del mismo y separado por una extensa línea de fractura. Si se ubica el eje mayor de la escápula como paralelo a la columna vertebral con la cavidad glenoidea hacia abajo (siguiendo la reconstrucción de Santa Luca, 1980), puede verse que inmediatamente por encima del límite posterior de la cavidad glenoidea el margen ventral de la hoja escapular está incompleto (ver Histología). El margen posterior de la cavidad glenoidea carece de un refuerzo supraglenoideo, una condición observada en *Eocursor* (Butler *et*

al., 2007; Butler, 2010) y *Lesothosaurus* (Norman *et al*., 2004a), también ausente en otros heterodontosáuridos (*Heterodontosaurus* SAM-PK-K 1332, *Tianyulong* STMN 26-3). El margen que limita la cavidad glenoidea no está lateralmente ensanchado de forma prominente, sino que la transición desde el margen glenoideo hasta la base del proceso acromial es poco pronunciada, similar a lo observado en otros heterodontosáuridos (*Heterodontosaurus* SAM-PK-K 1332, *Tianyulong* STMN 26-3). Lateralmente y por encima de la cavidad glenoidea, la región proximal de la escápula es cóncava de forma muy superficial, desde el margen de la cavidad glenoidea y alcanzando su profundidad máxima por debajo del proceso acromial. Puede distinguirse la línea articular escápulo-coracoidea, siendo subigual en largo que la cavidad glenoidea escapular. La porción próximodorsal de la escápula (incluyendo al proceso acromial), no está dorsalmente alargada como en *Eocursor* (Butler, 2010), *Stormbergia* (Butler, 2005), *Hypsilophodon* (Galton, 1974a) *Anabisetia* (MCF-PVPH-74, MGB observación personal), *Oryctodromeus* (Varricchio *et al*., 2007) y *Notohypsilophodon* (Cambiaso, 2007). En cambio, su desarrollo es breve como se observa en *Heterodontosaurus* y *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009; Galton, 2014). En base al material preservado, puede distinguirse el margen dorsal de la escápula delimitando la constricción que separa la región articular de la hoja de la escápula hasta por encima de la base del proceso acromial, tomando una curvatura similar a la de *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980). La región proximodorsal de la escápula donde debería ubicarse el acromion está incompleta, aunque se estima que su desarrollo tendría un valor intermedio entre el lateralmente prominente acromion de *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K 1332) y el superficial acromion de *Tianyulong* (STMN 26-3). No se observa ninguna muesca en la escápula a la altura del foramen coracoideo como se observa en *Lesothosaurus* (Norman *et al*., 2004a) e *Hypsilophodon* (Galton, 1974a), tampoco una hendidura como se

describe para *Eocursor* (Butler, 2010). La porción lateromedialmente más engrosada de la escápula se encuentra cercana a la cavidad glenoidea. En general, la morfología de la porción preservada de escápula no escapa a lo observado en Heterodontosauridae, siendo también morfológicamente distinto a lo observado en ornitópodos basales. El extremo distal de la hoja escapular preservado en desarticulación del cuerpo principal de la misma no muestra características distinguidas. La hoja escapular parece carecer de una expansión distal, más similar a *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009) que a *Gasparinisaura* y otros ornitópodos (*e.g.*, Coria y Salgado, 1996).

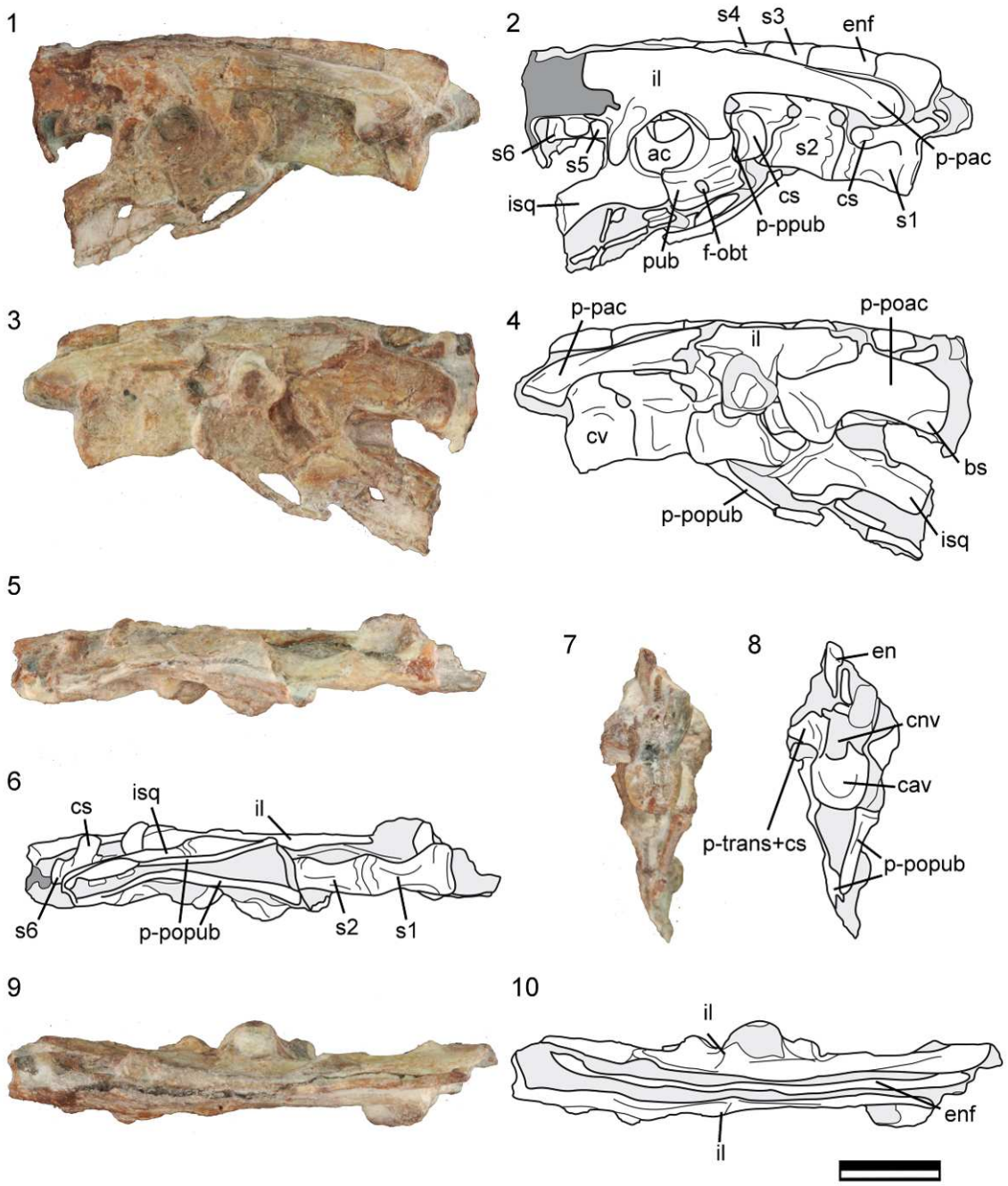
3.3.6.2- Coracoides (Fig. 3.31). — Suturado a la escápula izquierda (aunque una fractura rellena de consolidante recorre y separa el contacto mencionado), el coracoides está preservado aunque anteriormente dañado. Si se orienta al coracoides con la cavidad glenoidea hacia abajo (similar a la escápula en posición natural), puede decirse que el coracoides con forma de placa es más ancho (9.45 mm) que alto (6.74 mm), aunque a la altura del proceso anteroventral con forma de gancho el coracoides alcanza unos 10.33 mm de ancho. En forma, este coracoides es comparativamente distinto al alto y esbelto coracoides de *Tianyulong* (STMN 26-3, MGB observación personal en material fotográfico). Aunque durante la preparación el límite posterior del foramen coracoideo fue parcialmente dañado, a simple vista el foramen coracoideo está lateralmente abierto e incluido dentro del coracoides, cercano a la sutura escápulo-coracoidea. Este foramen se localiza comparativamente más cercano al margen del coracoides que en *Stormbergia* (Butler, 2005), una condición que no puede compararse con *Tianyulong* (STMN 26-3) y *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K 1332) debido a que esta región no está completamente expuesta. Medialmente, la salida del foramen coracoideo no puede caracterizarse con seguridad dado se encuentra parcialmente cubierto con roca. La cavidad glenoidea en el

coracoides es subigual en amplitud que aquella contribución a la cavidad glenoidea otorgada por la escápula, tomando también un valor cercano en longitud a la sutura escápulo-coracoidea. El margen ventral del coracoides entre la cavidad glenoidea y el proceso anteroventral del coracoides forma una muesca de silueta redondeada y continua. En vista lateral puede observarse que el proceso anteroventral del coracoides se proyecta ventralmente en mayor medida que el extremo más ventral del margen que limita la cavidad glenoidea, cuya proyección es comparativamente mayor a *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K 1332), y similar a *Tianyulong* (STMN 26-3). Entre ornitisquios y ornitópodos basales, ambas proyecciones ventrales tienen alcances subiguales ventralmente en *Stormbergia* (Butler, 2005), *Hypsilophodon* (Galton, 1974a), *Orodromeus* (Scheetz, 1999), *Oryctodromeus* (Varricchio *et al*., 2007) y *Anabisetia* (MCF-PVPH-74, MGB observación personal), mientras que la condición de *Gasparinisaura* (MUCPv-208, MGB observación personal) es similar a la de *Heterodontosaurus*.

3.3.7- Cintura pélvica:

La cintura pélvica está completa, con excepción de los extremos distales de ambos pubis y ambos isquiones.

3.3.7.1- Ilion (Fig. 3.32-3.34). — El material fósil que representa al ilion incluye tanto aquel presente en el espécimen tipo, así como un ilion aislado de un individuo de menor tamaño (MPEF-PV 10867). Mientras que ambos iliones en la cintura pélvica del holotipo están completos, el ilion aislado referido a la especie *Manidens condorensis* está seccionado en dos mitades (lado A y B) de la roca, y el proceso preacetabular no está completo. Las únicas diferencias que presentan estos especímenes son asociadas a

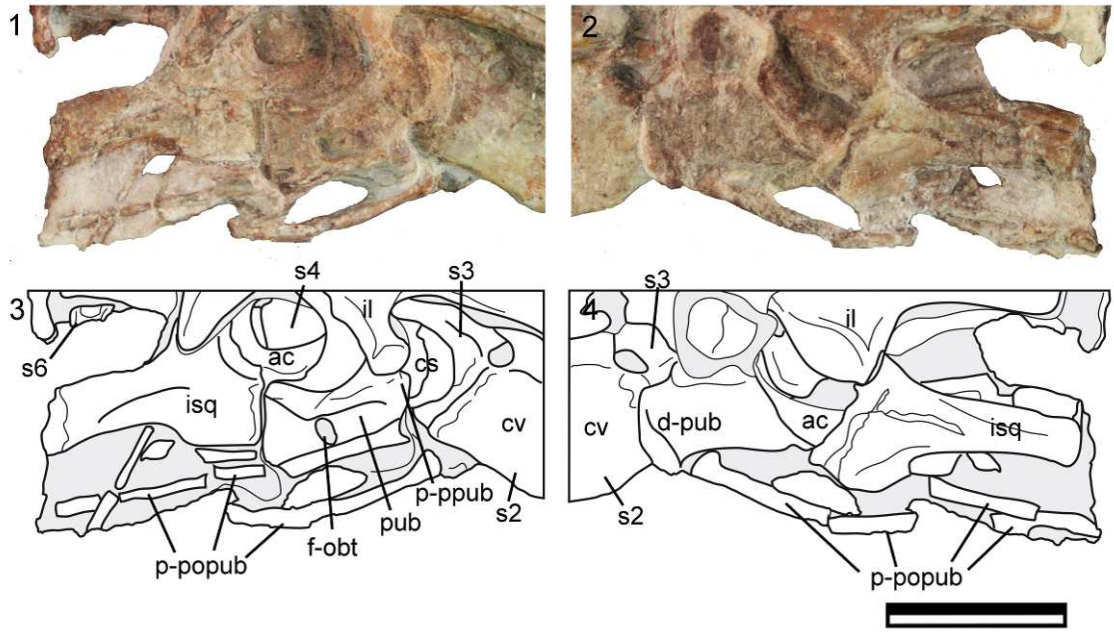


[Figura 3.32- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-1 cintura pélvica completa, incluyendo vértebras sacras preservadas, ilion, isquión y pubis en vistas lateral derecha (1-2) e izquierda (3-4), ventral (5-6), anterior (7-8) y dorsal (9-10), en imágenes fotográficas (1, 3, 5, 7, 9) y esquemas (2, 4, 6, 8, 10). Abreviaturas: ac, acetábulo; bs, estructura homóloga en posición a la *brevis shelf* de los ornitópodos; cav, cara articular vertebral; cs, costilla de la vértebra sacra; en, espina neural; enf, espinas neurales fusionadas; f-obt, foramen obturador del pubis; il, ilion; isq, isquión; pub, pubis; p-pac, proceso preacetabular; p-poac, proceso postacetabular; p-popub, proceso postpúbico; p-ppub, proceso prepúbico; p-trans+cs, proceso transverso y costilla sacra fusionados; s1-s6, vértebras sacras de posición 1 a 6. Las referencias en tonalidades de grises fueron presentadas en figuras anteriores. Escala equivale a 1cm.]

diferencias de tamaño. Contrario al espécimen MPEF-PV 3808 referido a *Manidens condorensis* (el cual será descripto en una sección separada), el ilion MPEF-PV 10867 será descripto en esta sección. Asimismo, al incluir la descripción del espécimen MPEF-PV 10867 será posible realizar las pertinentes comparaciones sin vincular secciones distintas de la tesis doctoral, facilitando así su lectura.

En el holotipo, a juzgar por la posición de los íliones entre si y con respecto a las costillas sacras de las vértebras S1 y S3 (que contactarían con el proceso preacetabular y el pedúnculo púbico del ilion, respectivamente), ambos íliones están desplazados de su posición natural, con el ilion derecho desplazado posterodorsalmente. El ilion derecho está distalmente fracturado e incompleto, aunque desde la base del proceso postacetabular y en dirección anterior al mismo, la preservación de este elemento es excelente. Por otro lado, el ilion izquierdo está completo, pero recorrido por varias líneas de fractura que desplazaron los fragmentos de su posición original. De esta forma, mientras que las dimensiones pueden abordarse al describir al ilion derecho, las características morfológicas específicas pueden determinarse del izquierdo.

El ilion es bajo y alargado, con un proceso preacetabular que alcanza aproximadamente un 50% el largo total del hueso (Pol *et al*., 2011a), comparativamente mayor al 44% observado en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980). El proceso preacetabular alargado y mayor en largo al proceso postacetabular corresponde a una condición común dentro de Ornithischia (*e.g.*, Butler, 2010; Makovicky *et al*., 2011). Una cresta longitudinal se extiende bordeado la superficie lateral del margen dorsal del proceso preacetabular, desarrollada en menor grado que aquella presente en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980). En vista lateral, el proceso preacetabular está orientado hacia abajo pero no en forma pronunciada, sino que sigue la sinuosidad del



[Figura 3.33- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-1, detalle de isquión y pubis de la cintura pélvica, en vista lateral derecha (1, 3) e izquierda (2, 4). Abreviaturas: d-pub, pubis izquierdo dañado. El resto de las abreviaturas y referencias de grises fueron presentadas en figuras anteriores. Escala equivale a 1cm.]

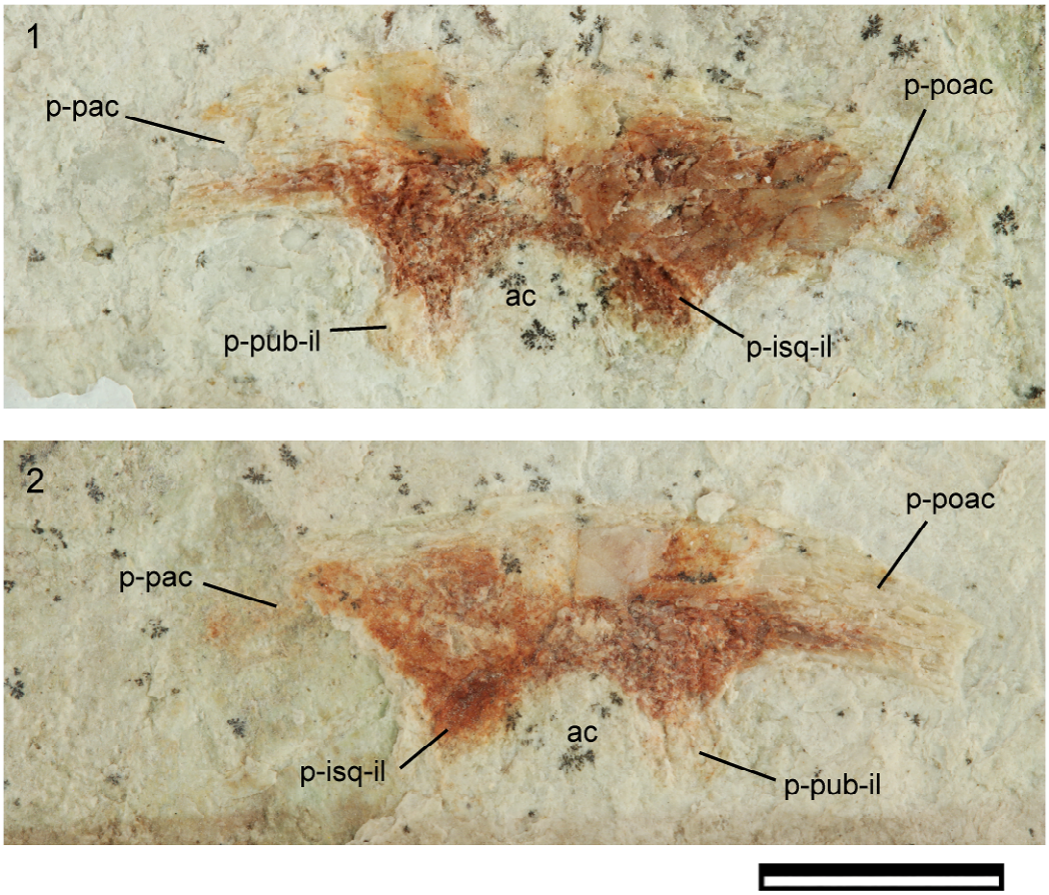
margen dorsal del ilion, siendo incluso menos pronunciado que lo observado en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980; Sereno, 2012) y *Abrictosaurus* (Sereno, 2012). Comparativamente, el proceso preacetabular no es recto como en *Thescelosaurus* (Gilmore, 1915) y *Haya griva* (Makovicky *et al*., 2011), ni está torsionado ventralmente en la porción media de su eje como se observa en *Dryosaurus* (Galton, 1981) y *Tenontosaurus* (Forster, 1990; Winkler *et al*., 1997), sino que está dirigido ventralmente de forma leve en vista lateral, similar también a *Eocursor* (Butler, 2010), *Lesothosaurus* (Sereno, 1991) y *Stormbergia* (Butler, 2005). El punto más angosto dorsoventralmente del proceso preacetabular no se encuentra en el extremo anterior del mismo, sino que incluido dentro del eje. Un proceso preacetabular ensanchado en su extremo anterior es una condición compartida con *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980), siendo desconocido para el resto de los heterodontosáuridos excepto *Abrictosaurus*, donde el proceso preacetabular se afina desde su base hasta su extremo anterior (Sereno, 2012).

Se estima que el tireóforo basal *Scutellosaurus* (Colbert, 1981) y el ornitópodo derivado *Dryosaurus* (Galton, 1981) también poseen un proceso preacetabular distalmente ensanchado. Entre los ornitisquios basales, la presencia de un proceso preacetabular distalmente ensanchado no se condice con la condición en las especies *Lesothosaurus* (Sereno, 1991) y *Stormbergia* (Butler, 2005). Asimismo, este proceso preacetabular carece de este ensanchamiento distal en *Hypsilophodon* (Galton, 1974), *Jeholosaurus* (Han *et al*., 2012), *Dysalotosaurus* (Galton, 1981), *Thescelosaurus* (Gilmore, 1915) *Tenontosaurus dossi* (Winkler *et al*., 1997) y *Tenonotosaurus tilletti* (Forster, 1990). El margen ventral del proceso preacetabular es lateromedialmente comprimido con el margen ventral es lateromedialmente más ancho que el dorsal, aunque este margen no se ensancha medialmente de forma conspicua como ocurre en *Haya griva* (Makovicky *et al*., 2011), *Scutellosaurus* y *Scelidosaurus* (Butler, 2010).

Contrario a lo observado en *Heterodontosaurus* y otros ornitisquios basales, en los cuales el pedúnculo púbico es más largo que el pedúnculo isquiático, el pedúnculo púbico es subigual en largo o incluso levemente más corto que el pedúnculo isquiático en *Manidens*. Mientras que el contacto con el pubis por parte del pedúnculo púbico del ilion puede observarse en ambos íliones preservados como una sutura bien fusionada, el contacto del mencionado pedúnculo con la tercera vértebra sacra solo puede observarse en el ilion derecho (ver *Vértebras sacras*). El margen acetabular del pedúnculo púbico se encuentra más engrosado lateralmente que el margen opuesto del mismo. Dicho engrosamiento del margen acetabular del ilion limita una cara plana orientada hacia adentro del acetábulo, la cual continúa dorsalmente hasta el punto más dorsal del margen del acetábulo y ventralmente sobre el pedúnculo ilíaco del pubis. Dorsalmente, el margen posterodorsal del acetábulo limitado por el ilion parece engrosarse hasta alcanzar su mayor desarrollo en el margen acetabular del pedúnculo isquiático del ilion.

La condición afinada anterodorsalmente y ensanchada posteroventralmente del engrosamiento marginal del acetábulo es similar al observado en *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K 1332), y otros ornitisquios. El engrosamiento del margen acetabular en el pedúnculo isquiático no se desarrolla dominando todo el extremo distal de dicho pedúnculo, sino que se mantiene limitado a la mitad acetabular del mismo, y se desarrolla dorsalmente hasta la base del pedúnculo, como sucede en *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K 1332). Este desarrollo se contrapone al más completamente engrosado pedúnculo isquiático en dryosáuridos (*Dryosaurus* y *Dysalotosaurus*; Galton, 1981; Norman, 2004), *Anabisetia* (Coria y Calvo, 2002; MCF-PVPH-76, MGB observación personal), y jeholosáuridos (*Haya*, *Jeholosaurus*; Makovicky *et al*., 2011; Han *et al*., 2012), entre otros. Así, el margen acetabular del pedúnculo isquiático está más engrosado y dispuesto de forma oblicua en comparación con el afinado y vertical margen posterior del mismo, como sucede en *Heterodontosaurus*. El contacto con el isquión por parte del ilion compone una sutura bien fusionada en ambos iliones. Como en *Heterodontosaurus* (Sereno, 2012), no existe un flanco ventral por encima del acetábulo, contrario a *Agilisaurus* (Peng, 1992), *Lesothosaurus* (Sereno, 1991), *Eocursor* (Butler, 2010), *Stormbergia* y *Scelidosaurus* (Butler, 2005) en la que este flanco ventral se encuentra desarrollado.

El cuerpo principal del ilion es levemente mayor en amplitud dorsoventral desde el acetábulo hasta su margen dorsal que la base del proceso postacetabular. Existe una breve concavidad desde la base del proceso preacetabular hasta la mitad del ilion, mientras que la región por encima del pedúnculo isquiático forma un leve abultamiento que termina por cerrar esta concavidad lateral del cuerpo del ilion. Por sobre este abultamiento y a lo largo del proceso postacetabular, la superficie del ilion es plana. El



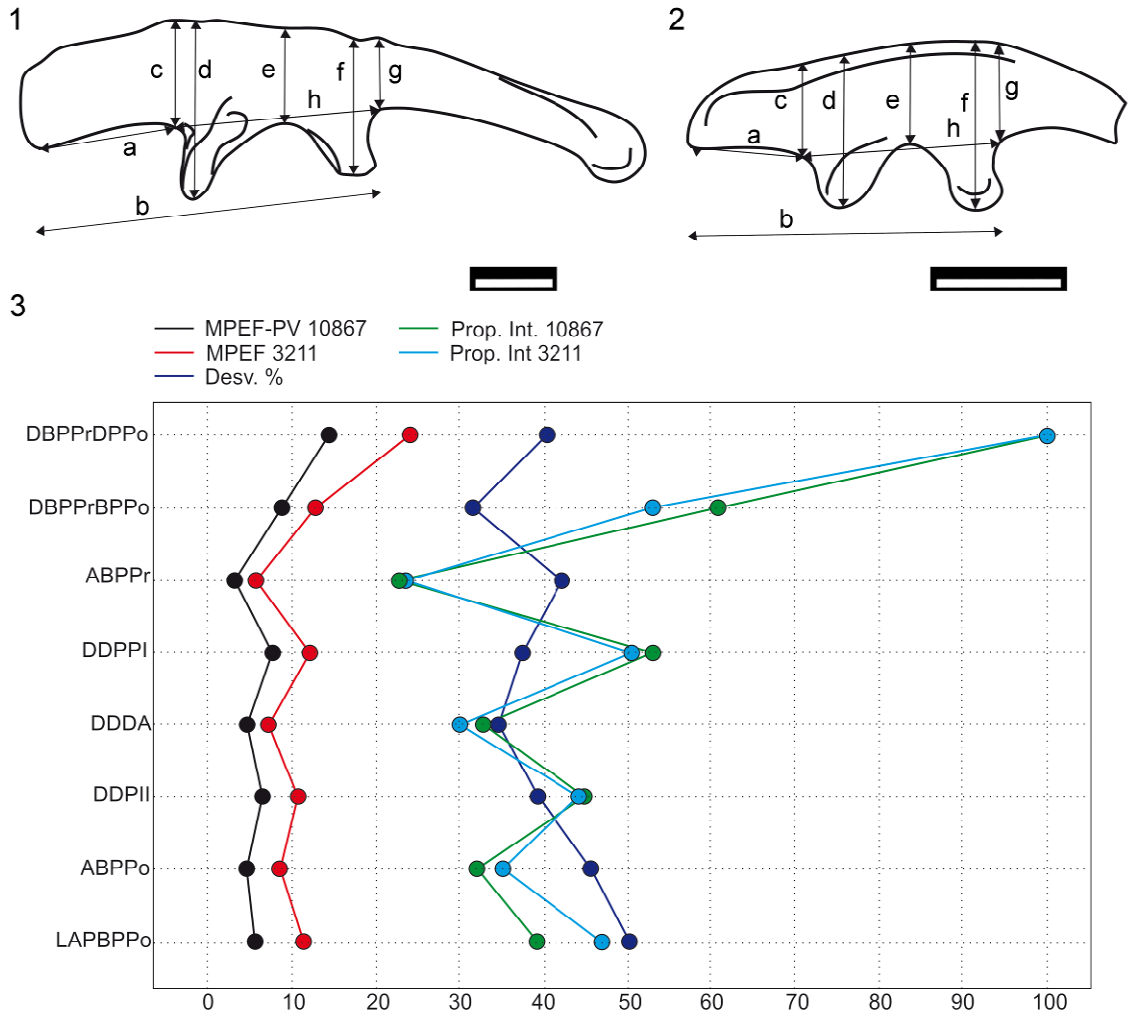
[Figura 3.34- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 10867, ilion izquierdo aislado referido a la mencionada especie expuesto lateralmente (1), con el molde en la roca portando algunos fragmentos del mismo (2). Abreviaturas: p-isq-il, pedúnculo isquiático del ilion; p-pub-il, pedúnculo púbico del ilion. El resto de las abreviaturas fueron mencionadas en figuras anteriores. Escala equivale a 1cm.]

margen dorsal del ilion es convexo hacia arriba en vista lateral, formando una curva continua desde el punto más angosto del proceso preacetabular hasta el punto más posterior de este margen en el proceso postacetabular. En vista lateral, existe interrupción alguna en la silueta del margen dorsal, en comparación con la condición observada en *Oryctodromeus cubicularis* (Varricchio *et al*., 2007) o *Dysalotosaurus* (Galton, 1981).

El proceso postacetabular es subrectangular en vista lateral, lateromedialmente aplanado y levemente deprimido. En comparación con *Heterodontosaurus*, el margen

dorsal no se engrosa posteriormente sobre el proceso postacetabular, no existe ensanchamiento medial de ningún tipo y no puede confirmarse con seguridad la presencia de un proceso medial del postacetabular o "estante breve" (comúnmente denominada "*brevis shelf*") similar al presente en *Heterodontosaurus*, el cual contacta la última vértebra de la región sacra (Santa Luca, 1980; Sereno, 2012). Por el contrario, el contacto entre la costilla de la última vértebra sacra con el proceso postacetabular del ilion se encuentra en el punto más posteroventral del mismo, el cual se encuentra levemente incidido. Por cuestiones de homologías, esta región levemente incidida del proceso postacetabular que contacta con la última vértebra del sacro se correspondería con el estado plesiomórfico de este "estante breve", estando ventral al proceso postacetabular, ventralmente orientado y con una leve dirección medial. Esta condición es similar a lo observado en *Stormbergia* (Butler, 2005), *Eocursor* (Butler, 2010) y *Lesothosaurus* (Sereno, 1991; Butler, 2005), aunque corresponde más bien a una lámina lateromedialmente muy afinada en comparación con la más robusta lámina de los taxones mencionados. Entre el proceso postacetabular y la lámina ventral que contacta con la última vértebra sacra no existe un margen que marque esta unión, la superficie suave y continua del proceso postacetabular se continúa sobre esta lámina posteroventral solo cambiando de forma leve la orientación de la superficie de lateral a posterolateral, más similar a *Agilisaurus* (Peng, 1992; Barrett *et al*., 2005) que a *Stormbergia*, *Eocursor* y *Lesothosaurus* (Butler, 2005, 2010; Sereno, 1991). La presencia de el estado basal de este "estante breve" no seria de extrañar dada la posición primitiva de *Manidens* dentro de Heterodontosauridae y como grupo basal dentro de Ornithischia (Pol *et al*., 2011a).

Hasta este punto, las características observadas en ambos íliones de MPEF-PV 3211 también estaban presentes en el ilion aislado MPEF-PV 10867. En cuanto a las



[Figura 3.35- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211-1 (1) y MPEF-PV 10867 (2), esquemas de las mediciones realizadas (1-2), y gráfico resumiendo las distintas mediciones tomadas. Las referencias de colores son presentadas en la figura y en el texto; Desv.%, valor obtenido al restarle a 100 el porcentaje del largo en MPEF-PV 10867 con respecto a MPEF-PV 3211, siendo la diferencia en porcentaje entre ambos especímenes; Prop. Int., medida en proporción de los distintos largos dentro de cada ilion en relación al DBPPrDPPo, multiplicado por 100. Escala equivale a 5mm.]

diferencias en las dimensiones entre el ilion aislado (MPEF-PV 10867) y aquellos presentes en el material holotipo (MPEF-PV 3211), vale la pena destacar que al abordar esta temática también se está incursionando en la variación ontogenética de este elemento para la especie. Se tomaron diversas mediciones para dar cuenta de las diferencias en las dimensiones entre los especímenes, considerando aquellas regiones

completamente preservadas. Fueron medidos el largo anteroposterior del margen ventral del proceso postacetabular (LAPBPPo, Fig. 3.35-a), el alto en la base del proceso postacetabular (ABPPo, Fig. 3.35-c), y el alto en la base del proceso preacetabular (ABPPr, Fig. 3.35-g). También, se consideraron las distancias entre el margen dorsal y el punto más distal del pedúnculo isquiático del ilion (DDPII, Fig. 3.35-d), entre el margen dorsal y el punto más dorsal del acetábulo (DDDA, Fig. 3.35-e),entre el margen dorsal y el punto más distal del pedúnculo púbico del ilion (DDPPI, Fig. 3.35-f), entre la base del proceso preacetabular y la base del proceso postacetabular medido en el margen ventral (DBPPrBPPo, Fig. 3.35-h), y entre la base del proceso preacetabular y el punto más distal del proceso postacetabular (DBPPrDPPo, Fig. 3.35-b). En base a estas mediciones, las diferencias en tamaño son claras, puede afirmarse que el ilion aislado MPEF-PV 10867 es más chico que el ilion de MPEF-PV 3211 (Tab. 3.1). El espécimen MPEF-PV 10867 es un 50.27% más pequeño en el LAPBPPo, un 45.75% en el ABPPo, y un 42.43% en el ABPPr. De la misma forma, este espécimen es un 39.29% más pequeño en DDPII, un 34.67% en DDDA, un 37.37 % en DDPPI, un 31,61% en DBPPrBPPo, y un 40.37% en DBPPrDPPo. En relación a esta variación, en la región cercana al acetábulo las diferencias entre especímenes son menores (<40%), a aquellas relacionadas con los procesos preacetabular y postacetabular (>40%). Esta diferencia podría dar indicios sobre un crecimiento diferencial entre el más lento crecimiento de la región cercana al acetábulo (acetábulo, pedúnculos isquiático y púbico del ilion y largo del cuerpo ilíaco) en relación a los proceso preacetabular y postacetabular. Lamentablemente, la ausencia de otros especímenes impide abordar la variación de estas características en la ontogenia del ilion de una forma estadística. Por otro lado, al comparar los cambios observados en el ilion *Manidens* con los cambios ontogenéticos documentados en el ilion de *Dysalotosurus*, algunas características en común en el

cambio ontogenético pueden observarse. En *Dysalotosaurus*, el largo anteroposterior del ilion excluyendo al proceso preacetabular (aquí DBPPrDPPo), varía isométricamente con el tamaño de los especímenes. Una alometría negativa es observada al comparar la mencionada DBPPrDPPo con la variación del alto de la base del proceso postacetabular (aquí ABPPr), al comparar la ABPPr con el alto del ilion desde el pedúnculo isquiático (aquí DDPII). Al considerar la variación en proporciones en cada ilion con respecto a la DBPPrDPPo, se puede concluir que el espécimen MPEF-PV 10867 una distancia entre bases de procesos pre y postacetabular proporcionalmente mayor y una margen ventral del proceso postacetabular proporcionalmente menor que en MPEF-PV 3211, mientras que el resto de las mediciones no varían considerablemente. Hübner (2010) interpreta en base a sus resultados que el cuerpo principal del ilion se vuelve levemente bajo durante el crecimiento en la región del pedúnculo isquiático y del acetábulo, mientras que la altura en la base del proceso preacetabular crece progresivamente. Un cambio similar es inferido en la ontogenia de *Manidens*, donde la región cercana al acetábulo varía en menor medida que aquella relacionada tanto al proceso preacetabular (ABPPr), como al postacetabular (LAPBPPo y ABPPo). Aunque una corroboración estadística queda pendiente, puede decirse *a priori* que el ilion en *Manidens* se volvería gradualmente bajo al compararse con un mayor incremento en largo anteroposterior y ancho basal de los procesos preacetabular y postacetabular. Una estimación del largo corporal en MPEF-PV 10867 será posteriormente realizada en este capítulo.

TABLA 3.1- Medidas de iliones de de *Manidens*

Medida (mm)	MPEF-PV 10867	MPEF-PV 3211	Desv.%	Prop. Int. 10867	Prop. Int. 3211
LAPBPPo	5.63	11.32	50.27	39.18	46.97
ABPPo	4.6	8.48	45.75	32.01	35.19
DDPII	6.47	10.65	39.25	45.02	44.19
DDDA	4.71	7.21	34.67	32.78	29.92
DDPPI	7.62	12.17	37.39	53.03	50.50
ABPPr	3.27	5.66	42.23	22.76	23.49
DBPPrBPPo	8.74	12.78	31.61	60.82	53.03
DBPPrDPPo	14.37	24.1	40.37	100.00	100.00

[Tabla 3.1- *Manidens condorensis*, mediciones realizadas sobre el ilion izquierdo del holotipo de la especie MPEF-PV 3211 y el ilion referido MPEF-PV 10867. Las abreviaturas fueron citadas en el texto. Las referencias fueron presentadas en la Fig. 3.35]

3.3.7.2- Isquión (Fig. 3.32-3.33). — Ambos isquiones están preservados aunque con su rama posterior incompleta. Ambos isquiones están en posición natural y fuertemente suturados dorsalmente al ilion y anteriormente al pubis. El pedúnculo ilíaco del isquión es más afinado, más bajo y más columnar que el pedúnculo púbico del isquión, el cual se proyecta primero dorsal y luego levemente lateralmente para contactar con la cara medioventral del pedúnculo isquiático del ilion. En contraposición, el pedúnculo púbico del isquión es más lateromedialmente aplanado, dorsoventralmente amplio e incluso más largo en comparación, el cual contacta con el pubis en su porción más anterior y con el eje del pubis en su porción ventral. La contribución al acetábulo por parte del ilion incluye al margen dorsal del isquión incluido entre los contactos de los tres huesos de la cintura pélvica. El inicio de la rama posterior del isquión está marcado por una concavidad que se dirige a lo largo de la cara lateral de la misma, la cual se encuentra interrumpida por la fractura de la rama posterior del isquión en su región media. Por debajo de esta concavidad, una cresta subredondeada y poco prominente en vista lateral se dirige posteriormente por la superficie del pedúnculo púbico del isquión. Aunque una condición similar es mencionada en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980), la cresta presente en *Manidens* parece reducirse posteriormente,

aunque esta afirmación es especulativa debido a la falta del extremo medio-posterior de esta rama del isquión y al posible efecto tafonómico sobre esta superficie. Medialmente, ambos isquiones contactan entre sí cerca del inicio del proceso postacetabular del ilion más dorsalmente, existiendo una cara de contacto plana entre sí que se extiende posteriormente hasta el extremo fracturado de la rama posterior del isquión. A lo largo del contacto entre ambos isquiones, los procesos toman una sección transversal subrectangular, con una leve concavidad lateral. La rama posterior del isquión es más robusta que aquella del pubis. Lamentablemente, la rama posterior del isquión está fracturada en ambos isquiones anterior al segmento donde comúnmente se localiza el proceso obturador del isquión, por lo que no se puede afirmar la presencia del mismo en la rama posterior del isquión (Pol *et al*., 2011a).

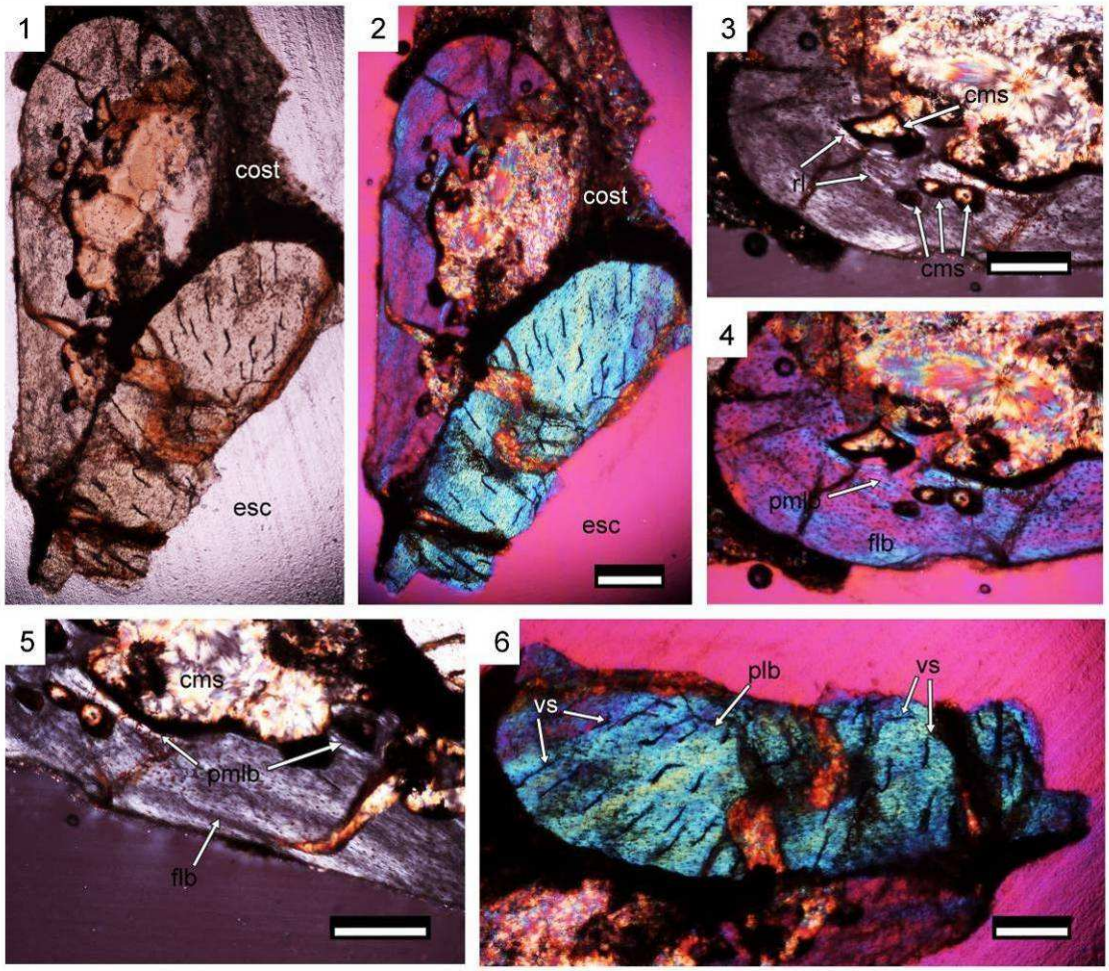
3.3.7.3- Pubis (Fig. 3.32-3.33). — Como en todos los Ornithischia, el pubis es opistopúbico (Weishampel, 2004; Pol *et al*., 2011a). El pubis se compone por un cuerpo principal subrectangular a pentagonal, de donde se proyectan un corto proceso prepúbico anteriormente y una muy esbelta rama posteroventral del pubis posteriormente. El proceso prepúbico solo se extiende muy levemente por delante del pedúnculo púbico del ilion, siendo dorsoventralmente más amplio que anteroposteriormente largo. Inmediatamente por detrás del proceso prepúbico, el ilion contacta con el pubis. El margen del pubis que contribuye al acetábulo forma una superficie semicircular orientada internamente al acetábulo que se continúa sobre el pedúnculo púbico del ilion. El punto más posterior y ventral de esta superficie en la contribución al margen acetabular por el pubis alcanza el contacto del isquión con el pubis. Desde el contacto isquión-pubis, abarcando toda la superficie lateral del pubis hasta alcanzar el margen del foramen obturador, existe un leve abultamiento lateral

similar al caracterizado en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980), aunque de menor prominencia. El foramen obturador está completamente encerrado en el cuerpo del pubis, y su tamaño es proporcionalmente similar al de *Heterodontosaurus*. La región del pubis encerrada entre el foramen obturador y la sutura isquio-púbica es mayor en amplitud anteroposterior que aquella observada en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980). Por debajo de esta porción, se observa el inicio de la rama posteroventral del pubis. El margen ventral del cuerpo del pubis desde la base del mencionado proceso y en dirección anterior forma una abultada cresta, como si el eje del proceso posteroventral del pubis se continuara formando el margen ventral del cuerpo principal del pubis, como se observa en *Heterodontosaurus*. Este abultado margen ventral limita ventralmente al foramen obturador. Parte de la base de este afinado y delicado proceso posteroventral del pubis está dorsalmente suturando con el pedúnculo púbico del isquión. Posterior a esta línea de sutura, solo parte de la rama posteroventral del pubis se encuentra preservada, por lo que no puede describirse mucho más de su anatomía.

3.4- HISTOLOGÍA

3.4.1- Cortes histológicos en el holotipo de la especie *Manidens condorensis* (Fig. 3.36-3.42):

3.4.1.1- Párrafo introductorio. — Durante el trabajo descriptivo relacionado con el holotipo de la especie *Manidens condorensis*, se mencionó que uno de los bloques contenía una serie de elementos óseos de contextura afinada, subcilíndrica y extremadamente alargada. Siendo estos elementos osificados de ancho relativamente constante a lo largo de su eje y carentes de un tubérculo y capítulo en alguno de sus extremos y al estar asociados a porciones proximales de costillas (cuyo eje es

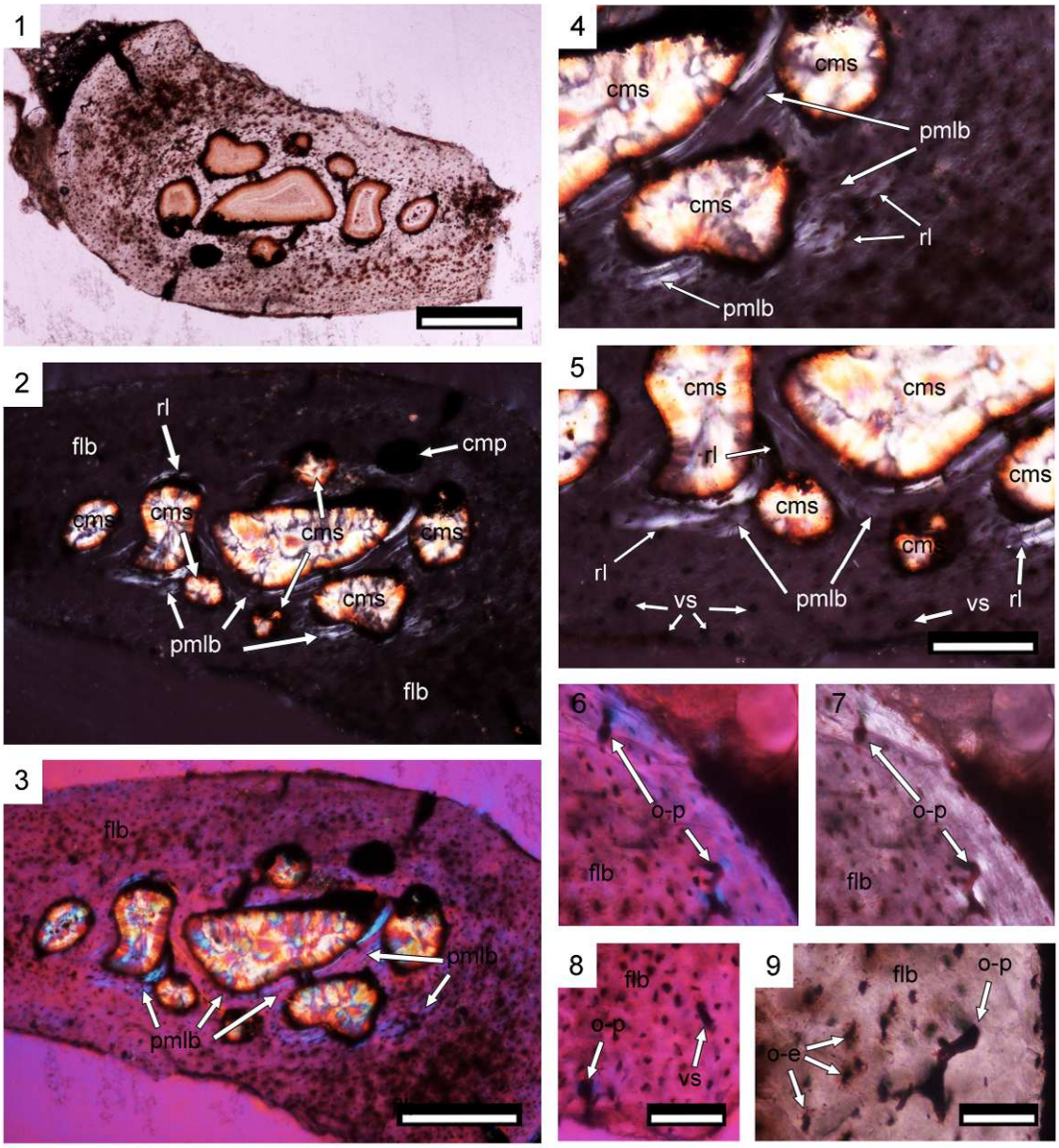


[Figura 3.36- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211/c1, sección transversal de presunta costilla o tendón osificado y de un segundo elemento histológicamente identificado como parte de la escápula, bajo luz normal (1), luz polarizada (5) y bajo luz polarizada con compensador lambda (2-4, 6). Abreviaturas: cms, canal medular seccionado en múltiples canales menores; flb, hueso fibrolamelar de origen primario; pmlb hueso lamelar perimedular de origen secundario; vs, vaso sanguíneo primario; rl, línea de reabsorción o línea de cemento separando el tejido lamelar perimedular del tejido fibrolamelar cortical. Las abreviaturas restantes fueron presentadas en figuras anteriores. Escala equivale a 0.5 mm para 1-2 y 0.4 mm para 3-6.]

mediolateralmente comprimido) y vértebras dorsales desarticuladas, la idea que se tratase de tendones osificados disociados de la región axial o fragmentos de costillas de la región dorsal era igualmente probable. Por un lado, la presencia de tendones osificados en la región vertebral dorsal y sacra es una característica común en ornitópodos basales (*e.g.*, *Hypsilophodon* [Galton, 1974a], *Othnielosaurus* [Galton y Jensen, 1973], *Jeholosaurus* [Han *et al*., 2012]) e incluso en *Heterodontosaurus* (Santa

Luca, 1980), por lo que su presencia asociado a vértebras dorsales no sería algo inesperado. Por otro lado, las costillas de la especie *Heterodontosaurus* son anatómicamente alargadas y distalmente afinadas y transversalmente subredondeadas, una característica que también daría explicación a estos fragmentos óseos alargados en *Manidens*. De esta forma, al observar estas estructuras alargadas, afinadas y de sección subcircular relacionadas con costillas y vértebras dorsales, se plantearon dos hipótesis opuestas a contrastar. Estos elementos podrían definitivamente ser tendones osificados tafonómicamente desligados del resto de las vértebras dorsales, o podría tratarse de restos medio-distales de costillas dorsales, y la realización y descripción de cortes histológicos dará luz a estas hipótesis. Paralelamente, ya sea tratándose de tendones osificados o costillas, la presencia de marcas de crecimiento en estas secciones podría informar sobre la madurez ósea y el estadío ontogenético del individuo, por lo que también se hará hincapié en estas cuestiones.

3.4.1.2- Materiales y métodos. — Se extrajo fragmentos óseos de los restos fósiles del espécimen MPEF-PV 3211-11 (Fig. 3.4) cuya identidad quiere contrastarse mediante la realización de cortes histológicos. Luego de su extracción, estos elementos fueron seccionados manualmente y montados en resina para cortes histológicos Hillquist (A-B en proporciones 70-30). Ya montados, una de las caras de cada sección fue pegada sobre un portaobjetos utilizando la mencionada resina, mientras que la otra cara fue pulida en una máquina pulidora de disco diamantado con matriz metálica Hillquist (*Hillquist Thin Section Grinder*), con un disco de dimensiones 20.32x0.95 mm. Este pulido fue realizado hasta lograr un espesor mínimo de la muestra, para que la sección sea translúcida y pueda observarse bajo microscopio de luz normal y polarizada. Se obtuvo un total de nueve cortes histológicos (MPEF-PV 3211-11/c1 a c9). Por

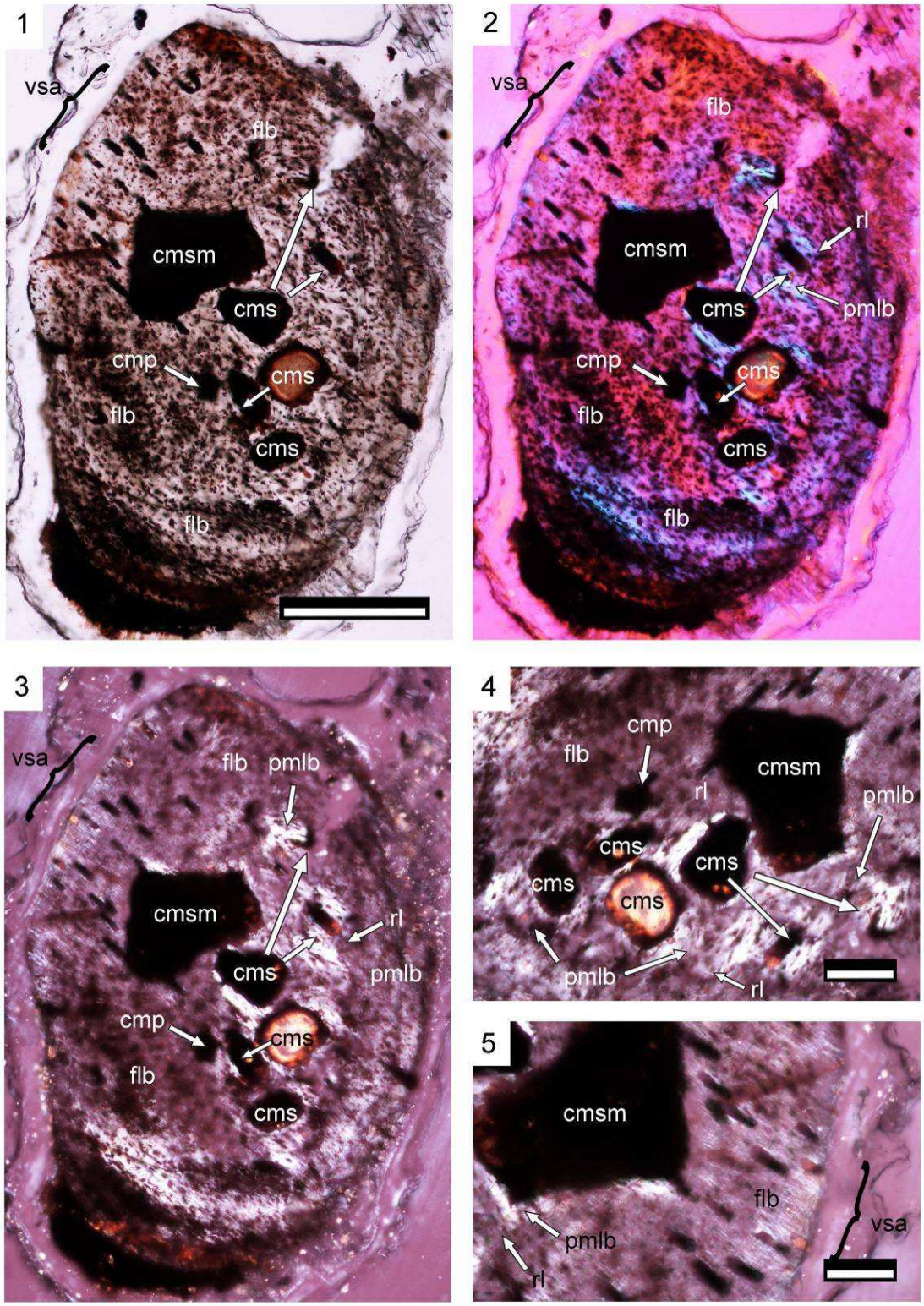


[Figura 3.37- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211/c2, sección transversal de presunta costilla o tendón osificado, bajo luz normal (1), luz polarizada (2, 4-5, 7, 9) y bajo luz polarizada con compensador lambda (3, 6, 8). Abreviaturas: cmp, canal medular menor que muestra reabsorción del tejido cortical pero carece de tejido perimedular lamelar secundario; o-e, lagunas de osteocitos estrellados; o-p, vasos sanguíneos formando osteonas primarias. Las abreviaturas restantes fueron presentadas en figuras anteriores. Escala equivale a 0.5mm en 1, 0.4mm en 2-3, 0.2mm en 4-5, 0.1mm en 6-8 y 0.05mm en 9.]

problemas relacionados con el pequeño tamaño de las secciones, solo seis de los nueve cortes histológicos fueron exitosos, mientras que los restantes fueron pulidos en exceso (MPEF-PV 3211-11/c7) o involucran el extremo fragmentado del hueso (MPEF-PV

3211-11/c8 y c9). Pese a las problemáticas mencionadas, ocho de estas secciones fueron informativas, mostrando contenidos histológicos similares. En esta descripción y debido al contenido histológico similar de las muestras, se hará una caracterización histológica generalizada, mientras que los aspectos particulares de cada corte serán referidos a los mismos.

3.4.1.3- Descripción de cortes histológicos. — Las secciones poseen siluetas transversales similares, pudiendo identificarse una corteza externa rodeando una región medular. La región medular interna está compuesta por tejido esponjoso, en donde diversos espacios medulares de tamaño variable (entre seis y nueve, en aquellos cortes con médulas completas), limitados entre sí por trabéculas. Bajo luz polarizada, el tejido óseo que reviste los espacios medulares, tanto el trabecular como el perimedular, es fuertemente birrefringente. Aquí, se observa una matriz de fibras de colágeno del tipo lamelar con lagunas de osteocitos aplanadas, dispuestas de forma concéntrica a cada espacio perimedular, caracterizando un tejido lamelar. Entre el tejido perimedular y el tejido cortical más interno puede dilucidarse una marca de reabsorción del tejido óseo primario perimedular, una línea de cemento que marca el comienzo del crecimiento del tejido lamelar. La presencia de esta línea de cemento denota un origen secundario y de crecimiento endósteo para el hueso lamelar perimedular. Incluidas en el hueso lamelar puede observarse en algunos cortes histológicos (MPEF-PV 3211-11/c4, c5, c7) que existen líneas de cemento también limitando a fibras de tejido lamelar de distinta orientación, aquí relacionado a sucesivos eventos de reabsorción y osificación endóstea del tejido perimedular. Existen algunos espacios medulares donde el revestimiento de tejido lamelar es incompleto, estos espacios están en contacto directo con el tejido cortical primario interno. En las regiones donde los espacios medulares contactan con el

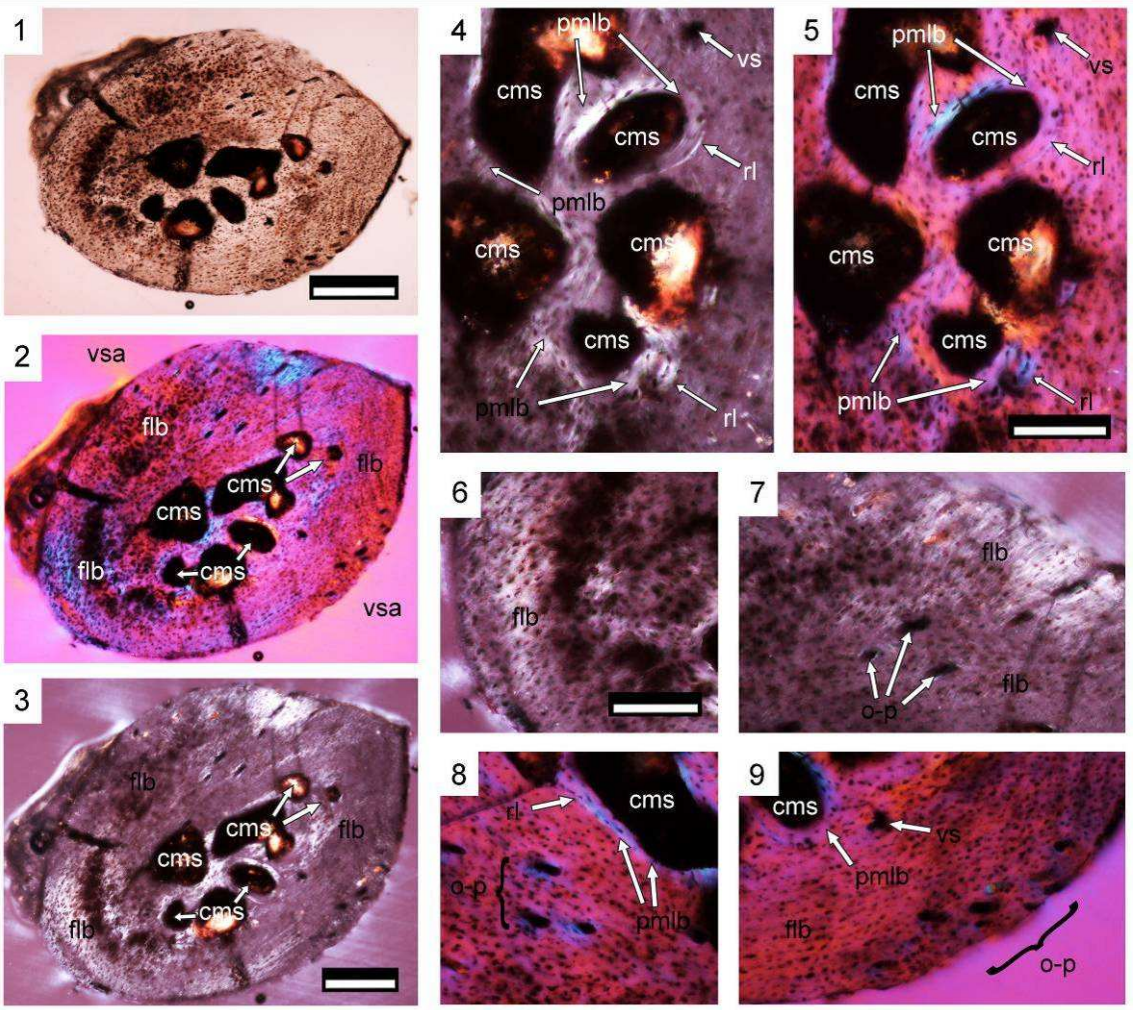


[Figura 3.39- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211/c4, sección transversal de presunta costilla o tendón osificado, con detalles de la región medular y vasos sanguíneos primarios y osteonas primarias agrupadas en una región con cambio de orientación de las fibras de colágeno del tejido fibrolamenlar cortical. Notar la presencia de múltiples canales medulares revestidos por tejido lamelar secundario, junto con canales medulares revestidos por tejido primario y por ambos, mostrando también

remodelación, también notar la presencia de canales vasculares primarios abiertos a la región medular. Imágenes bajo luz normal (1), luz polarizada (3-5) y bajo luz polarizada con compensador lambda (2). Abreviaturas: cmsm, canal medular seccionado con revestimiento de tejido primario fibrolamelar y secundario lamelar. El resto de las abreviaturas fueron presentadas en figuras anteriores. Escala equivale a 0.5 mm en 1-3, 0.2 mm en 4 y 0.1mm en 5.]

tejido cortical primario interno se observa una superficie irregular, asociada a una remodelación activa de esa superficie al momento de la muerte. Desde la línea cementante que limita la médula de la corteza y hasta la superficie externa, el hueso cortical está formado por una matriz ósea entretejida y en su mayoría monorrefringente bajo luz polarizada, con lagunas con osteocitos estrellados dispersos desordenadamente (los canalículos que radian de las lagunas de osteocitos pueden observarse bajo luz normal). Este tipo de matriz caracteriza al hueso cortical como fibrolamelar de origen primario. Parte de la matriz cortical en algunos cortes es levemente birrefringente bajo luz polarizada. A estas regiones se las refiere como cambios en el arreglo de la matriz, siendo una matriz entretejida con una mayor presencia de fibras paralelas (MPEF-PV 3211-11/c1, c3, c4, c6, c7 y c8).

A lo largo de la corteza es común observar canales vasculares primarios en todos los cortes histológicos, aunque algunos de ellos muestran una fina capa de tejido lamelar revistiendo la pared de los haces vasculares, formando así osteonas del tipo primarias. Tanto las osteonas como los canales vasculares están orientados longitudinalmente. La ausencia de remodelación previa a la depositación del hueso lamelar interno a los espacios vasculares indicada por una línea cementante evidencia la inexistencia de osteonas secundarias u osteonas de Havers en los cortes analizados. En general, los espacios vasculares son poco abundantes en la región cortical, aunque en algunos cortes éstos están agrupados en una región localizada. En algunos especímenes



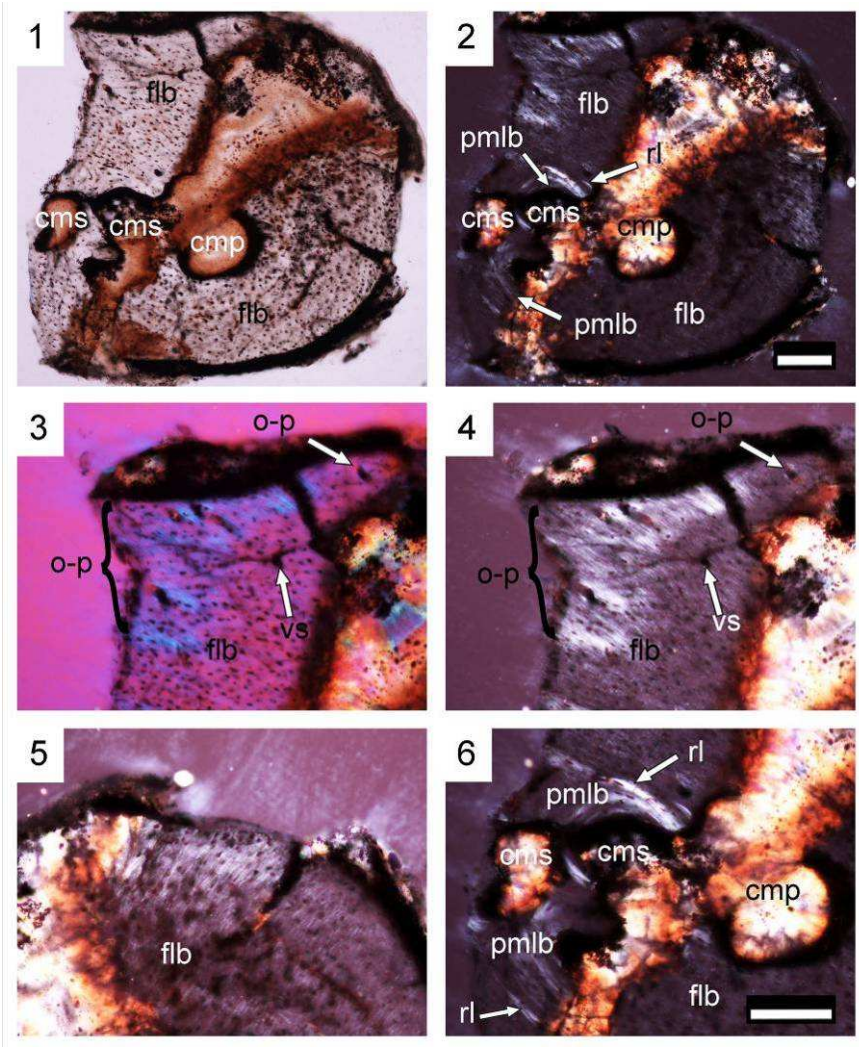
[Figura 3.38- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211/c3, sección transversal de presunta costilla o tendón osificado, con detalles del cambio de orientación de las fibras de colágeno en el tejido cortical externo y osteonas primarias en regiones con vasos sanguíneos agrupados. Imágenes bajo luz normal (1), luz polarizada (3-4, 6-7) y bajo luz polarizada con compensador lambda (2, 5, 8-9). Abreviaturas: vsa, vasos sanguíneos agrupados. El resto de las abreviaturas fueron indicadas en figuras anteriores. Escala equivale a 0.5 mm en 1, 0.4 mm en 2-3, y 0.2 en 4-9.]

(MPEF-PV 3211-11/c3, c4 y c5), las regiones del tejido primario con mayor densidad de haces vasculares están asociadas a una matriz birrefringente bajo luz polarizada, donde la matriz se encuentra orientada oblicuamente hacia la superficie externa. Estas fibras están organizadas de forma laxa y parecen ser intrínsecas de la matriz, y su orientación oblicua las hace levemente birrefringentes, por lo que se descarta que sean fibras extrínsecas o fibras de Sharpey (I. Cerda, 2015, comunicación personal). Solo en

el espécimen MPEF-PV 3211-11/c3 existe una región con gran densidad de haces vasculares incluyendo osteonas primarias y canales vasculares primarios pero no asociados a una matriz birrefringente sino a la típica monorrefringente de tejido fibrolamelar primario. Unos pocos haces vasculares están abiertos a la superficie, mientras que otros también están abiertos a los espacios medulares que contactan con la corteza interna primaria. No se observan marcas de crecimiento que permitan determinar edad o tasa de crecimiento de forma clara, aunque en la región cortical más externa es usual ver cambios localizados de matriz monorrefringente a birrefringente, o de matriz del tipo entretejida a lamelar, (MPEF-PV 3211-11/c1, c2, c6 y c7).

En particular, el espécimen MPEF-PV 3211-11/c6 muestra una clara intermitencia entre matriz monorrefringente y birrefringente formando una línea continua y muy afinada localizada solo en un tercio de su corteza externa. Aunque la disposición concéntrica de esta capa podría indicar un cambio en la tasa de crecimiento similar a los *annuli* (marcas de decaimiento en la depositación ósea), no existe cambio significativo en la estructura de la matriz ni lagunas de osteocitos aplanadas asociadas a esta región. Es más probable que esta birrefringencia se deba a un cambio ocasional en la orientación de las fibras de colágeno de la matriz o un artefacto de preparación que un *annulus*. No se observa el desarrollo de un sistema fundamental externo (*External Fundamental System* o EFS) en la corteza externa.

El espécimen MPEF-PV 3211-11/c1 compone la sección histológica de dos elementos óseos, uno de ellos encaja perfectamente en la descripción antes detallada, mientras que el otro difiere significativamente del resto de los cortes histológicos (Fig. 3.35). Al verificar la procedencia del espécimen MPEF-PV 3211-11/c1, puede identificarse la identidad de este elemento seccionado. El mencionado espécimen

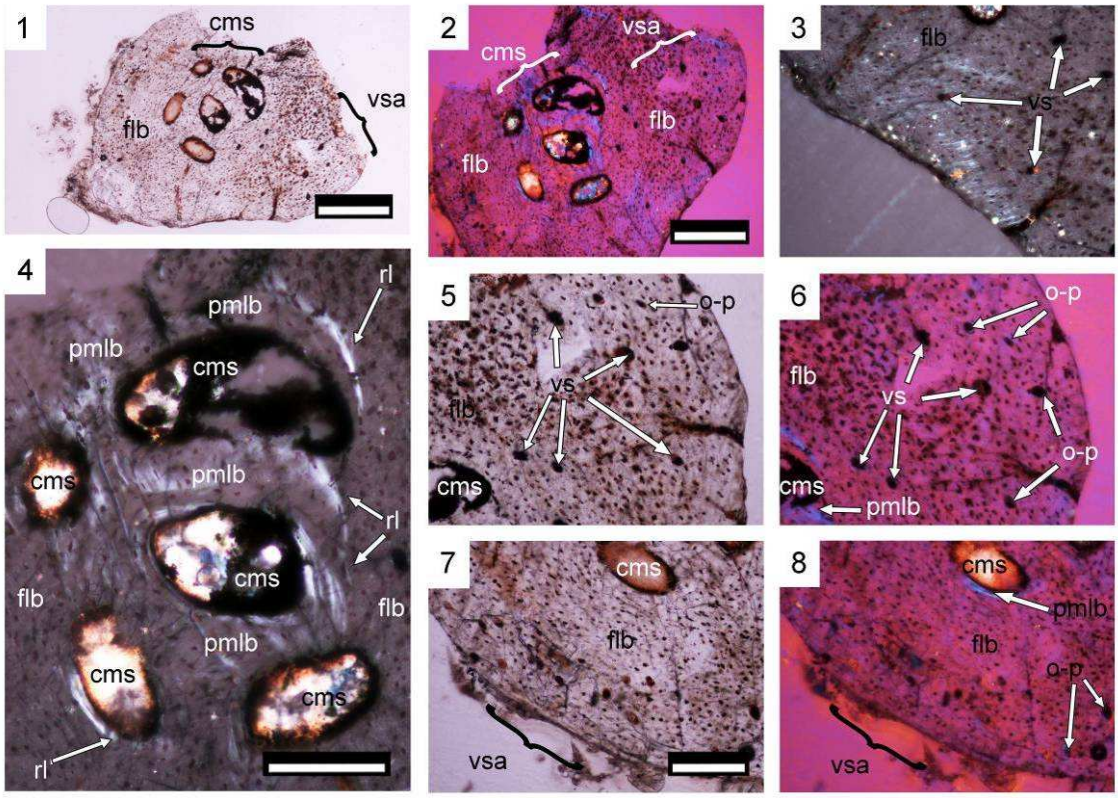


[Figura 3.40- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211/c5, sección transversal de presunta costilla o tendón osificado, con detalles de la regiónes donde las fibras de colágeno del tejido cortical fibrolamelar cambian su orientación y detalle de la región medular preservada. Notar la presencia de un canal medular completamente revestido de tejido primario cortical. Imágenes bajo luz normal (1), luz polarizada (2, 4-6) y bajo luz polarizada con compensador lambda (3). Las abreviaturas fueron presentadas en figuras anteriores. Escala equivale a 0.2mm.]

incluye dos huesos distintos en contacto y de disposición relativamente oblicua. Una de las seleccionadas osificaciones para testear histológicamente estaba en contacto y oblicuamente dispuesta con respecto a otro hueso del holotipo, la escápula. Al momento de tomar la muestra, parte de la escápula fue extraída junto a esta sección, dado que la escápula está dañada en el lugar donde contactaban ambos elementos. Entonces, este elemento óseo es identificado como parte del margen ventral del ala escapular. En esta

sección de la escápula no se observa una médula, por lo que esta sección del margen escapular incluye parte de la corteza y no alcanza a la región medular. La corteza media-externa que abarca esta sección muestra una matriz homogénea y completamente birrefringente bajo luz polarizada. Las lagunas de osteocitos están dispersas de forma aleatoria y aunque puede verse que muchas de estas lagunas tienen forma aplanada, no se observa algún desarrollo de lamelas asociadas a estas lagunas. Este tipo de matriz birrefringente con lagunas aplanadas (en este caso menos abundantes que aquellas con osteocitos estrellados) dispersas de forma azarosa y sin desarrollo de lamelas se conoce como matriz pseudolamelar (*parallel-fibered bone matrix*, Francillon Vieillot *et al*., 1990). Los espacios vasculares son simples y carecen de desarrollo de lamelas revistiendo la pared interna y ningún otro tipo de remodelación, por lo que se trata de canales vasculares primarios y no hay desarrollo de osteonas. Estos canales vasculares parecen estar orientados de forma oblicua, pero dada la configuración de los elementos al momento del corte es más seguro que se trate de una sección oblicua de la escápula. Al considerar una disposición oblicua de la escápula al momento del corte, puede concluirse que se trata de canales de disposición longitudinal, los cuales muestran estar ordenados y ser más escasos cuanto más cerca se está de la corteza externa. No se observan marcas de crecimiento ni desarrollo de sistema fundamental externo. De esta forma, esta sección parcial levemente oblicua de escápula posee matriz pseudolamelar y canales primarios longitudinales, la cual carece de marcas de crecimiento.

3.4.1.4- Análisis comparativo. — Los análisis histológicos en Ornithischia suelen abordar temáticas relacionadas a tasas y patrones de crecimiento (*e.g*. Erickson y Tumanova, 2000; Scheetz, 1999; Levitt, 2013; Stein *et al*., 2013; Hübner, 2010, 2012),

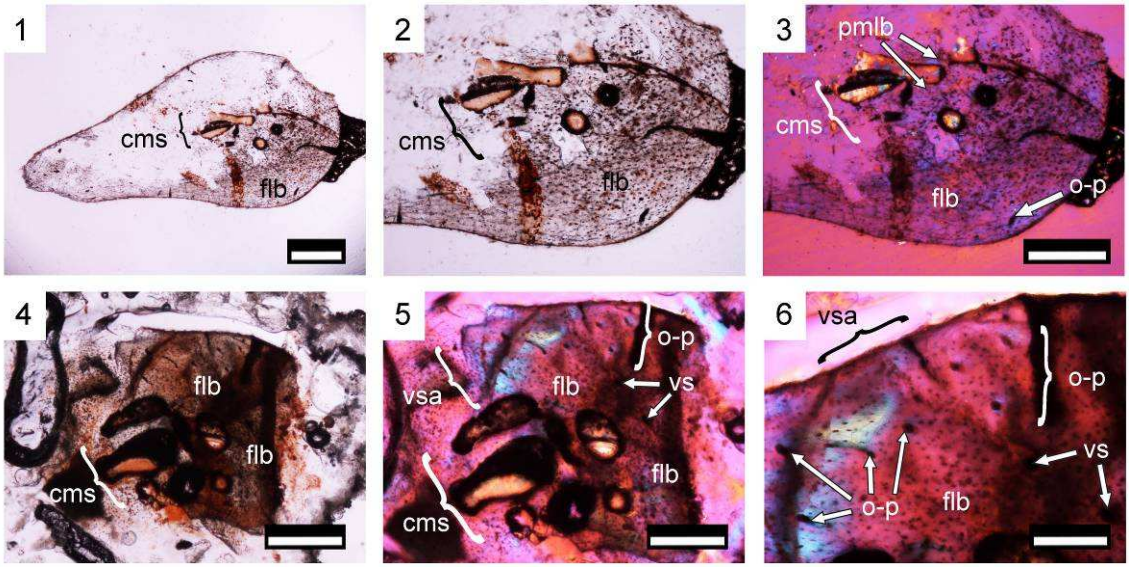


[Figura 3.41- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211/c6, sección transversal de presunta costilla o tendón osificado, con detalles del cambio de orientación de las fibras de colágeno del tejido fibrolamelar cortical externo, la región medular y los vasos sanguíneos primarios y osteonas primarias formando agrupaciones en la corteza. Imágenes bajo luz normal (1, 5, 7), luz polarizada (3-4) y bajo luz polarizada con compensador lambda (2, 6, 8). Las abreviaturas fueron presentadas en figuras anteriores. Escalas equivalen a 0.5mm para 1, 0.4mm para 2, y 0,2mm para 3-8.]

estadío ontogenético y cambios histológicos en la ontogenia (*e.g*. Ösi *et al*., 2012; Chisamy, 1995), e histología comparativa (*e.g*. Horner *et al*., 2009), fundamentando sus conclusiones en histología de huesos apendiculares. Por otro lado, una línea de estudios específicos y funcionales para determinados huesos del cuerpo (Boyd *et al*., 2011; Organ y Adams 2005; Buffrénil *et al*., 1986; Goodwin y Horner, 2004; Scheyer y Sander, 2004; Tumarkin-Deratzian 2010) plantea conclusiones histológicas de los elementos específicos estudiados. La descripción histológica de tendones osificados en Ornithischia suele abordarse como un estudio específico a nivel funcional y descriptivo (*e.g*. Holmes y Organ, 2007; Organ y Adams, 2005; Adams y Organ, 2005). La

histología en costillas suele abordarse en estudios de tasas de crecimiento y variaciones ontogenéticas en especies donde el muestreo es exhaustivo y se extiende a la histología de elementos no apendiculares del cuerpo (Levitt, 2013; Horner *et al*., 2000; Cerda y Chinsamy, 2012). Aunque ambos tipos de trabajos suelen ser poco abundantes para Ornithischia, la presencia de estudios histológicos que incluyen costillas y tendones osificados dentro de Ornithischia permite contrastar la identidad de las secciones basadas en análisis comparativos.

En las secciones histológicas de MPEF-PV 3211-11, la corteza de matriz entretejida, con canales vasculares primarios simples y osteonas primarias (ambos tipos de disposición longitudinal y de abundancia variable) y desarrollo de una región medular esponjosa de tejido lamelar secundario de crecimiento endósteo es similar a la histología en costillas de *Gasparinisaura* (Cerda y Chinsamy, 2012). Una matriz cortical entretejida y la erosión y desarrollo de tejido lamelar secundario en la región perimedular también fue descripto en cortes histológicos de costillas de estadíos ontogenéticos tempranos en *Maiasaura* (Horner *et al*., 2000), difiriendo en la abundancia y calibre mucho menor de espacios vasculares. Como varios autores mencionan, la matriz entretejida dominante en la corteza caracteriza histológicamente a taxones con una tasa de crecimiento acelerada (*e.g*. Reid, 1985, 1996; Chinsamy, 1994, 1995; Huttenlocker *et al*., 2013). La ausencia de abundantes espacios vasculares abiertos a la región subperiosteal (como en juveniles de *Maiasaura* y especímenes de *Gasparinisaura*), y la ausencia de un Sistema Fundamental Externo (*External Fundamental System* [Chinsamy-Turan, 2005; Woodward *et al*., 2011]), indicaría un estadío ontogenético avanzado pero no completamente adulto. La ausencia de abundantes osteonas de Havers (osteonas secundarias) en el tejido cortical medio difiere de forma significativa con lo observado en especímenes juveniles mayores y adultos de



[Figura 3.42- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211/c7 y c8, sección transversal de presunta costilla o tendón osificado, con detalles en la región mejor preservada de c7, y la región medular y vasos agrupados primarios y osteonas primarias de c8. Imágenes bajo luz normal (1-2, 4), y bajo luz polarizada con compensador lambda (3, 5-6). Las abreviaturas fueron presentadas en figuras anteriores. Escalas equivalen a 0.5mm para 1 y 4, 0.4mm para 2-3 y 5, y 0.2mm para 6.]

Maiasaura, y especímenes de *Iguanodon*, *Hypacrosaurus*, *Einiosaurus*, *Utahceratops*, *Euplocephalus*, *Lambeosaurus* (*Tetragonosaurus*; Nopcsa, 1933), y un nodosáurido indeterminado (Horner *et al*., 2000; de Ricqlés *et al*., 2012; Stein *et al*., 2013; Levitt, 2013; Reizner, 2012). Asimismo, la abundancia de este tipo de remodelación suele ser común en individuos de gran tamaño en Ornithischia, por lo que su ausencia no es una característica poco común en *Manidens*. A diferencia de la capa circunferencial interna (*Inner Circumferential Layer*, o ICL [Chinsamy-Turan, 2005]), observada en *Gasparinisaura* (Cerda y Chinsamy, 2012), algunos dinosauriformes (Fostowicz-Frelik y Sulej, 2010;), terópodos (Chinsamy *et al*., 2013; O´connor *et al*., 2014) y mamíferos basales (Chinsamy y Hurum, 2006), el tejido lamelar concéntrico en cada espacio medular no forma una capa que reviste a una única médula de gran tamaño. En *Manidens*, a pesar de que existe un tejido lamelar endósteo que reviste

concéntricamente los espacios medulares, no se trata de una verdadera ICL debido a su naturaleza fraccionada (Cerda, 2015, comunicación personal).

Histológicamente hablando, se observa que no existen grandes diferencias entre los cortes aquí detallados con aquellos cortes de costilla descriptos en *Gasparinisaura cincosaltensis* (Cerda y Chinsamy, 2012). Asimismo, aunque los cortes histológicos comparten características como el hueso fibrolamelar primario cortical con *Maiasaura peeblesorum* (Horner *et al*., 2000), *Iguanodon bernissartensis* (de Ricqlés *et al*., 2012), *Anatosaurus* (Reid, 1985), *Utahceratops gettyi* (Levitt, 2013), los hadrosáuridos descriptos por Nopcsa (1933), y los ankylosáuridos descriptos por Stein *et al*. (2013), se considera que las secciones MPEF-PV 3211-11/c1-9 difieren estructuralmente de los mencionados de forma significativa. Por otro lado, cortes histológicos de tendones osificados en Dinosauria (*e.g*. Moodie, 1928; Organ y Adams, 2005) y Ornithischia (*e.g*. Adams y Organ, 2005; Zhou *et al*., 2010), muestran un alto grado de vascularización. En estas secciones histológicas, es común la presencia de una profunda remodelación y osteonas de Havers en una matriz comúnmente fibrolamelar, con lagunas de osteocitos carentes de canalículos, fibras de colágeno de disposición longitudinal abundantes y ausencia de médula, e inclusive la presencia de un EFS y marcas de crecimiento (Reid, 1996, 1997). Este tipo histológico no se observa en ninguno de los cortes realizados. Estudios preliminares realizados sobre tendones osificados caudales en *Gasparinisaura* (I. Cerda, 2015, comunicación personal) permiten histológicamente diferenciar a estos tendones osificados de las secciones realizadas sobre costillas para el mismo taxón. Esta diferencia histológica entre tendones osificados y costillas de *Gasparinisaura*, junto con la comparación realizada con otros Ornithischia, y considerando la gran similitud de las costillas de *Gasparinisaura* con las secciones histológicas de MPEF-PV 3211-11, lleva a la

conclusión de que la identidad de los elementos seccionados corresponde a costillas dorsales. Esta identidad también se otorga a todos los fragmentos de hueso alargados presentes en el espécimen.

La sección y estudio de la escápula en análisis histológicos que involucran elementos del miembro anterior y posterior es frecuente en Ornithischia, habiendo ejemplos comparativos como *Gasparinisaura* (Cerda y Chinsamy, 2012), *Kentrosaurus* (Redelstroff *et al*., 2013) y *Stegosaurus* (Redelstroff y Sander, 2009). Asimismo, existen secciones similares realizadas en otros ornitópodos pero no fueron informadas (cinco estadíos ontogenéticos distintos de *Maiasaura* [Horner *et al*., 2000], *Orodromeus*, *Tenontosaurus*, *Dryosaurus* [Horner *et al*., 2009]). En términos generales, la presencia de un tejido cortical bien vascularizado es compartido con *Gasparinisaura*, *Kentrosaurus* y *Stegosaurus*. La presencia de una matriz de tejido pseudolamelar solo es compartida con *Stegosaurus*, ya que *Gasparinisaura* y *Kentrosaurus* muestran una matriz entretejida. Asimismo, aunque los espacios vasculares en la sección escapular de MPEF-PV 3211-11/c1 sean primarios, estos muestran una disminución en abundancia hacia la corteza externa, algo compartido con *Stegosaurus*. La presencia de lagunas de osteocitos distribuidos de forma azarosa en la corteza se observa en la sección histológica de *Gasparinisaura*, aunque esta característica no es histológicamente única de este elemento en el cuerpo del mencionado taxón.

3.4.1.5- Conclusiones. — Basados en los tejidos óseos descriptos y las comparaciones realizadas, puede decirse que la presencia de una región medular formada por espacios medulares con remodelación y crecimiento secundario y una corteza fibrolamelar con espacios vasculares primarios (canales vasculares primarios y osteonas primarias) asemeja mucho a la condición observada en las costillas de

Gasparinisaura (Cerda y Chinsamy, 2012). El tejido fibrolamelar como componente principal de la corteza evidencia una tasa de crecimiento acelerado (Francillon-Vieillot *et al*., 1990; Ricqlès *et al*., 1991; Reid, 1996; Chinsamy-Turan, 2005), y aunque se observa algunos cambios en la disposición de las fibras en la matriz cortical, éstos se corresponden más a cambios localizados en el patrón de depositación que a marcas de crecimiento. Asimismo, la escasa y heterogéneamente distribuida vascularización, la ausencia de fibras de colágeno longitudinales y la ausencia de canales de Havers permiten descartar que se trate de tendones osificados. Solo uno de ellos contrasta histológicamente con el resto, el cual por ubicación se sabe *a priori* que corresponde a una sección parcial y oblicua de la escápula. La presencia de una matriz completamente pseudolamelar en combinación con canales vasculares primarios longitudinales abundantes que paulatinamente desaparecen hacia el exterior recuerda mucho a lo descripto en la escápula de *Stegosaurus*. La ausencia de osteonas primarias o secundarias y la ausencia de marcas de crecimiento asemeja ontogenéticamente a lo observado en la seccionada escápula de juvenil de *Gasparinisaura* que a los estadíos ontogenéticos más avanzados de *Stegosaurus* y *Kentrosaurus*, donde osteonas primarias y osteonas de Havers se observan en secciones con marcas de crecimiento (Redelstroff y Sander, 2009; Cerda y Chinsamy, 2012; Redelstroff *et al*., 2013). Resumiendo, las secciones de elementos alargados corresponden definitivamente a secciones de costillas, mientras que aquella sección que contrasta histológicamente corresponde sin lugar a dudas a una porción de la corteza externa de la escápula. La ausencia de remodelación, marcas de crecimiento y EFS en escápula y costilla hace tentativa la idea de que el espécimen MPEF-PV 3211 corresponda a un individuo histológicamente juvenil. Por otro lado, la ausencia de abundantes canales abiertos al exterior tanto en la escápula como en las costillas lleva a atribuirle a este espécimen un estadío subadulto. De

cualquier forma, tanto la escápula como las costillas corresponden a huesos poco fiables para la estimación del estadío ontogenético del individuo (Horner *et al*., 2009; Cerda y Chinsamy, 2012).

3.5- UN NUEVO ESPÉCIMEN REFERIDO A LA ESPECIE *MANIDENS CONDORENSIS* (MPEF-PV 3808)

3.5.1- Introducción:

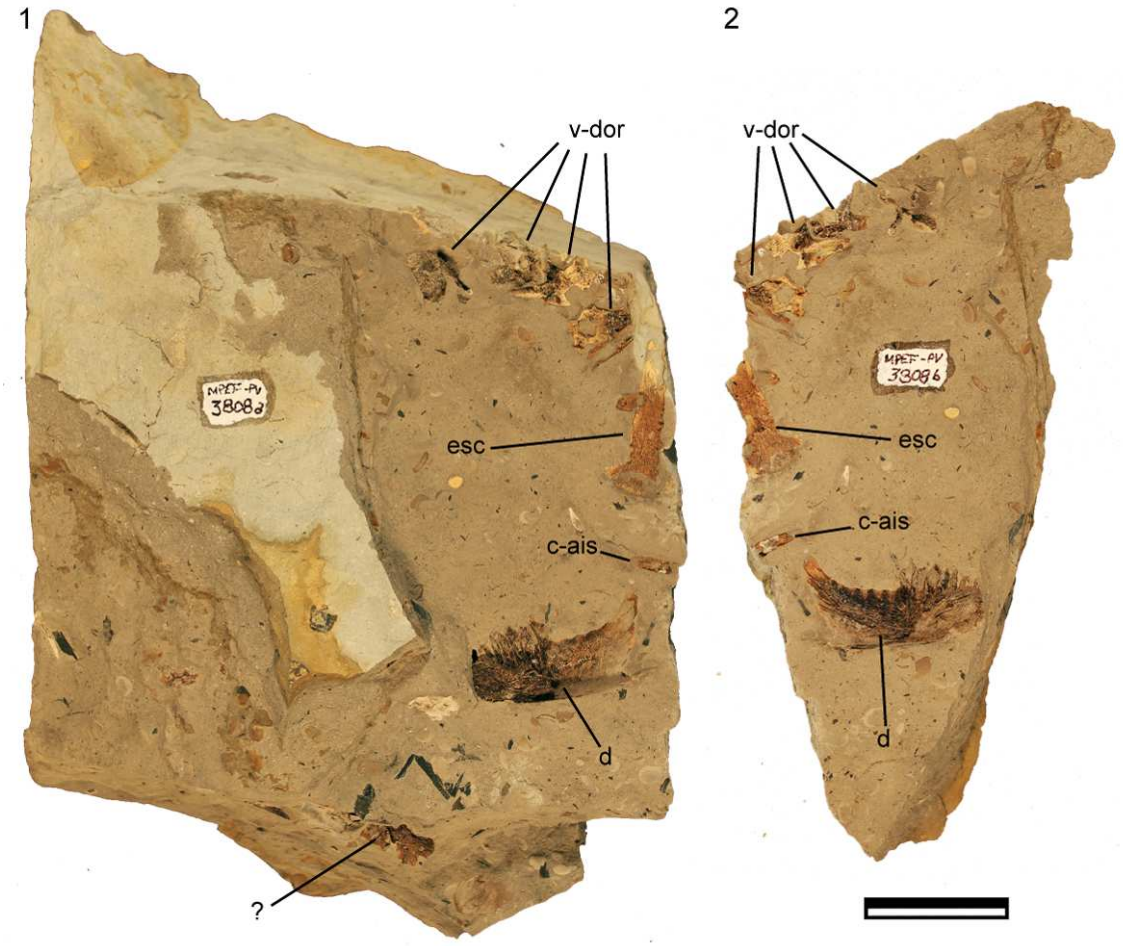
En la descripción del holotipo de la especie *Manidens condorensis*, fue incluido como material referido un nuevo espécimen compuesto por elementos del cráneo y postcráneo. Este nuevo material incluye la cara y contratara de una roca portadora de elementos óseos desarticulados, parcialmente descubiertos y con un muy bajo grado de preservación (Fig. 3.43). Este espécimen fue encontrado durante una campaña de prospección en la localidad fosilífera paleobotánica llamada “Sitio Frenguelli”, al partir con un golpe una roca que se encontraba rodada de su lugar de origen. A simple vista puede verse expuesto una porción de dentario con dientes junto con al menos cinco vértebras y parte de la escápula, estando parcialmente incluidos dentro de la roca y asociado a briznas vegetales carbonizadas e improntas de valvas de conchostracos desarticuladas. Debido a la naturaleza ocasional en la cual se realizó este hallazgo, solo los mencionados elementos componen al espécimen fósil MPEF-PV 3808. En este espécimen, el tejido óseo está completamente carbonizado, posee un aspecto fibroso y es extremadamente frágil al tacto, lo cual determina una desventaja al momento de proyectar la extracción de la roca de estos fósiles para su estudio. Asimismo, la roca portadora corresponde a una lutita lacustre formada por la depositación de tobas, la cual preservó casi en tres dimensiones a los elementos óseos mencionados. Aunque la

preservación del fósil es complicada para su trabajo, el grano fino de la toba compacta logró preservar un molde del hueso, el cual se encuentra en perfectas condiciones para ser estudiado. La realización de tomografías de baja resolución sobre la roca como un estudio preliminar logró dilucidar la presencia de otros elementos óseos con forma de placa asociados al dentario, los cuales no están expuestos sino presentes debajo del sedimento, pero no deja ver en detalle la anatomía de estos elementos, debido a ser un estudio exploratorio de muy poca definición.

La descripción de este material fue planteada en dos partes. En primer lugar, cada elemento óseo preservado será descripto según lo que puede observarse a ojo desnudo. La comparación con el holotipo de la especie *Manidens condorensis* (MPEF-PV 3211) corresponde a la segunda parte del mismo, el cual incluye una comparación relacionada con la variación del tamaño.

3.5.2- Generalidades:

Entre los restos encontrados, el dentario es el más importante para su asignación a la especie *Manidens condorensis*, gracias a que este elemento preserva coronas dentarias cuya anatomía es similar a la mencionada especie. El dentario muestra el peor grado de preservación dentro de los restos encontrados, siendo extremadamente poroso y con una textura del tipo fibrosa, algo que solo se observa parcialmente en una de las vértebras preservadas. Las vértebras asociadas, con un mejor grado de preservación, están parcialmente cubiertas y aquella región expuesta de las mismas está fracturada y dividida en ambas mitades de la roca, similar a lo ocurrido con la escápula.



[Figura 3.43- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3808, espécimen completo formado por elementos fósiles del cráneo y postcráneo asociados. Abreviaturas: c-ais, corona aislada. El resto de las abreviaturas fueron presentadas en figuras anteriores. Escala equivale a 3cm.]

3.5.2.1- Procedencia. — El espécimen MPEF-PV 3808 proviene de una localidad fosilífera denominado “Sitio Frenguelli”. En esta localidad aflora un banco de lutitas grisáceo-verdosas de origen lacustre que forma parte de la localidad Cañadón Lahuincó, estratigráficamente en la base de la Formación Cañadón Asfalto. Este sitio fosilífero se encuentra localizado a 15 km al sur de la aldea escolar Cerro Cóndor (Escapa *et al*., 2008). Estratigráficamente, este yacimiento está empaquetado entre dos coladas de basalto que marcan la transición entre la Formación Lonco Trapial (encontrado estratigráficamente por debajo) y la Formación Cañadón Asfalto (de la cual

el sitio Frenguelli forma parte). Recientes dataciones radioisotópicas de alta precisión de U-Pb en zircones utilizando muestras tomadas a 10 m por encima del sitio Frenguelli relacionan al mismo al Toarciano medio, aproximadamente 178 Ma (Cuneo *et al*., 2013). Se correlaciona lateralmente al sitio Frenguelli con la localidad Queso Rallado, como yacimientos localizados en la base de Cañadón Asfalto y estratigráficamente relacionados con las mencionadas coladas basálticas que marcan un contacto transicional con la Formación Lonco Trapial (Figari y Courtade, 1993; Figari *et al*., 1996b; Page *et al*., 1999; Cuneo *et al*., 2013). El sitio Frenguelli se caracteriza por portar una gran diversidad de estructuras vegetativas y reproductivas de equisetales (*Equisetum* sp.), helechos (*Sphenopteris* sp.), araucarias (*Araucarites cutchensis ovuliferous*, *Araucaria* sp.) y cupresáceas (Cupressaceae *sensu lato*), junto con invertebrados de agua dulce (crustáceos *Estheria* sp.; Frenguelli, 1949) y restos de vertebrados fragmentarios (Escapa *et al*., 2008).

3.5.3- Elementos del cráneo:

3.5.3.1- Dentario (Fig. 3.44-3.45). — El dentario está expuesto ventralmente desde su proceso posterior que bordea ventralmente al angular, y dorsalmente desde el proceso coronoideo hasta casi llegando su porción más anterior, evidenciado por el tamaño reducido del diente más anterior preservado. Por su anatomía, puede afirmarse que se trata del dentario derecho. Aunque la corona caniniforme no está expuesta, una leve fractura rocosa expone un margen alveolar amplio y un espacio que se relaciona a un indicio de la presencia de un diente caniniforme por delante del mencionado diente anterior. Anteriormente, el dentario parece meterse dentro de la roca, lo cual lleva a pensar en que podría estar preservado completamente, aunque cubierto por roca. Este elemento está expuesto en su cara medial en la parte anterior, y en su cara lateral en la

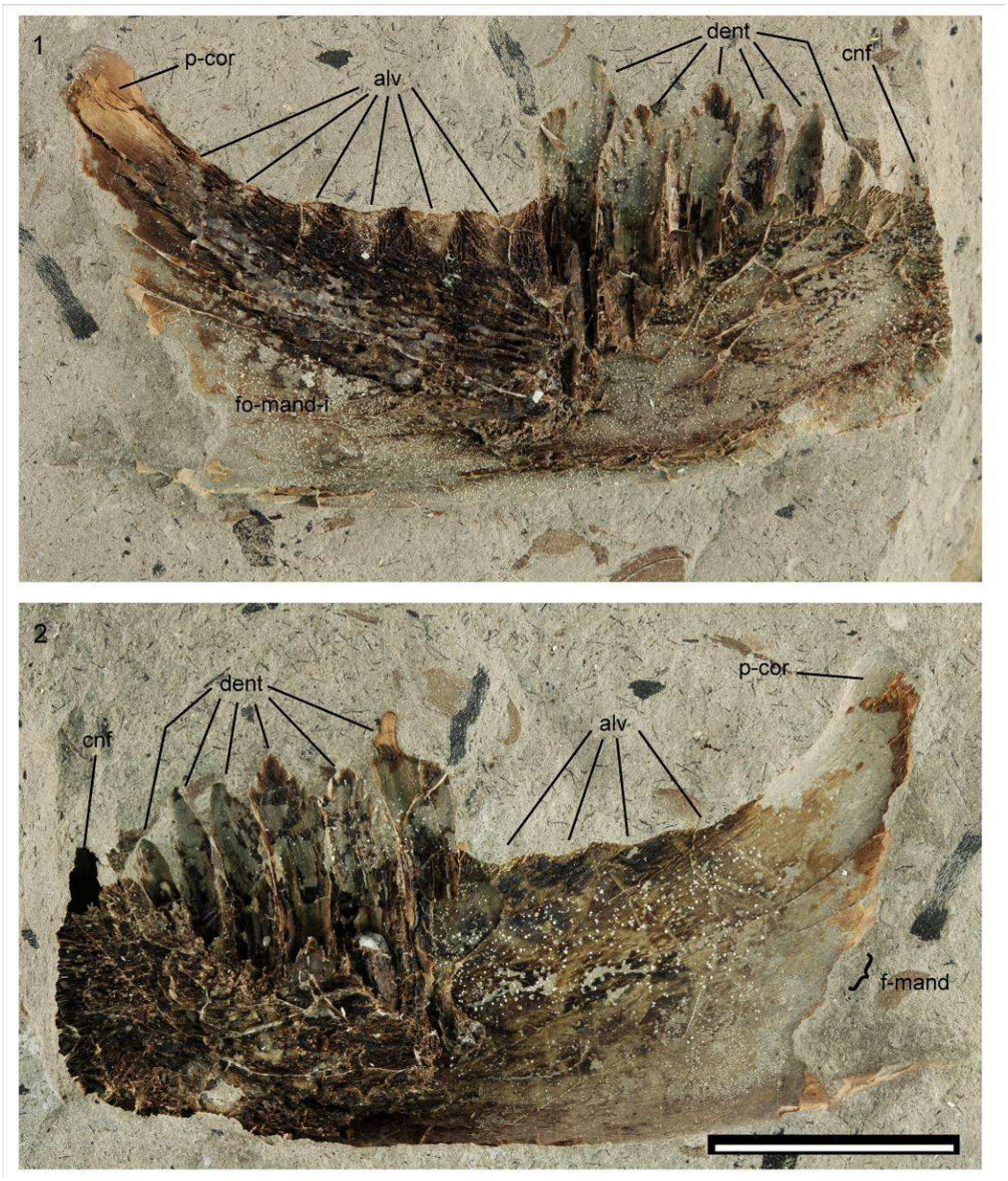
parte posterior, y seccionado oblicuamente a lo largo de su eje originando dos mitades, una en cada roca. La región anterior porta los dientes preservados, mientras que la parte posterior presenta alvéolos vacíos, carece completamente de piezas dentarias. Como fue mencionado, tanto el dentario como las coronas preservadas en el mismo poseen una preservación fragmentaria y frágil. En comparación con el dentario del espécimen holotipo de la especie *Manidens condorensis* MPEF-PV 3211, el margen ventral del cuerpo del dentario es cóncavo hacia arriba, aunque en menor medida que en el holotipo MPEF-PV 3211. El dentario de MPEF-PV 3808 posee un alto dorsoventral de 12.41 mm en su punto medio y de 19.52 mm a la altura del proceso coronoideo, siendo levemente mayores a la del holotipo (11.46 mm para la región media y 16.08-15.35 mm para el alto en el proceso coronoideo). Así, el dentario de MPEF-PV 3808 es dorsoventralmente un 7.65% mayor a MPEF-PV 3211 en su porción media, y un 17.57-21.36% mayor a la altura del proceso coronoideo del dentario en la mandíbula derecha e izquierda de MPEF-PV 3808, respectivamente. Si se mide el largo desde el proceso coronoideo al punto más posterior del alveolo del diente caniniforme en el dentario, el espécimen MPEF-PV 3211 muestra un largo de 31.39 mm, y MPEF-PV 3808 un largo de 36.25 mm tanto las medidas del largo como del alto del dentario evidencian que el espécimen MPEF-PV 3808 es mayor al espécimen holotipo de la especie *Manidens condorensis*. Al calcular el cociente del alto en la región media con el largo (2.92 para MPEF-PV 3808 y 2.74 para MPEF-PV 3211), puede decirse que el dentario de MPEF-PV 3808 es levemente más esbelto y largo proporcionalmente, en comparación al holotipo, aunque la diferencia entre cocientes es mínima. Teniendo en consideración un largo del dentario derecho de 35.19 mm para MPEF-PV 3211 desde el punto más anterior y hasta el proceso coronoideo, se estima que el dentario de MPEF-PV 3808 llegaría a medir unos 40.64 mm.

La superficie lateral de la región posterior del dentario, la cual está escasamente preservada en el fósil, dejó un molde del hueso de excelente grado de preservación en la mitad opuesta de roca. Solo parte de la superficie lateral externa del proceso coronoideo se encuentra preservada. Algo similar puede decirse para la superficie medial del dentario, parte del hueso quedó preservado en ambas caras de la roca, aunque una mitad porta más hueso que la otra. Tanto lateral como medialmente, el hueso de preservación fibrosa parece haber sido consumido parcialmente en toda su superficie externa. Esta falta de la corteza externa del hueso expone algunas estructuras relacionadas a la histológica interna del dentario. También, debido a la pobremente preservada superficie del hueso posteriormente, el dentario expone una excavada fosa mandibular interna, en la región por debajo del proceso coronoideo. Lateralmente, la mitad posterior del dentario se caracteriza por ser robusto y lateromedialmente amplio en su región anterodorsal, y afinado y laminar posteroventralmente en toda la región de la fosa mandibular interna. El límite entre la región engrosada dorsal y la región laminar ventral se dirige de forma oblicua desde la base del proceso coronoideo hasta el margen ventral del dentario, contactando al borde inferior del elemento a la altura del séptimo alvéolo expuesto. Esta línea que separa al hueso engrosado y laminar del dentario no solo marca el límite anterior de la fosa mandibular interna, sino que también indicaría una extensión mínima de la región articular dentario-esplenial. Puede inferirse que el contacto entre ambos se prolongaba al menos por delante del séptimo alvéolo. El alcance de esta fosa interna del dentario (la cual da lugar a la articulación con el esplenial) a la altura de la hilera dentaria media es símil con lo observado en la rama mandibular derecha del espécimen holotipo MPEF-PV 3211, en donde la ausencia del esplenial deja al descubierto el mencionado espacio mandibular.

El margen alveolar del dentario es recto en vista lateral, similar a lo mencionado en el espécimen holotipo. Contrario a lo observado en el espécimen MPEF-PV 3211, el proceso coronoideo se encuentra completo y bien preservado. El cambio de pendiente desde el margen alveolar hacia el proceso coronoideo es progresivo en altura hacia el final del dentario en MPEF-PV 3808. El proceso coronoideo de MPEF-PV 3808 es similar a lo observado en la rama mandibular izquierda del holotipo MPEF-PV 3211 (aunque dorsalmente incompleta a la altura del proceso coronoideo), lo que pone en evidencia la fractura y desfasaje de esta región en la mandíbula derecha del mismo. Comparativamente, se puede afirmar de manera segura que la transición natural del margen alveolar al proceso coronoideo no tiene un cambio abrupto (como fuera esquematizado por Pol *et al*., 2011a). El proceso coronoideo sobrepasa en altura solo levemente a la corona más alta (disponiendo al margen alveolar horizontalmente). En su cara lateral y hacia su margen dorsal, el proceso coronoideo posee una superficie cubierta por leves rugosidades, asemejando la condición de *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011), *Dysalotosaurus* (MGB, observación personal) y otros, similar a lo descripto en el holotipo de la especie *Manidens condorensis* (ver espécimen MPEF-PV 3211). Como fue antedicho, esta región de superficie rugosa del proceso coronoideo del dentario sería el punto de anclaje para la musculatura mandibular *pseudotemporalis*, el cual se estima que originaba cerca de la sutura frontal-parietal, como es inferido en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). En cuanto al ángulo de orientación con respecto al eje del dentario, siguiendo las estipulaciones definidas para el espécimen MPEF-PV 3211, el ángulo medido entre el proceso coronoideo y el eje longitudinal del dentario corresponde a 45°. Vale la pena destacar que a pesar de tener una muy mala preservación, en comparación con el espécimen MPEF-PV 3211, el dentario se mantuvo en una única pieza, en donde no existen fracturas ni desplazamiento de elementos. En

este caso, los 45° de orientación del proceso coronoideo del dentario con respecto a su eje medidos en MPEF-PV 3808 son más fiable que las medidas tomadas en el holotipo (54° y 32° para los dentarios derecho e izquierdo respectivamente). Esta medición también se corresponde a las ya citadas anteriormente en *Heterodontosaurus*, *Echinodon* y *Pegomastax* (ver *Dentario* en MPEF-PV 3211).

Sin hacer mucho detalle en la conformación anatómica de la dentición y su variación morfológica a lo largo de la hilera dentaria, a simple vista puede dilucidarse la base de la corona caniniforme por delante del diente más anterior preservado. Posterior a este punto, seis coronas de dientes muestran un aumento en el tamaño posteriormente. Finalmente, seis alvéolos vacíos, con los últimos dos ubicados sobre la base del proceso coronoideo, estimando así la presencia de al menos 13 coronas en el dentario. Este número es levemente mayor al inferido en el dentario del espécimen holotipo (11 coronas en el dentario derecho de MPEF-PV 3211). En Heterodontosauridae, este número es también mayor a *Fruitadens* (10 coronas [Butler *et al*., 2012]), *Pegomastax*, *Echinodon* (ambos con 11 coronas [Sereno, 2012]), *Lycorhinus* (12 coronas [Hopson, 1975]), *Heterodontosaurus* (11-12 coronas [Norman *et al*., 2012]) y menor a *Abrictosaurus* (14 coronas [Thulborn, 1974]). Un conteo de coronas mayor en un espécimen mayor de *Manidens* recuerda aquello mencionado para la especie *Heterodontosaurus*. En esta especie, siete coronas fueron reportadas en la hilera dentaria maxilar de un espécimen juvenil (SAM-PK-K10487, aunque se estima incompleta [Butler *et al*., 2008b]), 11 coronas en el dentario izquierdo de un espécimen de mayor tamaño (SAM-PK-K1332 [Norman *et al*., 2012]), y 12 coronas en el dentario del espécimen más grande encontrado de la especie (NM QR 1788 [Porro *et al*., 2011]). Butler *et al*. (2008b) explican esta diferencia en la cantidad de coronas en la hilera dentaria como variación relacionada a la ontogenia, nuevas coronas emergen

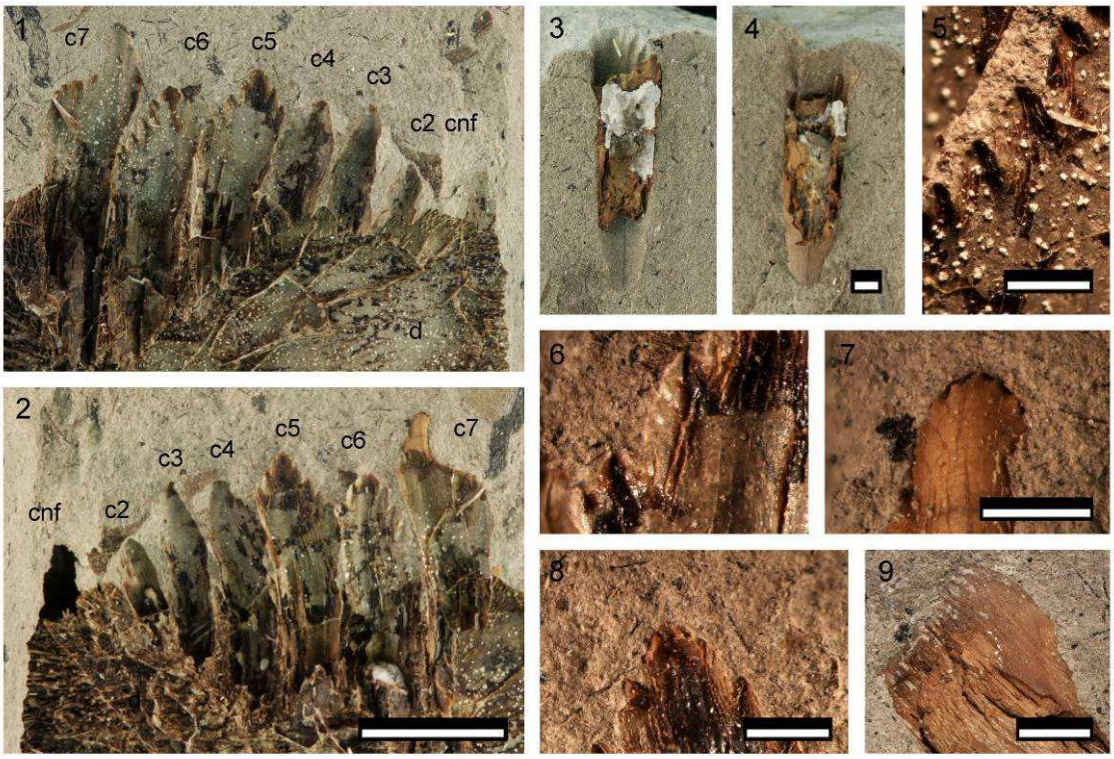


[Figura 3.44- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3808, detalle del dentario derecho desarticulado en el lado 3808a (2) y 3808b (1). Abreviaturas: alv, alvéolos vacíos del dentario; cnf, base expuesta del diente caniniforme; dent, coronas representantes de la dentición del espécimen; f-mand, margen anterior de la fenestra mandibular delimitado por el dentario; fo-mand-i, fosa mandibular interna preservada como molde; p-cor, proceso coronoideo del dentario (detalle en figura siguiente). Escala equivale a 1cm.]

posteriormente a medida que crece el individuo, una característica común en reptiles. Esta observación también puede ajustarse a la especie *Manidens condorensis*, en donde

un espécimen de menor tamaño (MPEF-PV 3211) porta una menor cantidad de dientes, con las últimas coronas por delante de la base del proceso coronoideo. Asimismo, un espécimen de mayor tamaño referido a la especie *Manidens condorensis* (MPEF-PV 3808) muestra un conteo mayor de coronas en el dentario, en el cual las últimas dos coronas se ubican por encima de la base del proceso coronoideo. La presencia de coronas sobre la base del proceso coronoideo (lo que le da una forma levemente curvada hacia arriba a la hilera dentaria posterior) también se observa en especímenes de *Heterodontosaurus* (SAMP-PK-K1332), *Echinodon* (NHMUK 48215a y 48215b, [Galton, 1978; Sereno, 2012]), *Lycorhinus* (SAM-PK-K 3606) y *Abrictosaurus* (NHMUK RU B54). Sin embargo, las últimas dos especies mencionadas se caracterizan por tener la hilera de alvéolos dentarios dispuestos de manera cóncava hacia arriba (Thulborn 1974; Hopson, 1975; Norman *et al*., 2011; Sereno, 2012). La línea que marca el límite posterior del dentario (sutura dentario-surangular y dentario-angular) está marcada en la roca como una huella en molde del hueso faltante. Esta línea sigue en configuración a aquella inferida para el dentario derecho en MPEF-PV 3211. Cercano a la porción ventral de esta línea, la presencia de una marcada concavidad en la silueta orientada posteriormente se relaciona al margen delimitado por el dentario de la fenestra mandibular externa.

3.5.3.2- Dentición (Fig. 3.45). — El dentario consta de un caniniforme (el cual se encuentra casi por completo cubierto y solo expone de forma parcial la región posterior de su base) y de las primeras seis coronas postcaniniformes. La preservación de las mencionadas es incluso más comprometida que la del dentario en sí mismo. Solo está preservado y expuesto el dentículo apical y varios dentículos de la carena distal incluidos en la roca de la sexta corona postcaniniforme, con algunos fragmentos de



[Figura 3.45- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3808, dentición preservada en el dentario derecho (3808b en 1 y 3808a en 2), con detalles de la corona aislada cercana al dentario (3-4), y las crenulaciones en el esmalte de las coronas c6 (5), c5 (6, 8) y c7 (7), autapomorfía de la especie *Manidens condorensis*. También se incluye detalle del proceso coronoideo del dentario, mostrando la ornamentación que marca el anclaje de la musculatura mandibular. Abreviaturas: c2-c7, coronas de posición 2 a 7 dentro del dentario. El resto de las abreviaturas fueron mencionadas en figuras anteriores. Escala equivale a 5mm para 1-2 y 9, y 1mm para 3-8.]

esmalte pegado al sedimento para el resto de las coronas. Así, el resto de las coronas no están preservadas. Gracias al grano fino de la lutita donde fue hallado el espécimen MPEF-PV 3808, el sedimento rellenó el espacio limitando la compleja anatomía de las coronas de este espécimen, así como también aquellos espacios entre las coronas. Asimismo, el golpe fuerte en los costados de la roca que expuso al espécimen, llevó a una fractura limpia entre las caras de la roca, de manera que el sedimento en aquellos lugares frágiles que rodean a los dentículos y las láminas de sedimento entre las coronas no sufrieron ningún daño. Con lo mencionado, aunque la dentición del espécimen MPEF-PV 3808 está pobremente preservada en el fósil, la dentición completa está

preservada en la forma de moldes negativos en la roca que lo contiene. Las características más importantes que permiten relacionar al espécimen MPEF-PV 3808 con la especie *Manidens condorensis* se hallan en su dentición. El ápice de la sexta corona muestra un margen de corte con pequeñas crenulaciones del esmalte, una característica autapomórfica de la especie *Manidens condorensis*. En contribución, la roca circundante moldeó en muchos de los dentículos de las coronas las crenulaciones del esmalte de su margen de corte, denotando así una excepcional preservación en el molde de la roca de características no preservadas en el espécimen fósil. El sedimento moldeando el espacio entre las coronas dejó evidencias en molde de la cavidad mesial de las últimas cuatro coronas postcaniniformes preservadas, una característica también considerada como autapomórfica para *Manidens condorensis*, lo cual refuerza esta asignación taxonómica para el espécimen MPEF-PV 3808.

Posterior a la base del diente caniniforme, la primer corona postcaniniforme se ubica por detrás del mencionado dejando un espacio que no supera el ancho anteroposterior de un alvéolo. Esta característica era solo estimativa en el espécimen holotipo de la especie MPEF-PV 3211, debido a que el material mencionado estaba fracturado o cubierto. La presencia de un espacio entre el diente caniniforme y la primera corona del dentario puede ahora confirmarse para *Manidens condorensis* con base en la anatomía del espécimen MPEF-PV 3808. A juzgar por el molde en la roca, el cual representa una copia en negativo de gran exactitud anatómica en todas las coronas, la primera corona postcaniniforme carece de rasgos morfológicos fuertes. Esta corona es baja, subcónica y con la base levemente abultada sobre la raíz. Aunque carece de asimetrías y curvatura alguna, la primer corona postcaniniforme parece estar volcada anteriormente.

La segunda corona postcaniniforme se alza de forma oblicua hacia delante del dentario. Esta corona no está cercanamente encimada sobre la primera corona lo suficiente como para considerar a la región anterior de la hilera dentaria como fuertemente empaquetada. La descripción de esta corona es innovadora e informativa para la anatomía de la especie, como también para caracterizarla con respecto a otros heterodontosáuridos, ya que esta corona no fue descripta para *Manidens condorensis* debido a que está ausente (dentario derecho) o cubierta (dentario izquierdo) en MPEF-PV 3211 (Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2014). La segunda corona postcaniniforme es anatómicamente distinta al resto de las coronas, se caracteriza por ser esbelta, apicobasalmente alta, con la base redondeada y característicamente carente de dentículos o aserraciones tanto en la carena mesial como en la distal. Este diente es cónico a la vista, lateromedialmente comprimido de forma leve, mesialmente plano en su base hacia la corona anterior, y levemente curvado posteriormente, formado una carena mesial convexa y una carena distal cóncava. La anatomía de esta corona recuerda a un colmillo caniniforme de tamaño reducido. La base levemente abultada de este diente se ensancha por encima de la raíz, siendo una característica más conspicua anterior que posteriormente. La presencia de una corona caniniforme sin ornamentación en sus carenas, posterior al primer diente bajo y cónico de la mejilla recuerda a lo observado en *Abrictosaurus* (NHMUK RU B54) entre los heterodontosáuridos (*e.g.*, Sereno, 2012). Aunque en ambos taxones se trate de la corona inmediatamente después a aquella corona baja y cónica que marca el inicio de la dentición de la mejilla, en *Manidens* (MPEF-PV 3808) se observa que este diente caniniforme reducido es subigual en altura a la corona que lo antecede y mayor a la que lo precede, mientras que en *Abrictosaurus* es mayor tanto a la corona que lo precede como a aquella que lo antecede (Sereno, 2012). Asimismo, la corona cónica enana y el diente caniniforme

pequeño están por detrás del caniniforme hipertrofiado en *Manidens* (MPEF-PV 3808, siendo la segunda y tercera posición en el dentario), una corona ausente en *Abrictosaurus* (la corona cónica enana sería la primer corona del dentario y la segunda sería el diente caniniforme reducido [Thulborn, 1974; Norman *et al*., 2011; Sereno, 2012]). La presencia de un diente canino reducido como componente de la dentición en la mejilla también recuerda a la primera corona del maxilar de *Echinodon* (NHMUK 48210 y NHMUK 48209 [Galton, 1978; Sereno, 2012]), aunque este pequeño caniniforme en el dentario no sobrepasa en altura a la corona subsiguiente, como fuera también mencionado para el caso de *Abrictrosaurus*. La presencia de una corona baja y carente de rasgos morfológicos seguida de una corona caniniforme de tamaño menor a la subsiguiente corona es una característica similar entre *Abrictosaurus* y *Manidens*, pero la presencia de estas dos coronas en conjunto con una primer corona del dentario con forma de diente caniniforme hipertrofiado es una característica única de *Manidens*, representada en el espécimen MPEF-PV 3808.

La tercera corona postcaniniforme es más similar a la morfología típica de las coronas de la mejilla de *Manidens* (Becerra *et al*., 2014; ver también *Dentición* del espécimen MPEF-PV 3211), aunque los mencionados rasgos están pobremente desarrollados. La corona se encuentra abultada en su base con respecto a la raíz, es asimétrica mesiodistalmente según el ápice, posee una somera cavidad mesial y al menos dos dentículos mesiales y cinco distales al ápice, mostrando también la asimétrica disposición de los dentículos que caracteriza a las coronas en *Manidens* (Becerra *et al*., 2014). El margen denticulado mesial es más corto que el distal. En comparación con las coronas ubicadas posteriormente en el dentario, los dentículos de esta corona son reducidos en tamaño, con el dentículo más mesial que no se proyecta por encima de la cavidad mesial ubicada en su base. A lo largo de las caras de la corona,

las crestas que descienden desde la base de los dentículos no están tan marcadas como en dientes más posteriores, como tampoco está tan marcada la cresta media que desciende del ápice de la corona. En comparación con los dentículos mesiales y distales de esta corona, el dentículo apical es más robusto y alargado apicalmente, una característica similar a una única corona aislada asociada a una posición anterior en la dentición hipotética de *Manidens* (MPEF-PV 3815, Becerra *et al*., 2014). Debido al pequeño tamaño de los dentículos mesiales y distales, en esta corona no puede corroborarse la presencia de crenulaciones del esmalte en el margen de corte de los dentículos. Como la primera y segunda corona postcaniniformes ya descriptas, la tercera corona postcaniniforme también se encuentra orientada anteriormente de forma oblicua. Hasta la tercera corona aquí descripta, la hilera dentaria mantiene las coronas bien separadas entre sí, mientras que desde la cuarta corona en adelante, la hilera dentaria es característicamente bien empaquetada.

Las últimas tres coronas postcaniniformes preservadas en el dentario muestran características morfológicas similares y típicas para la especie (Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2014), mostrando un aumento de tamaño cuanto más posteriormente se ubica la corona. Las tres coronas son asimétricas según el ápice, abultadas en la base y la presencia de una cavidad mesial caracteriza el inicio de una fuertemente compacta hilera dentaria. El conteo de dentículos para la cuarta corona es de dos y cuatro, y para la quinta corona es de tres y cinco para los márgenes mesial y distal respectivamente. En cuanto a la sexta corona postcaniniforme, se estima la presencia de al menos dos dentículos en la carena mesial y cuatro en la distal, aunque probablemente este número sea mayor debido a que las carenas están cubiertas parcialmente por roca. La mayoría de los dentículos expuestos y moldeados en la roca presentan crenulaciones en el esmalte. En relación a la ornamentación en las caras de la corona, la presencia de crestas

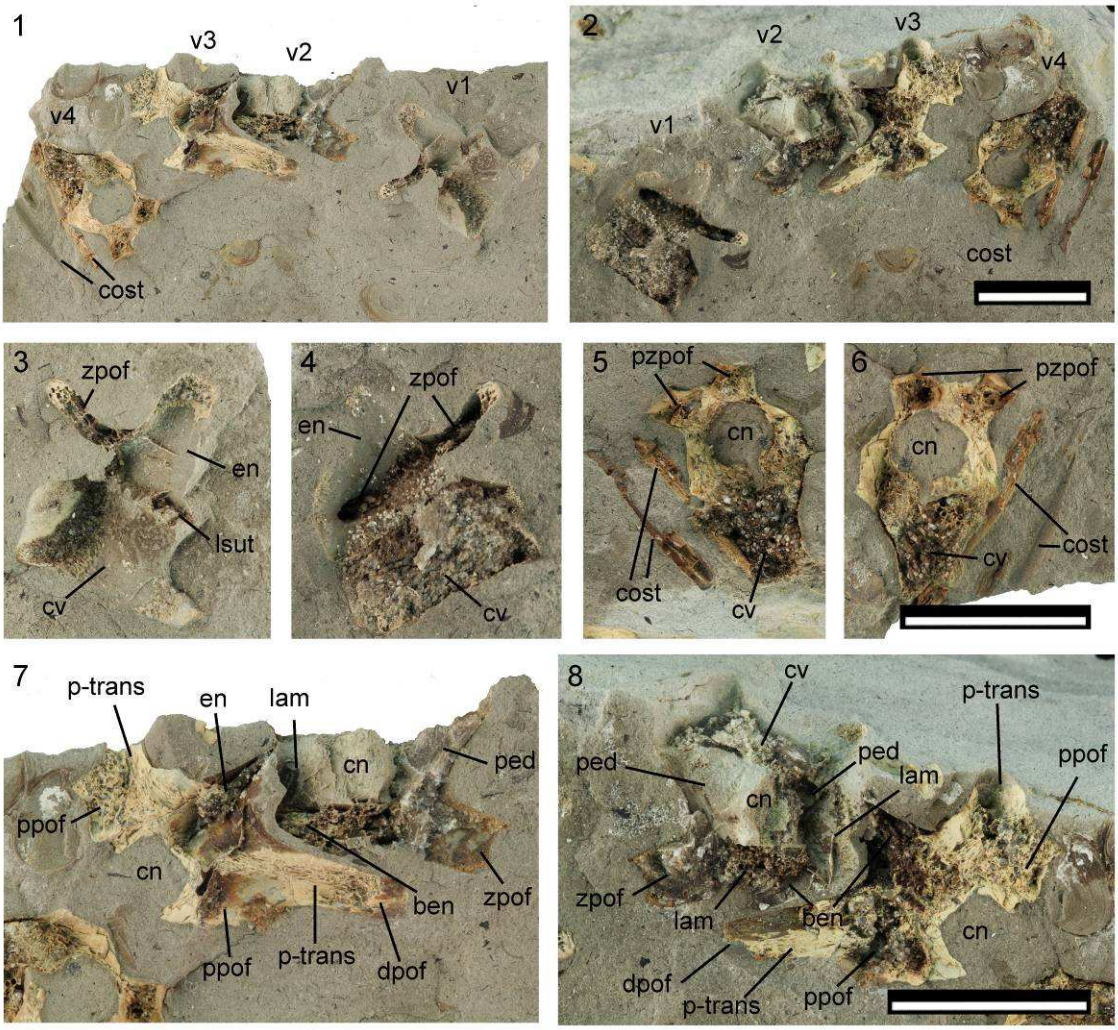
relacionadas a las bases de los dentículos y una cresta central están más desarrollados que lo observado en la tercer corona postcaniniforme, haciendo morfológicamente referencia a las coronas típicas de *Manidens condorensis* (Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2014). Desde la cuarta a la sexta corona, la disposición oblicua hacia delante se reduce en dirección posterior. Una característica que vale la pena destacar en este espécimen es la configuración de la quinta corona con respecto a la cuarta y la sexta. Si se compara la altura en la que se disponen los ápices, puede verse que la quinta corona está por debajo de la cuarta y la sexta. De igual manera, la base de la quinta corona está también por debajo del margen alveolar y de la misma región en las coronas circundantes. Estas diferencias disponen a gran parte del margen denticulado distal de la quinta corona por debajo del margen denticulado mesial de la sexta corona, como también al primer dentículo mesial de la quinta corona por debajo del último dentículo distal de la cuarta. Estas características permiten inferir que la quinta corona está dispuesta por debajo del resto de las coronas y también por debajo del margen alveolar, tratándose de una corona de recambio en pleno proceso de emergencia. La identificación de coronas de reemplazo y la forma en que los heterodontosáuridos cambian su dentición fue tema de debate durante varios años (Thulborn 1974, 1978; Hopson, 1975, 1980; Gow, 1975; Butler *et al*., 2008b, 2012; Norman *et al*., 2011c; Porro *et al*., 2011; Sereno, 2012), una temática no mencionada en *Manidens condorensis* que será posteriormente abordada.

El resto de la hilera dentaria no está preservada, aunque existe una corona aislada asociada a este material, la cual preserva parte de la raíz como elemento corpóreo y el resto del elemento grabado en la roca, estando apicalmente incompleta. Morfológicamente, esta corona aislada asemeja a las coronas de *Manidens condorensis* (*e.g*., asimetría mesiodistal según el ápice, presencia de una cavidad mesial, dentículos

distales orientados distalmente), y sus proporciones podrían relacionarse a la porción media de la hilera dentaria (Becerra *et al*., 2014). Por otro lado, la presencia de la raíz completa asociada a la corona no suele ser un hallazgo normal entre las coronas aisladas de *Manidens condorensis*, por lo que su presencia podría estar indicando que no se trata de una corona de recambio, sino que fue tafonómicamente separada del dentario. Al estar asociada a un dentario, esta corona podría ser una de las coronas faltantes posterior a la sexta corona postcaniniforme, y aunque las mencionadas características hacen tentativa la idea de que se trate de uno de los dientes ausentes del dentario, no puede asociarse al mismo de forma concluyente.

3.5.4- Elementos del postcráneo:

3.5.4.1- Vértebras dorsales (Fig. 3.46). — Entre los fósiles asociados al dentario, existen porciones expuestas de al menos cinco vértebras desarticuladas pero agrupadas en un extremo del espécimen, con dos de ellas que podrían estar en articulación. Todas las vértebras están seccionadas a distintos niveles por la fractura que separó la roca original en dos mitades. De esta forma, solo puede describirse la anatomía parcial de cada vértebra en base a lo expuesto a ojo desnudo. En vista general, se observa que una de las vértebras (MPEF-PV 3808-v1) está preservada en molde lateral por un lado (MPEF-PV 3808b), mientras que la mayoría del material fósil quedó en la otra mitad de la roca (MPEF-PV 3808a). La siguiente vértebra expone en parte el canal medular relleno de sedimento y está seccionada en corte oblicuo (MPEF-PV 3808-v2) y parcialmente encimada con la siguiente vértebra (MPEF-PV 3808-v3), la cual muestra estar seccionada longitudinalmente a la altura de los procesos trasversos. De las vértebras restantes, solo una de ellas (MPEF-PV 3808-v4) está seccionada en un plano cercano al transversal, exponiendo parte del centro vertebral y del arco neural



[Figura 3.46- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3808, detalle de las vértebras dorsales asociadas en el lado 3808a (2, 4, 5, 8) y 3808b (1, 3, 6, 7). Abreviaturas: ben, base de la espina neural; lam, lámina; ped, pedículo; v1-v4, vértebras 1-4; zpof, zigapófisis. El resto de las abreviaturas fueron mencionadas en figuras anteriores. Escala equivale a 1cm.]

(incluyendo una visión del canal medular), mientras que la vértebra restante (MPEF-PV 3808-v5) solo está representada por uno de los procesos transversos que está parcialmente expuesto. En la mitad correspondiente al molde, la vértebra v1 muestra una fiel impronta de la anatomía lateral del centro vertebral y la espina neural, junto con fragmentos de hueso de ambas zigapófisis, un borde de la espina neural y parte del margen prominente de la articulación intervertebral. Parte del molde se perdió debido a

que uno de los golpes que dividió la roca fue realizado en las cercanías de esta vértebra. Del otro lado, la mitad opuesta preservó únicamente al resto del centro vertebral y la parte del arco neural por detrás del canal medular relleno de sedimento. En esta mitad, gran parte del arco y la espina neural no están preservados, aunque si está preservado su molde en la roca. El centro vertebral es subcilíndrico, levemente comprimido lateralmente cercano a la mitad, con la cara articular expuesta plana, y podría afirmarse que el centro vertebral se expande levemente hacia las caras articulares al considerar el margen de la superficie articular, tomando una forma de carretel. El centro vertebral está expuesto solo en vista dorsolateral, no puede caracterizarse la vista ventral del mismo con base en el fósil expuesto. La espina neural preservada asemeja en altura al centro vertebral. Debido a que los márgenes de la misma no están expuestos, no puede caracterizarse mucho más de su morfología. Como única característica que puede observarse, la preservada zigapófisis se proyecta por encima del centro vertebral, aunque no puede dilucidarse si se trata de una prezigapófisis o una postzigapófisis. La presencia de procesos transversos en esta vértebra no puede confirmarse, pero con seguridad se encuentran incluidos en la roca, y no pueden apreciarse a simple vista. Como un rasgo interesante de esta vértebra, se observa a simple vista la existencia de una profunda sutura entre el centro vertebral y el arco neural, una característica que podría dar idea sobre el estadío ontogenético del espécimen.

La vértebra v2 expone un arco neural seccionado en dos mitades, mostrando así al canal medular relleno de sedimento. En uno de los lados de la roca (MPEF-PV 3808b) puede verse parte de uno de los pilares que limitan lateralmente al canal medular, comúnmente denominado *pedículo*. Ventralmente, el pedículo está seccionado debido a que comunica con el límite de la roca. Dorsalmente sobre este pilar lateral del canal medular, un proceso dirigido a un ángulo cercano al perpendicular se ensancha,

siguiendo la orientación del canal medular. Debido a que toma una orientación en el mismo plano que el canal medular, este proceso es aquí interpretado como una zigapófisis y no como un proceso transverso. Dorsal a la zigapófisis preservada puede verse que el tejido óseo continúa hacia la base de la espina neural, este pilar óseo que cierra el cuarto dorsal del canal medular es comúnmente llamado *lámina*, prolongándose desde la base del proceso transverso hasta la base de la espina neural. En este caso, no hay indicio alguno de la presencia de un proceso transverso, debido a que está cubierto por la roca. Dorsal a la lámina, parte de la base de la espina neural queda expuesta, aunque el resto de la misma está incluido en la roca y por debajo de la vértebra subsiguiente. En esta mitad de la roca, solo el molde de la lámina opuesta a la descripta está preservado, moldeando en este caso a los límites del canal medular relleno de sedimento. El lado opuesto de la roca (MPEF-PV 3808a) preserva el molde en negativo de la lámina mencionada, por lo que no hay un resto corpóreo fosilizado para esta porción de la vértebra. De cualquier forma, su extensión ventral comunica con una lámina de hueso que se dirige hacia el interior de la roca de manera perpendicular al canal medular, pudiendo estar representando a un proceso transverso que se introduce en la roca. Ventral a la base del proceso transverso, el hueso vuelve a aparecer para formar parte del pedículo, el cual termina por truncarse con una fractura marcada por el final de la roca. En esta parte del espécimen, parte del molde del centro vertebral puede verse por debajo de pedículo fragmentado, en lo que parece el punto más dorsal del margen articular anterior y posterior del centro vertebral. En esta vista, es evidente el mencionado centro vertebral angosto en su punto medio y ensanchado llegando a las caras articulares, en base al molde en la roca y también al punto más ventral preservado de los pedículos. Como en la vértebra v1, no puede diferenciarse en anterior y posterior con base en la porción expuesta del elemento.

La vértebra v3 expone gran parte de los procesos transversos, dado que se trata de una vértebra seccionada longitudinalmente en el plano que cruza a través de los mismos. Esta sección divide a la vértebra en una porción dorsal (MPEF-PV 3808b), y una porción ventral (MPEF-PV 3808a), y dada la orientación del preservado proceso transverso puede orientarse a la vértebra en anterior y posterior. La vértebra está expuesta de forma simétrica según el plano sagital, con base en la orientación del proceso transverso. La mitad dorsal de la vértebra expone en corte a gran parte del proceso transverso derecho desde su base, solo el extremo distal del mismo está preservado sin ser seccionado e incluido en la roca. En la base del mencionado proceso transverso y posicionado anteriormente, una cara plana quedó grabada en la roca y preserva solo parte del tejido óseo asociada a ella. La presencia de un proceso transverso con una cara plana en su base recuerda a la disposición de la parapófisis en el arco neural y en la base del proceso transverso observado en las vértebras dorsales del holotipo de *Manidens* (similar en disposición a la vértebra MPEF-PV 3211-11-v2). La parapófisis está montada sobre un proceso que la separa del arco neural y se continúa posteriormente sobre la base del proceso transverso. Una disposición similar fue mencionada también entre las vértebras D6-D8 de *Hypsilophodon* (Galton, 1974a) y *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980, Galton, 2014), en la vértebra D6 de *Othnielosaurus* (Galton y Jensen, 1973), y en menor medida que la D8 de *Dryosaurus* (Galton, 1981). Esta cara plana corresponde al molde dorsal en la roca con parte del fósil del proceso que porta a la parapófisis, la cual está preservada en la otra cara de la roca (MPEF-PV 3808a). En este caso, la presencia de la parapófisis en la base del proceso transverso y proyectado del arco neural puede confirmarse, pero la superficie articular de la parapófisis no está expuesta. Posterior al proceso portador de la parapófisis y como fuera mencionado, el proceso transverso se alza lateralmente,

marcando en su disposición levemente oblicua hacia atrás la polaridad anteroposterior de la vértebra. Posterior y medial al proceso transverso derecho, puede dilucidarse que fragmentos de hueso confluyen en dirección hacia el interior de la roca y conformando una línea de disposición anteroposterior, y junto con el molde expuesto en algunas secciones, permite inferir que se trata de la base de la espina neural. No puede decirse mucho de la anatomía de la espina neural. Hacia el lado opuesto al ya descripto proceso transverso, parte de la base del proceso transverso izquierdo con su correspondiente proceso breve portador de la parapófisis están preservados, seccionados también en el plano longitudinal. Estos procesos mencionados asemejan en disposición a los anteriormente descriptos proceso transverso y parapofisario. Entre ambos procesos parapofisario mencionados, existe una concavidad formando un arco que marca el pasaje del canal neural, seccionado de forma levemente oblicua. Esta sección oblicua de la entrada al canal neural denota que la sección de la vértebra está orientada con cierto ángulo en el plano longitudinal. La cara opuesta de la vértebra descripta (MPEF-PV 3808a) no agrega ningún otro rasgo de la vértebra a lo ya mencionado. Debido a que la sección expone solo parte del arco neural, es evidente la espina neural, zigapófisis y el centro vertebral están incluidos en la roca. Con lo descripto y comparado, se concluye que esta vértebra estaría ubicada entre las posiciones D6-D8 de la región dorsal. De la misma manera, con base a la anatomía de esta vértebra, se asocia de forma preliminar al resto de las vértebras a la región dorsal.

La vértebra v4 corresponde a una sección transversal de una vértebra, en la cual es posible la orientación dorsoventral, pero no la orientación anteroposterior. En la región dorsal de la vértebra y en ambas mitades de la misma (MPEF-PV 3808a y b), puede verse en corte a las bases de las zigapófisis, ambas encontradas no alineadas al centro vertebral, lo que pone en evidencia que la sección tiene un componente oblicuo.

Entre las zigapófisis no hay parte de la espina neural expuesta. En las vértebras dorsales del holotipo de *Manidens* (MPEF-PV 3211), como también en algunas vértebras dorsales de *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980; Galton, 2014), la espina neural no se alza inmediatamente posterior al límite anterior del arco neural, sino que más bien existe un espacio entre el mencionado margen anterior y la base de la espina neural. Asimismo, la base de la espina neural se continúa posteriormente por encima del límite posterior del arco neural, descansando sobre las bases de las postzigapófisis en el holotipo de *Manidens* (ver *Vértebras dorsales* en la descripción del espécimen MPEF-PV 3211). La ausencia de parte de la base de la espina neural junto con las bases de las zigapófisis en esta sección de la vértebra estaría indicando que la vértebra fue cortada por delante de la base de la espina neural, en el espacio entre ésta y las bases de prezigapófisis. Por debajo de las mencionadas, las láminas y pedículos forman el arco vertebral y limitan las paredes del canal medular. Entre éstos, la presencia de procesos transversos seccionados no puede apreciarse, lo que sostiene la inferencia de que el plano de corte de la vértebra pasa en la mitad anterior de la vértebra. El centro vertebral articula con el arco neural sin ninguna interrupción. El centro vertebral está preservado en parte, mostrando ser angosto lateralmente y dorsoventralmente alargado, una sección transversal característica en la región media del centro vertebral. El molde del canal medular en sección tiene una silueta circular y no muestra ningún tipo de deformación. Incluido en el molde del canal medular, un pequeño canal ventral se introduce hacia el centro vertebral. Este canal vascular, cuya apertura es perpendicular a la médula espinal, denominado foramen basivertebral, el cual aloja a la *vena basivertebralis*. Ésta última, reúne la irrigación sanguínea que viene desde el plexo ventral externo (*ventral external plexus*) atraviesa al centro vertebral desde los forámenes vasculares laterales y ventrales del mismo y los comunica con el plexo ventral interno (*ventral internal plexus*). En

menor medida, los forámenes externos e internos al centro vertebral también abren el paso a canales arteriales e innervación. Ambas mitades del espécimen muestran secciones similares para la vértebra v4 (MPEF-PV 3808a y b), y no existe material faltante para la misma salvo en parte del centro vertebral, el cual fue seccionado por estar en contacto con el límite lateral de la roca.

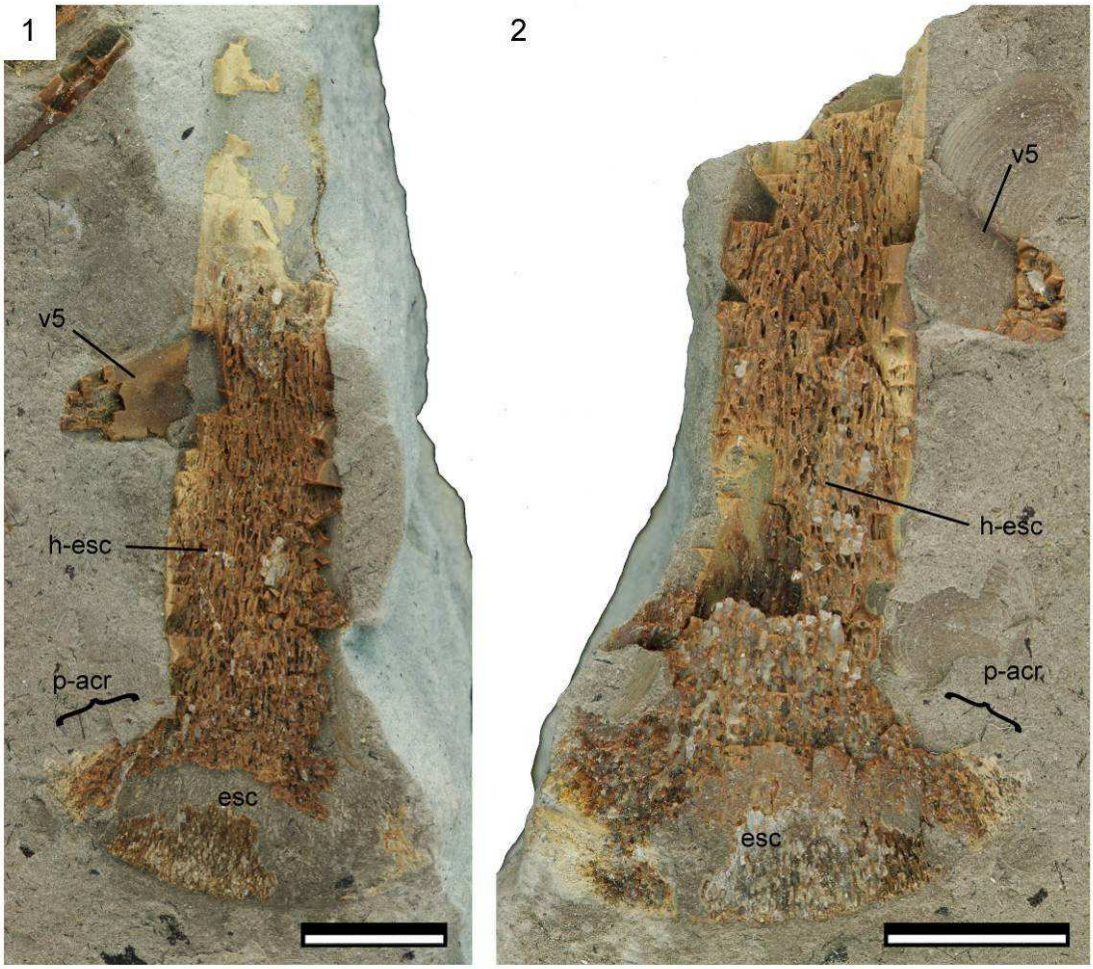
La vértebra v5 expone de la roca únicamente a uno de los procesos transversos (MPEF-PV 3808a), dejando al molde del mismo del otro lado de la roca (MPEF-PV 3808b). Este proceso transverso es similar en morfología a aquel descripto en vértebras dorsales y caudales del holotipo de la especie (MPEF-PV 3211-11).

Visiones comparativas sobre estas vértebras no pueden realizarse disponiendo únicamente de varios planos de sección de un material que no puede extraerse de la roca para su caracterización. A grandes rasgos, las vértebras claramente son mayores en tamaño que aquellas del holotipo de *Manidens* (MPEF-PV 3211). El centro vertebral de la vértebra v1 expone un largo de 10.5 mm, aunque se estima que su largo aproximado podría alcanzar los 12 mm, siendo mayor al largo de las vértebras del holotipo, el cual ronda en los 9.5 mm. Otras mediciones sobre las vértebras expuestas en MPEF-PV 3808 podrían hacer subjetivas las suposiciones acerca del tamaño de ambos especímenes y llevar a comparaciones incorrectas o pobremente fundamentadas, pero gracias a la porción expuesta lateral de centro vertebral se puede dar una visión abarcativa sobre el tamaño de los especímenes con base en el tamaño vertebral. Aquellas diferencias de tamaño entre los dentarios del espécimen MPEF-PV 3211 y 3808 se consolidan con la medición de centros vertebrales. El centro vertebral medido del espécimen MPEF-PV 3808 es aproximadamente un 20% más largo que aquellos del holotipo. Entre las vértebras v4 y v5, existen elementos osificados esbeltos y alargados que recuerdan a las costillas intercaladas a las vértebras en el espécimen MPEF-PV 3211-11. La cara

expuesta de estos elementos fósiles alargados no otorga suficiente información anatómica, mientras que la ausencia de parte de uno de ellos deja al descubierto el molde en la roca. Este molde evidencia la presencia de un surco longitudinal al eje del fragmento de hueso, similar a lo observado en costillas de *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980), una característica bien distribuida en ornitópodos (*e.g.*, Scheetz, 1999; Galton, 1974a). En base a su anatomía alargada y la presencia de un surco longitudinal se infiere que los mencionados elementos son fragmentos de costillas. Ambos fragmentos de costillas exponen su anatomía pobremente, con los extremos proximal y distal de las mismas fracturados.

3.5.4.2- Escápula (Fig. 3.47). — Por encima de la vértebra v5, representada por un proceso transverso que se introduce en la roca, un hueso alargado y plano está preservado. Este elemento está seccionado según un plano sagital que lo divide aproximadamente en una mitad medial y la otra lateral. La silueta de este elemento recuerda anatómicamente a una escápula, por lo que se le refiere esta identidad al elemento. Proximalmente, la superficie del hueso está parcialmente expuesta, mientras que la sección se hace profunda a lo largo de la hoja escapular, y la región distal está parcialmente representada por un molde en la roca. El extremo distal de la hoja escapular no está preservado, ya que distalmente la escápula quedó expuesta al borde de la roca y este extremo se perdió. A juzgar por la ausencia de fuertes rasgos morfológicos por parte del cuerpo principal de la escápula, se estima que la superficie expuesta corresponde a la cara medial de la escápula. La superficie articular escápulo-coracoidea se curva dorsalmente hacia atrás para dar lugar a un proceso acromial que es breve en desarrollo dorsal, mientras que hacia la región glenoidea el hueso alcanza el final antes de llegar a la superficie articular, por lo que la cavidad glenoidea no está preservada.

Desde el extremo dorsal del proceso acromial, la silueta de la escápula se cierra hacia la base de la hoja escapular en una curva de forma transicional, aunque la llegada a la base de la hoja escapular forma un ángulo abrupto. Esta curva que une la base de la hoja escapular con el proceso acromial forma un ángulo más pronunciado que en *Heterodontosaurus*, y difiere significativamente de *Tianyulong*. En las especies mencionadas, el proceso acromial y la base de la hoja de la escápula se unen por una línea cóncava dorsalmente y poco curvada en *Heterodontosaurus*, y prácticamente recta en *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009; Galton, 2014). La línea dorsal de la hoja escapular, en su región preservada, muestra ser dorsalmente convexa desde la base, contrario a lo observado en los heterodontosáuridos *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009; Sereno, 2012) y *Heterodontosaurus* (Santa Luca 1980; Sereno, 2012; Galton, 2014). En los mencionados taxones, la porción basal de la hoja escapular sigue transicionalmente al cambio desde el proceso acromial y forma una silueta más bien cóncava dorsalmente. Distalmente, no puede diferenciarse la existencia de una expansión de la hoja escapular, como en *Heterodontosaurus* (*e.g*., Santa Luca, 1980), *Stormbergia* (Butler, 2005), *Eocursor* (Butler, 2010), *Lesothosaurus* (SAM-PK-K 1106, observación fotográfica), o si mantiene su espesor distalmente, como se estima en *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009), en el saurisquio basal *Herrerasaurus ischigualastensis* (Sereno, 1994), y en el terópodo basal *Tawa hallae* (Nesbitt *et al*., 2009). El margen ventral de la escápula se curva transicionalmente desde el límite de la cavidad glenoidea y hacia la hoja escapular. El cambio de pendiente en la base de la hoja escapular es menos pronunciado que en el margen dorsal. Cerca del final del tercio proximal de la hoja escapular, el margen ventral se vuelve recto, una característica que continúa hasta el extremo distal de la misma. A grandes rasgos, la hoja escapular se hace más esbelta distalmente. Esta característica, al menos la mitad proximal de la hoja escapular, preserva más similitud



[Figura 3.47- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3808, detalle de la escápula en el lado 3808a (1) y 3808b (2). Abreviaturas: esc, escápula; h-esc, hoja escapular; p-acr, proceso acromial; v5, proceso transverso expuesto de la vértebra 5. Escala equivale a 1cm.]

con *Tianyulong* que con *Heterodontosaurus* (Zheng *et al*., 2009; Sereno, 2012; Galton, 2014). En comparación con *Tianyulong* y el resto de los saurisquios y terópodos mencionados, la hoja escapular es similar a los mismos en la ausencia de curvatura, pero es más amplia dorsoventralmente en comparación. Por otro lado, la comparación de la escápula del espécimen MPEF-PV 3808 con aquella porción preservada del espécimen holotipo de la especie *Manidens condorensis* MPEF-PV 3211 es relativamente conflictiva. En el holotipo, están expuestas y mejor preservadas la cavidad glenoidea y la cara lateral de la escápula, junto con la articulación escápulo-coracoidea, mientras

que en el espécimen MPEF-PV 3808, está expuesta la superficie medial de la escápula, incluyendo el proceso acromial y toda la hoja escapular. Esto solo deja a comparación la diferencia en tamaño relativo entre ambos elementos, basados en la extensión de la línea de sutura escápulo-coracoidea preservada. En el caso del espécimen holotipo MPEF-PV 3211, la línea de sutura escápulo-coracoidea preservada (desde el punto más profundo de la cavidad glenoidea y hasta la porción expuesta más dorsal) alcanza una extensión de 4,77 mm. En el espécimen MPEF-PV 3808 (desde el extremo dorsal del proceso acromial hasta el punto más ventral preservado), toma un valor en longitud de 16,06 mm. Comparativamente, podría decirse que esta diferencia, de al menos cuatro veces el largo de la sutura escápulo-coracoidea, se condice con la mención general de que el espécimen MPEF-PV 3808 es más grande que el espécimen MPEF-PV 3211, aunque claramente no corresponde a una medida fiable para afirmar que el espécimen 3808 es cuatro veces más grande que el 3211.

3.6- DISCUSIÓN

3.6.1- Redescripción de la especie *Manidens condorensis*:

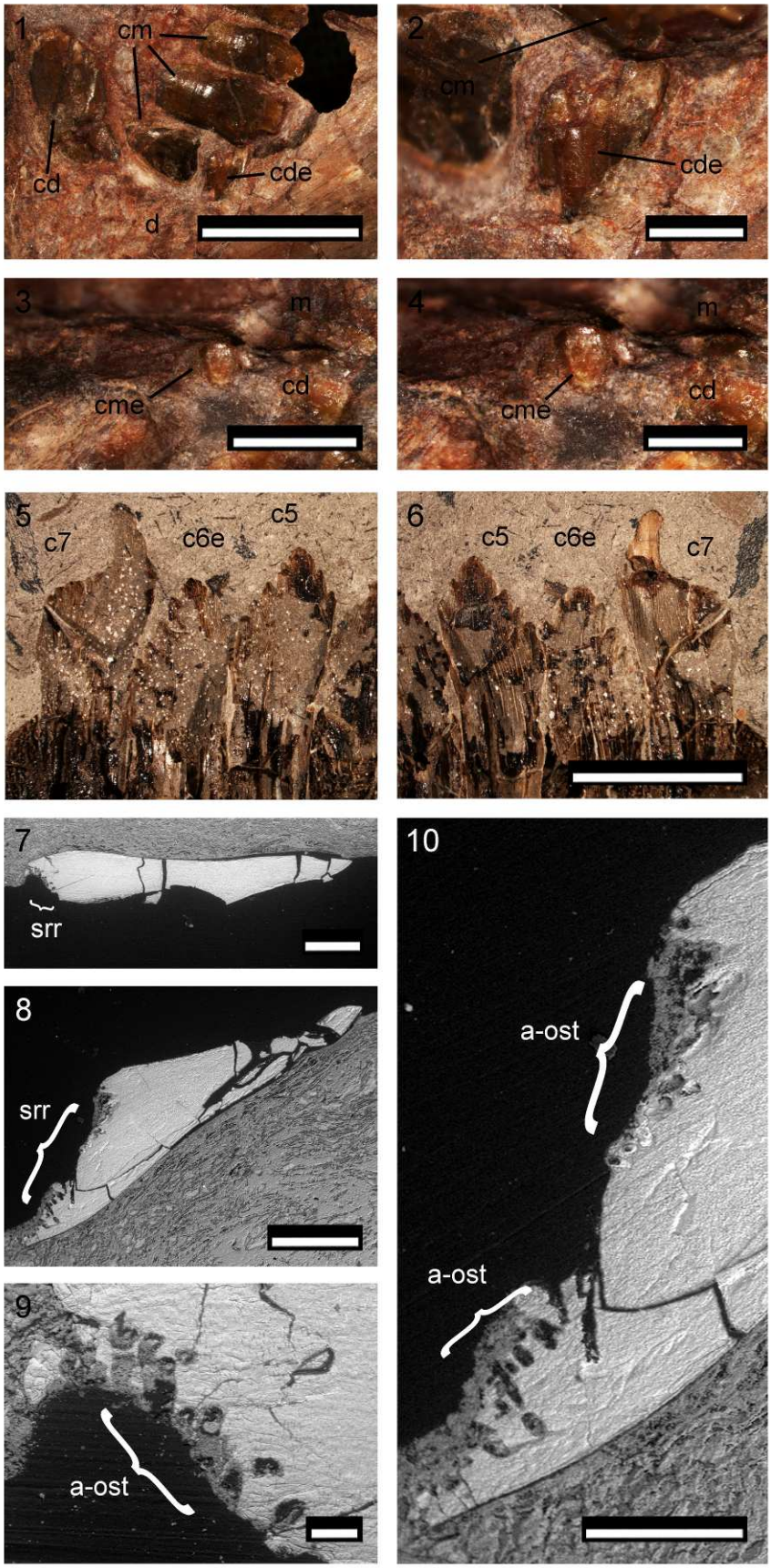
3.6.1.1- Observaciones generales. — La redescripción en detalle del espécimen holotipo de la especie MPEF-PV 3211, en conjunto con la caracterización de nuevos especímenes referidos a *Manidens condorensis* amplió considerablemente el conocimiento de la especie. Esto incluye no solo una nueva y más detallada visión de la anatomía de *Manidens* (identificando las distintas zonas de inserción para la musculatura mandibular), sino también la corrección de algunas características previamente establecidas (Pol *et al*., 2011a).

En primer lugar, la descripción en detalle del espécimen MPEF-PV 3211 permitió identificar y caracterizar elementos del cráneo y postcráneo que habían pasado desapercibidos en la descripción original del espécimen realizada por Pol *et al*. (2011a). Así, esta caracterización identifica al premaxilar derecho, al supraorbital derecho, al lacrimal derecho, ambos prefrontales, al pterigoides derecho, al cuadrado izquierdo en articulación con el cuadradoyugal izquierdo y el articular, al paraesfenoides y asignaciones dudosas al laterosfenoides y parietal para el cráneo. En conjunto, algunos elementos del postcráneo fueron identificados gracias a una más profunda observación del material disponible. Aunque un conteo exacto de las vértebras cervicales y dorsales no es presentado en la breve descripción de por Pol *et al*. (2011a), aquí se identifican y se describen en detalle dos vértebras cervicales, seis vértebras dorsales, seis sacras y dos caudales. Cabe destacar que también la anatomía e histología de las costillas de *Manidens condorensis* es abordada en este trabajo doctoral, con conclusiones que llevan a inferir un crecimiento acelerado y un estadío sexualmente inmaduro para el espécimen.

En segundo lugar, algunas correcciones fueron realizadas de la descripción original en cuanto a la identificación y orientación de algunos elementos del cráneo. Se logró identificar la extensión completa de los nasales y su contacto tanto con los frontales como los prefrontales, algo que no fue identificado en la descripción preliminar del espécimen. Asimismo, el maxilar fue reorientado siguiendo varias líneas de evidencia relacionadas a la anatomía del maxilar y de las coronas dentarias presentes en el mismo. La identidad del supraorbital mencionada por Pol *et al*. (2011a) es ahora considerada como dudosa, debido a la identificación de un supraorbital en posición natural en el espécimen MPEF-PV 3211.

Tercero, algunas correcciones fueron realizadas a la caracterización del material fósil, incluyendo características de gran importancia para el espécimen como características autapomórficas de la especie. Entre estas, la presencia de una fenestra mandibular es confirmada, la presencia de una fosa antorbital es delimitada anteriormente en el maxilar, y la dentición maxilar y la anatomía de todos los huesos mandibulares es abordada, incluyendo al complejo proceso retroarticular. Siguiendo, la identidad de la fenestra posttemporal es reinterpretada como un remanente del pasaje craneocuadrático, un canal vascular occipital que llevaría el tronco principal del nervio facial, la arteria orbitotemporal y la vena cefálica lateral, siguiendo las nuevas interpretaciones realizadas en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011). Asimismo, el foramen posttemporal es inferido como ubicado entre el proceso paroccipital, el supraoccipital y el parietal, formando un pasaje para la vena *capitis dorsalis*, como fuera concluido para el mencionado taxón. En el yugal, el proceso postorbital del yugal fue descripto como un proceso más bien recto en vez de curvado en dirección posterior, como también se consideró que la presencia de un proceso lateral del yugal era una interpretación demasiado simple en relación a su variación entre los especímenes de *Heterodontosaurus* (Sereno, 2012), ambas características autapomórficas que fueron reinterpretadas. Otras trece nuevas autapomorfías resultaron de la descripción en detalle del holotipo MPEF-PV 3211 y del material referido MPEF-PV 3808, de las cuales nueve corresponden al cráneo, tres a la dentición y una relacionada al postcráneo.

La detallada caracterización aquí realizada en el espécimen MPEF-PV 3211, en conjunto con la descripción de los especímenes referidos a la especie *Manidens condorensis*, llevaron a la reinterpretación de las codificaciones realizadas por Pol *et al*. (2011a), en base a una matriz de caracteres extendida a la versión utilizada por los citados autores (ver Capítulo 8, Filogenia).



[Figura 3.48- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3211 (1-4), MPEF-PV 3808 (5-6) y MPEF-PV 10862 (7-10), ambos lados de una sección longitudinal. Imágenes de coronas en erupción en el

dentario (1-2) maxilar (3-4) de 3211, una corona en erupción en el dentario de 3808 y rastros de reabsorción de la raíz en una sección longitudinal de la corona aislada 10862. Abreviaturas: a-ost, rastros de actividad de los osteoclastos en la reabsorción de la raíz; c6e, corona 6 del dentario en erupción; srr, señales de reabsorción de la raíz. El resto de las abreviaturas fueron presentadas en figuras anteriores. Escalas equivalen a 5mm en 1 y 5-6, 2mm en 3, 1mm en 2, 4 y 7-8, 0.5mm en 10 y 0.1mm en 9.]

3.6.2- Comparación entre especímenes referidos a la especie *Manidens condorensis*:

3.6.1.1- Dientes de recambio en Manidens condorensis (Fig. 3.48). — Desde la ausencia completa de recambio de coronas en *Heterodontosaurus* (Crompton y Charig 1974), las hipótesis de reemplazo dentario en heterodontosáuridos vieron sus inicios con las inferencias realizadas por Gow (1975), Hopson (1975) y Thulborn (1978). En estas hipótesis, Gow (1975) estimó un reemplazo en olas hacia atrás en *Lanasaurus scalpridens*, similar a *Lesothosaurus* (Thulborn 1971b), con ciclos de reemplazo en tripletes y limitados a los estadíos tempranos del crecimiento, refiriendo un reemplazo similar para el resto de los heterodontosáuridos. Una inferencia similar es también realizada por Hopson (1975) en el holotipo de la especie *Lycorhinus angustidens*, explicado por la presencia de múltiples y desordenadas facetas de desgaste en las coronas del maxilar (para *Lanasaurus*) y del dentario (para *Lycorhinus*). Hopson (1975) no solo refiere un reemplazo tipo *Zahnreihen* en los especímenes supuestamente inmaduros de *Lanasaurus* y *Lycorhinus* (como en reptiles; Edmund, 1960), sino que relaciona a la ausencia de un reemplazo en los especímenes de *Heterodontosaurus* con una edad avanzada para los mismos, asociado a un cese del recambio en individuos adultos. Thulborn (1978), descarta las hipótesis de reemplazo presentadas por Hopson (1975) y Gow (1975) y estima que los heterodontosáuridos pasaban por un período de estivación en donde hacían un recambio completo de la dentición en las mejillas, durante la estación seca del año en donde el material vegetal sería escaso. El autor basaba estas inferencias en la interpretación de una faceta de desgaste única y extensa

en todas las coronas de la hilera dentaria en *Heterodontosaurus* y *Lycorhinus* (NHMUK A100), que parecían desgastarse como una unidad completa, y no como una hilera de dientes desordenadamente integrada en cuanto a sus facetas de desgaste. En este caso, el patrón de desgaste de la especie *Lanasaurus* es más desordenado, siendo más similar a *Lesothosaurus* que a *Heterodontosaurus* (Thulborn, 1978). La hipótesis de estivación y recambio de toda la hilera dentaria no solo fue descartada (Hopson, 1980), sino que actualmente fueron observadas evidencias de reemplazo dentario en todas las especies de heterodontosáuridos (Sereno, 2012).

Así, fueron observadas coronas en erupción en *Echinodon* (Sereno, 2012; fig. 13-14, 18), *Tianyulong* (Sereno, 2012; fig. 22-23), el heterodontosáurido de Kayenta (Sereno, 2012; fig. 9b), y *Fruitadens* (Butler *et al*, 2010, 2012; fig. 2-7), con coronas de reemplazo entremezcladas con coronas funcionales en la hilera de dientes (Sereno, 2012). También, coronas de reemplazo en erupción fueron observadas en *Abrictosaurus* (Sereno 2012; fig. 33) y *Pegomastax* (Sereno, 2012; fig. 86) entre los heterodontosáuridos con dentición más derivada, y fueron reportadas coronas de reemplazo con disposición alternada en la dentición maxilar y mandibular de un espécimen juvenil de *Heterodontosaurus* (Sereno, 2012; fig. 41, 45–52). Evidencias de un reemplazo activo en especímenes adultos de *Heterodontosaurus* no fue confirmada, y aunque la hipótesis del cese o decrecimiento en el reemplazo en los adultos de la especie se sostiene (SAM-PK-K337, SAM-PK-K1332; Sereno, 2012), existen evidencias de que la dentición de estos especímenes posee un desgaste diferencial, sugiriendo un tiempo de erupción distinto. Similares características son confirmadas para la dentición maxilar de *Lanasaurus* (Gow, 1975, 1990) y *Lycorhinus* (Hopson 1975, 1980). Las evidencias de reemplazo dentario llevan a suponer que existe un

reemplazo alternado de las coronas, sin interrupción de la función masticatoria, en todas las especies de Heterodontosauridae.

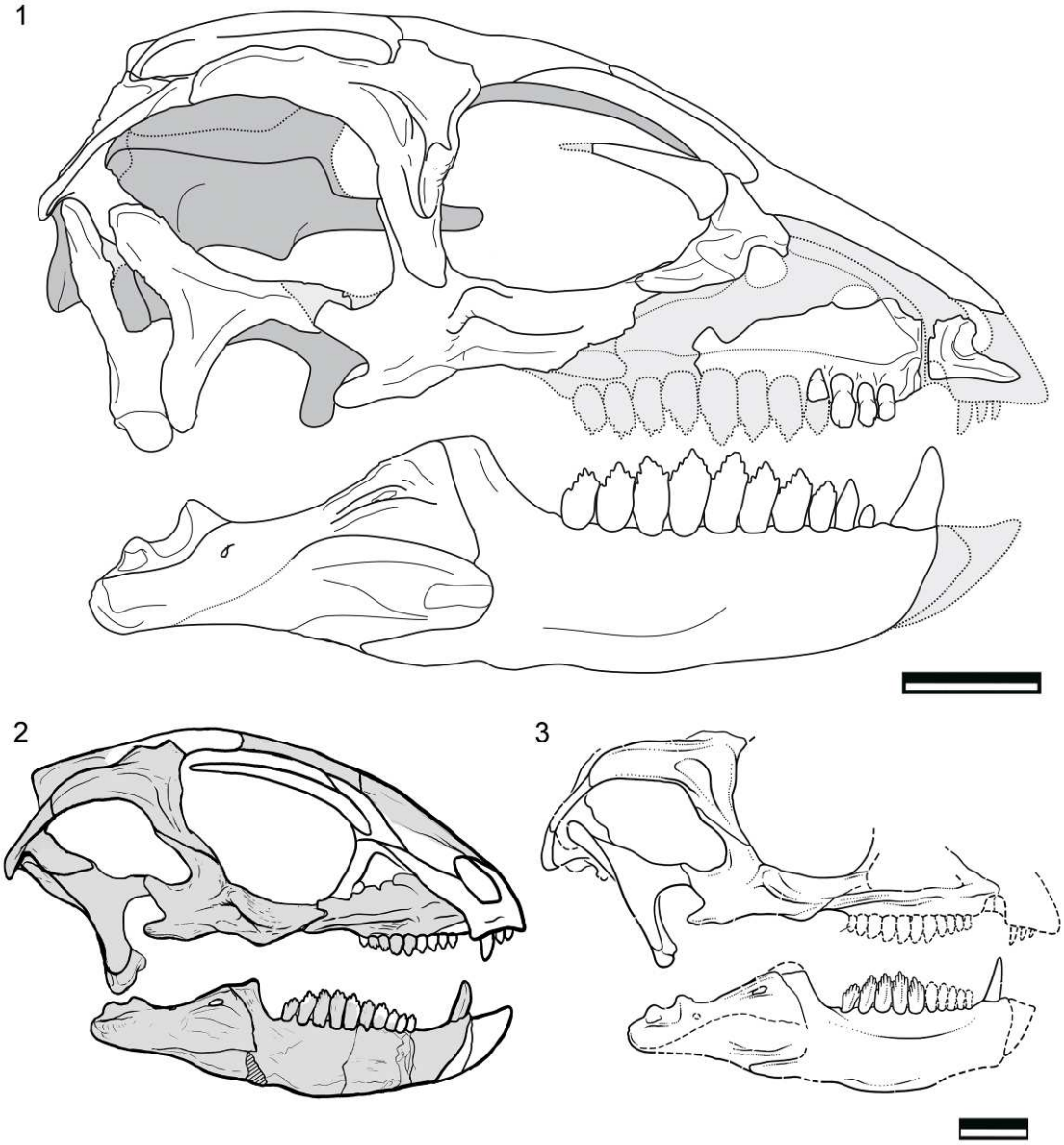
Entre los heterodontosáuridos, la descripción en detalle de la dentición de *Manidens* ya fue abordada (Becerra *et al*., 2014), aunque nunca fueron mencionadas evidencias de reemplazo dentario. Para esta especie, dos líneas de evidencia permiten corroborar la existencia de un reemplazo dentario, aunque no puede confirmarse con seguridad el patrón de reemplazo ni el cese del mismo en estadíos adultos. La presencia de coronas aisladas referidas a la especie *Manidens* es bien conocida (Becerra *et al*., 2014). Entre las diez coronas aisladas referidas por los autores a *Manidens*, solo dos de ellas preservan la raíz (MPEF-PV 3816 y 3814) y una de ellas está fracturada en la base (MPEF-PV 3810). Las siete coronas restantes preservan una superficie basal cóncava e incidida en la corona en vez de una raíz (MPEF-PV 3811, 3812, 3813, 3815, 3818, 3819 1718, 1719 y 1786). Asimismo, otras coronas que serán posteriormente descriptas (Capítulos 6 y 7, Coronas Aisladas y Microestructura del Esmalte, respectivamente), muestran una irrefutable evidencia de reabsorción de la raíz previo a la caída de la corona. Los especímenes MPEF-PV 10862 y 10863, que fueron seccionados para la descripción de la microestructura del esmalte, poseen una superficie basal cóncava que en corte muestra claros indicios de reabsorción. En estas coronas, el trabajo de reabsorción de la raíz por parte de células del cuerpo que atacaron parte del diente (*e.g.*, odontoclastos) previo al recambio dentario es evidenciado por la presencia de pequeñas cavernas que inciden en la dentina de la corona. En total, diez de las trece coronas aisladas referidas a la especie *Manidens* muestran evidencias de reabsorción de la raíz, lo que indica que corresponden a coronas que fueron reemplazadas en la hilera de dientes. Curiosamente, las coronas que muestran indicios de reabsorción de la raíz, también exponen distintos grados de desarrollo de facetas de desgaste. Entre éstas,

pueden verse coronas deciduas carentes de facetas de desgaste (*e.g.*, MPEF-PV 3815, 3814), coronas con desgaste solo en el esmalte (*e.g.*, MPEF-PV 3811), coronas en las que el desgaste alcanza al esmalte y la dentina (*e.g.*, MPEF-PV 3812, 3813, 1786) y finalmente, coronas de desgaste excesivo en las que la forma de la corona es reconocida difícilmente (MPEF-PV 10867, único espécimen). La frecuencia en encontrar coronas levemente desgastadas y anatómicamente funcionales con indicios de reabsorción de raíz en comparación con las completamente desgastadas permite inferir que el recambio de las coronas sería realizado por su excesivo desgaste. Entonces, la reabsorción de las raíces en coronas aisladas de *Manidens* constituye la primera evidencia de un recambio de coronas dentarias, la cual con frecuencia ocurriría previa a la finalización de la vida funcional de las coronas.

En segundo lugar, existen dos características en la dentición del holotipo de la especie de *Manidens* (MPEF-PV 3211) y del espécimen referido a la especie que preserva un dentario (MPEF-PV 3808) asociadas al recambio de la dentición. En el holotipo de la especie, la presencia de coronas con distinto grado de desarrollo de las facetas de desgaste corresponde a una nueva visión encarada en este trabajo doctoral. En el dentario derecho de MPEF-PV 3211, puede apreciarse que las últimas tres coronas de la hilera de dientes muestran un distinto grado de desarrollo de facetas de desgaste. En las mencionadas, la corona más anteriormente posicionada carece de desarrollo de facetas de desgaste, incluso todavía portando las crenulaciones del esmalte en el margen de corte de los dentículos. Posteriormente, la siguiente corona posee una extensa faceta de desgaste afectando al margen y la cara distal de la misma, la cual también está alterada y fracturada por procesos tafonómicos. Finalmente, la última corona del dentario muestra un desgaste breve de la base del dentículo más distal, junto con un daño en la región apical de la corona que podría estar enmascarando el desarrollo de

mínimas facetas de desgaste. Este desarrollo desigual de facetas de desgaste en la dentición de *Manidens condorensis* concuerda con lo observado en las especies *Lanasaurus*, *Lycorhinus* y *Heterodontosaurus*, características asociadas a la persistencia de coronas en la hilera de dientes con distintos tiempos de erupción. Bajo esta interpretación, las coronas más desgastadas también son las más antiguas en la dentición. Asimismo, tanto el espécimen MPEF-PV 3211 como MPEF-PV 3808 muestran coronas de recambio en erupción. En la descripción de la dentición del holotipo de *Manidens* se mencionó que la última corona del dentario izquierdo y la corona más posterior del maxilar derecho del espécimen, eran coronas en erupción. Debido a que se trata de las últimas coronas tanto en el maxilar como en el dentario, no puede asegurarse que se trate de coronas asociadas al recambio dentario o al incremento en largo posteriormente de la hilera de dientes por erupción de coronas que se ajusta al crecimiento ontogenético del dentario y el maxilar (*e.g.*, Butler *et al*., 2008b). Finalmente, la presencia de una corona en erupción en el espécimen MPEF-PV 3808 entre coronas de una familia dentaria más antigua corresponde a una evidencia contundente de recambio dentario en *Manidens*.

Con base en las mencionadas evidencias en las coronas aisladas y las hileras de dientes preservadas en los especímenes asociados a *Manidens condorensis*, se infiere la existencia de un recambio dentario. La presencia de coronas con un desgaste diferencial es indicio de la permanencia de coronas de distinta antigüedad en la hilera dentaria. En esta temática, la presencia de una corona sin desgaste seguida por una corona de desgaste excesivo y luego por una corona de desgaste moderado en MPEF-PV 3211, podría estar indicando un recambio dentario en olas con dirección posterior, similar a *Lycorhinus* y *Lanasaurus* (Gow, 1975, 1990; Hopson, 1975). Por otro lado, la presencia de una corona en erupción entre dos coronas que parecen pertenecer a la misma familia



[Figura 3.49- *Manidens condorensis*, reconstrucción del cráneo de la especie considerando el material fósil representado por el espécimen MPEF-PV 3211 y la información sobre la dentición y forma del dentario otorgada por el espécimen MPEF-PV 3808. 1, Reconstrucción del cráneo realizada con base en los conocimientos abordados en este trabajo doctoral; 2, *Manidens condorensis*, reconstrucción del cráneo realizada por Pol *et al*. (2011); *Manidens condorensis*, reconstrucción del cráneo realizada por Sereno (2012). Escala equivale a 1cm. En 1, regiones en gris claro incluye huesos reconstruidos y regiones en gris oscuro a huesos preservados ubicados en segundo plano.]

dentaria en MPEF-PV 3808, hace más verosímil la hipótesis de un recambio de coronas alternado, como el que Sereno (2012) refiere para Heterodontosauridae. Se concluye en

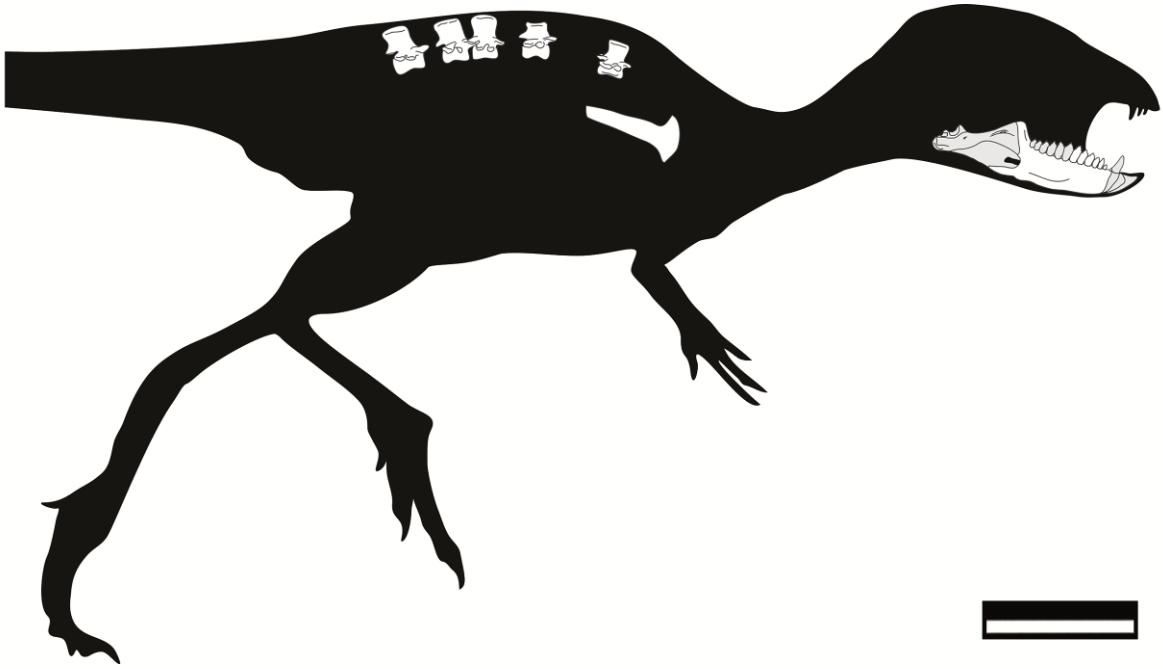
este segmento que existen evidencias de recambio dentario en la especie *Manidens condorensis*, aunque el patrón de recambio podría ser en olas o alternado dependiendo de la interpretación, y la existencia de un cese del mismo en el estadío adulto de la especie queda inconcluso por falta de evidencia.

3.6.2.2- Dentición completa del dentario (Fig. 3.49). — En base a la descripción presentada puede reconstruirse la dentición hipotética del dentario, la dentición del maxilar solo muestra indicios de una heterodoncia de tamaño en las coronas y solo puede asumirse que esta dentición es morfológicamente similar a las coronas del dentario (Fig. 3.49). A grandes rasgos, la dentición del dentario inicia con una corona caniniforme conspicua y recurvada, similar al heterodontosáurido de Kayenta y a otros heterodontosáuridos derivados excepto *Abrictosaurus* (*e.g.*, Sereno 2012; Becerra *et al*., 2014). Contrario a lo descripto para *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012) y *Echinodon* (Sereno, 2012), la existencia de una corona reducida anterior al diente caniniforme no puede corroborarse. La segunda corona del dentario es reducida en tamaño, subcónica y carente de rasgos morfológicos, similar a la primer corona del dentario en *Abrictosaurus*, en comparación con las coronas más simples pero portando características típicas de la dentición preservadas en el resto de los heterodontosáuridos (*e.g.*, constricción en la base marcada, dentículos marginales, etc.). La tercera corona del dentario posee una característica forma de daga, un caniniforme reducido encontrado en la dentición de la mejilla, la cual es similar a la segunda corona de *Abrictosaurus* y a la segunda y tercer corona en el heterodontosáurido de Kayenta, algo ausente en el resto de los heterodontosáuridos. Desde la cuarta corona en adelante la dentición porta las características y heterodoncia en tamaño y proporciones típicas descriptas en la especie (Becerra *et al*., 2014). Vale la pena destacar que la cuarta

[Figura 3.50- *Manidens condorensis*, reconstrucción del cráneo y postcráneo a escala preservados en espécimen holotipo MPEF-PV 3211. Escala equivale a 5cm. Elementos en gris corresponden a huesos faltantes.]

corona muestra rasgos intermedios entre una corona caniniforme y una corona típica de la mejilla. La mencionada corona muestra una ornamentación marginal reducida en proporción al tamaño de la corona, un dentículo apical dominante en tamaño en comparación a los otros dentículos, una cavidad mesial pobremente desarrollada y una asimetría de la corona menos desarrollada que el resto de la hilera dentaria. Posteriormente, las coronas incrementan su tamaño tanto apicobasalmente como mesiodisalmente, con las últimas coronas del dentario mostrando un decrecimiento en alto apicobasal pero manteniendo la amplitud mesiodistal (*e.g.*, Becerra *et al*., 2014).

3.6.2.3- Estimación de largo corporal en el espécimen holotipo y referidos a Manidens condorensis (Fig. 3.50-3.51). — Sereno (2012) estima el largo del cráneo de especímenes fósiles incompletos de *Fruitadens*, *Tianyulong*, *Echinodon*, *Manidens*, *Pegomastax* y *Abrictosaurus* con base en el largo del dentario, asumiendo que la



[Figura 3.51- *Manidens condorensis*, elementos del cráneo y postcráneo a escala preservados en espécimen MPEF-PV 3808. Escala equivale a 5cm. Elementos en gris corresponden a huesos faltantes.]

proporción de largo del dentario con el largo del cráneo de *Heterodontosaurus* toma un valor constante entre los heterodontosáuridos. En este segmento fue estimado el largo corporal de la especie *Manidens* (MPEF-PV 3211 y MPEF-PV 3808) para su comparación con el resto de los heterodontosáuridos, con base en el largo del dentario desde el punto más anterior preservado hasta el proceso coronoideo (35.19 mm y 40.64 mm, respectivamente). La proporción del largo del dentario comparado con el largo del cráneo en *Heterodontosaurus* (alrededor del 45%, desde la punta anterior del dentario al proceso coronoideo; Sereno, 2012), fue usada para estimar el largo del cráneo en *Manidens*. Considerando que la proporción del largo del cráneo con respecto al largo estimado del cuerpo corresponde a un 11.5% para *Heterodontosaurus* y 14.67% para *Tianyulong*, esta proporción de ambas especies fue utilizada para la estimación del largo corporal. La consideración de dos taxones con tamaño corporal distinto implica largos corporales desiguales (Zheng *et al*., 2009; Sereno, 2012), lo que resulta en estimaciones

TABLA 3.2 - Largo corporal entre los heterodontosauridos

Especies (espécimen)	*L. Dentario*	*L. Cráneo*	*Prop. L. Cráneo/L.C.*	*L. Corporal*	*Referencia*
H. tucki (SAM-PK-K 1332)	51.75	115	11.5	1000	Porro et al., 2011
T. confuciusi (IVPPV 17090)	x	65	14.4	450	Sereno, 2012
E. becklesii Owen, 1861 (NHMUK 48215)*	28	62.22	11.5-14.4	432.08–541.04	Sereno, 2012
F. haagarorum Butler et al., 2010	x	x	x	650–750	Butler et al., 2012
P. africanus Sereno, 2012 (SAMPK-K10488)*	33	73.33	11.5-14.4	509.24–637.68	Sereno, 2012
L. angustidens Haughton 1924 (NHMUK A100)*	65	144.44	11.5-14.4	1003.056–1256	Sereno, 2012
Heterodontosáurido de Kayenta (MCZ 9092)*	24	53.33	11.5-14.4	370.35–463.77	Sereno, 2012
M. condorensis (MPEF-PV 3211)*	35.19	78.20	11.5-14.4	543.056–680	Resultados Presentados
M. condorensis (MPEF-PV 3808)*	40.64	90.31	11.5-14.4	627.15-785.3	Resultados Presentados

[Tabla 3.2- Comparación en largo corporal entre los heterodontosáuridos, incluyendo mediciones de largo corporal obtenidas o basadas en la bibliografía citada. Para el resto de las especies consideradas, dos valores de largo corporal fueron estimados basados en las proporciones observadas en *Tianyulong* y *Heterodontosaurus*. Valores expresados en mm. * Largo del dentario considerado un 45% el largo craneano, como en *Heterodontosaurus* (Sereno, 2012)]

corporales ligeramente distintas. Estas estimaciones de largo corporal distintas son tomadas como valores máximos (*Heterodontosaurus*) y mínimos (*Tianyulong*) de largo corporal para ambos especímenes de *Manidens*. La estimación del largo corporal de los especímenes de *Manidens* usando dos especies de proporciones corporales distintas lleva a largos corporales con un valor máximo y un mínimo, similar a las inferencias realizadas en MPEF-PV 3826 (ver Capítulo 5). Siguiendo el mismo método mencionado para *Manidens*, el largo corporal de *Echinodon*, *Pegomastax*, *Lycorhinus* y el heterodontosáurido de Kayenta fueron estimados basados en el largo del dentario y con fines comparativos. Los largos corporales de *Heterodontosaurus*, *Tianyulong* y *Fruitadens* fueron tomados de la bibliografía. Finalmente, el largo corporal del espécimen subadulto de *Abrictosaurus* NHMUK RU B54 será posteriormente estimado y abordado junto con el del espécimen MPEF-PV 3826, con la utilización del largo de los huesos del miembro posterior (ver Capítulo 5).

TABLA 3.3- Estimación de largo corporal en MPEF-PV 10867 (mm)		
	MPEF-PV 3211	MPEF-PV 10867
DBPPrDPPo	24.1	14.37
Largo Corporal Mínimo	543.056	323.81
Largo Corporal Máximo	680	405.46

[Tabla 3.3- Estimación del largo corporal en MPEF-PV 10867. El largo corporal mínimo se refiere al largo corporal en el espécimen MPEF-PV 3211 basado en las proporciones de *Tianyulong*, mientras que el máximo está basado en *Heterodontosaurus*.]

Las estimaciones de largo corporal para los especímenes aquí referidos a la especie *Manidens condorensis* ronda entre los 543.056-680 mm para MPEF-PV 3211 y 627.15-785.3 mm para MPEF-PV 3808. La diferencia en tamaño entre especímenes de *Manidens* era evidente no solo al observar el largo preservado entre los dentarios, sino también considerando las dimensiones de las vértebras dorsales preservadas. Las vértebras dorsales preservadas del espécimen MPEF-PV 3808 muestran un tamaño de al menos un 50% mayor a aquellas del holotipo MPEF-PV 3211, aunque las mismas no están completamente expuestas de la roca. En base a las estimaciones aquí presentadas, el espécimen holotipo de *Manidens* podría haber sido al menos 8-10 cm más pequeño que el espécimen MPEF-PV 3808. Los rangos obtenidos no son tan lejanos en valor, siendo ambos especímenes de heterodontosáuridos de pequeño tamaño. Considerando estas inferencias entre los heterodontosáuridos, el espécimen holotipo de *Manidens* es menor en largo a *Fruitadens*, mientras que el valor de largo corporal del espécimen MPEF-PV 3808 es cercanamente similar a aquel estimado para la mencionada especie (Butler *et al*., 2012). *Manidens*, ya sea comparando el largo del dentario o el largo corporal estimado, es significativamente mayor en largo que *Tianyulong*, *Echinodon* y el heterodontosáurido de Kayenta. El holotipo de la especie de *Manidens* muestra un largo corporal inferido similar a la especie *Pegomastax*, mientras que el espécimen MPEF-PV 3808 es mayor a la mencionada especie. Finalmente, ambos especímenes de

la especie *Manidens condorensis* son significativamente menores en largo corporal estimado a las especies *Lycorhinus* y *Heterodontosaurus*.

La presencia de un ilion completo en el espécimen MPEF-PV 3211, y la estimación de largo corporal previamente realizada para este espécimen permiten también hacer una inferencia similar con el espécimen MPEF-PV 10867. Como fue mencionado anteriormente (ver *Ilion*), si se asume que la variación isométrica de la DBPPrDPPo observada en *Dysalotosaurus* podría haber ocurrido en *Manidens*, entonces podría abordarse una estimación del largo corporal también para el espécimen MPEF-PV 10867 (Tab. 3.3), utilizando esta medida de variación presumiblemente constante en la ontogenia. Así, con unos 323.81-405.46 mm de largo corporal inferido, el espécimen MPEF-PV 10867 es un poco mayor a la mitad del largo estimado para el espécimen holotipo de la especie *Manidens condorensis*, MPEF-PV 3211. Al ser una estimación de largo corporal pobremente fundamentada y realizada bajo múltiples inferencias y supuestos, la estimación del largo corporal en MPEF-PV 10867 no será abordada en otras comparaciones (*e.g.*, Capítulo 4, estimación del largo corporal en MPEF-PV 3826).

3.7- CONCLUSIONES

Diversos temas fueron abordados en profundidad durante la descripción del material fósil asociado a la especie *Manidens condorensis*. La descripción en detalle del holotipo de la especie MPEF-PV 3211 permitió identificar, orientar y comparar todos los elementos preservados del cráneo y postcráneo con especies de Ornithischia en general y dentro de la familia Heterodontosauridae. El conocimiento de la anatomía del cráneo y postcráneo en Heterodontosauridae es pobre debido a la falta de material fósil que represente a las especies referidas a esta familia (*e.g.*, Norman *et al*., 2004c, 2011;

Sereno, 2012), llevando a dos situaciones ciertamente importantes en el desarrollo de esta descripción. En primer lugar, la falta de información anatómica del cráneo y postcráneo en Heterodontosauridae llevo a que gran parte de las comparaciones dentro de esta familia sean enfocadas en *Heterodontosaurus*, la especie más completa de la familia. En segundo lugar, debido a que gran parte de las especies entre los heterodontosáuridos poseen un registro fragmentario, la descripción en detalle de *Manidens* incrementó en gran medida el conocimiento sobre la variación anatómica integrada en esta familia. Asimismo, la caracterización craneana de *Manidens* permite concluir que los rasgos anatómicos relacionados a la mecánica craniomandibular observados muestran un menor desarrollo que aquellos presentes en *Heterodontosaurus*. Las superficies de anclaje para la mayoría de la musculatura mandibular en *Manidens* muestran un menor desarrollo que en *Heterodontosaurus*. El músculo *adductor mandibulae externus superficialis* formaría un paquete muscular menor en tamaño que aquel observado en *Heterodontosaurus*, ya que la fosa mandibular externa, la fosa lateral del postorbital y las crestas laterales del postorbital y el escamosal muestran un menor desarrollo en *Manidens* que en la mencionada especie. El músculo *adductor mandibulae externus medialis* muestra una menos incidida superficie de anclaje tanto en el surangular como en la cara interna de la barra intertemporal formada por el postorbital y el escamosal. Finalmente, el proceso retroarticular más corto y con rasgos menos prominentes permite asumir que la musculatura *depressor mandibulae* no estaba fuertemente desarrollada. Aunque anatómicamente la caja craneana esta preservada de forma fragmentaria, logró identificarse los forámenes para los nervios II, V, el foramen metótico y posiblemente el foramen craneano XII. El resto de la anatomía craneana fue descripta en detalle, mostrando un desarrollo intermedio entre las especies del hemisferio Norte (*Echinodon*, *Fruitadens*, *Tianyulong*) y del hemisferio Sur

(*Heterodontosaurus*, *Lycorhinus*, *Abrictosaurus*), similar a lo concluido por Pol *et al*. (2011a). Con bases anatómicas, las vértebras que componen todas las regiones preservadas fueron identificadas y descriptas en detalle, asignando satisfactoriamente una posición hipotética con base en estos rasgos morfológicos. Aunque no fueron encontradas evidencias histológicas para afirmar la preservación de tendones osificados asociados al esqueleto axial, el trabajo histológico permitió observar una remodelación y formación de tejido secundario perimedular, y corroborar la ausencia de un Sistema Fundamental Externo, por lo que MPEF-PV 3211 sería un individuo de edad avanzada pero no era sexualmente maduro. La estimación del tamaño para los especimenes MPEF-PV 3211 y MPEF-PV 3808 permite afirmar que *Manidens condorensis* era una especie de pequeño tamaño, aunque variando dentro del rango característico de las especies dentro de Heterotontosauridae. Finalmente, la estimación de un tamaño mayor en MPEF-PV 3808 que en MPEF-PV 3211 justifica las conclusiones histológicas de que el holotipo de *Manidens* corresponde a un individuo que no llegó a su tamaño adulto, aunque tampoco puede afirmarse que el tamaño inferido para MPEF-PV 3808 corresponda al tamaño adulto.

CAPÍTULO 4: Metatarsos referidos a Heterodontosauridae (MPEF-PV 3826)

4.1- INTRODUCCIÓN

MPEF-PV 3826 incluye a ambos metapodios asociados a varias vértebras caudales desarticuladas con sus arcos hemales y varias falanges aisladas. Los metatarsales articulan proximalmente con sus correspondientes tarsales, y articulan lateralmente entre sí. El espécimen representa un ornitisquio de pequeño tamaño que muestra una combinación de rasgos plesiomórficos entre los ornitisquios en combinación con autapomorfías referidas a los heterodontosáuridos, algunas de las cuales fueron notadas por Santa Luca (1980) para *Heterodontosaurus tucki* y otras nuevas características identificadas en este estudio.

En este segmento fue descripto y comparado el espécimen MPEF-PV 3826 con otros materiales de Ornithischia, haciendo enfoque mayormente en especies de pequeño tamaño y cercanamente emparentadas. También fue descripta la histología del metatarso IV y se comparó la similitud general de las proporciones dentro del metapodio con respecto a los metatarsos de otras especies dentro de Ornithischia a través de un análisis de agrupamientos. Varios análisis comparativos y estadísticos fueron realizados para complementar la descripción morfológica y permitir realizar algunas inferencias paleobiológicas y paleoecológicas. Entre éstos, la estimación del tamaño corporal en base a regresiones lineales compone una temática bien desarrollada y de gran interés paleobiológico de este espécimen. Las interpretaciones morfológicas que pueden tener

validez taxonómica fueron incluidas al análisis filogenético, las cuales serán discutidas en el capítulo de filogenia.

4.2- SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

DINOSAURIA Owen, 1842

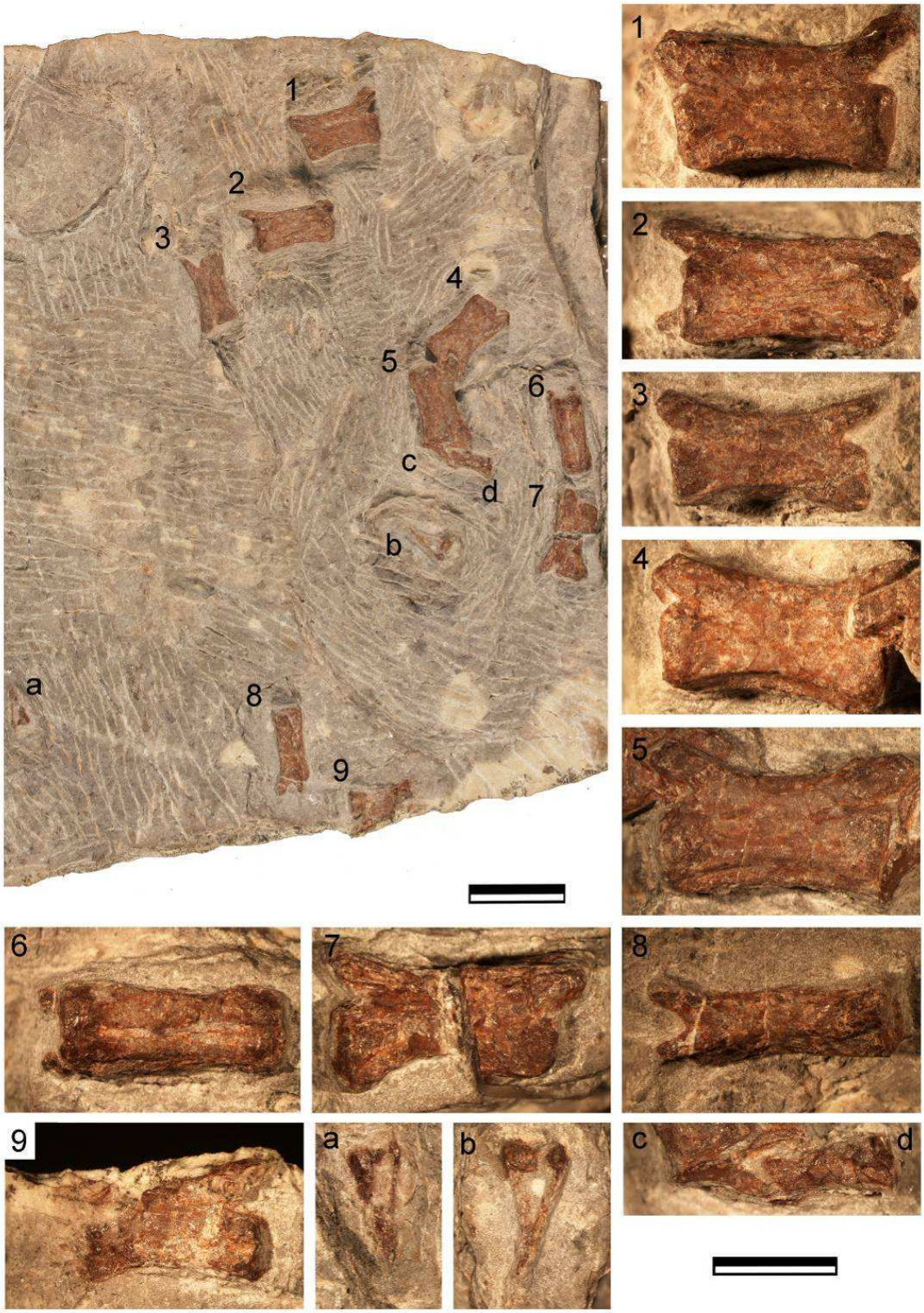
ORNITHISCHIA Seeley, 1887

HETERODONTOSAURIDAE Kuhn, 1966

Género y Especie INDETERMINADOS

Espécimen. — MPEF-PV 3826, tarsales mediales derecho e izquierdo, metapodio derecho e izquierdo casi completos, asociados con falanges y vértebras caudales con espinas hemales desarticuladas pero cercanamente asociadas. Este material tiene características no descriptas en otros ornitisquios (*e.g.*, largo proporcional de las falanges del pie), pero al no poder diferenciarse de *Manidens condorensis*, no puede erigirse una nueva especie o ser referido a la mencionada. La imposibilidad de comparación con el material representando a la especie *Manidens condorensis*, ambos materiales hallados en la misma localidad y horizonte, se debe a la falta de material comparativo de la misma parte del cuerpo entre los especímenes estudiados. Debido a esto, el material es referido a Heterodontosauridae *a priori* por sus caracteres compartidos con especies de este linaje, pero se mantiene como Heterodontosauridae gen. et sp. indet.

4.3- DESCRIPCIÓN



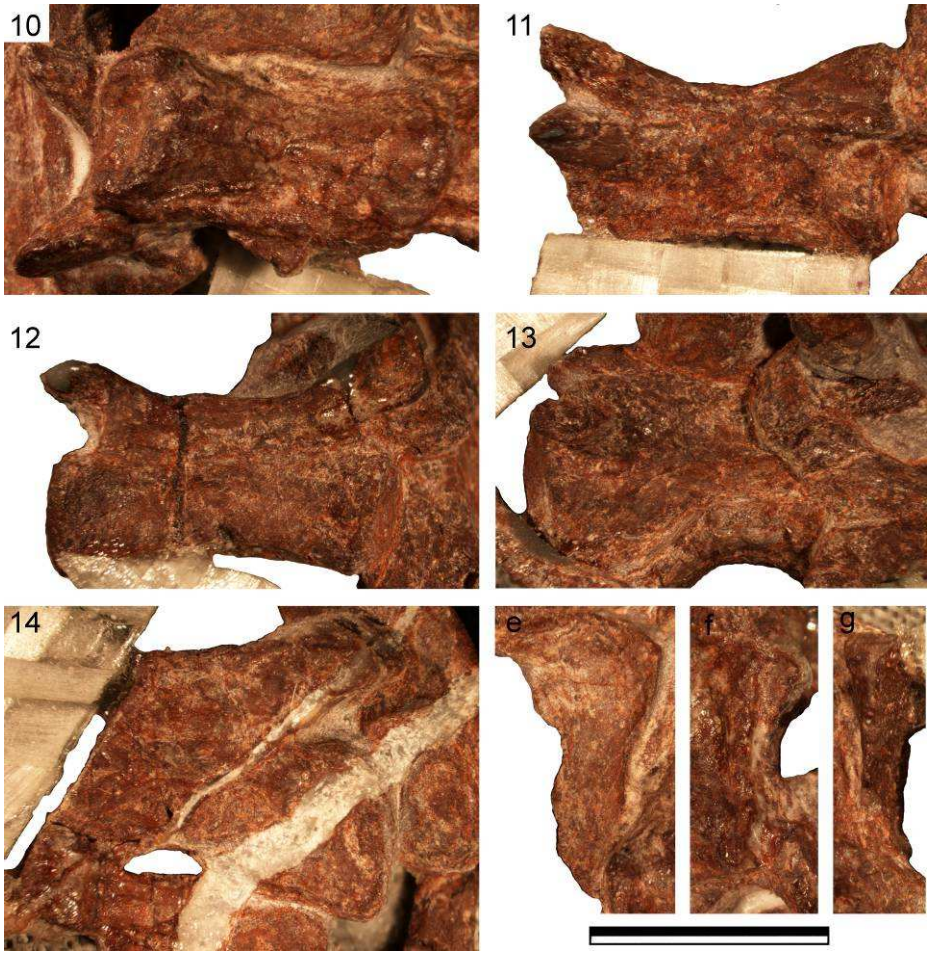
[Figura 4.1- Heterodontosauridae indeterminado MPEF-PV 3826, vértebras y arcos hemales aislados y sin preparar, mostrando su localización en la roca y detalle. Escala 1 cm y 0.5 cm, respectivamente. Las vértebras son numeradas de acuerdo a la información presentada en la Tabla 4.1. Los arcos hemales fueron nombrados siguiendo el mismo criterio.]

4.3.1- Caracterización morfológica de los elementos preservados:

4.3.1.1- Columna vertebral (Fig. 4.1-4.4). — Dieciocho vértebras caudales están preservadas en el espécimen MPEF-PV 3826, las cuales estaban desarticuladas pero cercanamente asociadas a los metatarsos y falanges, excepto dos de ellas que fueron halladas parcialmente articuladas por debajo de los metatarsos (Fig. 4.1-4.3). Algunas de las vértebras están fracturadas o levemente colapsadas, pero todos los centros tienen una forma de carretel típica de ornitisquios, son bajas y alargadas, y comparativamente varían entre sí más en su alto dorsoventral que en su largo (Fig. 4.1-4.4). El ancho de la superficie articular varía entre 28.6-36.6% el largo de su correspondiente centro (Fig. 4.4). La superficie articular anterior es plana y la posterior es levemente cóncava, como en *Fruitadens haagarorum* (Butler *et al*., 2012: fig. 11H-11I). El tamaño y proyección de las pre y postzigapófisis es similar en vista lateral en todas las vértebras preservadas, pero las prezigapófisis tienen un ángulo de proyección mayor con respecto al eje longitudinal que las prezigapófisis (*e.g*., Fig. 4.4).

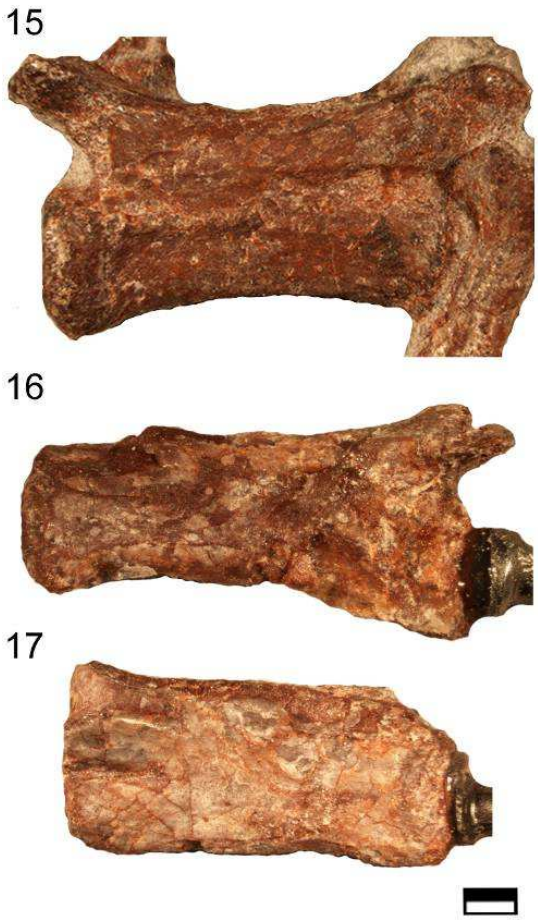
En vista anterior y posterior, las superficies articulares de las prezigapófisis están orientadas de manera oblicua (a 45° con respecto al plano horizontal), estando casi verticalmente dispuestas en las postzigapófisis. Los centros vertebrales tienen un surco ventral profundo y anteroposteriormente dispuesto (Fig. 4.4), el cual está ausente o pobremente desarrollado en vértebras más distales. Solo la vértebra caudal de mayor tamaño tiene una suave faceta articular ventral para la espina hemal en su extremo proximal (Fig. 4.4).

Solo dos de las vértebras preservadas tienen un breve proceso transverso, ambos preservados en el lado izquierdo (Fig. 4.2). El pequeño tamaño de los procesos transversos recuerda los procesos transversos de las vértebras caudales medias-posteriores de *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980). La espina neural es solo una



[Figura 4.2- Heterodontosauridae indeterminado MPEF-3826, vértebras caudales y arcos hemales asociados al metatarsal izquierdo. Escala igual a 5mm. Las vértebras y arcos hemales fueron numerados de acuerdo a la información presentada en la Tabla 4.1.]

pobremente desarrollada protuberancia longitudinal en la vértebra de mayor tamaño (inferida como la más proximal), y está completamente ausente en el resto de las vértebras. No hay evidencia de tendones osificados en estas vértebras, como en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980; Sereno, 2012), ambos taxones difiriendo de la condición descripta en *Tianyulong confuciusi* (Zheng *et al*., 2009). En todas las vértebras preservadas, el arco neural y el centro vertebral se encuentran completamente fusionados, una condición comúnmente referida a individuos en un estado ontogenético avanzado (Brochu, 1996; Irmis, 2007). El pequeño tamaño de la espina neural y

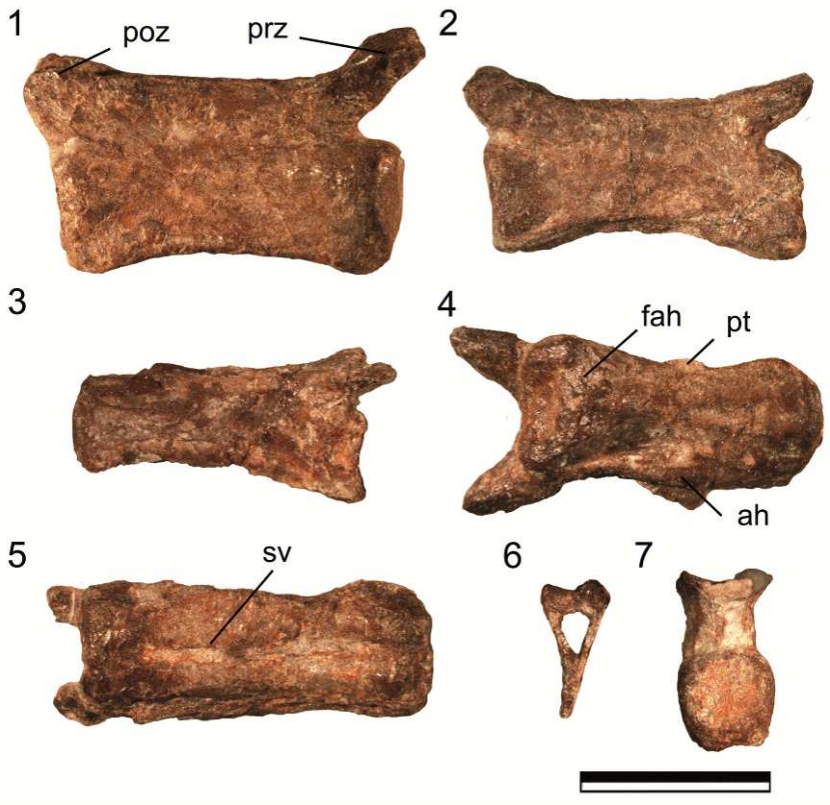


[Figura 4.3- Heterodontosauridae indeterminado MPEF-PV 3826, vértebras completamente aisladas. Escala equivale a 1mm. Las vértebras fueron numeradas de acuerdo a la información presentada en la Tabla 4.1.]

procesos transversos (cuando están presentes), indica que estas vértebras podrían haber pertenecido a la porción media-distal de la cola. Las vértebras distales no solo son menos robustas y dorsoventralmente bajas, sino que sus centros pasan a tener forma de vara (en vez de en forma de carretel). La variación en el largo del centro y el tamaño de las pre y postzigapófisis es baja si se compara entre vértebras más proximales y más distales preservadas, una característica común dentro de Dinosauria (Weishampel *et al*., 2004). Haciendo referencia a la condición presente en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980), la reducción de la espina y procesos transversos en las vértebras mayores (más proximales), permite inferir que el espécimen MPEF-PV 3826 preserva de la onceaba vértebra caudal a más posteriores, representando la porción medial-distal de la cola,

similar a lo inferido para *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012). Como fue descripto anteriormente (ver Capítulo 3, redescripción de *Manidens condorensis*), el holotipo del heterodontosáurido *Manidens* incluye dos vértebras caudales proximales (MPEF-PV 3211), cuya longitud es igual a la longitud del centro más anterior preservado en MPEF-PV 3826.

4.3.1.2- Arcos hemales (Fig. 4.4). — Parece haber solo siete arcos hemales preservados, los cuales están parcialmente cubiertos por roca o desarticulados entre otros elementos óseos del espécimen MPEF-PV 3826 (Fig. 4.1-4.2, 4.4). El cuerpo alargado de los arcos hemales está lateralmente comprimido y son pobremente robustos en su extremo proximal, como fue notado en *Heterodontosaurus* posterior a la sexta espina hemal (Santa Luca, 1980). Esta condición también es comúnmente hallada en la región caudal media de ornitópodos basales como *Hypsilophodon foxii* (Galton, 1974a) y *Thescelosaurus neglectus* (Gilmore, 1913), y en las hemales proximales de *Gasparinisaura cincosaltensis* (Coria y Salgado, 1996). Aunque la porción distal de la espina hemal más grande está levemente expandida anteroposteriormente, se concluye que no hay evidencia de ensanchamiento distal de las espinas hemales en MPEF-PV 3826. La porción más amplia de estas espinas corresponde a su región articular proximal para las vistas tanto lateral como posterior. La comparación con *Heterodontosaurus* sugiere que los preservados arcos hemales corresponden a los elementos más caudales, los cuales son usualmente posicionados en la sección medial de la serie vertebral caudal. Esta inferencia es consistente con la posición inferida para las vértebras caudales anteriormente descriptas. Las espinas hemales del espécimen MPEF-PV 3826 son dorsoventralmente más largas que la espina neural de las vértebras



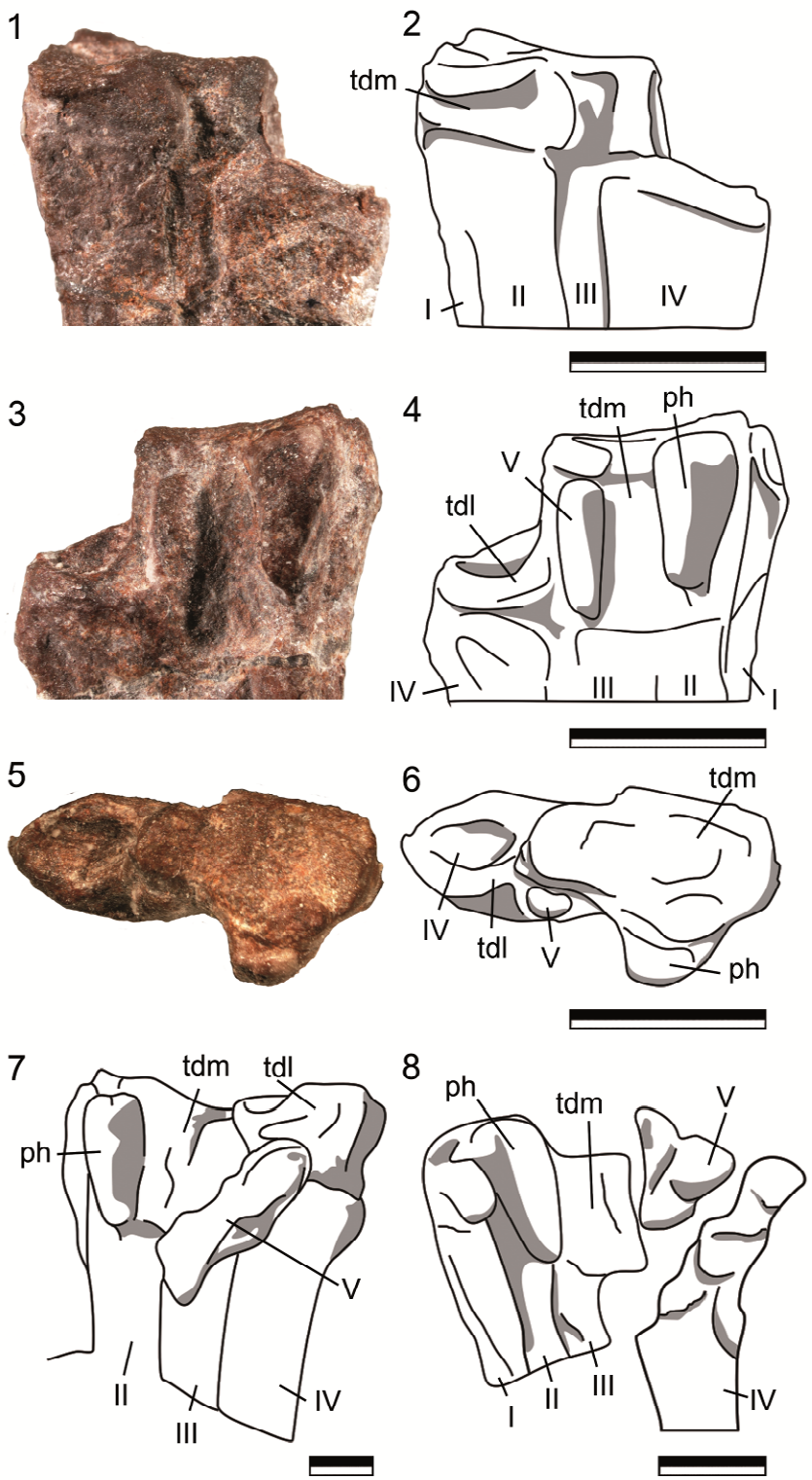
[Figura 4.4- Heterodontosauridae indeterminado MPEF-PV 3826, vértebras caudales y arcos hemales tomados como ejemplos morfológicos citados en la descripción. *1-3*, vértebras caudales en vista lateral, ordenadas desde más proximal a más distal; *4*, *5*, vértebras caudales en vista ventral; *6*, Arco hemal aislado; *7*, vista anterior de una vértebra aislada. Abreviaturas: fah, faceta articular para el arco hemal; ah, arco hemal; poz, postzigapófisis; prz, prezigapófisis; pt, proceso transverso; sv, surco longitudinal ventral. Escala equivale a 5 mm.]

preservadas, como en las vértebras caudales de la sección media de *Heterodontosaurus*, *Gasparinisaura*, y otros ornitópodos basales (Santa Luca, 1980; Coria y Salgado, 1996; Norman *et al*., 2004c). Contrariamente, otros taxones como *Dryosaurus altus* (Galton, 1981), *Thescelosaurus* (Gilmore, 1913), *Hypsilophodon* (Galton, 1974a) y ornitópodos más derivados, tienen espinas hemales en la sección media de la serie caudal cuyo largo es igual o menor al de la correspondiente espina neural.

4.3.1.3- Autopodio (Fig. 4.5-4.10). — El autopodio está representado por los metatarsos derecho e izquierdo completos, en ambos casos incluyendo los tarsales

mediales distales y falanges asociadas. El metapodio está compuesto por cinco metatarsos en articulación, los cuales están proximalmente fusionados entre ellos (Fig. 4.5-4.6), como en los ornitisquios cursoriales *Heterodontosaurus* y *Tianyulong* (Fig. 4.5; Santa Luca, 1980; Zheng *et al*., 2009; Sereno, 2012).

4.3.1.4- Tarso (Fig. 4.5). — El tarso del espécimen MPEF-PV 3826 está compuesto por dos elementos, la condición común entre los dinosaurios ornitisquios (Norman *et al*., 2004a, 2004c), incluyendo a *Heterodontosaurus* (*sensu* Sereno, 2012). El tarsal distal medial está completo en ambos pies (Fig. 4.5), y el tarsal distal lateral está representado por un pequeño fragmento de hueso (Fig. 4.5). Una característica inusual entre los ornitisquios es que estos tarsales preservados están fuertemente fusionados entre ellos y con los metatarsos. Esta característica está ampliamente distribuida en terópodos no avianos y aves (*i.e*., Osmólska, 1981), pero fue reportado entre ornitisquios únicamente en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980) y *Tianyulong* (al menos en lo que corresponde al tarsal distal medial [Sereno, 2012]). En MPEF-PV 3826, el tarsal distal medial es el elemento mayor en tamaño en el tarso y está fuertemente coosificado con el extremo proximal de los metatarsos I, II, III, y V (posicionado plantarmente y reducido a un pequeño hueso; Fig. 4.5), con una línea de sutura obliterada. El tarsal distal medial tiene una superficie articular proximal cuadrada, lateromedialmente cóncava y anteroplantarmente convexa (Fig. 4.5). La superficie plantar de este tarsal porta un proceso longitudinal proximodistalmente orientado por encima del metatarso II (Fig. 4.5), como en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980; Norman *et al*., 2004c; Fig. 4.5) y *Tianyulong* (STMN 26-3; ver Zheng *et al*., 2009, *supplementary material*; Fig. 4.5). En vista proximal, este proceso forma una protuberancia plantar en el tarsal distal medial de



[Figura 4.5- Heterodontosauridae indeterminado MPEF-PV 3826, tarsales preservados y esquemas comparativos. *1*, *3*, *5* fotografías; *2*, *4*, *6*, *7*, *8* dibujos esquemáticos. *1*, *2* vista anterior; *3*, *4* vista plantar; *5*, *6* y vista proximal de los preservados tarsales medial distal completo y lateral distal fragmentario del pie izquierdos; *7*, *Heterodontosaurus tucki*, dibujo esquemático en vista plantar de los tarsales y la porción proximal de los metatarsales (modificado de Santa Luca, 1980); *8*, *Tianyulong confuciusi*, dibujo esquemático en vista plantar de los tarsales y la porción proximal de los metatarsales (modificado de

Zheng *et al*., 2009, material suplementario). Abreviaturas: I, metatarsal I; II, metatarsal II; III, metatarsal III; IV, metatarsal IV; V, metatarsal V, representado como un elemento relictual; ph, proceso "tipo hipotarsal", haciendo referencia a la característica mencionada por Santa Luca (1980) para *Heterodontosaurus*; tdl, tarsal distal lateral; tdm, tarsal distal medial. Escala equivalente a 5 mm.]

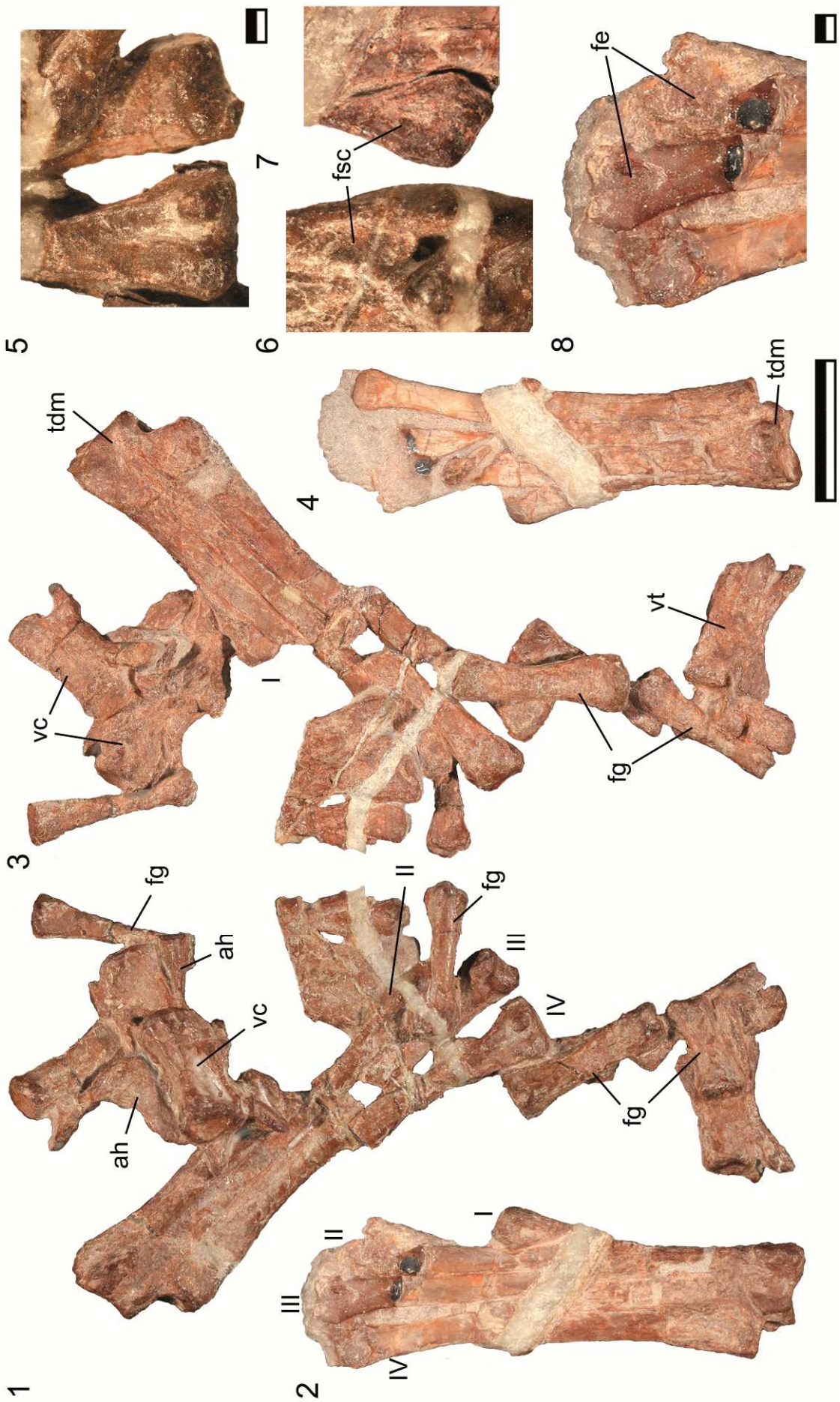
MPEF-PV 3826. Este proceso fue interpretado como un equivalente funcional de la cresta hipotarsal (Baumel *et al*., 1993) de aves actuales (Santa Luca, 1980). Una condición bastante similar también fue mencionada para *Orodromeus makelai* y *Jeholosaurus shangyuanensis* (Han *et al*., 2012), pero el desarrollo en éstos es notablemente reducido en comparación con la condición observada en los heterodontosáuridos (ver *Descripción de caracteres*, Material Suplementario).

El tarsal distal lateral se localiza sobre la articulación proximal del metatarso IV, y en ambos metatarsos está representado por un pequeño fragmento de hueso (Fig. 4.5). Este fragmento de hueso está localizado plantarmente a lo largo del límite entre ambos huesos (el cual parece estar fuertemente suturado), mientras que el resto de la superficie articular del metatarso IV se mantiene expuesta proximalmente. La cara distal del tarsal distal lateral encajaría dentro de una profunda y cóncava superficie proximal del metatarso IV (Fig. 4.5). La presencia de solo un fragmento de hueso en posición natural sobre la línea de sutura (con el resto del elemento perdido) y una cara articular profunda (en vez de una cara articular proximal plana en el metatarso IV), sugiere que el tarsal distal lateral estaba fusionado (al menos parcialmente) y funcionalmente integrado al metatarso, recordando más a *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980; Sereno, 2012), que a la condición descripta para *Tianyulong* (Sereno, 2012).

4.3.1.5- Metatarsos (Fig. 4.6). — Mientras que el metapodio izquierdo está completo pero con múltiples fracturas a lo largo de cada eje y con estos fragmentos de hueso levemente desfasados, el metapodio derecho está distalmente incompleto,

preservando el molde en la roca de los extremos distales de los metatarsos II-IV (Fig. 4.6). Los metatarsos en cada metapodio fueron hallados en articulación natural, con sus flancos fusionados proximalmente entre sí y con los elementos del tarso distal, con líneas de sutura visibles entre ellos (Fig. 4.5). Similar a otros dinosaurios ornitisquios, los metatarsos que portan el peso del cuerpo corresponden a los metatarsos II, III y IV. El metatarso I es mucho más corto que el resto, y el metatarso V está reducido a una pequeña vara de hueso (localizada proximalmente, fusionada con la superficie plantar del metatarso III en el tarsal distal medial). La reducción de los metatarsos I y V corresponde a una condición plesiomórfica de Ornithischia (Weishampel *et al*., 2004). Esta condición es notada en *Heterodontosaurus tucki* (Santa Luca, 1980), *Lesothosaurus diagnosticus* (Sereno, 1991), *Othnielosaurus consors* (Galton y Jensen, 1973), *Thescelosaurus neglectus* (Gilmore, 1915), *Agilisaurus louderbacki* (Peng, 1992), *Gongbusaurus wucaiwanensis* (Dong, 1989), entre otros. En vista anterior, el metatarso III está estrechamente apretado proximalmente por los metatarsos II y IV, similar a la condición descripta en *Gasparinisaura* (Coria y Salgado, 1996). Esta configuración lateromedialmente comprimida del extremo proximal de los metatarsos continúa hasta la porción media del metapodio, donde el metatarso IV se desvía lateralmente levemente.

El metatarso I es un hueso esbelto cercanamente articulado a la cara medial del metatarso II (a lo largo de su mitad proximal), con su superficie condilar distal medialmente desviada (Fig. 4.6). El eje del metatarso I muestra una rotación en el punto donde el hueso se separa del metatarso II (aproximadamente 80 grados), por lo que la cara medial en la mitad proximal del metatarso I queda orientada dorsomedialmente en el extremo distal. El extremo proximal del metatarso I que contacta con el tarso es esbelto, con un ancho mediolateral de 31% y un ancho anteroplantar de 68% el valor


1
2
3
4
5
6
7
8
ah
ah
fg
vc
vc
II
III
IV
I
fg
fg
fg
vt
tdm
tdm
fsc
fe

[Figura 4.6- Heterodontosauridae indeterminado MPEF-PV 3826. Metatarsales con falanges, vértebras caudales y arcos hemales dispersos: *1*, *3* metatarsales izquierdos y; *2*, *4* metatarsales derechos con tarsales distales fusionados en vista plantar (*1*, *2*) y anterior (*3*, *4*); *5*, *6*, *7*, cóndilos distales en vista plantar del metatarsal IV (*5*, izquierda); metatarsal III (*5*, derecha); metatarsal II (*6*); y metatarsal I (*7*); *8* molde en la roca representando anatómicamente los cóndilos distales de los metatarsales II (derecha) al IV (izquierda) en vista anterior. Abreviaturas: I para el metatarsal I; II para el metatarsal II; III para el metatarsal III; IV para el metatarsal IV; ah, arco hemal; fe, fosa extensora; tdm, tarsal distal medial; fg, falange; fsc, fosa supracondilar; vc, vértebra caudal. Escala equivale a 1 cm para *1-4* y 1 mm para *5-8*.]

proporcional del metatarso II. Un metatarso I proximalmente esbelto corresponde a una característica bien distribuida dentro de los ornitisquios basales. El contacto del metatarso I con el tarso fue mencionado como una característica única de la especie *Archaeoceratops oshimai* (You y Dodson, 2003), pero esta condición también es comúnmente encontrada en ornitisquios que tienen un metatarso I elongado. Por el momento, el contacto proximal del tarsal distal medial y el metatarso I (presente en MPEF-PV 3826) está también presente entre los heterodontosáuridos *Tianyulong* y *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980; Zheng *et al*., 2009; Sereno, 2012), *Anabisetia* (Coria y Calvo, 2002; MGB, observación personal), y *Lesothosaurus* (Sereno, 1991). El metatarso I alcanza el punto más proximal y probablemente contacte la continuación cartilaginosa de los tarsales en *Othnielosaurus*, *Tenontosaurus* y *Thescelosaurus*, como fue mencionado para *Hypsilophodon* (Galton, 1974a. Generalizando, el contacto del metatarsal I con el tarsal es una condición bien distribuida en especies basales dentro de Dinosauria (Saurischia basales [Langer, 2004]; sauropodomorfos basales como *Anchisaurus* [Galton y Upchurch, 2004b] y *Efraasia minor* [SMNS 17928, Yates, 2003]). El metatarso I rudimentario no contacta con los tarsales en especies de ornitópodos de mayor tamaño como *Camptosaurus dispar*, *Dryosaurus altus*, *Dysalotosaurus lettowvorbecki*, *Iguanodon* (Gilmore, 1909; Norman, 1980; Galton, 1981), y está completamente ausente en hadrosáuridos (Horner *et al*., 2004). La

presencia de esta característica en especies basales dentro de Ornithischia y dinosaurios basales sugiere que el contacto proximal entre el tarsal distal medial y el metatarso I es una condición plesiomórfica de Dinosauria, y su presencia en *Archaeoceratops oshimai* podría ser una reversión a la condición plesiomórfica.

En MPEF-PV 3826, el metatarso I está proximalmente fusionado al metatarso II (como en *Tianyulong* y *Heterodontosaurus* [Sereno, 2012]; Fig. 4.5, 4.6) y el tarsal distal medial (como en *Heterodontosaurus* [Santa Luca, 1980]; Fig. 4.5). Distalmente, la porción troclear es similar en su ancho mediolateral al extremo distal del resto de los metatarsianos, estando medialmente desviada unos 15° con respecto al eje del metatarso II (Fig. 4.6). En vista articular, el cóndilo para la falange I.1 es anteroplantarmente amplia, con la articular de la tróclea formando una superficie que excede en proyección al eje distalmente y plantarmente, siendo una tróclea anteroplantarmente protuberante en vista condilar. Esta característica amplifica el arco de movimiento de la primera falange del dígito I, algo no mencionado otros heterodontosáuridos. En vista plantar, la fosa intercondilar de la tróclea es menos profunda que en los otros metatarsianos, y los cóndilos son menos bulbosos en comparación. Existe una profunda fosa supracondilar en vista plantar del metatarsal I que no está en otros metatarsos (Fig. 4.6), la cual está presente pero con menor profundidad en *Tianyulong* (STMN 26-3). Esta profunda fosa seguramente serviría para el anclaje de ligamentos flexores para el dígito I. En vista medial y plantar, el surco que se encuentra a los lados de la porción distal del metatarso I para anclaje ligamentario es reemplazado por un protuberante tubérculo a ambos lados, una condición no observada en otros heterodontosáuridos. Basado en la identificación de la falange no terminal I.1, y teniendo en cuenta una medida promedio de todas las falanges ungueales disponibles, se infiere que el dígito I presenta un largo un poco mayor al metatarso II. Esto representa la condición plesiomórfica dentro de

Ornithischia, estando presente en heterodontosáuridos (*e.g.*, *Heterodontosaurus* [Santa Luca, 1980], *Tianyulong* [Zheng *et al*., 2009]) y otros taxones basales (*Othnielosaurus* [Galton y Jensen, 1973], *Psittacosaurus* [Osborn, 1923, 1924], *Archaeaceratops* [You y Dodson, 2003]).

El metatarso II tiene un ancho lateromedial constante y es levemente más corto que el metatarso IV (aproximadamente un 86% el largo del metatarso III). Este elemento es derecho a lo largo de su mitad proximal y tiene una leve desviación en dirección medial cerca de su cóndilo distal, una característica más notable en vista plantar (Fig. 4.6). La superficie plana que resguarda la mitad proximal del metatarso I en la cara medial del metatarso II está anteroplantarmente alargada por una fina lámina que se proyecta plantarmente, pero la amplitud anteroplantar de esta región no extremadamente prominente en vista proximal ni sobrepasa aquella de los metatarsos III y IV. Aunque esta lámina es compartida con ornitópodos basales, ésta contrasta con la bien desarrollada lámina plantar presente en ornitópodos basales como *Anabisetia* (MGB, observación personal), *Othnielosaurus* (Galton y Jensen, 1973), y *Dryosaurus* (Galton, 1981: fig. 15E, F). El extremo distal porta en su superficie anterior una profunda fosa extensora, por encima del cóndilo distal (Fig. 4.6), en contraste con la condición de *Abrictosaurus* y *Heterodontosaurus* (quienes solo tienen fosas extensoras en los metatarsos III, y metatarsos III y IV, respectivamente [Sereno, 2012]). El ancho lateromedial del cóndilo distal es mayor que el alto anteroplantar del mismo. Una fosa supracondilar está presente en la superficie plantar, pero ésta es más somera que aquella en el metatarso I.

El metatarso III es el elemento más largo del pie, posee un eje derecho hasta aproximadamente alcanzando el cóndilo distal, donde se orienta lateralmente de forma leve, recordando la condición de *Abrictosaurus* y difiriendo de *Heterodontosaurus*

(Sereno, 2012). El extremo distal del metatarso III tiene una fosa extensora bien desarrollada, como en *Abrictosaurus*, *Tianyulong* (espécimen IVPP V17090; Sereno, 2012: fig. 28) y *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980). En contraste con la condición común de los ornitisquios, el ancho mediolateral expuesto cerca al medio del metapodio del metatarso III es más esbelto que los metatarsos II y IV en vista anterior y plantar. En esta región, el metatarsal III es un 50% más esbelto que el metatarso II y un 17% más esbelto que el metatarso IV (Fig. 4.6). Más aún, el metatarso III es incluso más esbelto que el metatarso II y IV en su región proximal y solo cercano a su tercio más distal se vuelve más amplio. Esta condición está presente pero menos desarrollada en *Heterodontosaurus* y *Abrictosaurus* (SAM-PK-K1332, concluido con base en material fotográfico; NHMUK RU B54 [Sereno, 2012: fig. 37]) y quizás también en *Tianyulong*, aunque no puede ser verificado en base al material publicado (STMN 26-3 y IVPP V17090 no disponen de los metatarsos en vista anterior). Aunque esta característica es más conspicua en MPEF-PV 3826 que en otros heterodontosáuridos, no alcanza la condición arctometatarsiana de ciertos clados de terópodos (Holtz, 1995). La configuración lateromedialmente comprimida de los metatarsos parece responder mecánicamente al bipedalismo cursorial (Holtz, 1995).

El metatarso IV es el segundo hueso más largo del metapodio (aproximadamente un 96% el largo del metatarso III), como en otros heterodontosáuridos, pero también similar a muchos otros ornitisquios bípedos (*Stormbergia*, *Hypsilophodon*, *Dryosaurus*; ver Material Suplementario). Tanto el extremo proximal como el distal son más amplios que la diáfisis. En la región media del eje, el metatarso está levemente flexionado lateralmente, creando un espacio entre el metatarso III y IV. Distalmente, la expansión de los cóndilos distales de los metatarsos III y IV y la leve torsión distal del metatarsal IV medialmente cierra este espacio. El eje del metatarso IV toma una insinuada forma

de “S” y la superficie articular del cóndilo distal queda orientada dorsolateralmente, una característica similar a la condición de *Abrictosaurus* pero no de *Heterodontosaurus* (Fig. 4.6). La amplitud anteroplantar del cóndilo distal es menor al ancho lateromedial. De cualquier forma, el ancho lateromedial de este cóndilo distal es el mayor entre los metatarsos.

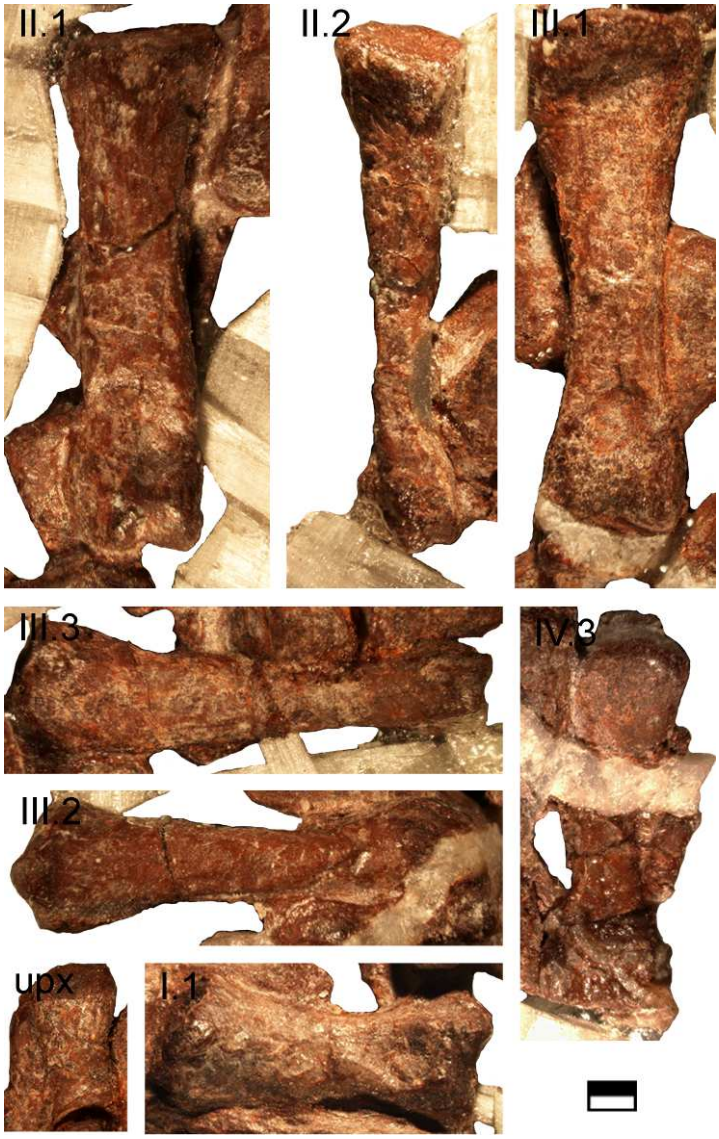
Como fue anteriormente mencionado, el metatarso V es un elemento reducido en extremo y localizado en la cara plantar del tarsal distal medial, como se observa en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980), y *Tianyulong* (STMN 26-3, MGB observación personal, Fig. 4.5). Este hueso está completamente fusionado plantarmente al tarsal distal medial, como en los mencionados taxones (Fig. 4.5).

Aunque los extremos distales de los metatarsos II, III y IV tienen sus superficies articulares orientadas levemente medial o lateralmente, todos los metatarsos divergen solo levemente entre ellos a lo largo de toda su longitud. Esta condición lateromedialmente comprimida del metapodio es encontrada en pequeños dinosaurios ornitisquios cursoriales (*i.e.*, *Heterodontosaurus*, *Lesothosaurus*, *Gasparinisaura*, *Tianyulong*, *Agilisaurus* [Peng, 1990]). En cambio, ornitópodos de mayor tamaño corporal (*i.e.*, *Dryosaurus*, *Thescelosaurus*) y ornitisquios graviportales (tireóforos y ceratópsidos), tienen sus metatarsos más distalmente divergentes.

El ancho lateromedial de los cóndilos distales en los metatarsos II y IV es mayor que su amplitud anteroplantar, una característica documentada en taxones ornitisquios basales como *Pisanosaurus* (PVL 2577, MGB observación personal) y heterodontosáuridos (*Fruitadens* [Butler *et al*., 2012], *Heterodontosaurus* [SAM-PK-K1332]). Un estado similar para esta característica también se encuentra en *Stormbergia* (SAM-PK-K1105), ceratópsidos basales y psittacosáuridos (Weishampel *et al*., 2004). Esta condición está también bien distribuida en dinosauriformes basales y dinosaurios

(*Marasuchus lilloensis* [Sereno y Arcucci 1994], *Herrerasaurus* [Novas, 1986, 1993]) y ampliamente distribuida entre los sauropodomorfos basales (Galton y Upchurch, 2004b), como *Coloradisaurus brevis* (Apaldetti y Martínez, 2010; Apaldetti *et al*., 2013). El ancho lateromedial es menor o subigual que la amplitud anteroplantar en los mencionados cóndilos distales en muchos ornitisquios como *Lesothosaurus* (SAM-PK-K426), dryosáuridos (Galton, 1981), *Hypsilophodon*, *Dysalotosaurus lettowvorbecki* (MBR 1540, 1541 y 1542) *Othnielosaurus* (YPM 1882), *Scelidosaurus* (BMNH R1111, MGB observación personal en material fotográfico) y tireóforos, paquicefalosáuridos, ornitópodos, y ceratópsidos derivados (Weishampel *et al*., 2004). Este tema será abordado posteriormente (ver Material Suplementario). Finalmente, la presencia de un tarsometatarso fuertemente fusionado es una característica poco común para un ornitisquio, pero su presencia en *Heterodontosaurus* refuerza la afinidad de MPEF-PV 3826 a Heterodontosauridae (Santa Luca 1980; Sereno, 2012).

4.3.1.6- Falanges (Fig. 4.7-4.9). — Todas las falanges encontradas estaban desarticuladas pero cercanamente asociadas a los metatarsos. Hay 19 falanges, incluyendo cuatro falanges ungueales. Todas las falanges no ungueales son relativamente esbeltas y elongadas, pero varían en sus proporciones, algunas siendo más cortas que otras en relación a su ancho lateromedial. La variación en las proporciones entre falanges es interpretada como íntimamente relacionada a las distintas posiciones de cada falange dentro del dígito (en posición proximal o distal) y entre distintos dígitos del pie (Fig. 4.7-4.9). Todas las falanges no ungueales tienen una concavidad superficial de forma subtriangular/subromboidal localizada plantarmente en su extremo proximal (Fig. 4.9). Estas falanges tienen una faceta ginglimoidea distal con forma de “V” invertida en la cual los cóndilos son plantarmente más bulbosos que dorsalmente y están

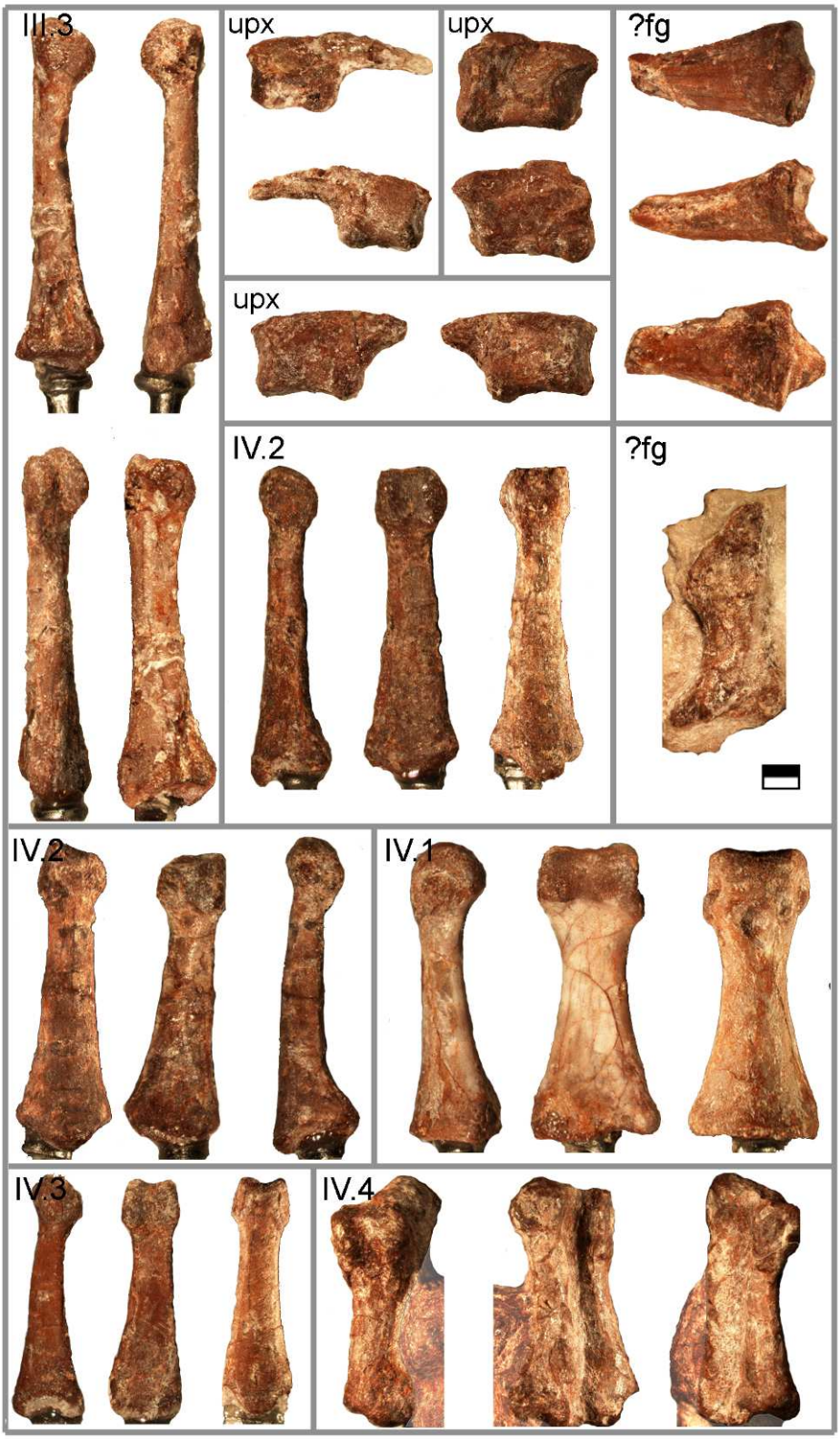


[Figura 4.7- Heterodontosauridae indeterminado MPEF-3826, Falanges asociadas al metapodio izquierdo. Escala igual a 1mm. Las falanges fueron numeradas de acuerdo a la información presentada en la Tabla 4.1, la cual también se corresponde con la posición hipotética en el pie asignada en esta tesis doctoral.]

separados por un profundo surco, que encaja con la cara articular proximal subtriangular de la falange siguiente. Distalmente en todas las falanges, las fosas laterales para el anclaje de ligamentos son profundas y bien desarrolladas, como en *Tianyulong* (Sereno, 2012: fig. 28) y otros heterodontosáuridos (Butler *et al*., 2012; Sereno, 2012) y ornitópodos bípedos (Norman *et al*., 2004c).

Las falanges más robustas (ancho proximal/largo proximodistal variando entre los valores 0.296-0.467) poseen una diáfisis derecha y tienen una suavemente cóncava superficie articular interfalangeal proximal. Los extremos articulares proximal y distal pueden estar alineados entre sí (falanges asociadas al dígito III) o no alineadas al eje proximodistal de la falange (falanges referidas al resto de los dígitos). Estas falanges tienen una profunda fosa extensora por encima del cóndilo distal (Fig. 4.9), las cuales están ausentes en otras falanges. Esto contrasta con la condición de otros ornitisquios bípedos, como *Gasparinisaura*, *Anabisetia* y *Othnielosaurus*, donde las fosas extensoras distales también se observan en otras falanges no ungueales del dígito. La concavidad poco profunda en la superficie plantar de estas falanges es subtriangular y tienen una sección transversal triangular en el centro de la diáfisis. Estas características permiten relacionar las falanges robustas a una posición proximal en los dígitos.

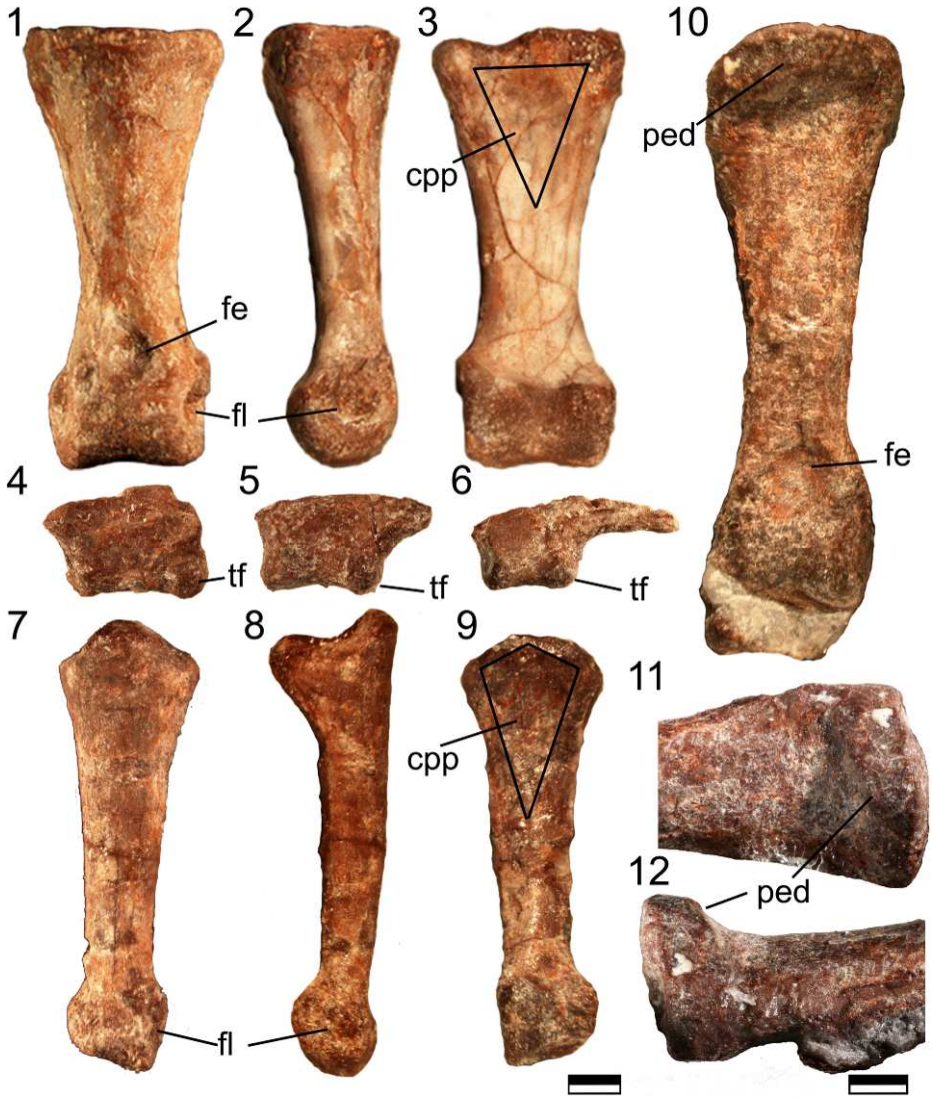
Las falanges más esbeltas tienen un rango de ancho proximal/largo proximodistal que varía entre 0.259-0.321 (Fig. 4.9) y son interpretadas como falanges de posición más distal dentro del dígito. Estas falanges tienen una faceta articular proximal más profunda, la cual está dorsalmente limitada por un labio proximodorsal (Fig. 4.9). La superficie articular distal de estas falanges permite un arco de movimiento que es más amplio que en las falanges proximales (aproximadamente 260° y 195° respectivamente), como puede verse en vista lateral. El labio proximodorsal que limita la cara articular se extiende dorsalmente a lo largo del eje como una amplia y baja cresta dorsal que gradualmente se atenúa y desaparece cercano al medio de la diáfisis (por lo que en el centro de la diáfisis es subcircular). Estas falanges tienen una concavidad plantar proximal levemente más profunda, la cual es más elongada y de silueta subromboidal en comparación con la depresión triangular de falanges más proximales.



[Figura 4.8- Heterodontosauridae indeterminado MPEF-3826, Falanges aisladas. Abreviaturas: upx, falange ungueal; ?fg, fragmento de falange de posición indeterminada. Escala igual a 1mm. Las falanges fueron numeradas de acuerdo a la información presentada en la Tabla 4.1, la cual también se corresponde con la posición hipotética en el pie asignada en esta tesis doctoral. Las regiones más claras corresponden a restos fósiles de otros elementos]

Las falanges más esbeltas carecen de una fosa extensora distal sobre la superficie condilar.

Cuatro de las falanges ungueales fueron preservadas (Fig. 4.7-4.9). Dos de las falanges ungueales preservaron una garra ósea dorsalmente convexa y ventralmente cóncava porción distal, una de las cuales es larga y esbelta y la otra está distalmente incompleta (Fig. 4.9). Las otras dos falanges solo preservaron su porción proximal (*e.g.*, Fig. 4.9). Las falanges ungueales están formadas por una mitad proximal con forma de bloque y una afinada y arqueada mitad distal (Fig. 4.9). La superficie articular proximal es profunda y subcircular en vista lateral, y sus márgenes lateralmente prominentes con respecto al resto de la ungueal. En la falange ungueal más completa, un largo y amplio surco colateral se extiende desde la mitad de la garra pero no alcanza el extremo distal de la misma. Ambos márgenes, dorsal y plantar de este surco, no están bien definidos. La región correspondiente a la garra de la falange ungueal es ventralmente redondeada, con una sección transversal subcircular a elipsoidal, en donde ambos márgenes plantares al surco colateral no están proyectados lateralmente. Esta falange con una garra en forma de gancho es similar a aquella observada en *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009; Sereno, 2012). Asimismo, este tipo de falange con garra curva difiere de las falanges ventralmente planas y con forma de flecha (con los márgenes lateralmente elongados por debajo del surco colateral), y de sección transversal subtriangular presentes en *Heterodontosaurus*, *Anabisetia*, *Hypsilophodon*, y otros ornitisquios bípedos. Una característica particular de las falanges ungueales del espécimen MPEF-PV 3826 es la presencia de un tubérculo flexor que no se encuentra localizado por debajo de la superficie articular proximal, sino que está anteriormente desplazado hacia el punto más anteroventral del cuerpo principal de la falange ungueal, por debajo del la garra curva.



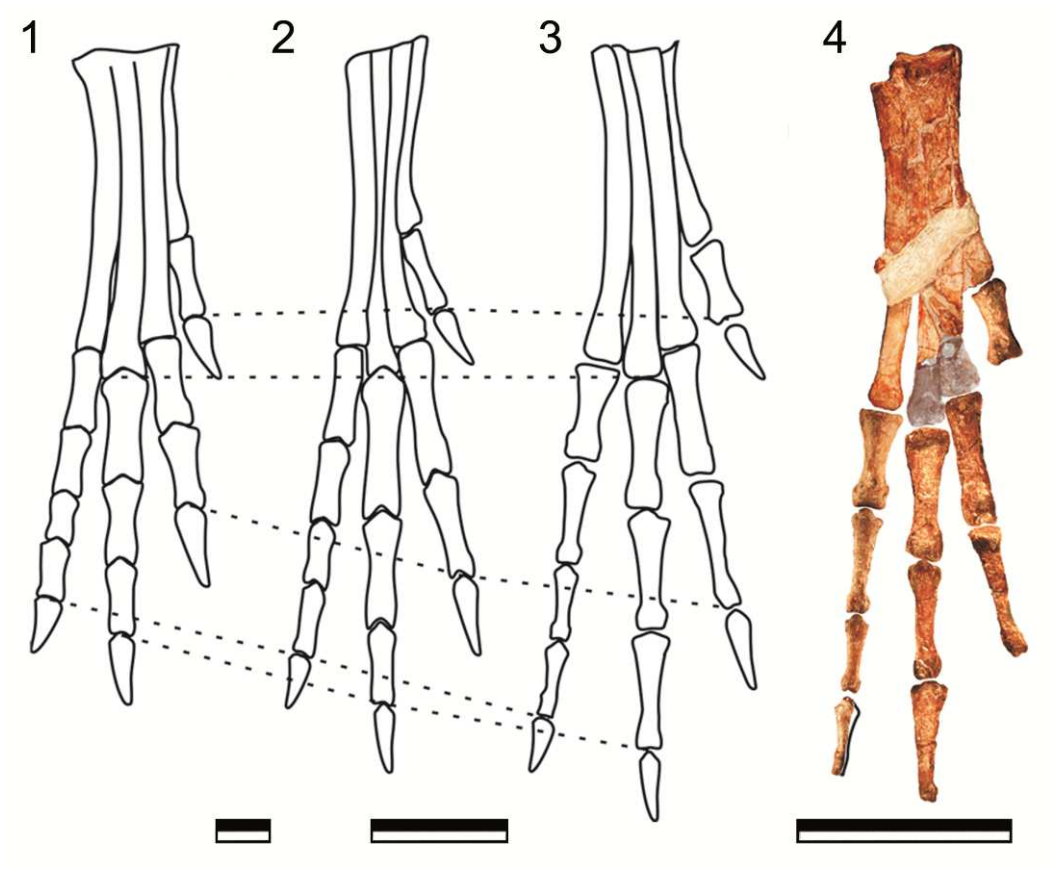
[Figura 4.9- Heterodontosauridae indeterminado MPEF-PV 3826, falanges del pie como ejemplos representando la morfología descripta; *1-3*, *10-12* ejemplo de falange del tipo robusta en vista dorsal (*1*), lateral (*2*) y plantar (*3*); *4-6*, tres de cuatro falanges ungueales aisladas en vista lateral; *7-9*, ejemplo de falange del tipo esbelta en vista dorsal (*7*), lateral (*8*) y plantar (*9*); *10*, primera falange del dígito III; *11*, *12*, detalle del proceso extensor de la primer falange del dígito III (carácter 259:1) en vista dorsal (*11*) y lateral (*12*). Abreviaturas: ped, proceso extensor dorsal; fe, fosa extensora; tf, tubérculo flexor; fl, fosas laterales; cpp, concavidad proximoplantar, para el anclaje de ligamentos laterales de palanca. Escalas equivalen a 1 mm.]

Este desplazamiento anterior del tubérculo flexor indica la presencia de ligamentos flexores con una mayor fuerza de palanca, como es inferido en algunos dinosaurios terópodos (*e.g.*, Ostrom, 1969). El tubérculo flexor y la superficie articular están separados por una superficie plantar anteroposteriormente plana y

lateromedialmente convexa, la cual se extiende aproximadamente un 45% del largo total de la falange. La presencia de un tubérculo flexor es una característica compartida con el heterodontosáurido de pequeño tamaño *Tianyulong*, pero es ausente en *Heterodontosaurus* y ornitópodos derivados (los cuales tienen la mencionada morfología de garra tipo flecha o las ungueales tipo casco). Comparando la única falange ungueal completa de MPEF-PV 3826 con aquellas de *Tianyulong*, la porción recurvada de las ungueales es más corta en relación con el resto de la falange y el tubérculo flexor es menos prominente y menos proyectado anteriormente en el taxón de China (Zheng *et al*., 2009; Fig. 4.9).

4.3.1.7- Reconstrucción del pie (Fig. 4.10). — Todas las falanges del espécimen estaban aleatoriamente distribuidas y completamente desarticuladas alrededor del material fósil, pero su posición dentro del pie puede ser inferida en la base de su tamaño relativo y morfología, como también basado en la comparación con *Heterodontosaurus* y *Tianyulong* (Fig. 4.10). La fórmula de falanges para cada dígito del pie se asume que es 2-3-4-5-0, la condición común de los taxones basales de Dinosauria (Saurischia basales [Langer, 2004], Theropoda basales [Weishampel *et al*., 2004], Sauropodomorpha basales [Galton y Upchurch, 2004b]), incluyendo los bípedos ornitisquios más basales (*i.e*., *Heterodontosaurus*, *Tianyulong*, *Lesothosaurus*, *Eocursor*, *Agilisaurus*, *Scutellosaurus* [Colbert, 1981; Butler *et al*., 2007]).

Las falanges más robustas y ventralmente planas con una bien desarrollada fosa extensora dorsal y superficie condilar con arco de movimiento menor son inferidas como falanges proximales que articulaban directamente con los metatarsos (ver *Falanges)*. Cuatro falanges presentan estas características, pero entre ellas existen diferencias morfológicas, por lo que cada una de estas cuatro falanges es relacionada a



[Figura 4.10- Heterodontosauridae indeterminado MPEF-PV 3826, reconstrucción del pie completo y comparación con otras especies de heterodontosáuridos; los metapodios fueron esquematizados en un tamaño subigual y alineados para comparar el largo de los dígitos entre los heterodontosáuridos con el tamaño del pie: *1*, *Heterodontosaurus tucki*, esquema simplificado modificado de Sereno (2012); *2*, *Tianyulong confuciusi*, esquema que combina la silueta del metatarso del espécimen STMN 26-3 (Zheng *et al*., 2009) con las medidas de las falanges del espécimen más completo IVPP V17090 descripto por Sereno (2012), con las proporciones del metatarso en escala para aproximarse a las mediciones de las falanges; *3*, MPEF-PV 3826, esquema del pie derecho en vista anterior; *4*, reconstrucción del pie de MPEF-PV 3826, con las porciones distales de los metatarsos representadas como el molde preservado en la roca. Las falanges I-1 y IV-1 del pie izquierdo fueron rotadas especularmente para ajustarse a la orientación. Para comparación, las líneas punteadas marcan el punto más distal del metatarsal III, y el final de cada dígito (sin contar la falange ungueal). Escala equivale a 2 cm.]

la primera posición dentro de cada dígito. Entre éstas, una de las falanges tiene una articulación distal y proximal que no están alineadas con respecto al eje, siendo la falange proximodistalmente más corta dentro de este grupo. Su tamaño relativo corresponde al de la falange I.1 de otros heterodontosáuridos, y por ende se identificó

esta falange como la primera del dígito I (Fig. 4.10). Entre las falanges proximales restantes, una de ellas tiene un eje recto con las áreas articulares proximal y distal alineadas al eje, como la falange III.1 de otros ornitisquios bípedos (*e.g.*, *Heterodontosaurus*, *Anabisetia*, *Gasparinisaura*). Esta falange presenta un proceso proximodistal que contrasta con el resto de las falanges (Fig. 4.9), una característica también presente en la falange III.1 en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980, Butler *et al*., 2012), desconocida en otros heterodontosáuridos con el miembro posterior preservado (*i.e.*, *Fruitadens*, *Tianyulong*, y *Abrictosaurus*). Basado en estas características fue identificado este hueso como la primera falange de dígito III. Las otras dos falanges proximales fueron identificadas basándose en su largo relativo y en base a lo observado en *Heterodontosaurus* y *Tianyulong*. La falange II.1 es más larga que la falange IV.1 en las mencionadas especies, por lo que se les otorgó estas posiciones teniendo en cuenta su largo (Fig. 4.10).

Las otras falanges no terminales (11 elementos) son ventralmente redondeadas, más esbeltas, tienen una concavidad proximal en su superficie ventral más larga y amplia y superficies condilares con un amplio arco de movimiento, siendo relacionadas a una posición más distal dentro de los dígitos (Fig. 4.10). Entre éstas, cuatro falanges poseen una superficie articular proximal amplia en sentido lateromedial y dorsoplantar. De estas cuatro falanges, dos son idénticas entre sí, por lo que fueron interpretadas como pertenecientes a la misma posición dentro del pie, pero del pie derecho e izquierdo respectivamente (falange IV.2, Fig. 4.8), mientras que las otras dos difieren en su largo relativo y ancho como también la silueta de la superficie articular distal. Una de las mencionadas falanges esbeltas y elongadas tiene una faceta articular distal marcadamente afinada, pequeña y profunda en comparación con su más amplia cara articular proximal. Se infiere que esta falange articulaba proximalmente con una falange

distalmente amplia y distalmente con una pequeña falange ungueal, por lo que se la relaciona a la posición II.2. Las otras tres falanges tienen un extremo distal más amplio, en donde los elementos mencionados como repetidos tienen un extremo distal proporcionalmente afinado en comparación con la tercera falange restante. Con base en las comparaciones con otros heterodontosáuridos (considerando las proporciones de cada falange y el desarrollo relativo de la superficie articular distal), se asignó a los elementos repetidos a la posición IV.2 y a la distalmente más amplia falange como III.2 (Fig. 4.10).

Las restantes siete falanges incluyen seis elementos completos y una falange que se encuentra demasiado dañada como para ser identificada. Las seis falanges fueron divididas en tres pares de falanges (en términos de sus proporciones y morfología). Estas falanges tienen una articulación proximal que es lateromedial y dorsoplantarmente menor en su amplitud con respecto a la de las previamente identificadas, como también una más afinada superficie articular distal, adecuado para la articulación de una pequeña falange ungueal. Uno de estos tres pares de falanges tiene la más afinada superficie articular distal, con un profundo surco intercondilar, y son interpretadas como las falanges IV.4. De los otros dos pares de falanges, uno de ellos compone elementos más largos y proximalmente amplios (interpretados como III.3), mientras que el otro es relativamente más corto y con una superficie articular proximal más angosta (interpretados como IV.3), pero no tan angostas como aquellas presentes en las previamente mencionadas IV.4 (Fig. 4.10).

El pie era claramente digitígrado. Con base en la orientación de los cóndilos distales de los metatarsos y la asociación de las falanges encontradas aisladas puede concluirse que el dígito III estaba alineado al eje del pie, como en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980). Basado en la interpretación antes mencionada, el dígito I completo

TABLA 4.1- Medidas de los huesos fósiles de MPEF-PV 3826

Vertebras**	Largo	Falanges	Largo	Metatarsales	Largo	Arcos Hemales**	Largo
1	9.11	I.1	7.8	I L	17.92	a	5.28
2	9.13	II.1	12.14	I R	18.71	b	7.2
3	8.02	II.2	12.35	II L	30.92*	c	5.44
4	9.04	III.1	12.57	II R	28.76	d	5.84*
5	9.5	III.2	11.24	III L	34.47*	e	5.79
6	9.46	III.3 L?	11.23	III R	33.12	f	7.47
7	9.33	III.3 R?	11.06	IV L	34.04*	g	5.81
8	8.25	IV.1	9.15	IV R	32		
9	7.74*	IV.2 L?	9.87	V L	3.11		
10	8.38	IV.2 R?	9.92	V R	2.98		
11	8.48	IV.3 L?	7.45				
12	9.68	IV.3 R?	8.72*				
13	9.14	IV.4 L?	7.51				
14	8.26*	IV.4 R?	7.38				
15	8.32						
16	7.65						
17	8.2						

[Tabla 4.1- Largo de todos los elementos incluidos en el espécimen MPEF-PV 3826, tomadas en mm. * para el largo total incluyendo fracturas; ** elemento numerado siguiendo las presentadas figuras. I, izquierdo; D, derecho; I?, izquierdo hipotético; D?, derecho hipotético.]

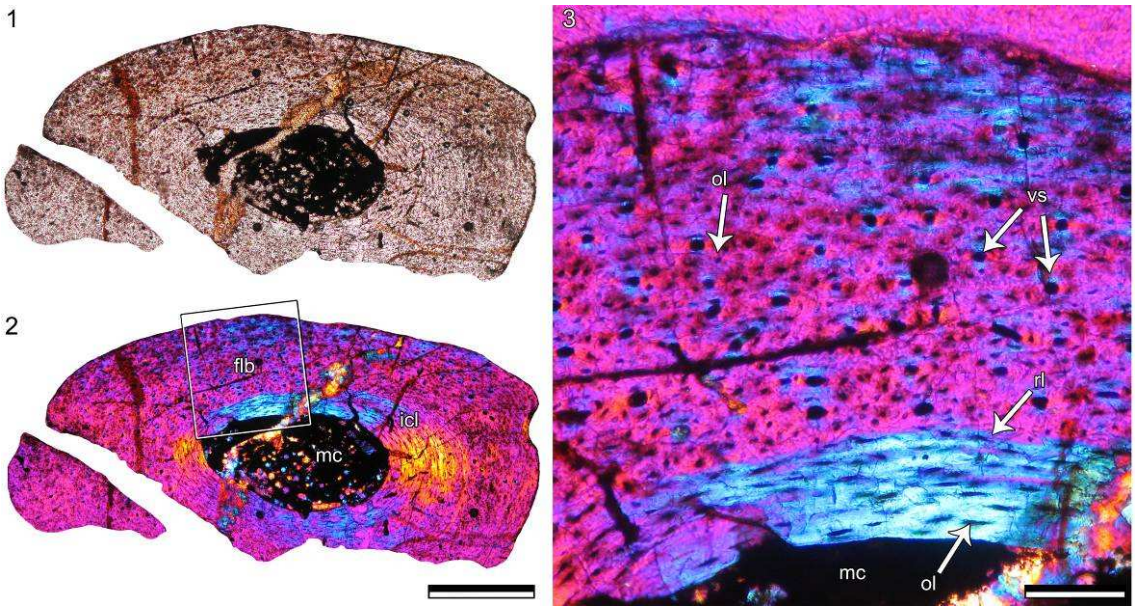
sería más largo que el metatarso II, y el dígito III sería el más largo en el pie, como en *Fruitadens* y *Heterodontosaurus* (Butler *et al*., 2012; Sereno, 2012). El pie de MPEF-PV 3826 tiene los dígitos II, III y IV más largos (en proporción con el metapodio) que otros heterodontosáuridos (Fig. 4.10). En comparación con otros ornitisquios bípedos, las falanges preservadas parecen ser más largas y proporcionalmente más esbeltas. La identidad inferida de las falanges basado en características intrínsecas de las mismas (*e.g*., morfología del cóndilo articular distal) revela que las falanges no ungueales más distales son más largas que los elementos que las preceden (Fig. 4.10). Esta característica no solo es inusual, sino que también difiere de la condición generalizada observada en taxones cursoriales, los cuales tienen un metapodio proporcionalmente largo y falanges que se vuelven progresivamente más cortas cuanto más distales se localizan dentro del pie (Coombs, 1978; Hopson, 2001).

4.3.2- Análisis Histológico (Fig. 4.11):

Con el propósito de determinar patrones de crecimiento y estado ontogenético en el espécimen MPEF-PV 3826, una sección transversal de la porción media de la diáfisis fue realizada sobre el metatarso IV. Como los cortes histológicos realizados en el espécimen MPEF-PV 3211 holotipo de la especie *Manidens condorensis*, la sección transversal fue preparada siguiendo técnicas paleohistológicas estándar (Chinsamy y Raath, 1992), y fue estudiado bajo luz transmitida, tanto normal como polarizada. La terminología utilizada sigue la terminología general de histología ósea descripta en Francillon-Vieillot *et al*. (1990) y Chinsamy-Turan (2005).

La sección transversal de este elemento revela la presencia de una gruesa corteza compacta que rodea una cavidad medular libre (Fig. 4.11). La corteza perimedular consiste en una Capa Circunferencial Interna (*Inner Cincunferential Layer*, o ICL *sensu* Chinsamy-Turan, 2005) de tejido endósteo lamelar, fuertemente birrefringente bajo luz polarizada. Esta estructura presenta numerosas lamelas que están depositadas de manera concéntrica alrededor de la cavidad medular y encierra internamente a lagunas de osteocitos fuertemente aplanadas. La corteza media y externa están formadas por una matriz ósea entretejida primaria, en su mayoría monorrefringente bajo luz polarizada. La matriz primaria está vascularizada por numerosos canales longitudinalmente orientados. Muchos de estos canales internamente están tapizados por una fina banda de tejido lamelar, permitiendo su caracterización como osteonas primarias. La presencia de osteonas primarias inmersas en una matriz entretejida permite categorizar este tejido primario como un tejido del tipo fibrolamelar. El tejido fibrolamelar (primario) está claramente separado de la anteriormente mencionada ICL (secundaria) por una línea de reabsorción. El tejido primario tiene más bien un aspecto homogéneo a través de la

corteza, volviéndose solo levemente birrefringente en algunas regiones de la corteza externa. Esta leve birrefringencia en la región exterior es interpretada como un cambio



[Figura 4.11- Heterodontosauridae indeterminado MPEF-PV 3826: fotografías histológicas del corte transversal en la sección media del metatarsal IV izquierdo. *1-2*, vista general bajo luz normal (1) y polarizada con compensador lambda (2). *3*, detalle del tejido cortical bajo luz polarizada con compensador lambda (recuadro introducido en 2). Notar el leve cambio del arreglo de las fibras intrínsecas en la corteza externa. Abreviaturas: flb, hueso fibrolamelar; icl, capa circunferencial interna; mc, cavidad medular; ol, lagunas de osteocitos; lm, hueso lamelar; rl, línea de absorción o línea de cemento; vs, espacios vasculares. Escalas equivalen a 0.5 mm en 1-2, y 0.1 mm en 3.]

menor en el arreglo de las fibras, pasando de un arreglo matriz entretejida a un tejido con una matriz pseudolamelar. No hay marcas de crecimiento visibles en el tejido cortical. Osteonas secundarias (o Haversianas) también están ausentes en la muestra. La superficie subperiosteal parece ser suave, lo que permite inferir que los canales vasculares que abren externamente en la superficie de los huesos largos (caracterizando una superficie ósea externa del tipo texturada) estaban cerrados.

La información disponible sobre cortes histológicos comparables en otros ornitisquios es bastante limitada. Aunque Horner *et al*. (2009) hicieron cortes

histológicos de varios huesos (incluyendo metatarsos) de varios estadios ontogenéticos de *Orodromeus makelai*, *Dryosaurus altus*, y *Tenontosaurus tilletti*, solo las secciones realizadas sobre las tibias y los fémures fueron discutidas. Similarmente, secciones histológicas de elementos metatarsianos también fueron realizados pero no descriptos para la especie *Dysalotosaurus lettowvorbecki*, y en otros varios estudios en la histología ósea de especies de dinosaurios ornitisquios (*e.g.*, Chinsamy, 1995; Hayashi *et al*., 2009; Woodward *et al*., 2011; Hübner, 2012; Werning, 2012; Redelstorff *et al*., 2013). Las secciones delgadas de los metatarsos de *Gasparinisaura cincosaltensis* (Cerda y Chinsamy, 2012) y *Maiasaura* (Horner *et al*., 2000) corresponden a la única fuente disponible de comparación en la bibliografía de secciones histológicas en Ornithischia.

Los estadios juveniles de *Maiasaura* ya presentan tejido Haversiano en la corteza primaria fibrolamelar masiva, el cual continúa desarrollándose desde la región interna de la corteza hacia la región externa durante la ontogenia. El tejido óseo secundario en la cavidad medular y el margen endósteo alrededor también comienza a crecer en estadios juveniles tempranos. Este tipo de desarrollo de tejido secundario no pudo ser identificado en MPEF-PV 3826, incluyendo con esto alguna señal de absorción y reconstrucción del tejido óseo o desarrollo de tejido Haversiano. El tejido Haversiano que crece durante los primeros estadios de la ontogenia podría estar respondiendo a elevadas tasas de crecimiento y/o (más probablemente) la necesidad de cumplir con requerimientos mecánicos y de soporte. Dado que MPEF-PV 3826 y *Maiasaura* son fuertemente distintos en varios aspectos (*e.g.*, tamaño, hábitos locomotores, tasa de crecimiento), y están tan alejados en la filogenia, las diferencias histológicas entre estos no son inesperadas. Las secciones delgadas disponibles en *Gasparinisaura*, un ornitisquio de pequeño tamaño, son más similares en términos de sus características

histológicas. *Gasparinisaura* tiene una transición de tejido lamelar endosteo rodeando la cavidad medular, luego tejido compacto fuertemente esponjoso, tejido fibrolamelar, y tejido óseo con fibras paralelas en la diáfisis del metatarso IV. Similarmente, en MPEF-PV 3826 hay tejido endosteo lamelar cubriendo la cavidad medular y una corteza con tejido fibrolamelar (la cual indica una alta tasa de crecimiento; Francillon-Vieillot *et al*., 1990; Reid, 1996; Chinsamy-Turan, 2005), pero no se observan líneas de crecimiento (*lines of arrested growth* o LAGs), tejido secundario del tipo Haversiano, u osteonas secundarias en esta porción. La ausencia de canales abiertos en la superficie externa de los metatarsos debido a la presencia de canales vasculares externamente abiertos suele ser mencionado por varios autores como una evidencia de deposición inactiva de tejido óseo y madurez osteológica relacionada al menos a un estadio ontogenético avanzado (Horner *et al*., 2000; Cerda y Chinsamy 2012). Asimismo, esta característica suele ser muy variable en arcosaurios y no es completamente concluyente en este espécimen

4.4- INFERENCIAS PALEOBIOLÓGICAS Y PALEOECOLÓGICAS EN EL ESPÉCIMEN MPEF-PV 3826 CON BASES MORFOLÓGICAS

4.4.1- Generalidades:

4.4.1.1- Generalidades. — Para ampliar los horizontes descriptivos a razón de comparaciones complementarias a aquellas presentadas en la descripción morfológica, inferir tamaño corporal y modos de vida a partir de los restos preservados del espécimen MPEF-PV 3826, fueron realizados tres inferencias cualitativas con bases morfológicas y cuatro análisis estadísticos con datos cuantitativos. Las inferencias cualitativas y cuantitativas nacen de la comparación en profundidad del espécimen MPEF-PV 3826 con otras especies de heterodontosáuridos, ornitisquios y dinosaurios. Dado que los

análisis cuantitativos corresponden a distintos puntos de vista del material, cada uno de ellos se considera como un análisis independiente, por lo que la metodología de trabajo, las variables utilizadas e incluso los programas utilizados varían. De esta forma, la metodología de cada uno de los análisis estadísticos es explicada de manera individual, acompañada por sus resultados.

4.4.1.2- Materiales y Métodos. — Para la comparación a nivel cualitativo se utilizó material bibliográfico y fotográfico, también incluyendo material de especies actuales. Para las comparaciones cuantitativas, se trabajó con la medición del largo proximodistal de los metatarsos y falanges del dígito III. El largo de los metatarsos y falanges en MPEF-PV 3826 fue estimado usando un calibre digital (exactitud 0.01 mm), mientras que todas las medias del material comparativo fueron tomadas de la bibliografía o fotografías (ver Material Suplementario). El análisis de agrupamientos y los gráficos de caja de las variables curvatura.ungueal/comportamiento fueron realizados utilizando la versión gratuita del programa *Infostat* (Di Rienzo *et al*., 2011). El diagrama de tres ejes y el análisis de Componentes Principales utilizando el largo de las falanges del dígito III, y los diagramas de curvatura.ungueal/grosor.relativo fueron obtenidos con el software *PAST* versión 2.10 (*PAlaeontological STatistics*, Hammer *et al*., 2001), con los datos de medidas presentados por Hopson (2001) y Birn-Jeffery *et al*. (2012), e incorporando en dichas matrices de datos nuevas medidas de algunas especies de Ornithischia.

4.4.2- Conclusiones histológicas:

Algunas características osteológicas externas (*e.g*., fusión completa de la sutura neurocentral en todas las vértebras caudales preservadas, coosificación del

tarsometatarso, ausencia de textura externa en la superficie del metatarso [Brochu, 1996; Horner *et al*., 2000; Cerda y Chinsamy, 2012; Sereno, 2012]) podrían sugerir que el espécimen MPEF-PV 3826 era un individuo adulto o alcanzando los últimos estadios de crecimiento. Por otro lado, los datos histológicos dan evidencia de un estadio ontogenético subadulto para este espécimen. La condición de subadultos para este individuo está basada en la ausencia de un sistema fundamental externo (*External Fundamental System*, EFS u *Outer Circunferential Layer*) en la corteza más externa. La presencia de una EFS indica que el individuo alcanzó la madurez somática (Chinsamy-Turan, 2005). En referencia a la madurez sexual, este parámetro fue inferido de manera histológica en dinosaurios y otros ornitodiros por una clara transición del tejido óseo cortical primario desde fibrolamelar a tejido con fibras paralelas y/o con un claro deceso en la amplitud de estas zonas. Este cambio nace de una desaceleración en las tasas de depositación de hueso en respuesta a que la energía pasa de ser dirigida desde el crecimiento a la reproducción (Chinsamy-Turan, 2005). Aunque existe un leve cambio en el arreglo de las fibras en la corteza externa de la muestra tomada en MPEF-PV 3826, se considera en este caso que este cambio no es suficiente para inferir una desaceleración global en la formación de tejido óseo periostio, y por lo tanto, la llegada a la madurez sexual. La edad relativa del individuo no puede ser inferida dado que el material carece de marcas de crecimiento (anillos y LAGs). Este patrón puede ser asociado a diferentes causas. Si el crecimiento del elemento se desarrollaba de manera cíclica, las marcas de crecimiento podrían estar ausentes por: 1- la destrucción de las líneas de crecimiento formadas tempranamente por la absorción de la cavidad medular ó; 2- el individuo murió antes de alcanzar su primer ciclo anual. Por otro lado, si el espécimen tenía crecimiento continuo, las LAGs y/o anillos podrían nunca haberse formado, incluso en individuos con una edad mayor a un año. Como fue citado

anteriormente mientras se comparó con *Gasparinisaura*, la dominancia de tejido fibrolamelar en la corteza media-externa podría ser evidencia de una alta taza de crecimiento (Francillon-Vieillot *et al*., 1990; Reid, 1996; Chinsamy-Turan, 2005). La presencia de características osteológicas externas de madurez osteológica esperada en individuos adultos en un individuo histológicamente subadulto sugiere que éstas podrían no ser evidencias irrefutables para la inferencia ontogenética entre los heterodontosáuridos. También, el tamaño alcanzado por este espécimen podría no ser el tamaño mayor para la especie, como fue recientemente notado en *Heterodontosaurus tucki* (Porro *et al*., 2011). Como fue asumido para MPEF-PV 3826, mientras que el espécimen de *Heterodontosaurus* SAM-PK-K 1332 mostraba las mencionadas características osteológicas externas de madurez osteológicas (Santa Luca, 1980; Sereno 2012), el hallazgo y descripción del espécimen NM QR 1788 (Porro *et al*., 2011) reveló que el tamaño adulto en *Heterodontosaurus tucki* podría haber alcanzado al menos el doble de lo que se esperaba.

4.4.3- Morfometría tradicional en metatarsos de ornitisquios bípedos:

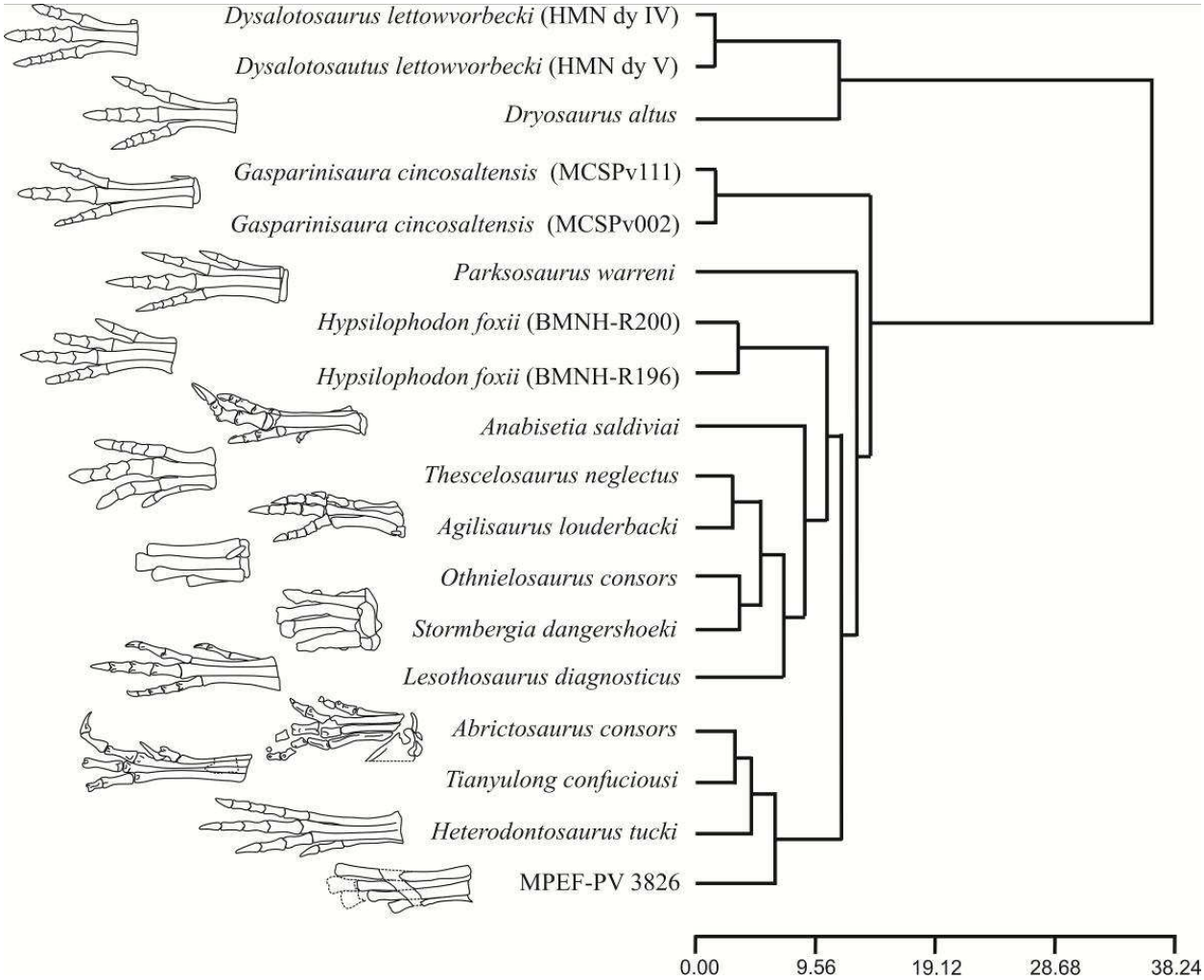
4.4.3.1- Generalidades. — Para poner a prueba la similitud en proporciones de los metatarsos del espécimen MPEF-PV 3826 con respecto a otras especies dentro de Ornithischia y contribuir a la descripción anatómica, fue realizado un análisis de agrupamientos. Un análisis de agrupamientos es una técnica de agrupamiento que forma conjuntos homogéneos de elementos (en este caso especímenes) en base a su similitud multivariada. Como variables para este análisis de similitud multivariada, se utilizaron los largos de cada metatarso, considerando una amplia toma de muestras de especímenes dentro de Ornithischia, representando especies que podrían compartir el mismo nicho ecológico con MPEF-PV 3826. Al considerar especies de tamaños

variados, las medidas de largo proximodistal de los metatarsos no toman valores homogéneos entre las especies escogidas (considerando una varianza de varias decenas entre distintas especies). A causa de esto se utilizó como variables el largo proporcional de los metatarsos I, II y IV con respecto al largo del metatarso III, que pueden ser estimadas en MPEF-PV 3826 y un amplio rango de especies de ornitisquios bípedos. Las medidas obtenidas de la bibliografía representan especies de Ornithischia basales (*Lesothosaurus*), Heterodontosauridae (*Heterodontosaurus*, *Abrictosaurus* y *Tianyulong*), Neornithischia no Genasauria (*Agilisaurus* y *Stormbergia*), ornitópodos no iguanodóntidos (*Anabisetia*, *Hypsilophodon*, *Othnielosaurus*, *Thescelosaurus*, *Parksosaurus*), e iguanodóntidos basales (*Dryosaurus*, *Dysalotosaurus*, *Gasparinisaura*), todos especímenes bípedos mencionados en la comparación anatómica. El largo del metatarso V no fue contado en este análisis ya que podría distorsionar los agrupamientos resultantes por aumentar la varianza general, debido a ser un elemento altamente variable en presencia y largo entre los Ornithischia. Este análisis no tiene fines sistemáticos y se utiliza solo como herramienta comparativa, siendo que la similitud descripta por las variables medidas corresponde a una similitud fenética entre taxones, no necesariamente indicativa de una afinidad filogenética (Farris, 1981; Kaufman y Rousseeuw, 2008). Básicamente, este método de agrupamiento tiene el objetivo de medir la asociación entre objetos, por lo que es necesario establecer una medida de similitud. Para calcular la matriz de distancias a partir de las variables medidas en cada espécimen considerado, se define un método de medida de distancia que depende de la naturaleza de las variables (binaria, discreta, continua) o escala de medición (nominal, ordinal, cociente). Para los datos con propiedades métricas (continuos, intervalos, cocientes) se recomienda utilizar medidas de distancias Euclídeas, el cual es aquí utilizado. Por otro lado, para la formación de los grupos con

base en la matriz de distancias Euclídeas es necesario definir métodos de agrupamiento (el cual maximiza las diferencias entre agrupamientos en relación a la varianza dentro de cada grupo, siendo éste un algoritmo del tipo jerárquico o no jerárquico). Los métodos de agrupamiento jerárquico son aglomerativos, unen objetos similares entre sí, formando grupos iniciales que luego serán unidos con otros de acuerdo a sus similitudes, hasta finalmente confluir en un solo grupo. Este tipo de unión progresiva fue escogido, siendo el encadenamiento promedio (o UPGMA, mide la distancia entre dos agrupaciones promediando todas las distancias entre los pares de objetos que se forman tomando un miembro de cada grupo) el método jerárquico escogido para unir agrupamientos. Los resultados de este tipo de análisis se muestran en un dendrograma o árbol binario, también se muestran en una matriz de distancia Cofenética obtenida de la matriz de distancias Euclídeas. La correlación entre las distancias definidas por la métrica del árbol obtenido con las distancias originales entre objetos corresponde al Coeficiente de Correlación Cofenética (de Pearson), donde el agrupamiento con mayor correlación Cofenética será el que mejor describe el agrupamiento natural de los datos. Este coeficiente es igual a 1 si ambas matrices son proporcionales. En los resultados se indica la Correlación Cofenética o Coeficiente de Correlación Lineal (de Pearson). No hay necesidad de estandarizar las mediciones tomadas dado que fueron expresadas como proporciones de variables métricas. Las mediciones y matrices son presentadas en la información suplementaria.

4.4.3.2- Resultados (Fig. 4.12). — En términos generales, el orden de agrupación parece incluir a las especies de menor tamaño (heterodontosáuridos y Ornithischia basales) por dentro del árbol, y a aquellas de mayor tamaño (Dryosauridae) cercanos a la base del mismo. El calculado Coeficiente de Correlación Cofenética

presenta un valor alto (CCC=0.946), indicando un buen ajuste entre la matriz de distancias euclídeas y ultramétricas. Los resultados obtenidos en el análisis de agrupamientos del tipo



[Figura 4.12- Resultados del análisis de agrupamientos, incluyendo representaciones esquemáticas del pie de las especies y especímenes incluidos en este estudio.]

jerárquico localiza al espécimen MPEF-PV 3826 junto con el resto de los heterodontosáuridos, recuperando a la familia Heterodontosauridae de manera independiente del resto de los taxones considerados (Fig. 4.12). Dicho linaje se encuentra cercano a otros taxones bípedos de pequeño tamaño, entre estos ornitópodos basales (*Anabisetia*, *Hypsilophodon*, *Thescelosaurus*, *Othnielosaurus*) y ornitisquios basales (*e.g.*, *Lesothosaurus*, *Stormbergia*, *Agilisaurus*), con el resto de las especies

bípedas consideradas (como *Parksosaurus*, *Gasparinisaura* y Dryosauridae), posicionadas por fuera de este agrupamiento. Los especímenes que pertenecen a la misma especie fueron recuperados conformando agrupaciones (*Gasparinisaura*, *Hypsilophodon* y *Dysalotosaurus*). El hecho de recuperar a la familia Heterodontosauridae en una única agrupación permite afirmar que existe mayor similitud entre las especies de este linaje que con las otras especies (al menos en las variables consideradas). Una conclusión similar puede considerarse para el linaje Dryosauridae. La recuperación del espécimen MPEF-PV 3826 aliado con Heterodontosauridae refleja que la similitud general en las proporciones de los metatarsos entre los mencionados es mayor que con el resto de las especies consideradas, coincidiendo con lo concluido morfológicamente. Inclusive, las proporciones de los metatarsos dentro de Heterodontosauridae son relativamente homogéneas, como puede verse en las bajas distancias Euclídeas (en comparación con aquellas estimadas en otros ornitisquios bípedos). Dado que todos los taxones incluidos en este análisis corresponden a especies de ornitisquios de pequeño tamaño que parecen compartir espacios ecomorfológicos similares, es probable que estas proporciones hayan agrupado a los heterodontosáuridos y ornitópodos basales en grupos distintos debido a alguna señal filogenética. La variabilidad en la proporción en los metatarsos de estos taxones fue incorporada en el análisis filogenético como caracteres continuos, dada la naturaleza de su variación (ver *Descripción de caracteres*, Material Suplementario), siendo caracteres que podrían influir en la asociación del espécimen MPEF-PV 3826 a un grupo taxonómico al incluirlo en un análisis filogenético.

4.4.4- Capacidades cursoriales:

La relación cualitativa entre el largo total y el ancho mediolateral de la articulación proximal del metapodio de MPEF-PV 3826, en comparación con otros taxones filogenéticamente cercanos, muestra que el material preservado pertenece a un taxón con pies gráciles (más similar a *Heterodontosaurus* y *Gasparinisaura* que a *Dryosaurus* y *Thescelosaurus*, ver *Análisis de agrupamientos*). La configuración cercanamente empaquetada del tarsometatarso fusionado en MPEF-PV 3826 probablemente resistía más eficientemente el esfuerzo de torsión resultante del golpe contra el piso experimentado durante la caminata (Holtz, 1995), y junto con la morfología esbelta y proximodistalmente elongada, sugiere una locomoción cursorial con capacidades corredoras en este espécimen. Entonces, relacionando histología y biomecánica, la presencia de un tarsometatarso fuertemente fusionado puede estar respondiendo a un esfuerzo mecánico debido al movimiento cursorial e independiente del estadio ontogenético. Aunque un tarsometatarso fusionado podría representar un estadio de crecimiento avanzado, no es conclusivo, dado que un tarsometatarso completamente fusionado también se observa en especies de aves actuales jóvenes con capacidades corredoras (*e.g.*, *Rhea pennata*, material no nominado, MGB observación personal). La superficie plana en la región plantar de las falanges ungueales (entre el tubérculo flexor distal y la superficie articular proximal) probablemente entraba en contacto con el suelo mientras el individuo se mantenía parado, caminaba o corría. En este tipo de movimiento, la garra en forma de gancho distal al tubérculo flexor no participaría activamente en el ciclo del movimiento ni entraría en contacto con el suelo. La garra en forma de gancho en las falanges ungueales probablemente era solo usada para ejercer una función de agarre (como en aves actuales).

4.4.5- Capacidades de función de agarre para los pies:

Heterodontosaurus, el primer heterodontosáurido descripto en detalle, es destacado por las prominentes características anatómicas en los miembros anteriores que permiten inferir una función de agarre para las manos (*grasping function*; Santa Luca, 1980), siendo una característica inusual en el resto de los ornitisquios bípedos que comúnmente portaban miembros anteriores reducidos. Entre éstas, la presencia de falanges ungueales curvadas con un prominente tubérculo flexor en los dígitos I, II y III de las manos en *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K1332), le daba fundamento a estas hipótesis funcionales en los miembros anteriores (Santa Luca, 1980). En este caso, el espécimen MPEF-PV 3826 muestra ciertas similitudes morfológicas asociadas a la anatomía de los pies que podrían fundamentar la hipótesis de una función similar a aquella inferida para los miembros anteriores de *Heterodontosaurus*, las cuales serán abordadas a continuación.

La garra con forma de gancho, plantarmente curvada y lateromedialmente esbelta, y la presencia de un tubérculo flexor anteriormente desplazado en relación a la superficie articular de la falange ungueal es una combinación de características en las falanges ungueales de MPEF-PV 3826 ausente en el resto de los Ornithischia, excepto por *Tianyulong*. Esta característica tampoco está presente en las patas *Heterodontosaurus*, portando falanges ungueales de los pies forma de flecha, plantarmente planas, lateromedialmente amplias y distalmente alongadas, y sin tubérculo flexor (SAM-PK-K1332). Aunque el dígito I en MPEF-PV 3826 es demasiado corto para haber alcanzado el suelo durante la locomoción, existen características de este dígito que permiten inferir una función activa de agarre para el mismo. La presencia de una fosa supracondilar plantar profunda en el metatarso I (una característica solamente descripta en este espécimen dentro de la familia Heterodontosauridae), la anteroplantarmente protuberante tróclea articular por encima

del eje en vista lateral del metatarso I (permitiendo así un arco de movimiento más amplio para la falange), y la fosa extensora localizada distalmente por encima de la superficie condilar en la falange I.1, dan un fuerte sostén a la hipótesis de una función activa de agarre para el dígito I. más aún, el ancho lateromedial de la tróclea distal del metatarso I similar a los otros metatarsos, un amplio rango de movimiento incrementado por la proyección de la tróclea distal y la presencia de procesos laterales en vez de fosas para sujeción ligamentaria a ambos lados de la tróclea son características que también sugieren un rol funcional de agarre del dígito I. Estas últimas características también corresponden a rasgos anatómicos nunca descriptos en ningún otro heterodontosáurido. En el metapodio, la presencia de un protuberante proceso plantar "tipo hipotarso" en el tarsal distal medial para la sujeción de ligamentos flexores para el pie, las profundas fosas extensoras distales para la sujeción de tendones en los metatarsos II y III (*e.g.*, Hutchinson, 2002; Sereno, 2012), y la mencionada morfología distal del metatarso I también son características de importancia al considerar un rol fundamental de las patas para el agarre. En los dígitos, la presencia de fosas extensoras en las primeras falanges de todos los dígitos (características compartidas con otros heterodontosáuridos), las brevemente prominentes porciones proximodorsales a la superficie articular en las falanges distales, la presencia de falanges con garras curvas y esbeltas con protuberantes tubérculos flexores en las falanges ungueales (compartido con *Tianyulong*), son todas características que sugieren una función de agarre principal para el pie de MPEF-PV 3826.

Recordando la presencia de cortos brazos y largas piernas en *Tianyulong*, es lógico considerar que en la especie *Tianyulong* y el espécimen MPEF-PV 3826, la función de agarre era predominantemente ejercida por los pies en vez de las manos. Esta idea podría explicar la presencia de las mencionadas características de agarre (*i.e.*,

garras curvadas con tubérculos flexores protuberantes, proceso "tipo hipotarso" plantar al tarso medial distal, profundas fosas extensoras dorsales en el cóndilo distal de los metatarsos y primeras falanges, una fosa flexora supracondilar profunda en el metatarso I, entre otras) para desenterrar y desgarrar alimentos. Como fue mencionado para el heterodontosáurido *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012), el pequeño tamaño corporal en algunos heterodontosáuridos es relacionado a una alta tasa metabólica con elevados requerimientos energéticos que podrían ser suplementados con una dieta omnívora. Este tipo de dieta fue también mencionada para los heterodontosáuridos por otros autores, aunque siguiendo otras líneas de evidencia (Barrett, 2000; Butler *et al*., 2008b; Barrett *et al*., 2010; Porro *et al*., 2011). No sería extraño considerar que el espécimen MPEF-PV 3826, un heterodontosáurido de pequeño tamaño y con miembros posteriores con rasgos anatómicos que permiten inferir un comportamiento de agarre, podría haber utilizado sus miembros posteriores para fomentar una dieta altamente energética, similar a lo concluido por otros autores para los heterodontosáuridos. Esta caracterización también podría incluir a la especie *Tianyulong*, debido a los caracteres compartidos del miembro posterior y al escaso tamaño alcanzado por la especie, incluyendo la presencia de una dentición plesiomórfica no desarrollada para hábitos herbívoros (*e.g*., Sereno, 2012).

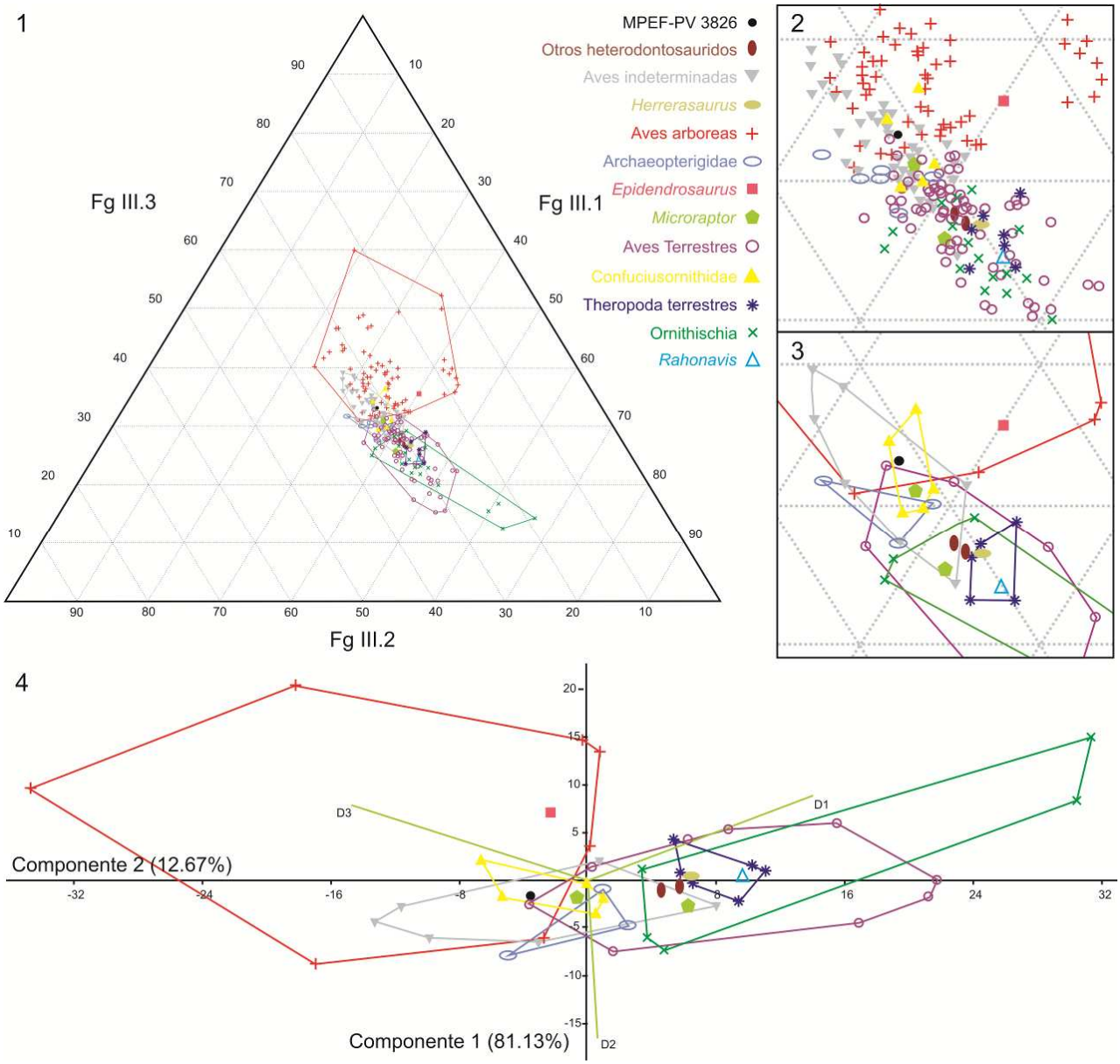
4.4.6- Falanges no ungueales del dígito III (Fig. 4.13):

La descripción del espécimen MPEF-PV 3826 permite determinar que algunas características (*i.e*., proceso similar al hipotarso aviano, condición subarctometatarsiana en los metatarsos, falanges ungueales con garras tipo gancho y un prominente tubérculo flexor, tarsometatarso coosificado) como especializaciones de los heterodontosáuridos dentro de Ornithischia (ver Capítulo 8, Filogenia). Algunas de las características

mencionadas entre los heterodontosáuridos (presentes en MPEF-PV 3826) son también convergentes con las aves actuales (Santa Luca, 1980). Entre éstas, las falanges no ungueales más distales en los dígitos II-IV del pie en MPEF-PV 3826 son característicamente más largas proximodistalmente que la falange que se encuentra articulando proximalmente a ellas dentro del mismo dígito. La penúltima falange del dígito más larga que su falange proximal no fue mencionada para ningún otro ornitisquio, y es también una característica compartida con varias especies arbóreas, percheras y trepadoras de aves, terópodos no avianos, pterosaurios y lagartos (Fisher, 1946; Zhou y Hou, 1998; Clark *et al*., 1998; Hopson 2001; Zhou y Farlow, 2001; Kambic, 2008). La presencia de esta característica morfológica en MPEF-PV 3826 compartida con especies de hábitos arbóreos de otros linajes de reptiles podría estar relacionada a un aspecto paleoecológico del individuo.

Con el objetivo de caracterizar la morfología de los dígitos en MPEF-PV 3826 (y en lo posible poder relacionarlo con un nicho ecológico), se realizó un análisis comparativo utilizando el largo de las falanges del dígito III. En base a las mediciones del largo de las falanges no ungueales del dígito III, el espécimen MPEF-PV 3826 fue comparado con aves actuales, terópodos y dinosaurios ornitisquios, siguiendo el trabajo de Hopson (2001). En este muestreo se incluyen especies de aves actuales con hábitos arbóreos, terrestres e indeterminados (animales mostrando tanto hábitos arbóreos como terrestres pero en proporciones distintas), aves basales (Archaeopterigidae, Confuciusornithidae, *Sinornis* [Sereno y Rao, 1992]), terópodos no avianos con hábitos arbóreos inferidos (*Epidendrosaurus* [Zhang *et al*., 2002], *Microraptor* [Xu *et al*., 2000]), terópodos terrestres y varios ornitisquios; utilizando datos extraídos de la bibliografía (ver Material Suplementario).

Los datos expresados en el gráfico de tres ejes y los resultados obtenidos en el Análisis de Componentes Principales revelan que los largos de las falanges en el dígito III de MPEF-PV 3826 se encuentran por fuera de las proporciones observadas en otros Ornithischia. Más aun, el espécimen MPEF-PV 3826 comparte su localización en el



[Figura 4.13- Diagrama de tres ejes que incluye los espacios ecomorfológicos de varias especies y grupos de terópodos y ornitisquios, en base a las proporciones del largo de las falanges no ungueales del dígito 3 con respecto al largo total del dígito III (sin incluir la falange ungueal): *1*, diagrama completo; *2*, detalle de la zona "indeterminada", que incluye especies de confuciusornítidos, archaeopterygidos, aves de hábitos arbóreos y terrestres y aves de hábitos indeterminados (tanto arbóreo como terrestre pero en distintas proporciones; Hopson, 2001), MPEF-PV 3826, varias especies de ornitisquios, terópodos no avianos y otras especies; *3*, diagrama mostrando los conjuntos dentro de la zona "indeterminada",

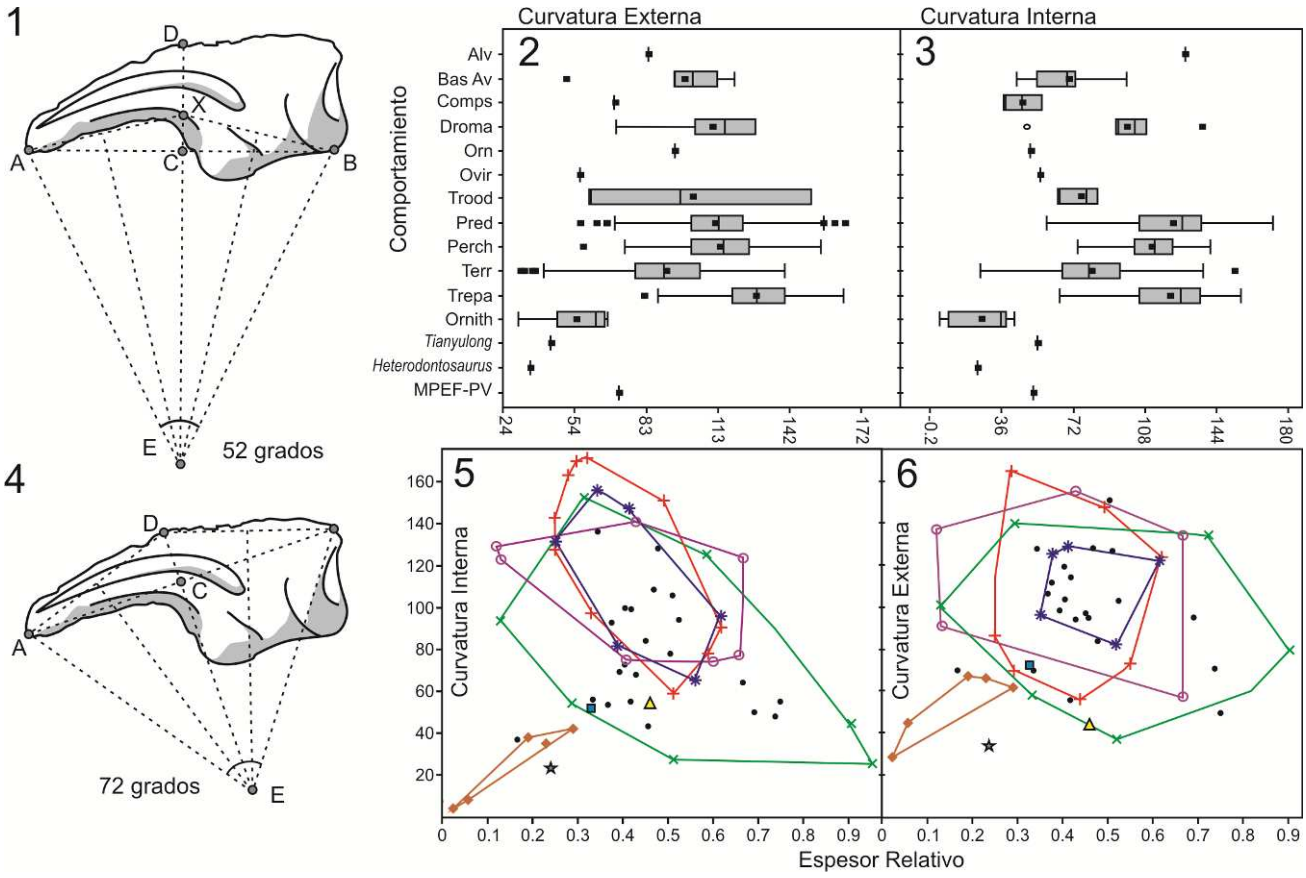
resumiendo los símbolos más importantes; *4*, Análisis de Componentes Principales usando las proporciones de las falanges no ungueales del dígito III, conjuntos distribuidos en el diagrama resultante. Notar el agrupamiento de MPEF-PV 3826 con aves actuales de hábitos indeterminados y arbóreos, y confuciusornítidos. Referencias de los símbolos de la figura, D1-D2-D3 ejes representando la contribución de cada variable original al PCA; D1, eje de la primer falange del dígito III; D2, eje de la segunda falange del dígito III; D3, eje de la tercer falange del dígito III.]

morfoespacio con aves actuales de hábitos arbóreos e indeterminados (Hopson, 2001), especies pertenecientes a Confuciusornithidae y cercano a *Microraptor* y Archaeopterigidae, quienes también fueron considerados como taxones arbóreos por algunos autores (*e.g.*, Feduccia, 1993; Hopson, 2001). La posición en el diagrama compartida con especies de hábitos indeterminados y arbóreos según el largo de las falanges del dígito III es compatible (aunque no definitivamente concluyente) con la interpretación de hábitos arbóreos para MPEF-PV 3826 (Fig. 4.13; Material Suplementario).

4.4.7- Anatomía de las falanges ungueales (Fig. 4.14):

En relación a la anatomía de las falanges ungueales, la combinación del tubérculo flexor prominente y anteriormente desplazado con una garra curvada es también una característica poco común dentro de Ornithischia. Entonces, la morfología de la falange ungueal también podría ser indicativa de los hábitos posibles de este espécimen, y estas características varían entre las especies actuales de aves con diferentes hábitos (Feduccia, 1993; Pike y Maitland, 2004; Burnham *et al*., 2011). Siguiendo las descripciones planteadas por Ostrom (1974) en la porción ósea de las falanges ungueales, el cuerpo principal de forma subrectangular y un redondeado y distalmente protuberante tubérculo flexor presentes en *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009, *Supplementary Material*; Sereno, 2012, fig. 28-29) y MPEF-PV 3826 recuerdan a la condición figurada para aves predadoras y perchadoras, con una garra de curvatura

similar a aves terrestres y aves predadoras terrestres, aunque esta garra ósea es levemente robusta, más similar a *Archaeopteryx* que a aves predadoras y aves predadoras terrestres (Ostrom, 1974, Fig. 6). Basándose en comparaciones cuantitativas de la curvatura de la garra ósea, varios autores lograron inferir aspectos ecológicos de la



[Figura 4.14- Comparación de la curvatura de la garra incluyendo varias especies actuales de aves y lagartos, terópodos mesozoicos (siguiendo a Birn-Jeffery *et al*., 2012), y varias especies de ornitisquios (*Scelidosaurus*, *Othnielosaurus*, Hadrosaurinae indet., *Anabisetia*, *Gasparinisaura*, *Tianyulong*): *1*, Curvatura interna de la garra y espesor relativo (CX/CD) medido en la falange ungueal más completa de MPEF-PV 3826; *2*, Curvatura externa de la misma falange; *3*, Gráfico de caja de la curvatura externa distinguido por categoría de comportamiento, incluyendo todos los datos presentados por Birn-Jeffery *et al*. (2012), y agregando varias especies de ornitisquios; *4*, similar al punto anterior, pero haciendo referencia a la curvatura interna; *5*, Curvatura interna en relación al espesor relativo de la garra; *6*, Curvatura externa en relación al espesor relativo de la garra. En *3* y *4*, ambos gráficos de cajas fueron realizados siguiendo a Birn-Jeffery *et al*. (2012), agregando al valor promedio como un punto dentro de cada caja, y también considerando la información de los terópodos mesozoicos. En *5* y *6*, los conjuntos marcados resumiendo los resultados obtenidos y los terópodos mesozoicos fueron obtenidos en una configuración similar a Birn-Jeffery *et al*. (2012). Referencias a nivel de familia, para las referencias

de las especies dirigirse a Birn-Jeffery *et al*. (2012): Alv, Alvaresauridae; Bas Av, Avialae basales; Trepa, aves y reptiles actuales trepadores; Comps, Compsognathidae; Drom, Dromaesauridae; Terr, aves y lagartos actuales con hábito de merodeadores terrestres; Orn, Ornithomimosauria; Ornith, Ornithischia; Ovir, Oviraptorosauria; Perch, aves y lagartos con habito perchador; Pred, aves y lagartos actuales predadores; *Tianyulong*, espécimen IVPP V17090; Trood, Troodontidae. Referencias simbólicas: asteriscos, especies trepadoras; cruces de suma, especies predadoras; círculos, especies perchadoras; cruces de multiplicar, especies merodeadoras terrestres; rombos, ornithisquios; puntos, terópodos mesozoicos; triángulo, *Tianyulong* IVPP V17090; estrella, *Heterodontosaurus* SAM-PK-K 1332; cuadrado, MPEF-PV 3826.]

vida de dinosaurios mesozoicos, aunque la morfología de la cobertura córnea de la garra sería una característica mucho más informativa para plantear hipótesis de estilo de vida (Burnham *et al*., 2010).

Siguiendo las metodologías planteadas por Birn-Jeffery *et al*. (2012), fueron tomadas tres mediciones de la garra de la falange ungueal en MPEF-PV 3826 y varios ornitisquios, los cuales fueron incluidos en su set de datos (referencias de medidas en Fig. 4.14). Algunas especies de la base de datos medidas por Birn-Jeffery *et al*. (2012) fueron excluidas dado que carecían de la información relevante para los diagramas utilizados. Con esto, los gráficos de caja incluyen 741 especímenes para la curvatura interna, 762 para la curvatura externa, 741 especímenes para la curvatura.interna/grosor.relativo, y 639 para la curvatura.externa/grosor.relativo. En éstos, 22 especímenes corresponden a terópodos mesozoicos, ocho ornitisquios incluyendo a MPEF-PV 3826, y los especímenes restantes representan a gran cantidad de especies de familias actuales de lagartos y aves (Birn-Jeffery *et al*., 2012).

Los gráficos de caja resultantes basados en la curvatura externa e interna de la garra (curvatura interna = 52°; curvatura externa = 72°; CX/CD= 0.14), relaciona a todos los ornitisquios considerados incluyendo a *Heterodontosaurus*, *Tianyulong* y MPEF-PV 3826 a un espacio ecomorfológico de merodeador de suelo (Fig. 4.14). Para los Ornithischia, tanto *Tianyulong* como MPEF-PV 3826 muestran valores de curvatura

mayores a lo comúnmente observado en el linaje. En este caso, MPEF-PV 3826 toma un valor de curvatura externa cercana al rango de variación de las especies predadoras. La consideración de un hábito de vida terrestre de merodeador de suelo acerca al hábito de vida inferido en *Compsognathus*, *Sinornithomimus*, y *Caudipteryx* (Birn-Jeffery *et al*., 2012). Para la relación curvatura interna y externa de la garra en comparación a su grosor relativo, un estilo de vida de merodeador de suelo es concluido para *Tianyulong* (Fig. 4.14). Mientras tanto, el espécimen MPEF-PV 3826 comparte la relación curvatura-interna/engrosamiento-relativo con las especies merodeadoras de suelo y una relación curvatura-externa/engrosamiento-relativo con especies predadoras (similar a aves terrestres y predadoras y terópodos mesozoicos). El espécimen MPEF-PV 3826 toma en este caso un valor de curvatura-interna/engrosamiento-relativo cercano a *Compsognathus* (en vez de a especies con comportamiento perchador/trepador/arbóreo; Fig. 4.14). Para el resto de los Ornithischia y *Heterodontosaurus*, se infiere un estilo de vida de caminador de suelo, basado en ambas curvaturas en relación con el engrosamiento relativo de la garra. En particular, mientras que *Heterodontosaurus* y el resto de los Ornithischia considerados están ubicados en el morfoespacio por fuera del resto de los terópodos y aves merodeadores de suelo considerados, *Tianyulong* y MPEF-PV 3826 tiene un valor de proporción más similar a los terópodos considerados que a los ornitisquios. Las características morfológicas junto con los análisis cuantitativos en comparación con aves actuales y terópodos mesozoicos permiten inferir un comportamiento del tipo cursorial, e incluso posiblemente capacidades arbóreas (basado en el análisis del largo de las falanges no ungueales del dígito III), aunque la capacidad perchadora de este espécimen sea anatómicamente imposible.

4.4.8- Estimación del largo corporal en MPEF-PV 3826:

La metodología utilizada para estimar el largo corporal de *Manidens condorensis* y de otros heterodontosáuridos utilizando el largo del dentario y considerando proporciones similares entre el dentario y el largo corporal entre especies, ya fue previamente explicada (ver Capítulo 3, redescripción de *Manidens condorensis*). En este segmento, será abordado comparativamente el tamaño estimado del espécimen MPEF-PV 3826 en comparación con otros heterodontosáuridos, como también las posibilidades comparativas dentro de Heterodontosauridae serán ampliadas con el agregado de *Abrictosaurus consors* a la lista de taxones con largo corporal inferido (Tab. 4.2-4.3).

En dinosaurios ornitisquios, varios autores mencionan la relación entre morfotipos locomotores asociados al tamaño corporal, movimiento de los miembros y robustez de los huesos, proporción entre los huesos de los miembros anteriores y posteriores, etcétera (*i.e.*, Galton, 1970; Bakker y Galton, 1974; Coombs, 1978; Alexander 2006). En un aspecto biomecánico, las proporciones en largo entre segmentos dentro de cada miembro dependen de las fuerzas dominantes realizadas por las extremidades durante la locomoción. Por ejemplo, la adaptación a un hábito de locomoción cursorial en taxones bípedos lleva al alargamiento de los miembros locomotores en comparación con el largo corporal, lo que maximiza la distancia recorrida por cada movimiento, minimizando el número de oscilaciones por miembro y el desperdicio de energía. Consecuentemente, gran parte de la masa muscular de los miembros en especies bípedas corredoras, se encuentra anclada al fémur robusto y proporcionalmente corto, mientras que los elementos más distales del miembro son esbeltos y alargados son operados por los músculos proximales vía tendones. La falta de masa en los elementos distales del miembro posterior es una característica relacionada a disminuir el peso en donde el movimiento angular es mayor, disminuyendo el

desperdicio de energía (Coombs, 1978). Al menos dentro de Ornithischia, las modificaciones en los miembros que permiten una locomoción cursorial tienden a desaparecer cuando la masa corporal se incrementa (Coombs, 1978; Carrano, 1999). Una visión general de Ornithischia nos permite arribar a algunas conclusiones relacionadas a las proporciones de los huesos del miembro posterior y el tamaño corporal. El largo del fémur es menor que la tibia en bípedos cursoriales (heterodontosáuridos, ornitisquios basales y ornitópodos basales), llega a un largo subigual en bípedos facultativos (hadrosaurios e iguanodóntidos), y es mayor en cuadrúpedos obligatorios (neoceratópsidos, ankylosáuridos y estegosáuridos). Similarmente, los metatarsos son mayores en largo a la mitad del fémur en dinosaurios cursoriales, y menores a la mitad en dinosaurios graviportales (Bakker y Galton, 1974; Coombs, 1978; Holtz, 1995). En los Ornithischia, aquellos taxones de mayor porte muestran proporciones de largo entre huesos en los miembros posteriores relacionados a una movilidad mediportal-graviportal (estegosáuridos, ankylosáuridos, ceratópsidos de gran tamaño), la locomoción tipo subcursorial en ornitópodos de gran tamaño, y locomoción cursorial en pequeños ornitópodos, heterodontosáuridos y ceratópsidos basales (Coombs, 1978).

Para inferir el largo corporal en MPEF-PV 3826, los conceptos de variación en proporción de largo de huesos dentro del miembro posterior, el morfotipo locomotor y el tamaño corporal fueron integrados. Básicamente, las variaciones relacionadas al morfotipo locomotor y el tamaño están reflejadas en las proporciones entre los huesos del miembro posterior, el cual se mantiene relativamente similar en individuos de tamaño y hábito locomotor similar. Así, la variación de las proporciones de los huesos de dicho miembro puede ser utilizada para estimar el tamaño corporal de especímenes fósiles incompletos. En este panorama, la postura y el movimiento del miembro

posterior (incluyendo las proporciones de cada hueso dentro de dicho miembro) se asumen como íntimamente relacionados con el tamaño corporal y en este caso, en el largo total del cuerpo. Bajo esta hipótesis morfofuncional, para la estimación del largo corporal en MPEF-PV 3826, se optó por realizar una metodología similar a aquella utilizada en los especímenes de *Manidens* (ver Capítulo 3, redescripción de *Manidens condorensis*). Esto es, se consideró el largo del metatarsal III y su relación con el largo corporal en *Heterodontosaurus* y *Tianyulong*, teniendo en cuenta que estas especies muestran un hábito locomotor similar al esperado para MPEF-PV 3826, tamaños pequeños y se supone no muy alejados filogenéticamente (ver Capítulo 8, Filogenia). En base a esta relación fue inferido el largo corporal para MPEF-PV 3826. Similarmente, el largo corporal para el holotipo de la especie *Abrictosaurus* NHMUK RU B54 también fue estimado considerando en este caso el largo del fémur preservado.

4.4.8.1- Resultados (Fig. 4.15). — Comparado con otros heterodontosáuridos, los valores de largo corporal para MPEF-PV 3826 son menores al largo inferido o informado en la bibliografía de cualquier otro espécimen. Esta afirmación no solo se sostiene por la inferencia aquí realizada del largo corporal, sino también al considerar comparativamente el largo de los metatarsos de MPEF-PV 3826 con otros heterodontosáuridos. Los metatarsos de MPEF-PV 3826 (33.115mm de largo), son claramente menores en largo que aquellos de *Tianyulong* (43 y 44 mm para los especímenes IVPP V17090 y STMN 26-3, respectivamente), *Heterodontosaurus* (68 mm), y *Abrictosaurus* (53 mm). Asimismo, el largo del metatarso I de *Fruitadens* (24,76 mm; LACM 120602; fig. 16, Butler *et al*., 2012), es mayor a los 19,8 mm del mismo hueso en MPEF-PV 3826, y el largo estimado en el fémur del espécimen LACM

120478 (62 mm; Butler *et al*., 2010), es mayor a aquel inferido para el espécimen MPEF-PV 3826 (41-54 mm).

TABLA 4.2 - Estimaciones de largo de huesos del miembro posterior y largo corporal de MPEF-PV 3826

1- Especie (espécimen)	*Fémur*	*Tibia*	*Metatarso III*	*L. M. Posterior*	*L. Corporal*
Heterodontosaurus tucki (SAM-PK-K1332)	112.00	145.00	68.00	325.00	1000.00
Tianyulong confuciusi (IVPP V17090)	51.00	73.00	43.00	167.00	450.00
Abrictosaurus consors (NHMUK B54)	78	100	53	231.00	x

2- Especie (espécimen)/Proporcion miembro posterior	*f/mp*	*t/mp*	*m3/mp*	*L.M. Posterior*
Heterodontosaurus tucki (SAM-PK-K1332)	0.345	0.446	0.209	325
Tianyulong confuciusi (IVPP V17090)	0.305	0.437	0.257	167
Abrictosaurus consors (NHMUK B54)	0.338	0.433	0.229	231
3- MPEF-PV 3826	*Fémur*	*Tibia*	*Metatarso III*	*L.M. Posterior*
Basado en **H. tucki**	54.542	70.613	33.115	158
Basado en **T. confuciusi**	39.276	56.218	33.115	129

4- Largo corporal estimado			
MPEF-PV 3826 basado en **H. tucki**	486.99	**A. consors** basado en **H. tucki**	696.43
MPEF-PV 3826 basado en **T. confuciusi**	346.55	**A. consors** basado en **T. confuciusi**	688.24

[Tabla 4.2, Estimación del largo de los huesos del miembro posterior y largo corporal en MPEF-PV 3826 y *Abrictosaurus consors* considerando la relación entre el largo corporal y el largo de los elementos del miembro posterior. Largo expresado en mm. Los largos de los distintos taxones fueron obtenidos de la bibliografía (Brett-Surman, 1997; Seebacher 2001; Sereno, 2012).]

Para el caso de las estimaciones realizadas en este segmento en MPEF-PV 3826 y *Abrictosaurus consors*, se estima en base a los datos que el primero mencionado tendría un valor de largo corporal más cercano al estimado en base a *Tianyulong* que al de *Heterodontosaurus*. El metatarso III de MPEF-PV 3826 es significativamente menor al de *Tianyulong*, por lo que se espera un largo corporal estimado menor al mencionado taxón. *Abrictosaurus consors*, aunque posee huesos del miembro posterior que indican un tamaño menor al de *Heterodontosaurus*, posee proporciones dentro del miembro que son más similares al mencionado taxón que a *Tianyulong*, por lo que se concluye que la estimación del largo corporal basada en *Heterodontosaurus* sería probablemente la estimación más acertada (Tab 4.2-4.3).

Como es de esperarse, el holotipo de la especie *Abrictosaurus consors* tendría un tamaño mediano al considerar al resto de las especies dentro de Heterodontosauridae, cercano al largo corporal estimado en *Fruitadens*, *Manidens* y *Pegomastax*. En

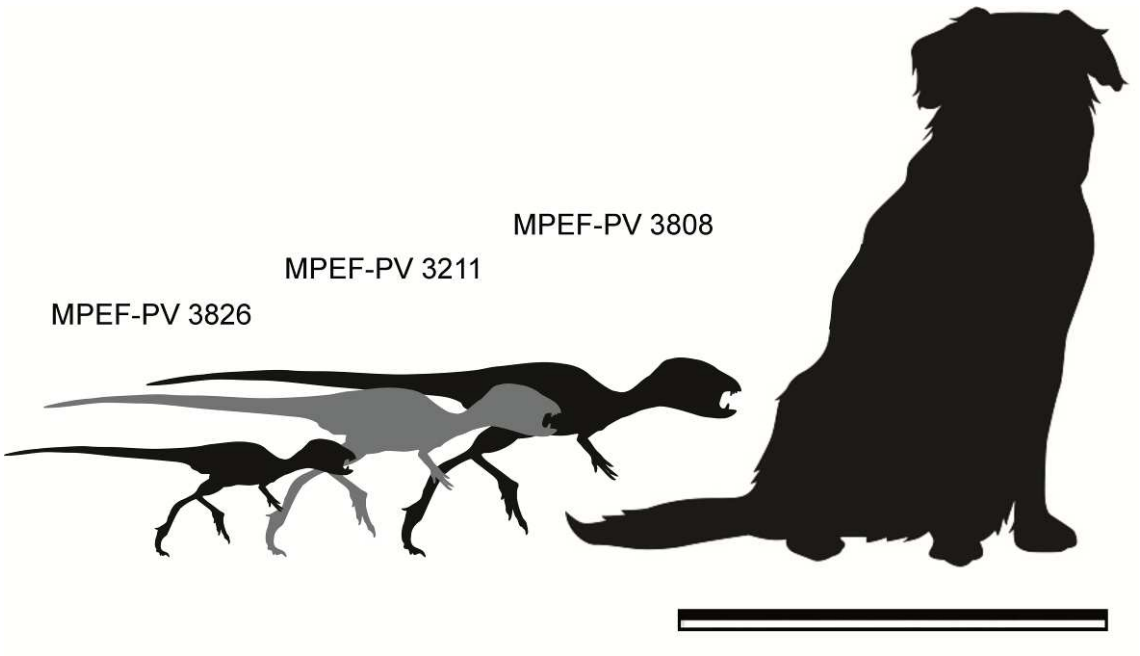
TABLA 4.3 - Largo corporal entre los heterodontosáuridos

Especies (espécimen)	*L. Corporal*	*Referencia*
H. tucki (SAM-PK-K 1332)	1000	Porro et al., 2011
T. confuciusi (IVPPV 17090)	450	Sereno, 2012
M. condorensis (MPEF-PV 3211)*	543.056–680	Resultados Presentados
M. condorensis (MPEF-PV 3808)*	627.15-785.3	Resultados Presentados
E. becklesii Owen, 1861 (NHMUK 48215)*	432.08–541.04	Sereno, 2012
F. haagarorum Butler et al., 2010	650–750	Butler et al., 2012
P. africanus Sereno, 2012 (SAMPK-K10488)*	509.24–637.68	Sereno, 2012
L. angustidens Haughton 1924 (NHMUK A100)*	1003.056–1256	Sereno, 2012
Heterodontosáurido de Kayenta (MCZ 9092)*	370.35–463.77	Sereno, 2012
MPEF-PV 3826	346.55-486.99	Resultados Presentados
A. consors (NHMUK RU B54)	688.24-696.43	Resultados Presentados

[Tabla 4.3- Comparación en largo corporal entre los heterodontosáuridos, incluyendo mediciones de largo corporal obtenidas o basadas en la bibliografía citada, o estimados en los presentados resultados para *Abrictosaurus* y MPEF-PV 3826 Valores expresados en mm. * Largo del dentario considerado un 45% el largo craneano, como en *Heterodontosaurus* (Sereno, 2012)]

comparación con la estimación de largo corporal para el heterodontosáurido MPEF-PV 3826, los valores estimados para los especímenes referidos a *Manidens* no se superponen. (Tab. 4.3; Fig. 4.22). El espécimen MPEF-PV 3826 sería aproximadamente unos 20 cm más pequeño en largo corporal que el espécimen de *Manidens* MPEF-PV 3211 y unos 28 cm más pequeño que el espécimen MPEF-PV3808 según el valor estimado en base a *Tianyulong*, siendo una diferencia similar al considerar el largo estimado en base a *Heterodontosaurus* (Tab. 4.3). De cualquier forma, los restos fósiles recuperados en la Formación Cañadón Asfalto referidos a Heterodontosauridae corresponden a individuos de pequeño tamaño, siguiendo la tendencia documentada en la familia. Entre los heterodontosáuridos, considerando los largos corporales estimados, los resultados no solo soportan la evidencia osteológica que cualitativamente indica un

tamaño pequeño de largo corporal en MPEF-PV 3826, sino que también el tamaño de este espécimen parece haber sido menor que todos los heterodontosáuridos de estadio



[Figura 4.15- *Manidens condorensis*, especímenes MPEF-PV 3211 y MPEF-PV 3808, y Heterodontosauridae indeterminado MPEF-PV 3826. Tamaño promedio estimado para los mencionados especímenes. Escala equivale a 50 cm.]

ontogenético avanzado, incluyendo también al pequeño heterodontosáurido de Kayenta y *Echinodon becklesii* (Tab. 4.3).

4.5- CONCLUSIONES

El espécimen aquí presentado y descripto MPEF-PV 3826 del Toarciano de la Formación Cañadón Asfalto (localidad Queso Rayado) incluye dos metapodios completos articulados con sus tarsales mediales distales y asociados a algunas falanges y vértebras caudales. La descripción detallada, comparación y el análisis morfométrico mostraron una similitud general entre MPEF-PV 3826 y la familia Heterodontosauridae.

Aunque el referir al espécimen MPEF-PV 3826 a la especie *Manidens condorensis* es tentador (basados en que corresponden a materiales de Heterodontosauridae encontrados en la misma localidad y horizonte), no existe evidencia osteológica para diferenciar o asociar a este espécimen al mencionado taxón.

Las interpretaciones resultantes del análisis del corte delgado histológico del metatarso IV y las comparaciones con el metatarso de *Heterodontosaurus* permiten concluir que estos restos pertenecieran a un individuo en estadio ontogenético avanzado. Así, la presencia de un tarsometatarso bien fusionado, arco neural y centro vertebral fusionados en las vértebras caudales, y la ausencia de aberturas de canalículos vasculares en la superficie del metatarso, son características que pueden relacionarse a un estadio ontogenético avanzado para este espécimen (Santa Luca, 1980; Brochu, 1996; Horner *et al*., 2000; Tumarkin-Deratzian, 2003, 2009; Sereno, 2012). Por otro lado, la probable presencia de las previas características tempranamente debido a estrés mecánico o la madurez osteológica temprana y la ausencia de un Sistema Fundamental Externo (*External Fundamental System*), llevan a concluir que MPEF-PV 3826 no era un individuo sexualmente maduro. Muchas de las características de madurez osteológica externa comúnmente tomadas como evidencia de un estadio adulto (ver *Conclusiones Histológicas*) ya estarían presentes en estadios ontogenéticos no completamente maduros, como sucedió con los especímenes de *Heterodontosaurus* SAM-PK-K1332 y NM QR 1788 mencionados por Porro *et al*. (2011).

La comparación morfológica del autopodio de este espécimen con otros taxones ornitisquios reveló que podrían existir nuevas características autapomórficas para la familia Heterodontosauridae que la distinguen del resto de los Ornithischia. Así, tanto la descripción morfológica como el análisis morfométrico, dieron partida a la codificación

de nuevos caracteres que podrían sostener la monofília de Heterodontosauridae (ver Capítulo 8, Filogenia).

La reconstrucción del pie resultó en un metapodio alargado con los metatarsianos cercanamente empaquetados y dígitos elongados en comparación con otros ornitisquios (incluyendo taxones heterodontosáuridos). Un análisis comparativo de la proporción del largo de las falanges no ungueales del dígito III denota similitudes entre el espécimen MPEF-PV 3826 y aves actuales de hábitos arbóreos e indeterminados (tanto arbóreos como terrestres en proporciones distintas), junto con otros terópodos de hábitos inferidos similares. Un análisis comparativo incluyendo rasgos morfológicos de la falange ungueal acerca al espécimen MPEF-PV3826 a especies de hábitos terrestres e incluso revela similitudes morfológicas con formas predadoras terrestres. El conjunto de las mencionadas características para en MPEF-PV 3826 podría indicar la presencia de un comportamiento cursorial de merodeador de suelo con pies con función de agarre, e incluso capacidades arbóreas facultativas. Sin embargo, es necesario más información para poner a prueba de una manera más rigurosa las hipótesis de comportamiento planteadas, incluyendo también el hallazgo de nuevos y articulados restos fósiles que permitan incluso poner a prueba la asignación putativa del espécimen MPEF-PV 3826 a *Manidens condorensis*, como también nuevos registros del miembro anterior, el cual es completamente desconocido para este taxón. En cuanto a la estimación del largo corporal, el referirse a un tipo corporal similar a *Tianyulong* y *Heterodontosaurus* permitió la estimación del largo corporal para el espécimen MPEF-PV 3826 de forma satisfactoria. Al comparar los largos estimados de todos los heterodontosáuridos (considerando valores mínimos obtenidos en base a *Tianyulong* y máximos obtenidos en base a *Heterodontosaurus*), el tamaño inferido del espécimen MPEF-PV 3826 sería menor a todos los heterodontosáuridos. Considerando

que Heterodontosauridae agrupa a las más pequeñas especies dentro de Ornithischia (Butler *et al*., 2010), tomando valores de largo estimado entre los 36-45 cm (*Tianyulong* [Sereno, 2012], *Echinodon* y el heterodontosáurido de Kayenta) y 175 cm (espécimen referido a la especie *Heterodontosaurus tucki*, NM QR 1788, Porro *et al*., 2011), el espécimen MPEF-PV 3826 podría ser el ornitisquio más pequeño descripto hasta la fecha. Aunque el estadio ontogenético avanzado inferido para el espécimen MPEF-PV 3826 indica que el largo corporal podría no corresponderse con el tamaño final del individuo sexualmente maduro, esta incertidumbre también existe en el resto de los heterodontosáuridos representados por material fragmentario (*e.g.*, Butler *et al*., 2012; Sereno, 2012).

Manidens condorensis y MPEF-PV 3826 componen restos fósiles simpátricos taxonómicamente asociados al linaje Heterodontosauridae, pero este último no muestra caracteres diagnósticos que permitan considerarlo como representante de una nueva especie, como tampoco permite contrastarlo o asociarlo a la especie *Manidens* debido a la inexistencia de material comparable. Una vista general permite concluir que estos materiales (MPEF-PV 3826 y los especímenes relacionados a la especie *Manidens*) representan a individuos con un tamaño corporal estimado relativamente similar que no solo podrían ser simpátricos, sino también compartir el mismo nicho ecológico. Si se considera a MPEF-PV 3826 como representante de la especie *Manidens*, la conclusión en tamaños para ambos materiales estaría indicando que aunque MPEF-PV 3826 posee características osteológicas externas generalmente consideradas como individuo adulto, y características histológicas de individuo subadulto, este tamaño corporal no sería el tamaño final (como el caso presentado por Porro *et al*. [2011], para los especímenes SAM-PK-K1332 y NM QR 1788 de *Heterodontosaurus*, con 1-1,75 m.). De cualquier forma, el espécimen MPEF-PV 3826 compone un material que representa al

heterodontosáurido más pequeño conocido, lo cual cobra cierta importancia en relación a la ocupación de nichos, patrones de crecimiento y cambios en tamaño corporal del linaje Heterodontosauridae durante su evolución.

CAPÍTULO 5: Nueva especie de dinosaurio ornitisquio, Cerapoda n. tax., y la ventaja masticatoria de los cíngulos extremadamente desarrollados.

5.1- INTRODUCCIÓN

En este capítulo será descripto un nuevo hallazgo encontrado en la misma localidad de los especímenes de *Manidens condorensis* (localidad Queso Rallado, Formación Cañadón Asfalto. Los especímenes que serán descriptos se distinguen anatómicamente de la dentición conocida de *Manidens*, así como de otros ornitisquios por los caracteres autapomórficos de su dentición. Por otro lado, la dentición preservada en este nuevo hallazgo involucra al maxilar y coronas aisladas, las cuales no pueden compararse correctamente con la dentición maxilar preservada en *Manidens* debido que su único registro es incompleto (MPEF-PV 3211). Este hallazgo contribuye a la pobremente conocida diversidad de dinosaurios ornitisquios durante el periodo Jurásico Temprano más alto a Medio más bajo, el tiempo en donde se estima ocurrieron los eventos de diversificación en la historia temprana de la evolución de los más importantes linajes de ornitisquios. Este nuevo hallazgo será incluido como terminal en el capítulo de Filogenia para verificar su afinidad con los ornitisquios cerápodos, y su dentición única con complejos cíngulos es analizada en términos de su importancia como márgenes activos de corte para el procesamiento intraoral de la comida.

5.2- SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

DINOSAURIA Owen, 1842

ORNITHISCHIA Seeley, 1887

NEORNITHISCHIA Sereno, 1986

CERAPODA Sereno, 1986

Cerapoda n. tax. (Fig. 5.1-5.10)

Holotipo. — MPEF-PV 3809, maxilar izquierdo, articulando con un fragmento de premaxilar, un fragmento de la porción anterior del lacrimal, y también con parte del palatino y el proceso anterior del epipterigoides, todos fragmentos pertenecientes al lado izquierdo del cráneo. Este espécimen está asociado con un elemento alargado, el cual se estima corresponde a parte del supraorbital izquierdo. La hilera de dientes preservada en el maxilar incluye ocho coronas completas.

Especímenes referidos. — MPEF-PV 3818, corona anterior que asemeja a la morfología de la corona más anterior preservada en el holotipo; MPEF-PV 3824, corona maxilar aislada; MEPF-PV 3820, MEPF-PV 3825 y MEPF-PV 10861 (Fig. 5.7), coronas asociadas a la dentición del dentario aisladas; especímenes utilizados para corte MPEF-PV 10823 (mitad distal de una corona), MPEF-PV 3821 y MPEF-PV 10864 (ambas mitades basales de una corona).

Localidad y Horizonte. — El holotipo y especímenes referidos fueron colectados en la localidad de Queso Rayado, a 5.5 km al noroeste del pueblo de Cerro Cóndor, provincia de Chubut, Argentina. El horizonte portador de fósiles en la mencionada localidad es una lutita silicificada formada por intercalaciones de depósitos calcáreos y

tobáceos con depósitos de conchostracos y venas de ópalo irregulares (Gaetano, 2013), y abundantes restos de microvertebrados (ver Capítulo 1, Introducción). Esta localidad ha sido datada en el Toarciano inferior a medio (Cuneo *et al*., 2013).

Diagnosis. — Pequeño cerápodo basal con la siguiente combinación única de caracteres (autapomorfías marcadas con asterisco): cíngulos mesial y distal en la superficie lingual de coronas maxilares de posición media a posterior orientados entre sí de forma oblicua; cíngulo lingual mesial portando dos o tres dentículos en la mayoría de las coronas maxilares *; cíngulo lingual distal portando un número variable de pequeñas aserraciones*; cíngulo distal en la superficie labial orientado de forma oblicua en coronas maxilares de posición media a posterior, formando un margen cingular conspicuo; pequeño cíngulo mesial denticulado en la superficie lingual de las coronas de la dentición posterior del dentario; cresta subcingular de orientación apicobasal ubicada en el extremo distal del cíngulo lingual mesial en coronas del dentario *; márgenes de los cíngulos en la superficie oclusal (labial para dientes del dentario y lingual para dientes del maxilar), ubicados sobre la mitad apical de la corona y apicalmente dirigidos *; facetas de desgaste desarrolladas en los cíngulos de la cara oclusal de las coronas. Además, el esmalte en el margen de corte de dentículos está engrosado, una característica que se interpreta aquí como potencialmente única de Cerapoda n. tax., aunque la falta de información detallada sobre otros taxones interfiere en la determinación de esta característica como una autapomorfía.

Considerando la morfología de las coronas preservadas en el holotipo y especímenes referidos a las especies Cerapoda n. tax. y *Manidens condorensis*, ambos taxones encontrados en la misma localidad difieren entre si en una serie de rasgos dentales. Estas diferencias con *Manidens* incluyen la distribución simétrica de dentículos apicales, pocos dentículos apicales y proporcionalmente más grandes, la

ausencia de crenulaciones del esmalte en el margen de corte de los dentículos apicales, y la presencia de cíngulos bien desarrollados (que llevan aserraciones o dentículos). La marcada diferencia morfológica de las coronas de ambos taxones permite distinguir a ambas especies y la correspondiente identificación de las coronas aisladas a uno u otro de los mencionados taxones. En relación a *Manidens condorensis*, hay que considerar que la distinción entre la dentición maxilar de Cerapoda n. tax y *Manidens* (o la distinción de la dentición de los dentarios de ambas especies) no puede realizarse correctamente debido a que la dentición maxilar completa de *Manidens* solo es inferida como morfológicamente similar a la del dentario, así como también la dentición del dentario de Cerapoda n. tax. De esta forma, tanto la dentición maxilar de *Manidens*, como la dentición del dentario en Cerapoda n. tax., se infiere como distinta entre ambos taxones si se considera que la morfología de las coronas en esta dentición es similar a la dentición opuesta preservada en ambos holotipos, y representada en las coronas aisladas que se asocian a la dentición del maxilar en el caso de *Manidens*, o al dentario en el caso de Cerapoda n. tax. Los mencionados taxones, sin embargo, comparten algunas características generales de la dentición. Entre estas están la heterodoncia relacionada a la variación de la proporción alto-ancho de la hilera de dientes (que también está presente en una gran variedad de ornitisquios como *Pisanosaurus*, *Lesothosaurus*, *Hypsilophodon*, *Jeholosaurus*), una baja cantidad de dientes en la dentición en comparación con otros linajes ornitisquios, la ausencia de una cresta primaria central en la superficie no oclusal de las coronas y la presencia de una cavidad mesial que indica un considerable empaquetamiento de la hilera de dientes.

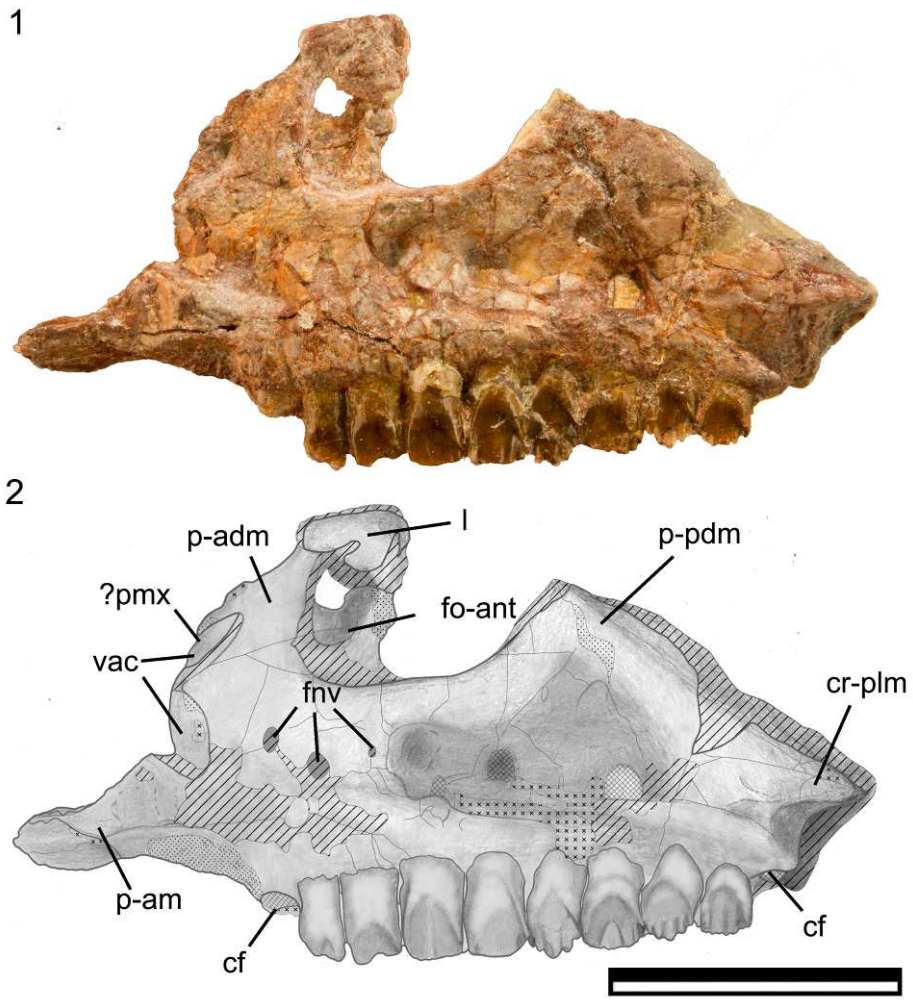
5.3- MATERIALES Y MÉTODOS

Tanto para la cuantificación en longitud de los márgenes disponibles para masticación (bordes de corte marginales y cingulares) y la medición del área desgastada (facetas de desgaste en los márgenes marginales y cingular) en la hilera de dientes del holotipo MPEF-PV 3809, ha sido utilizado el programa gratuito ImageJ (Schneider *et al*., 2012). Con el objetivo de medir estos márgenes y áreas de desgaste, cada corona fue fotografiada para componer dos conjuntos de datos separados. La cuantificación del margen disponible para corte fue realizada usando imágenes en vista lingual (Fig. 5.10). Para la medición del área de las superficies de desgaste para cuantificar la amplitud de superficie oclusal disponible para la masticación, cada una de las superficies de desgaste en cada corona fue fotografiada orientando al diente de manera que la imagen sea tomada perpendicularmente a la zona desgastada (Fig. 5.10). Las imágenes de los dientes fueron tomadas con una cámara Nikon SMZ 1000, que incluye una lupa binocular equipada con luz puntual de fibra óptica y una cámara con pantalla digital. La iluminación de las muestras fue reforzada con una lámpara de brazo flexible Schott KL750. Todas las mediciones se expresaron en mm y mm^2.

5.4- DESCRIPCIÓN Y COMPARACIONES

5.4.1- Maxilar (Fig. 5.1-5.3):

Es el hueso más completo del material disponible, con una longitud aproximada de 20 mm y 9 mm de altura. La superficie lateral del maxilar está extensamente dañada y fracturada (colapsada en algunas secciones), pero la forma del hueso está bien conservada, caracterizándose por una forma triangular (Fig. 5.1-5.2). Como en varios

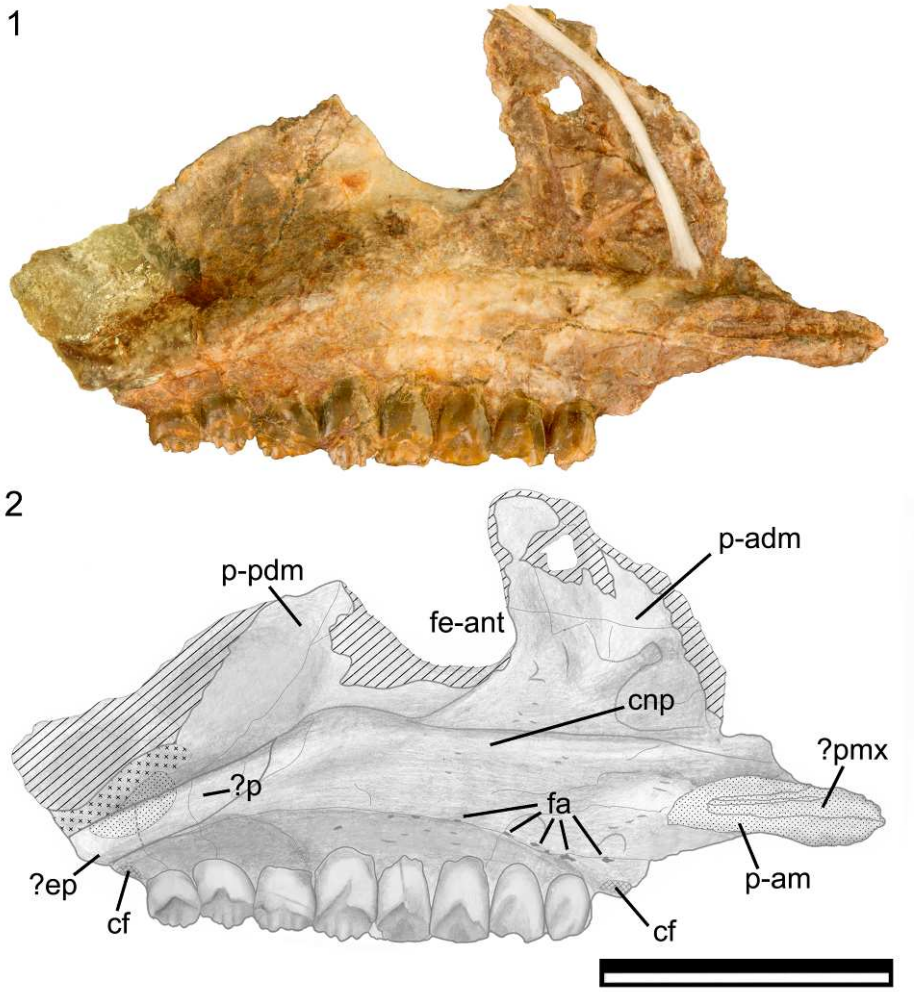


[Figura 5.1- Cerapoda n. tax., espécimen MPEF-PV 3809, maxilar relativamente completo y elementos fragmentarios en articulación, vista lateral en imagen fotográfica (1) y esquema (2). Abreviaturas, cf, corona faltante; cr-plm, cresta posterolteral del maxilar; fnv, forámenes neurovasculares; fo-ant, fosa antorbital; l, fragmento de lacrimal; p-adm, proceso anterodorsal del maxilar; p-am, proceso anterior del maxilar; p-pdm, proceso posterodorsal del maxilar; vac, espacio o vacuidad anterior seccionado; ?pmx, fragmento que podría representar parte del proceso posterior del maxilar. La trama de líneas representa regiones cubiertas de roca; la trama de cruces representa regiones cubiertas con óxido. Escala equivale a 1 cm.]

ornitópodos (*e.g.*, *Gasparinisaura*, *Hypsilophodon*, *Parksosaurus* [Coria y Salgado, 1996; Galton, 1973a, 1974a]), el maxilar está formado por un cuerpo principal alto en sentido dorsoventral, con dos láminas dorsalmente proyectadas que forman el límite anterior de la fosa antorbital y el margen posterior de la fenestra antorbital.

El maxilar se estrecha anteriormente, formando el proceso anterior del maxilar que articula con el premaxilar. Ventralmente a la base de este proceso, la región anterior del borde ventral portador de dientes del maxilar está incompleta (Fig. 5.1-5.3). Anterior al primer diente preservado (fracturado en la base y carente de corona) y posterior al proceso premaxilar del maxilar, no existen restos de raíces o alvéolos que indiquen la presencia de algún otro diente (Fig. 5.1-5.3). Se estima que esta región carente de dientes podría estar representando una pequeña diastema edentada anterior sin forma de arco, aunque existe la posibilidad que se trate de un artefacto tafonómico. Esta característica región edentada anterior es similar pero más pequeña que aquella de los de cerápodos basales, tales como *Gasparinisaura*, *Parksosaurus*, *Hypsilophodon*, y *Jeholosaurus* (Galton, 1973a, 1974a; Coria y Salgado, 1996; Barrett y Han, 2009).

El proceso ascendente o proceso anterodorsal del maxilar contacta dorsalmente con un fragmento de hueso pequeño que estaría representando a la parte más anterior del lacrimal. El margen anterior del proceso anterodorsal del maxilar delimita una cavidad estrecha localizada anteriormente (Fig. 5.1). Esta vacuidad anterior del maxilar está interrumpida por un proceso anterior breve y lateromedialmente amplio, que divide esta cavidad en una depresión ventral menor y una dorsal mayor en amplitud. En la superficie medial del maxilar, a la altura de la mencionada cavidad dorsal de mayor amplitud, existe un fragmento de hueso que podría corresponder a parte del proceso posterolateral del premaxilar (Fig. 5.1). La presencia de una cavidad anterior fue descripta en *Hypsilophodon* (BMNH-R2477; Galton, 1974), pero en este taxón la cavidad no está dividida. Esta cavidad, sin embargo, está completamente cubierta por el premaxilar en un espécimen de mayor tamaño referido a *Hypsilophodon* (BMNH-R197), por lo que la presencia de esta cavidad anterior fue interpretada como debida a la variación ontogenética del taxón (Galton, 1974a). Esta característica en el espécimen



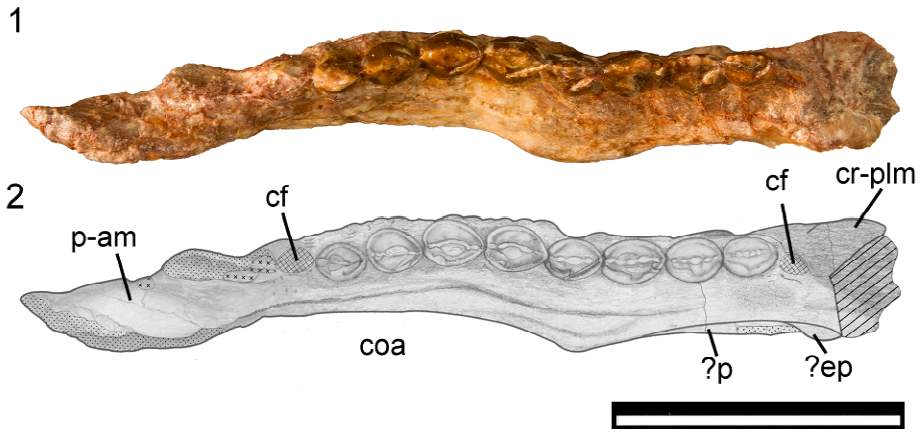
[Figura 5.2- Cerapoda n. tax., espécimen MPEF-PV 3809, maxilar relativamente completo y elementos fragmentarios en articulación, vista medial en imagen fotográfica (1) y esquema (2). Abreviaturas: cnp, cresta nasopalatina; fa, forámenes alveolares; ?ep, fragmento dudoso del proceso anterior del ectopterigoides; ?p, fragmento dudoso del palatino; ?pmx, fragmento del proceso ventral del premaxilar. El resto de las abreviaturas y referencias a las tramas fueron presentadas en figuras anteriores. Escala equivale a 1cm.]

MPEF-PV 3809 podría sugerir que el holotipo del Cerapoda n. tax. representa un individuo joven.

Tanto fosa como la fenestra antorbital están presentes pero no completamente preservadas debido a la falta de un lacrimal completo. La forma triangular del maxilar, con la fosa antorbital localizada anterior a la fenestra antorbital se asemeja a la condición observada en cerápodos basales (Norman *et al*., 2004c). La parte posterior del

proceso anterodorsal del maxilar forma la pequeña fosa antorbital, anterior a la fenestra antorbital, como en *Lesothosaurus*, *Hypsilophodon*, y *Agilisaurus* (Galton, 1974a; Sereno, 1991; Peng, 1992). Por el contrario, la fosa antorbital no se extiende ventralmente a la fenestra en Cerapoda n. tax., siendo más similar a *Hypsilophodon* y *Orodromeus* que a *Jeholosaurus* y *Agilisaurus* (Sereno de 1991, Norman *et al*, 2004c; Barrett y Han, 2009). La fosa antorbital es profunda, con sus límites anterior y ventral abruptos y formando un desnivel marcado con la superficie lateral del maxilar, similar al receso con forma de bolsillo con límites redondeados y escalonados presente en otros ornitópodos (*e.g.*, *Hypsilophodon*, *Jeholosaurus*; Norman *et al*, 2004c; Barrett y Han, 2009).

El cuerpo principal dorsoventralmente alto del maxilar, ventral a la fenestra antorbital, en relación a la longitud preservada, tiene proporciones similares a *Hypsilophodon*. El maxilar carece de cresta lateral engrosada y prominente elongada completamente por encima de la hilera de dientes, contrario a lo observado en el cuerpo del maxilar de *Heterodontosaurus* y otras especies heterodontosáuridos (Norman *et al*, 2011; Sereno, 2012). Así, en vista lateral, gran parte de la hilera de dientes parece estar al mismo nivel que la superficie lateral del maxilar en vez de medialmente emarginada, pero esta ausencia también podría deberse al fuerte aplastamiento lateromedial de la muestra. La parte más posterior del maxilar forma una cresta que se proyecta lateralmente por encima de la hilera de dientes (Fig. 5.1, 5.3), la cual se estima que contactaría más posteriormente con el yugal. Esta cresta desarrollada por encima de la dentición permite determinar la presencia de una emarginación de la hilera de dientes, al menos a lo largo de su región posterior (como en *Hypsilophodon*, *Orodromeus*, *Gasparinisaura* y otros ornitópodos basales; Galton, 1974a; Coria y Salgado, 1996; Scheetz., 1999; Norman *et al*, 2004c).



[Figura 5.3- Cerapoda n. tax., espécimen MPEF-PV 3809, maxilar relativamente completo y elementos fragmentarios en articulación, vista ventral en imagen fotográfica (1) y esquema (2). Abreviaturas: coa, margen lateral de la coana delimitado por la cresta nasopalatina del maxilar; cr-plm, cresta posterolateral del maxilar. El resto de las abreviaturas y tramas fueron presentadas en figuras anteriores. Escala equivale a 1cm.]

La pared lateral extremadamente dañada y colapsada del maxilar no permite caracterizar la apertura de forámenes neurovasculares dorsales a la hilera de dientes y posterior al segundo diente. Sin embargo, dorsal y anterior a las dos primeras coronas, dos puntuaciones profundas y una tercera de mayor tamaño están presentes. Estas aberturas son aquí interpretadas como tres forámenes neurovasculares, denotando una condición similar a los primeros y amplios forámenes en *Hypsilophodon* (Galton, 1974a) y sugiriendo la presencia de una mejilla muscular que cubre toda la hilera de dientes (como es inferido por Sereno, 2012). El proceso posterodorsal del maxilar es anteroposteriormente largo y ligeramente alto dorsoventralmente, formando anteriormente la esquina posteroventral de la fenestra antorbital. El extremo posterior está dorsalmente dañado y sus contactos con el yugal y lacrimal no se han conservado.

En vista medial, tres fragmentos de hueso parecen estar presentes, incluyendo un posible fragmento del premaxilar anteriormente, y pequeños fragmentos del paladar posteriormente (posiblemente representando parte del palatino y ectopterigoides; Fig. 5.2). El resto de la pared medial del maxilar tiene una superficie lisa, careciendo de

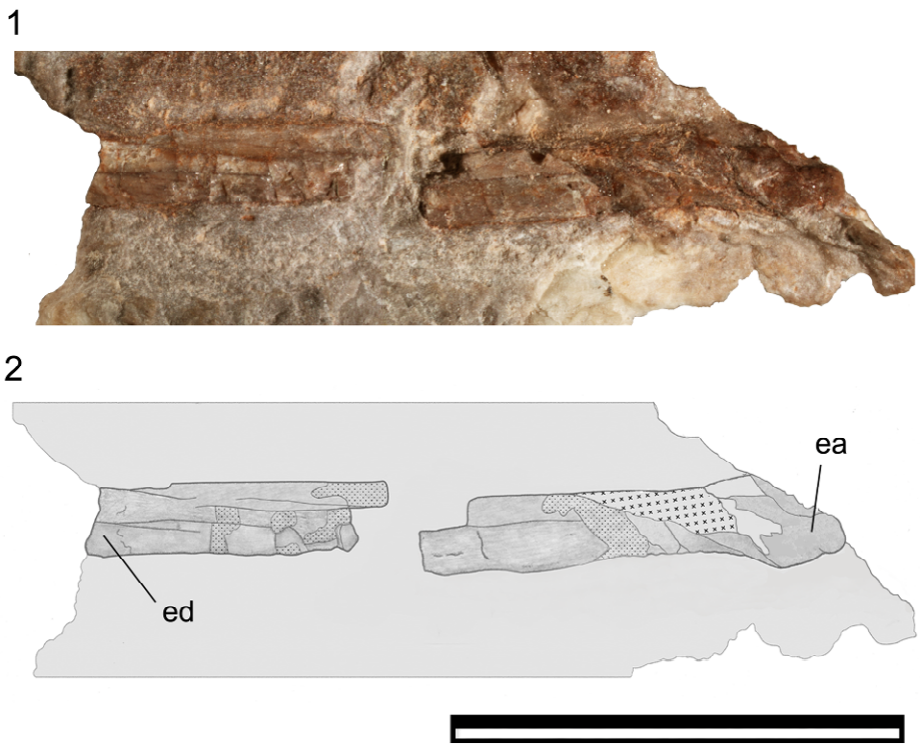
cualquier fractura que podría caracterizar un componente maxilar del techo palatal incompleto hasta casi alcanzar el palatino (Fig. 5.2-5.3). A lo largo de esta cara medial, el maxilar porta una cresta orientada en sentido anteroposterior, dividiendo la superficie medial en una región dorsal (cavidad nasal) y una ventral (región palatal), denominada cresta nasopalatina (Fig. 5.2). En vista medial, la cresta nasopalatina continúa hacia delante a lo largo del proceso anterior del maxilar, en donde se expande en sentido medial y forma una superficie cóncava orientada ventromedialmente. Esta superficie cóncava posiblemente representa el contacto con el proceso ventral del premaxilar (Fig. 5.2). Una cresta similar y una porción anterior del maxilar estrecha también fueron mencionadas para *Hypsilophodon*, compartiendo con el espécimen MPEF-PV 3809 una sección transversal en forma subtriangular medialmente a la altura de esta cresta (Galton, 1974a). La cresta nasopalatina del maxilar probablemente habría contactado con el premaxilar y el vómer anteriormente en la mencionada proyección medial anterior de la misma. Asimismo, esta cresta nasopalatina se desarrolla medialmente en su punto más posterior, previo a la región donde se infiere que contacta al palatino y al ectopterigoides, siendo esta la contribución posterior del maxilar al paladar óseo. La superficie medial del maxilar porta forámenes alveolares alineados ventrales a la cresta nasopalatina. Estos se extienden desde la porción posterior de primera corona preservada hasta la porción anterior de la última corona preservada (Fig. 5.2). La mayoría de los forámenes anteriores son moderados en tamaño pero todos los demás son notablemente más pequeños.

En cuanto a los huesos en contacto con el maxilar, hay fragmentos de cuatro huesos que probablemente representan partes del premaxilar, lacrimal, ectopterigoides y palatino, aunque ninguno de ellos es morfológicamente informativo. Un pequeño fragmento del lacrimal contacta dorsalmente con el proceso anterodorsal del maxilar,

pero este fragmento está parcialmente cubierto con roca y severamente dañado. Este fragmento parece representar el proceso anterior del lacrimal (Fig. 5.1-5.2) pero la escasa preservación del espécimen impide determinar si el mencionado proceso contactaría o no con el punto más posterior del proceso posterolateral del premaxilar (como en heterodontosáuridos; Sereno, 2012). Un pequeño fragmento de hueso está presente medialmente en el proceso anterior del maxilar, lo que probablemente representa el extremo posterior del proceso ventral del premaxilar. Este fragmento de hueso se superpone medialmente con el proceso anterior del maxilar y está dorsal y ventralmente rodeado por el maxilar (Fig. 5.2-5.3), donde la cresta nasopalatina se proyecta medialmente. La parte posterior de la superficie medial del maxilar, en donde la cresta nasopalatina se proyecta medialmente de forma leve, está en contacto con dos fragmentos de hueso que se interpretan como los extremos anterolaterales del palatino y del ectopterigoides (Fig. 5.2-5.3).

5.4.2- Supraorbital (Fig. 5.4):

Un elemento fino y alargado fue encontrado por encima de la región donde estaría la órbita, pero que carece de contacto con los otros huesos preservados. El hueso está expuesto ventrolateralmente y es aquí interpretado como un supraorbital. La porción preservada posee forma de vara y estaría representando la parte media del eje, con la porción más anterior y más posterior estando incompletas (Fig. 5.4). El elemento está ligeramente curvado y existe una leve torsión anterior a lo largo de su eje longitudinal. La terminación anterior redondeada del elemento podría representar parte de la superficie articular, similar a la faceta articular presente en algunos dinosaurios ornitisquios (*e.g.*, *Lesothosaurus* [Sereno, 1991], *Hypsilophodon* [Galton, 1974a],



[Figura 5.4- Cerapoda n. tax., espécimen MPEF-PV 3809, presunto supraorbital en imagen fotográfica (1) y esquema (2). Abreviaturas: ed, extremo distal del supraorbital; ea, extremo articular del supraorbital. Las referencias de tramas fueron presentadas en figuras anteriores. Escala equivale a 1cm.]

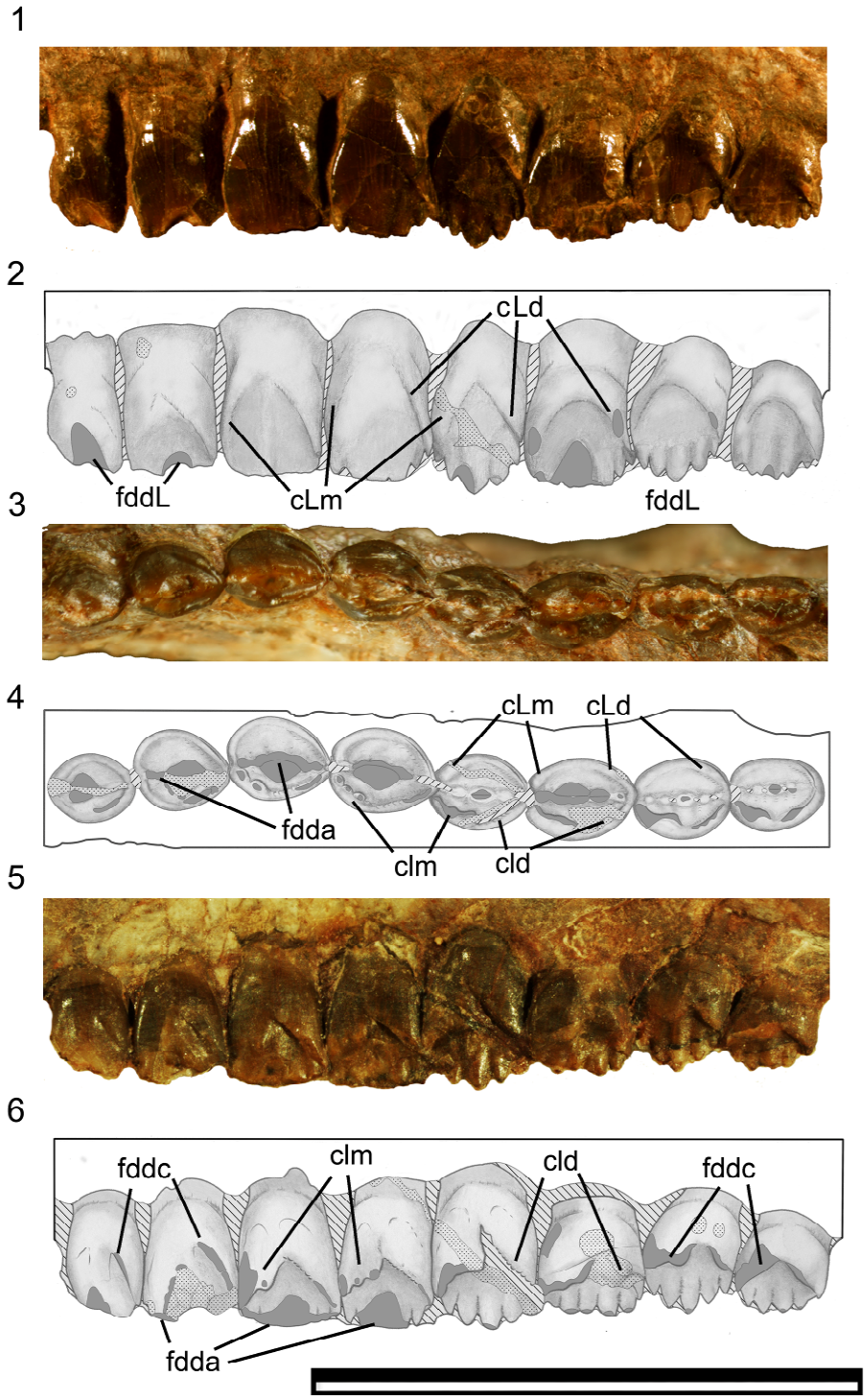
Orodromeus [Scheetz, 1999]). Evidentemente, el supraorbital no estaría fusionado al prefrontal, y tampoco hay señales de ninguna textura superficial que indiquen un área de fijación ligamentaria, al contrario de otros ornitópodos basales como *Bugenasaura* (Galton, 1999), *Agilisaurus* (Peng, 1992), y *Orodromeus* (Scheetz, 1999). Comparativamente, la elongación del supraorbital se asemejaría a la condición de ornitópodos basales (*e.g.*, *Gasparinisaura*, *Bugenasaura*, *Jeholosaurus*, *Agilisaurus* [Peng, 1992; Coria y Salgado, 1996; Galton, 1999; Barrett y Han, 2009]) al menos alcanzando la segunda mitad de la órbita (Fig. 5.9). Esto contrasta con otros taxones como *Hypsilophodon*, *Zephyrosaurus* y *Orodromeus*, que tienen supraorbitales proporcionalmente más cortos (Galton, 1974a; Sues, 1980; Scheetz, 1999). La forma de tipo varilla del eje supraorbital sugiere que su espesor y altura eran casi constantes, de manera similar a *Gasparinisaura* y *Jeholosaurus*, en vez de la condición de

Heterodontosaurus y *Zephyrosaurus*, entre otros (Sues, 1980; Coria y Salgado, 1996; Barrett y Han, 2009; Norman *et al*., 2011).

5.4.3- Dentición:

5.4.3.1- Dentición del holotipo (Fig. 5.5-5.6). — La dentición preservada del maxilar incluye ocho coronas relativamente completas y dañadas en distinto grado (Fig. 5.5), pero la hilera dentaria maxilar completa tiene dos elementos adicionales, evidenciado por la presencia de parte del alveolo y la raíz conservados anterior y posterior a la dentición preservada (Fig. 5.3). La morfología del maxilar y la variación en las proporciones de altura-largo de las coronas preservadas, sugieren que la hilera dentaria del maxilar probablemente tenía sólo 10 dientes. Sin embargo, está bien documentado que la cantidad de dientes que componen la dentición varía ontogenéticamente entre ornitisquios (Sereno, 1991; Butler *et al*, 2012). Habiendo evidencia que sugiere que el espécimen descrito anteriormente puede representar un juvenil, este bajo número de dientes en la dentición podría variar en individuos de mayor tamaño. La baja cantidad de dientes es similar a la de heterodontosáuridos (Norman *et al*, 2004c; Becerra *et al*, 2014), y cerápodos basales (*e.g.*, *Hypsilophodon*; Galton, 1974a), y varios iguanodóntidos basales (*e.g.*, *Gasparinisaura* [Coria y Salgado, 1996], *Zalmoxes* [Weishampel *et al*., 2003], y *Dryosaurus* [Galton, 1983]).

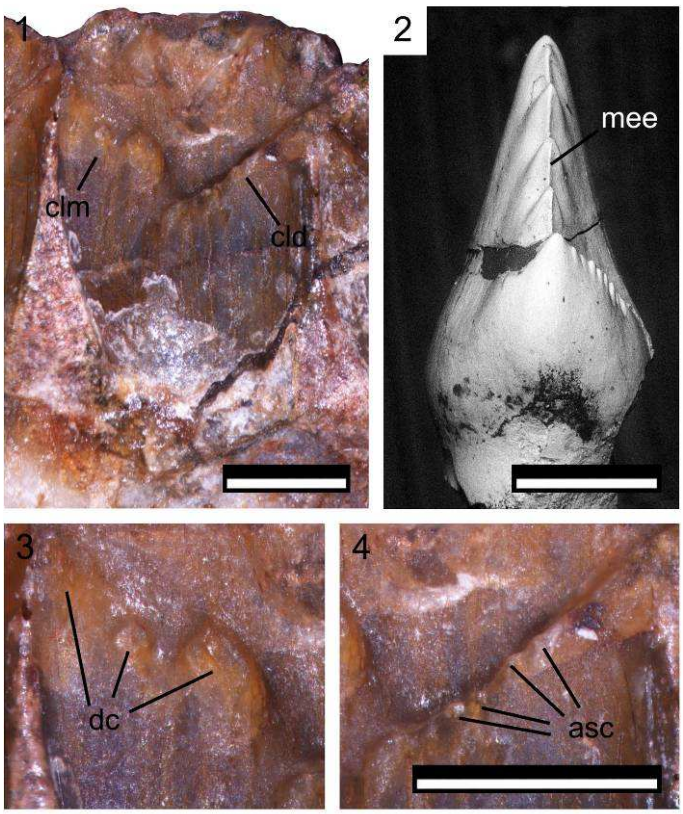
Las coronas preservadas en el maxilar varían en su longitud apicobasal en comparación con su ancho mesiodistal, por lo que la variación en proporciones de alto-ancho forma una clara heterodoncia en el Cerapoda n. tax. La corona más anterior preservada (M2) es ligeramente más alta que ancha, y la relación de alto-ancho aumenta gradualmente hasta la cuarta corona preservada (M5). Posterior a este punto la altura disminuye, manteniendo el ancho mesiodistal prácticamente sin variación. Las coronas



[Figura 5.5- Cerapoda n. tax., espécimen MPEF-PV 3809, detalle de la dentición en vista labial (1-2), oclusal (3-4) y lingual (5-6), en imágenes fotográficas (1, 3,5) y esquemas (2, 4,6). Las imágenes 5-6 fueron rotadas horizontalmente para avalar la orientación aquí presentada. Abreviaturas: cld, cíngulo lingual distal aserrado; cLd, cíngulo labial distal formando una cresta levemente prominente; clm, cíngulo lingual mesial denticulado; cLm, cíngulo labial mesial suave y poco prominente; fdda, faceta de desgaste apical; fddc, faceta de desgaste del margen cingular; fddL, faceta de desgaste apical en la cara labial (no oclusal) de la corona. Escala equivale a 1mm.]

anteriores son característicamente más altas que anchas, las coronas medias son más altas y más anchas que las coronas anteriores, y las coronas posteriores son característicamente más anchas que altas. Este patrón de tamaño variable se asemeja a la heterodoncia descrita para heterodontosáuridos (*e.g.*, *Manidens condorensis*, *Abrictosaurus consors* [Norman *et al*, 2004c; Becerra *et al*, 2014]), otros ornitisquios basales (*Pisanosaurus mertii*; *Lesothosaurus diagnosticus*, *Scutellosaurus lawleri* [Casamiquela, 1967; Colbert 1981; Sereno, 1991]), y ornitópodos basales (*Hypsilophodon foxii*, *Gasparinisaura cincosaltensis*, MUCPv-208 [Norman *et al*., 2004c]). Entre ornitisquios, la posición de la corona más alta a lo largo del hilera dentaria varía entre la región media y distal de la misma. En algunos taxones sólo hay dos (*e.g.*, *Lesothosaurus*, *Manidens*, *Gasparinisaura*) o tres (*e.g.*, *Othnielosaurus* [Pierce, 2006], *Leaellynasaura* [Rich *et al*., 2010]) dientes posteriores a la corona más alta. Otros taxones poseen hasta cinco dientes posterior a la corona más alta (*e.g.*, *Heterodontosaurus*), y en taxones con gran cantidad de dientes, este número puede ser aún mayor (*e.g.*, *Bugenasaura* [Galton, 1999]). En el Cerapoda n. tax., hay por lo menos cuatro dientes posteriores a la corona más alta, posicionando a dicha corona en el punto medio de la hilera dentaria.

Las características más notables de Cerapoda n. tax. se observan en la morfología de las coronas dentarias (Fig. 5.5-5.8). La morfología general de las coronas reúne características comunes al resto de los Ornithischia (*e.g.*, coronas variando entre forma de hoja y de diamante, mesiodistal y labiolingualmente expandidas por encima de la raíz, con una constricción basal, con dentículos marginales y cíngulo; Sereno, 1986). Aunque la mayoría de los dientes en el holotipo están apicalmente desgastados, estos se caracterizan por tener sólo unos pocos dentículos marginales que se distribuyen



[Figura 5.6- Cerapoda n. tax., espécimen MPEF-PV 3809, detalle de la tercera corona preservada en vista lingual (1, 3-4), y espécimen MPEF-PV 3818, detalle de imagen MEB del margen apical en vista distal, haciendo referencia a las autapomorfías dentales del taxón Cerapoda n. tax. Abreviaturas: asc, aserraciones del margen cingular distal; dc, dentículos del margen cingular mesial; mee, margen de corte de los dentículos apicales con esmalte engrosado. El resto de las abreviaturas fueron mencionadas en figuras anteriores. Escala equivale a 1mm.]

simétricamente en sentido mesiodistal lo largo del ápice de la corona, con los dentículos apicales proporcionalmente más grandes que los dentículos más basales. La forma de la corona, con dentículos distribuidos simétricamente y de tamaño variable según el ápice, se asemeja a lo observado en *Kulindadromeus* (Godefroit *et al*., 2014). Además, estas características (aunque menos desarrollado apicalmente) también están presentes en la dentición maxilar de *Echinodon* (Sereno, 2012), y la variación en tamaño de dentículos también está presente en *Alocodon* (Thulborn, 1973).

La superficie labial de las coronas carece de una cresta primaria central apicobasalmente dispuesta, siendo esta la condición primitiva en Ornitisquios (Butler et

al., 2008a). Similarmente, no se observan crestas secundarias basalmente dirigidas y bien desarrolladas partiendo de la base de cada dentículo (en contraposición a linajes más derivados como tireóforos y paquicefalosáuridos). Sin embargo, existe un abultamiento suave y corto que se extiende brevemente en la cara de la corona desde la base de cada dentículo. En la misma cara, las coronas están caracterizadas por tener cíngulos mesial y distal que no contactan entre sí en los dientes anteriores, pero que forman un cíngulo suave y continuo en los dientes maxilares posteriores. El cíngulo mesial es solo un abultamiento suave que se eleva desde la base del dentículo más mesial y atenúa su desarrollo hacia la base de la corona. El cíngulo mesial es extremadamente reducido en las dos coronas más anteriores preservadas pero está más desarrollado posteriormente en la hilera de dientes. El cíngulo distal, en cambio, forma una cresta bien definida con un margen levemente curvo, angosto, y bien desarrollado (*"cingular ectoloph" sensu* Sereno, 2012). Este margen cingular distal se origina a partir de la base del dentículo más distal, se dirige basalmente hasta alcanzar la porción media de la superficie labial de la corona. La presencia del cíngulo distal sobre la superficie labial es observada en todas las coronas preservadas del holotipo, siendo siempre la estructura más visible en vista labial (Fig. 5.5).

La superficie lingual de la coronas del holotipo porta un conjunto de caracteres únicos. Esta superficie también carece de una cresta primaria prominente en el centro de la corona y crestas secundarias prominentes partiendo de la base de los dentículos, pero los abultamientos bajos y de disposición apicobasal descriptos para la superficie labial están presentes y más desarrollados (alcanzando al cíngulo en coronas posteriores). El más prominente de estos corresponde a un abultamiento central que parte de la base del dentículo mayor de la corona (dentículo apical), pero aún no alcanza el desarrollo de la cresta primaria central conspicua de iguanodóntidos basales (*e.g.*, Norman, 2004). Las

coronas de posición media a posterior portan un cíngulo mesial y uno distal en la superficie lingual que están marcadamente agrandados y contactan entre si en el punto medio de la base de la corona (Fig. 5.5). Como en la superficie labial de la corona, los cíngulos mesial y distal se desarrollan de la base del dentículo más mesial y más distal respectivamente, y están orientados oblicuamente hacia la base de la corona. La orientación particular de estos cíngulos forma un margen distinguido con forma de "V" en la superficie lingual de las coronas del holotipo del Cerapoda n. tax. (Fig. 5.5). Este prominente margen con forma de "V" ("*cingular endoloph" sensu* Sereno, 2012), sobresale de la cara lingual y el margen apical de las coronas, creando un amplio espacio entre la superficie de la corona y el margen cingular lingual, denominado como espacio cingular. El cíngulo mesial muestra característicamente dos o tres dentículos en su margen, dependiendo de la corona (siendo más numerosos en coronas más posteriores). El margen cingular distal se caracteriza por tener dentículos más pequeños y en mayor numero, los cuales se desarrollan de forma ininterrumpida desde el pequeño dentículo más mesial hasta casi alcanzar el extremo basal del cíngulo. Esta condición de pequeños dentículos en el margen del cíngulo mesial hace que se considere a este cíngulo como portador de un margen aserrado. Los cíngulos linguales mesial y distal varían su ángulo de contacto dependiendo de la corona a lo largo de la hilera de dientes maxilar (formando la mencionada forma de "V" del margen cingular lingual), siendo más agudo en coronas anteriores y formando progresivamente un ángulo más abierto en coronas más posteriormente posicionadas. El cíngulo mesial (y el espacio cingular) está ausente en la primera corona preservada (M2), apareciendo en la corona subsiguiente y mostrando un incremento gradual en su prominencia y tamaño en posiciones más posteriores dentro de la dentición (consecuentemente incrementando el espacio cingular entre el margen del cíngulo y la cara lingual de la corona), estando bien desarrollado

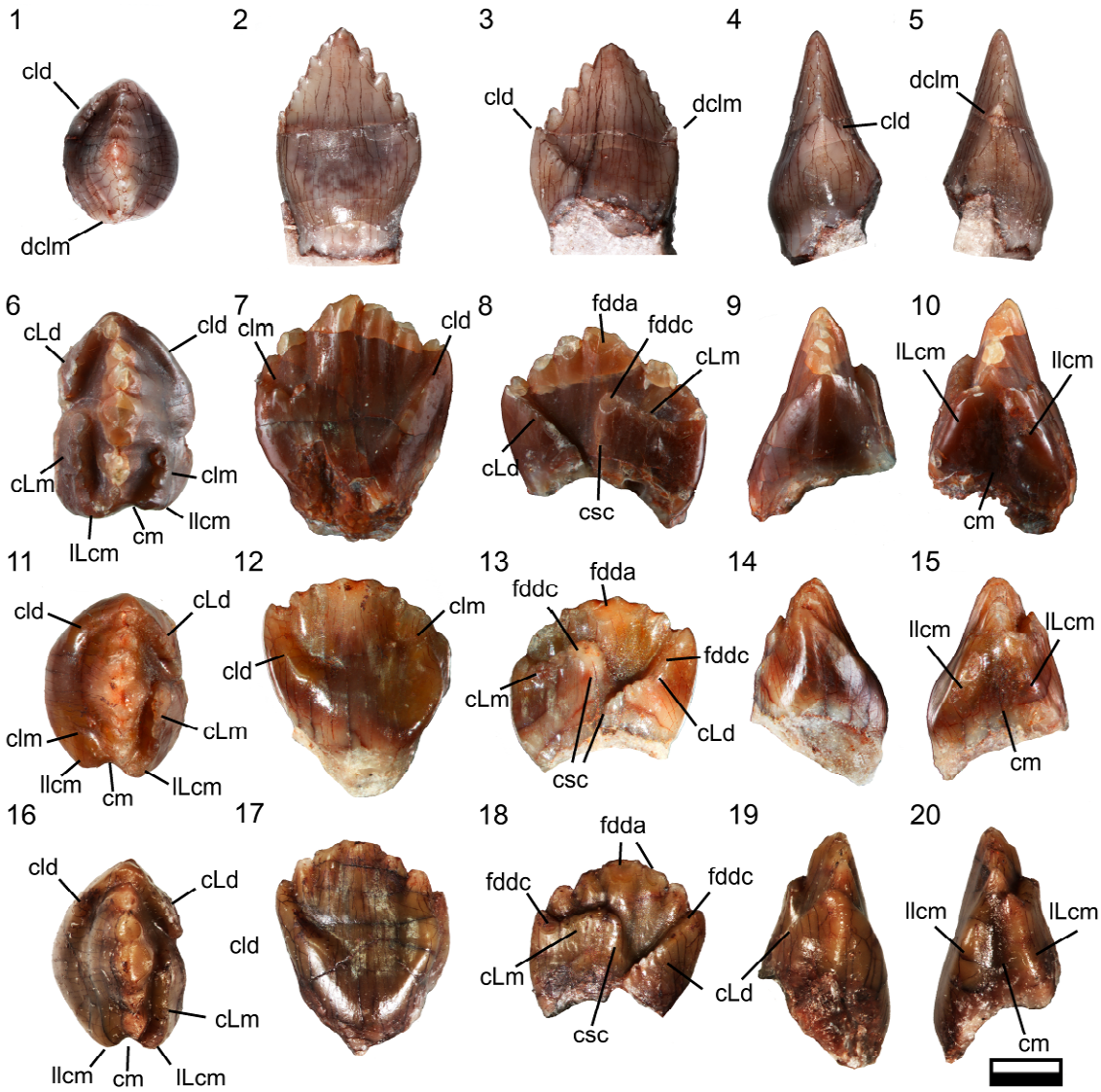
desde la corona M6 y hacia la M9. El cíngulo distal de la cara lingual de las coronas maxilares, en cambio, es prominente y delimita un amplio y profundo espacio cingular en todas las coronas preservadas (Fig. 5.5). El contacto entre cíngulos en coronas anteriores no forma un margen distinguido en la parte media de la cara de la corona, pero en coronas posicionadas en la región media-posterior de la dentición el contacto entre cíngulos forma un margen en forma de "V" casi ininterrumpido.

La cara mesial de las coronas posicionadas en la región media a posterior de la dentición (M4-M9) posee una cavidad mesial limitada por dos crestas de disposición apicobasal y de prominencia mesial, una cavidad que se vuelve más amplia basalmente y se ajusta anatómicamente a la convexidad de la cara distal de la base de la corona anteriormente posicionada. Este tipo de contacto entre coronas adyacentes crea una dentición estrechamente cerrada y una línea de corte constante en la hilera de dientes media-posterior, como se ve en la vista oclusal (Fig. 5.5). La presencia de dos crestas con forma de labio limitando una cavidad mesial fue notada como una característica autapomórfica en la dentición del heterodontosáurido simpátrico *Manidens condorensis* (Pol *et al*, 2011a; Becerra *et al*, 2014). Sin embargo, las crestas de la cavidad mesial terminan apicalmente en el inicio del margen cingular en Cerapoda n. tax. (Fig. 5.8), mientras que en *Manidens* estas crestas terminan en la base del dentículo más mesial (Becerra *et al*, 2014, fig. 6). De manera más general, Cerapoda n. tax. comparte con ornitisquios de diversos clados la presencia de un contacto apretado entre coronas de posición media a posteriores que forman un borde de corte ininterrumpido en la dentición (*e.g.*, *Othnielosaurus*, *Hypsilophodon*, *Scelidosaurus*, *Psittacosaurus*, *Stegoceras* y *Heterodontosaurus* [Galton, 1983; Sereno, 1991, 2012]).

5.4.3.2- Dientes referidos (Fig. 5.7-5.8). — Ocho coronas aisladas fueron identificadas y referidas al Cerapoda n. tax. con base en la presencia de caracteres autapomórficos de este taxón. Todas las coronas aisladas están fracturadas en la base y poseen un profundo hueco en vista basal, limitado por dos crestas labial y lingual, las cuales corresponden a la extensión hacia la base de las caras de la corona. Como fue mencionado en la dentición de *Manidens*, la presencia de este hueco en la base sugiere una reabsorción de la raíz previo a la caída y recambio de los dientes (Thulborn, 1973). Algunos de estos dientes están bien conservados y son informativos sobre aspectos de la dentición de este taxón, incluyendo la ubicación y configuración de superficies de desgaste (ver más adelante). Las comparaciones con la dentición maxilar casi completa del holotipo, permiten la identificación de los dientes aislados MPEF-PV 3824 y MPEF-PV 3818 como pertenecientes a la dentición maxilar. Las coronas MPEF-PV 3820, MPEF-PV 3825 y MPEF-PV 10861 tienen fuertes similitudes y características autopomórficas del Cerapoda n. tax., pero al mismo tiempo muestran características ausentes en la dentición maxilar, por lo que son aquí identificadas como coronas del dentario. Otras coronas aisladas (MPEF-PV 10823, MPEF-PV 3821 y MPEF-PV 10864) no se pueden asignar a una posición precisa debido a que están incompletas. Aquí se describen las características de cuatro coronas aisladas identificadas como un diente maxilar anterior (dentición pobremente preservada en el holotipo) y tres dientes identificados como coronas dentarias, los cuales se consideran más valiosos para complementar la información ya descripta del taxón.

Como fuera antedicho, una de las coronas aisladas (MPEF-PV 3818) es proporcionalmente angosta y alta, similar a las coronas posicionadas anteriormente en la hilera dentaria, mientras que el resto de las coronas aisladas aquí descriptas son proporcionalmente más bajas y más anchas mesiodistalmente, como en coronas

posteriores (ver más adelante). La corona aislada referida a una posición anterior (MPEF-PV 3818) está completa y bien preservada (Fig. 5.7), revelando detalles de las coronas anteriores que no están conservados en el holotipo. En el ápice, los márgenes denticulados mesial y distal se extienden a lo largo de la mitad apical de la corona dándole un aspecto proporcionalmente alto (Fig. 5.7), que difiere de las coronas bajas y anchas posteriormente posicionadas. La base de la corona está expandida mesial y distalmente por encima de la raíz, con la expansión distal más desarrollada dándole a la corona una ligera asimetría basal en vista labial o lingual (Fig. 5.7). La cara mesial de la corona MPEF-PV 3818 es plana y carece de una cavidad mesial, como en las coronas anteriores del holotipo. La corona tiene su ápice localizado en el punto medio mesiodistal de la corona, y carece de una curvatura distal. Las carenas mesial y distal son subiguales en longitud y tienen siete y cinco dentículos, respectivamente. Los dentículos varían en tamaño, tanto en la carena mesial como en la distal. En el margen mesial, los dos dentículos basales son pequeñas aserraciones, desde el tercer al quinto dentículo existe un progresivo un aumento de tamaño, y los dos dentículos apicales (situado cerca del ápice de la corona) son más pequeños. Los dentículos distales muestran una menor variación de tamaño, con el dentículo más distal siendo la mitad del tamaño del resto de los dentículos (los cuales son similares entre sí). El ápice de la corona es basalmente seguido por dos pequeñas protuberancias que representan dos dentículos pequeños y gastados (Fig. 5.7). La mayoría de los dentículos tienen forma subcónica y están ligeramente comprimidos labiolingualmente. La superficie labial de la corona está basalmente abultada, pero carece de un cíngulo (Fig. 5.7), mientras que la superficie lingual de la corona es un poco más compleja. El extremo mesial de la superficie lingual tiene un solo dentículo (Fig. 5.7-5. 8), que está lingual y basalmente desplazado del margen de la corona y representa un desarrollo incipiente del cíngulo



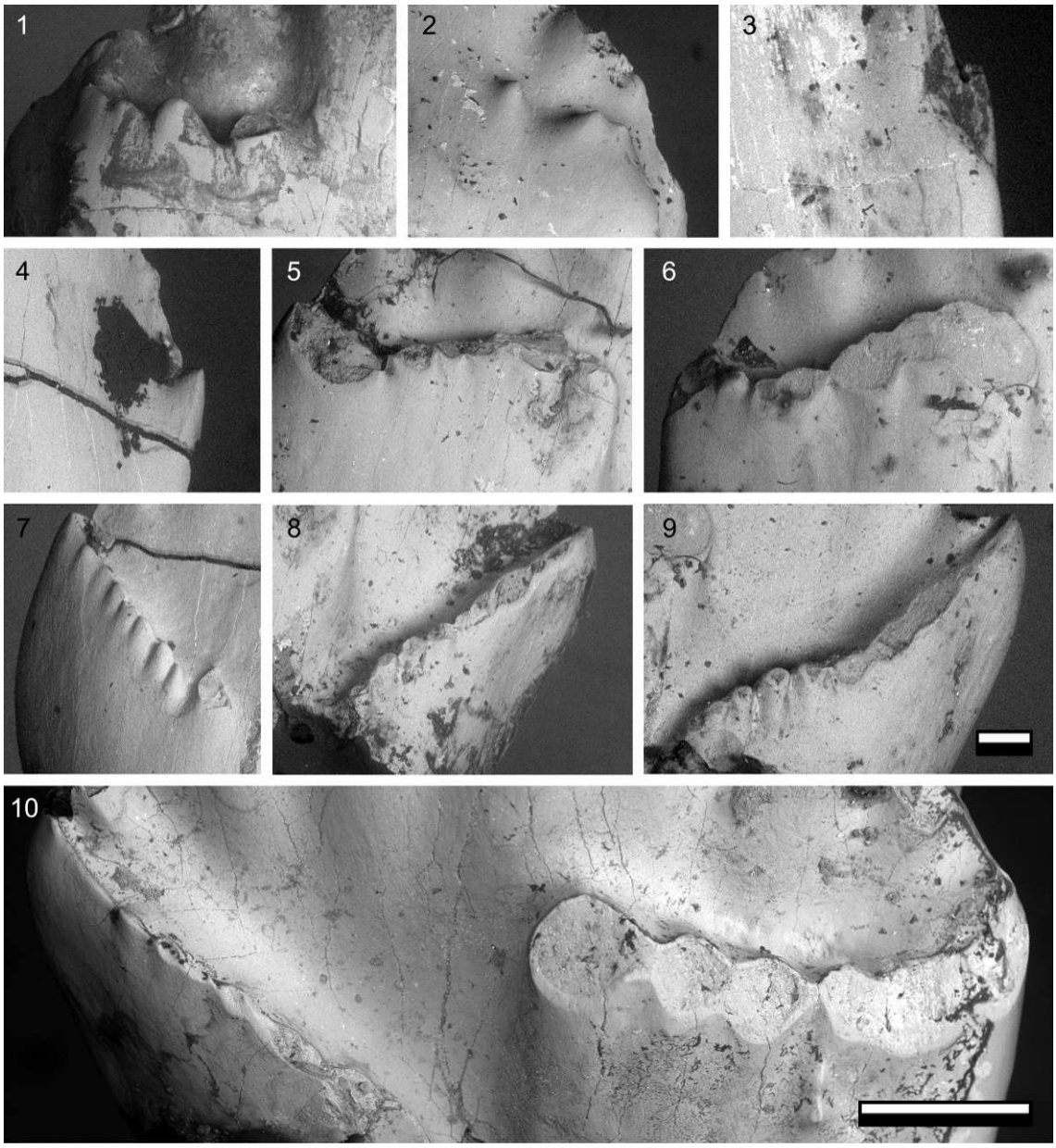
[Figura 5.7- Cerapoda n. tax., coronas aisladas asociadas a la dentición del dentario de la especie en imágenes fotográficas, en vista oclusal (1, 6, 11, 16), lingual (3, 7, 12, 17), labial (2, 8, 13, 18), distal (4, 9, 14, 19), y mesial (5, 10, 15, 20). especímenes MPEF-PV 3818 (1-5), MPEF-PV 3820 (6-10), MPEF-PV 3825 (11-15), y MPEF-PV 10861 (16-20). En vistas oclusales la cara mesial de la corona está ubicada hacia abajo. Abreviaturas: cm, cavidad mesial; csc, cresta subcingular; fdda, faceta de desgaste apical; fddc, faceta de desgaste del margen cingular; llcm, límite lingual de la cavidad mesial; lLcm, límite labial de la cavidad mesial]

mesial denticulado observado en coronas posteriormente posicionadas. El cíngulo distal está bien desarrollado, portando varias aserraciones pequeñas (Fig. 5.7-5.8), que carecen de facetas de desgaste en MPEF-PV 3818. Independientemente de la presencia de cíngulo lingual, la superficie de la corona es suave y carece de crestas, aunque existen

los ya mencionados pequeños abultamientos de disposición apicobasal en la base de cada dentículo marginal, éstos no se consideran como crestas secundarias conspicuas (Fig. 5.8). El esmalte engrosado en los márgenes de corte de los dentículos es claramente visible en esta corona debido a la ausencia de áreas desgastadas (Fig. 5.6). La ausencia de una cavidad mesial, la corona proporcionalmente alta, y el desarrollo de un cíngulo distal conspicuo y un cíngulo mesial incipiente en la superficie oclusal, en conjunto con la ausencia de un cíngulo distinguido en la superficie no oclusal de la corona, se asemeja a la morfología de coronas de dientes anteriores del holotipo. Las mencionadas características corresponden a las razones por las cuales MPEF-PV 3818 se interpreta como tentativamente una corona anterior (izquierda) de la dentición maxilar. Este diente, sin embargo, también podría ser un diente del dentario anterior, pero se necesitan restos más completos de este taxón para probar esta posibilidad.

De las coronas aisladas asociadas a Cerapoda n. tax., tres coronas completas son aquí interpretadas como coronas del dentario debido a sus diferencias con la dentición maxilar, proporcionando nueva información de la dentición del taxón (MPEF-PV 3820, 3825, 10861, Fig. 5.7). Estas coronas son proporcionalmente bajas, con una profunda y labiolingualmente amplia cavidad mesial y poseen cíngulos prominentes y bien desarrollados, características que en conjunto asemejan la dentición media-posterior presente en el holotipo, por lo que se asocian a esta posición en la hilera dentaria. Varias diferencias existen entre estas coronas y aquellas del maxilar, por lo que se interpreta que pertenecen a la hilera dentaria inferior.

La corona aislada MPEF-PV 3820 se interpreta como la más posterior de estas tres coronas. La superficie no oclusal (lingual) de la corona difiere de la cara no oclusal (labial) de los dientes superiores, especialmente en la región mesial. En primer lugar, MPEF-PV 3820 tiene un cíngulo mesial separado del resto de la superficie lingual de la



[Figura 5.8-Cerapoda n. tax., coronas aisladas asociadas a la dentición del dentario de la especie, detalles en imágenes MEB de los márgenes de los cíngulos de los especímenes MPEF-PV 3818 (4, 7), MPEF-PV 3820 (1, 10), MPEF-PV 3825 (6, 9), y MPEF-PV 10861 (5, 8). Nótese el cambio en la prominencia del margen mesial de la cara lingual (no oclusal, 1-3), así como también la presencia de extensas facetas de desgaste en los márgenes de los cíngulos mesiales (4-6) y distales (7-9), y la presencia de un espacio cingular entre el margen del cíngulo y la cara de la corona en la vista oclusal levemente oblicua de MPEF-PV 3820. Escala equivale a 0.2mm en 1-9 y 0.5mm en 10.]

corona por un espacio cingular distinguido (Fig. 5.7-5.8), siendo un margen complejo presente en la cara no oclusal de la corona y no un breve abultamiento hacia la base de la corona. En segundo lugar, este cíngulo está orientado horizontalmente en vez de en

forma oblicua como en los dientes superiores. En tercer lugar, el cíngulo porta cuatro dentículos en su margen, algunos de los cuales están bien desarrollados y similares en tamaño a los dentículos del margen apical (Fig. 5.8). El cíngulo distal en la superficie no oclusal de esta corona es similar en desarrollo y orientación al presente en la cara no oclusal de los dientes del maxilar. La superficie oclusal (labial) de esta corona también difiere de la superficie oclusal (lingual) de los dientes maxilares, especialmente en el cíngulo mesial. El cíngulo mesial de la cara oclusal de la corona está denticulado tanto en coronas superiores como inferiores. Sin embargo, el cíngulo mesial está orientado en sentido opuesto en las coronas del dentario en relación a las del maxilar. En MPEF-PV 3820 el cíngulo mesial de la superficie labial está orientado oblicuamente, extendiéndose apicalmente hacia el punto medio de la corona (Fig. 5.7), mientras que en los dientes del maxilar el margen del cíngulo se dispone oblicuamente pero con dirección basal hacia el punto medio de la corona (Fig. 5.5). El cíngulo mesial alcanza el punto medio de la corona en una terminación abrupta y forma una cresta de orientación apicobasal que se dirige hasta la base de la corona, formando una estructura prominente denominada cresta subcingular (Fig. 5.7-5.8). En los dientes del maxilar esta cresta no es tan prominente y no alcanza la base de la corona. El cíngulo mesial del MPEF-PV 3820 porta seis dentículos desgastados en su margen (en lugar de dos o tres como en las coronas maxilares), con facetas de desgaste bien desarrolladas (Fig. 5.8). El cíngulo distal de la superficie oclusal (labial) de MPEF-PV 3820 se dirige oblicuamente hacia la base de la corona donde termina al alcanzar la base de la misma (Fig. 5.7), en lugar de terminar antes de contactar la base de la corona como el cíngulo distal de los dientes maxilares. El cíngulo distal porta pequeñas aserraciones en lugar de grandes dentículos, de manera similar a la dentición superior. La ornamentación aserrada del cíngulo distal también desarrolla superficies de desgaste (Fig. 5.8), pero menos extensas

que aquellas presentes en el cíngulo mesial de la misma cara. Los dientes superiores e inferiores muestran otras diferencias que vale la pena destacar. Los dentículos del cíngulo mesial y las aserraciones del cíngulo distal forman breves crestas apicobasales pobremente desarrolladas que se extienden a lo largo de la cara lingual del cíngulo, una característica que es menos visible en las coronas maxilares. Los cíngulos mesial y distal de la superficie oclusal de los dientes maxilares contactan entre sí formando un margen en "V" (Fig. 5.5), mientras que ambos cíngulos se configuran en forma de "Z" sin contactarse medialmente en los dientes inferiores (Fig. 5.7-5. 8). El cíngulo distal se dirige basalmente sin contactar con el cíngulo mesial en todas las coronas asociadas morfológicamente al dentario.

Los otros dientes aislados asociados a la dentición del dentario que tomarían una posición más anterior (Fig. 5.7) son similares a MPEF-PV 3820 en la mayoría de las características antes mencionadas, con diferencias mínimas. El espécimen MPEF-PV 3825 (Fig. 5.7) porta tres dentículos en el cíngulo mesial de la cara no oclusal de la corona, pero éstos son mucho más pequeños, alineados formando un cíngulo que no está proyectado de la cara de la corona de forma escalonada como en 3820, y tampoco forma un espacio cingular entre el margen del cíngulo y la cara de la corona (Fig. 5.8). Consecuentemente, la cresta que limita la cavidad mesial no es abruptamente interrumpida por el desarrollo de este margen cingular denticulado debido a que este mismo no forma un margen escalonado (Fig. 5.7), contrastando con la corona MPEF-PV 3820 de posición inferida como más posterior. En MPEF-PV 3825, tanto el cíngulo mesial como el distal de la cara oclusal de la corona forman basalmente una cresta subcingular, mientras que en MPEF-PV 3820 sólo el cíngulo mesial forma basalmente tal cresta. Por último, el tercer diente aislado aquí asociado al la dentición del dentario (MPEF-PV 10861) difiere de los otros dientes del dentario en la ausencia de un cíngulo

mesial (y dentículos mesiales) en la superficie no oclusal de la corona (Fig. 5.7-5. 8), siendo similar en el resto de las características a la corona MPEF-PV 3820. La presencia de esmalte engrosado en el margen de corte de dentículos no es posible de determinar en MPEF-PV 3820, pero su presencia (potencialmente autopomórfica) se confirma en los dentículos mesial y distal de MPEF-PV 3825 y MPEF-PV 10861 (MGB, observación personal).

En resumen, estos tres dientes comparten la mayoría de las características con las coronas maxilar del holotipo, y se diferencian en tres caracteres importantes: presencia de un margen cingular con dentículos en la superficie no oclusal de la corona, un número mucho más alto de dentículos en el cíngulo mesial de la superficie oclusal de la corona, y la configuración en forma de "Z" de los márgenes de los cíngulos oclusales que no se contactan medialmente y poseen crestas subcingulares en la superficie oclusal de la corona. Dado que la dentición holotipo está casi completa y carece de coronas con estas características, es interpretado que estos tres dientes pertenecen a la dentición del dentario. Considerando esta asignación y la ubicación de los cíngulos en la corona, MPEF-PV 3820 correspondería a una corona perteneciente a una hilera dentaria hipotética del dentario izquierdo, mientras que los especímenes MPEF-PV 3825 y MPEF-PV 10861 tomarían una posición en una hilera dentaria hipotética del dentario derecho. Las pequeñas diferencias entre estos tres dientes del dentario dan idea acerca de su posición relativa a lo largo de la hilera dentaria inferior, inferido con base en la variación de la forma de las coronas presente en la hilera dentaria maxilar del holotipo. La relación de la longitud apicobasal y el ancho labiolingual toma el valor más alto en MPEF-PV 10861 (relación alto/ancho = 1,88), seguido por MPEF-PV 3825 (relación alto/ancho = 1,48), y MPEF-PV 3820 (relación alto/ ancho = 1,21). Las comparaciones de la variación de esta relación en la hilera dentaria del maxilar sugieren que MPEF-PV

10861 podría ser colocado en la región media de la dentición del dentario, seguido por MPEF-PV 3825 y, finalmente MPEF-PV 3820. Esta asignación también se condice con el desarrollo del cíngulo mesial sobre la cara no oclusal de la corona, estando progresivamente más desarrollado cuanto más posterior se ubica la corona.

5.4.3.3- Comparaciones. — Una de las características más notables de la dentición del Cerapoda n. tax. es la presencia de dentículos o aserraciones en los márgenes de los cíngulos agrandados. Entre los ornitisquios, varias especies de Cerapoda y Thyreophora poseen cíngulos con ornamentación de dentículos o aserraciones. Los cíngulos de algunos tireóforos (*e.g.*, Galton, 1980; Carpenter *et al*., 1995; Godefroit *et al*, 2009; Barrett *et al*, 2010; Leahey y Salsbury, 2013) difieren de las coronas del Cerapoda n. tax en ser basalmente amplios y bulbosos, proyectados lingual o labialmente y portando ornamentaciones poco desarrolladas que no se disponen marginalmente sino dorsalmente sobre un cíngulo bulboso. Entre otras diferencias con la morfología de la corona de los tireóforos, este cíngulo único y bulboso dispuesto horizontalmente en la base de las coronas difiere a la morfología de los cíngulos del Cerapoda n. tax en sus dentículos apicalmente proyectados sobre el margen de cíngulos oblicuos bien desarrollados, los cuales se alzan sobre la mitad apical de la corona en algunos casos.

Varios cerápodos del Jurásico y Cretácico también poseen cíngulos con ornamentaciones marginales. Estos incluyen dos taxones del Jurásico de Portugal de afinidades inciertas y conocidos a partir de restos fragmentarios, *Alocodon kuehnei* (Calloviano; Thulborn, 1973; Sereno, 1991) y *Phyllodon henkeli* (Kimmeridgiano; Thulborn, 1973; Rauhut, 2001). La presencia de un cíngulo portando ornamentaciones marginales también fue notado en varios taxones cerápodos de la Formación Morrison

del Jurásico Tardío, como *Drinker nisti* (Bakker *et al*., 1990), *Othnielosaurus consors* (Galton, 1983), y dientes aislados referidos tentativamente *Nanosaurus agilis* por Galton (1983, 2006; YPM 9523, 9524, 9525). Además, la presencia de coronas con cíngulos ornamentados también ha sido reportada en formas más derivadas de Ornithopoda del Cretácico (*Orodromeus makelai*, *Zephyrosaurus schiaffi*, *Bugenasaura infernalis* y *Thescelosaurus neglectus* [Horner y Weishampel, 1988; Galton, 1995, 1999]). La presencia de dos cíngulos bien desarrollados con aserraciones o dentículos en la superficie oclusal de la corona es una característica compartida únicamente con *Alocodon kuehnei* (Thulborn, 1973; Weishampel y Witmer, 1990; Sereno, 1991), mientras que el resto de las especies mencionadas solamente tienen un solo cíngulo, que lleva ya sea dentículos o aserraciones. Además, *Alocodon kuehnei* y Cerapoda n. tax. comparten otras características de la anatomía dentaria, tales como el contacto de los cíngulos mesial y distal en la porción central de la corona, crestas pobremente diferenciadas que se extienden apicobasalmente en la superficie lingual de las coronas maxilares, y la variación en tamaño de los dentículos de forma simétrica al ápice (disminuyendo gradualmente hacia la base de la corona).

5.4.3.4- Facetas de desgaste (Fig. 5.5, 5.8). — El desarrollo de facetas de desgaste en la superficie lingual de las coronas maxilares varía a lo largo de la hilera dentaria en el holotipo MPEF-PV 3809 (Fig. 5.5). La superficie desgastada ocupa la porción apical de las carenas mesial y distal y se desarrolla más profundamente en las coronas de posición anterior a media, siendo las coronas más extensamente desgastadas en todos los dientes disponibles de Cerapoda n. tax. Las cuatro coronas más posteriores están sólo ligeramente desgastadas en la región apical, al menos en el espécimen holotipo (Fig. 5.5). Estas coronas posteriores sin embargo, tienen facetas de desgaste

más amplias en los cíngulos, que se extienden a lo largo del margen de corte de ambos cíngulos, y en algunos casos también lo hacen basalmente en la superficie lingual de la corona. Apicalmente, la faceta de desgaste está dispuesta de forma subhorizontal en el punto más cercano al margen labial de la misma. A medida que se desarrolla lingualmente, el resto de la faceta de desgaste en todas las coronas del holotipo están orientadas verticalmente, con una inclinación de aproximadamente 67° en las facetas de desgaste apicales y 77 ° en las facetas de desgaste cingulares con respecto al plano horizontal. Una orientación subvertical de facetas de desgaste es la condición generalizada entre los ornitisquios basales (*e.g.*, *Scutellosaurus*, *Lesothosaurus*, *Echinodon*, cerápodos basales [Thulborn, 1978; Norman, 1984b; Weishampel, 1984; Norman y Weishampel, 1985]).

Entre las facetas de desgaste en las coronas maxilares, aquellas más superficiales y de menor tamaño, tienen una interfaz plana de esmalte-dentina, y en unas pocas el desarrollo de la faceta de desgaste no alcanza la dentina (*i.e.*, zonas apicales desgastadas de M6-M9, y la mayoría de las superficies de desgaste en los cíngulos de la dentición maxilar). Facetas más extensas y profundas muestran un contacto plano de esmalte-dentina en el margen de corte (borde de ataque) y un contacto escalonado de esmalte-dentina en el margen opuesto al de corte (borde de arrastre), característica observada en áreas apicales desgastadas de coronas M4-M5 (*"leading edge"* y *"trailing edge" sensu* Costa y Greaves, 1981). En coronas maxilares extremadamente desgastadas (M4-M5), el área desgastada es cóncava apicobasalmente y mesiodistalmente y forma una superficie en forma de lengüeta en vista lingual, afectando mayoritariamente la superficie de la dentina. Superficies cóncavas también se desarrollan en el margen del cíngulo distal de la segunda, tercera y cuarta corona conservadas en el espécimen holotipo, todas ellas preservando bordes de ataque y de arrastre bien definidos. El resto

de las facetas de desgaste en los cíngulos están mal definidas, superficialmente desarrolladas o gravemente dañadas como para correctamente identificar los contornos de una zona desgastada.

Dentro de cada corona maxilar del holotipo y en las coronas mejor conservadas (M3-M5), las facetas de desgaste apicales y de los cíngulos, están orientadas en dos direcciones distintas. La superficie de desgaste cóncava presente en el ápice, está orientada mayoritariamente linguodistalmente, como cualquier área desgastada en el margen del cíngulo mesial inmediatamente basal al ápice. Todos los márgenes de cíngulos distales que desarrollaron una superficie desgastada están orientados en una dirección mesiolingual. La superficie desgastada más mesial en el cíngulo mesial también está orientada mesiolingualmente, diferenciándose de la superficie apical, pero similar a la del cíngulo distal de la corona ubicada anteriormente. Cuando las coronas maxilares son vistas en ángulos oblicuos sobre su base y su ápice, las superficies desgastadas apical y distal del cíngulo de la misma corona se configuran para conformar una superficie cóncava única. Aunque la superficie desgastada más mesial del cíngulo de una corona determinada está orientada en la misma dirección que la superficie de desgaste cingular distal de la corona anterior (que son probablemente originados por la interacción con la misma corona opuesta), estas dos áreas desgastadas se desarrollan en planos ligeramente distintos. Probablemente, las coronas de la misma hilera dentaria son desplazadas de sus posiciones mientras otras coronas emergen posteriormente (u ocluyen con distintas familias dentarias), un proceso que podría afectar a la imbricación en una hilera dentaria y la interacción con coronas opuestas, originando estas facetas de desgaste ligeramente desfasadas. Si las superficies de desgaste cingulares y apicales linguales de las coronas maxilares son consideradas en combinación, en varios casos las áreas desgastadas parecen estar dispuestas ligeramente de forma oblicua. Una

disposición de superficies de desgaste similares se mencionó para los dientes de la mejilla de euornitópodos basales (Norman *et al*., 2004c) y las superficies de desgaste orientadas de forma ligeramente oblicua de *Lycorhinus* (Gow, 1975, 1990; Norman *et al*, 2011). Un detalle que merece ser mencionado es el desarrollo de facetas de desgaste apicales a lo largo de la cara no funcional en algunas coronas, una faceta ligeramente cóncava y casi vertical presente en la porción más apical en la cara labial de las coronas holotipo M2, M3 y M7. Teniendo en cuenta el movimiento normal de la mandíbula, el desarrollo de áreas desgastadas en la cara no funcional de la corona en tres de las ocho coronas preservadas en la hilera de dientes del holotipo, sin duda es una característica poco común (Fig. 5.5).

Entre coronas aisladas, mientras que la corona MPEF-PV 3818 (una corona hipotéticamente anterior) carece de facetas de desgaste, los especímenes MPEF-PV 3820, MPEF-PV 3825 y MPEF-PV 10.861 muestran facetas de desgaste más claramente definidas y con límites más concisos que las coronas maxilares de holotipo MPEF-PV 3809. En general, la mayoría de las características asociadas a las facetas de desgaste descriptas en la dentición maxilar se observan en coronas aisladas asociadas a la dentición hipotética del dentario. Hay superficies de desgaste apical y cingular en la cara funcional (labial) de las coronas, dispuestas en alrededor de 67 ° y 77 ° con respecto al plano horizontal, respectivamente. Como en coronas maxilares, la corona dentaria de posición hipotética más anterior (MPEF-PV 10.861) muestra un área apical desgastada más amplia, seguida por MPEF-PV 3825 y finalmente MPEF-PV 3820. Mientras que en los especímenes MPEF-PV 3825 y MPEF-PV 10861 las regiones desgastadas del ápice desarrollaron superficies cóncavas al nivel de la dentina (como en las coronas extremadamente desgastadas M4 y M5 del holotipo), el espécimen MPEF-PV 3820 muestra la mayoría de las áreas de desgaste como superficies planas. En

comparación con las coronas maxilares extremadamente desgastadas, los especímenes MPEF-PV 3825 y MPEF-PV 10.861 poseen todavía a la mayoría de las facetas de desgaste apicales separadas en cada dentículo marginal (o lateralmente fusionadas pero todavía preservando la forma del dentículo). Todos estos dentículos portan una superficie desgastada con forma de lengüeta en lugar de un área desgastada apical común y más grande, que involucre la mayoría de los dentículos apicales, como se ve en las coronas maxilares del holotipo.

En cuanto a las áreas de desgaste en los márgenes de los cíngulos, no parece haber diferencias considerables en su extensión si se compara entre las coronas aisladas. Las facetas de desgaste en los cíngulos de las coronas aisladas son planas y carecen del desarrollo de concavidad, contrario a las coronas holotipo. Como en los dentículos apicales, los dentículos del margen del cíngulo mesial de cada corona muestran una faceta de desgaste fusionada lateralmente, pero la forma de cada dentículo es todavía reconocida siguiendo las variaciones en los límites de la faceta. Al igual que en las coronas maxilares, las facetas de desgaste tanto de los márgenes apicales como de los cíngulos en todas las coronas aisladas están orientadas en dos direcciones diferentes. La faceta más mesial desarrollada en el margen del cíngulo mesial está orientada mesiolabialmente; la faceta de desgaste apical, como la faceta desarrollada en medio y distalmente en el margen del cíngulo mesial, se orienta más labialmente y labiodistalmente; y finalmente, la faceta desarrollada en el margen del cíngulo distal se orienta mesiolabialmente, similar a la orientación de la faceta más mesial del cíngulo mesial mencionada al principio. La diferenciación de los bordes de ataque y de arrastre en las facetas de desgaste sólo puede ser identificado en algunas regiones de los dentículos marginales, mientras que se identifican fácilmente en las superficies de desgaste de los cíngulos. La mayoría de las facetas de desgaste de los cíngulos

desarrollan un borde de ataque en el límite de la superficie desgastada más cercano a la cara de la corona, mientras que el borde de arrastre en forma de escalón se desarrolla en el límite más labial de la misma área desgastada. El borde de ataque no puede ser reconocido en la mayoría de las superficies de desgaste apicales debido a que la mayoría de estas facetas se desarrollan hacia la cara no oclusal (lingual) de la corona. Las facetas apicales dispuestas en la cara labial (oclusal) de la corona forman una continuación redondeada de la faceta hacia la cara lingual (no oclusal), y no la terminación apical conspicua característica del borde de ataque en una faceta de desgaste. La misma superficie de desgaste en forma de lengüeta en ambas caras del dentículo se observa en la mayoría de los dentículos marginales desgastados en todas las coronas aisladas. Así, cuando la superficie desgastada de cada dentículo se extiende desde la cara oclusal de la corona aislada y hacia la cara lingual o no oclusal de la misma, lo hace como una superficie continua con forma de lengua y cóncava independientemente del resto de los dentículos, en lugar de formar la faceta de desgaste única vista en la cara no oclusal de las coronas holotipo M2, M3 y M7.

Comparando con las coronas maxilares, la superficie apical desgastada está menos desarrollada en coronas aisladas. En su mayoría no existe una fusión lateral completa de la superficie desgastada formando una única superficie cóncava con forma de lengüeta, evidenciando un desgaste menos intenso de las mismas debido al procesamiento intraoral de la comida. Además, aunque las facetas de desgaste en los cíngulos son más amplias en las coronas aisladas que en las coronas maxilares anteriores, éstas están desarrolladas superficialmente y forman una faceta de desgaste más bien plana, contrario a las facetas cóncavas vistas en coronas maxilares anteriores. A esta afirmación existe la excepción de la faceta más mesial en el margen cingular del espécimen MPEF-PV 3820 y el margen distal cingular del MPEF-PV 3825, que son

facetas de desgaste ligeramente cóncavas y tienen claramente definidos los bordes de ataque y de arrastre de las mismas.

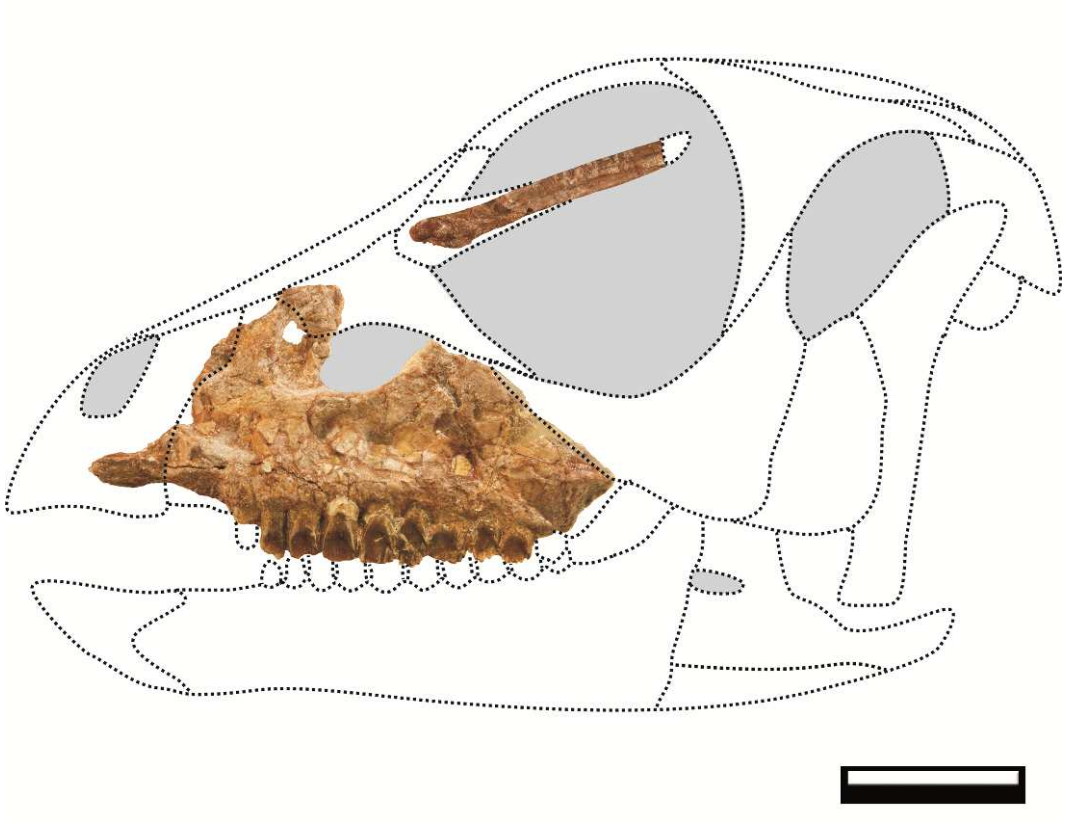
Aunque diversas especies de ornitisquios comúnmente desarrollan un superficie de desgaste que se ensancha desde el margen apical hacia la parte basal de la corona cuando el desgaste es excesivo (*e.g.*, *Lesothosaurus* [Thulborn, 1971b], *Lycorhinus* [Gow, 1990], y otros ornitópodos basales [Galton, 1973b]), ninguno de ellos preserva los márgenes de las facetas de desgaste apical y cingular sin fusionar a lo largo de toda la vida útil del diente, como en Cerapoda n. tax. Las coronas aisladas asociadas al dentario muestran señales de reemplazo (*i.e.*, indicios de reabsorción de la raíz), por lo que corresponden a coronas que fueron reemplazadas, y sin embargo muestran facetas de desgaste apical y cingular no fusionadas (Fig. 5.5, 5.8). Una observación similar puede realizarse en las coronas maxilares más desgastadas del espécimen holotipo MPEF-PV 3809. La presencia de límites en las facetas de desgaste bien espaciados implica que probablemente los márgenes apical y de los cíngulos funcionaban activamente como bordes independientes disponibles para la masticación durante toda la vida útil de la corona. Las superficies de desgaste en el margen de corte de los cíngulos que se mantienen independientes al desgaste apical es una característica que permite relacionar esta estructura pronunciadamente desarrollada con una función masticatoria, no mencionada en otros ornitópodos (Fig. 5.8). Estos bordes adicionales podrían haber aumentado la presencia de márgenes de corte de cada corona, aumentando la efectividad masticatoria, y la cuantificación de esta contribución podrían informar acerca de este aumento.

5.5- DISCUSIÓN

5.5.1- Comparaciones en la morfología de las coronas:

Aunque Cerapoda n. tax. comparte algunas características de la dentición con otras especies de ornitisquios, este taxón se diferencia de otros ornitópodos con un cíngulo o varios cíngulos ornamentados en los siguientes caracteres. Los cíngulos ornamentados están presentes en casi todas las coronas de la dentición maxilar (infiriendo la misma distribución en la dentición del dentario), en comparación con otros ornitópodos donde el cíngulo denticulado, si está presente, sólo puede ser observado en las coronas posteriores (*e.g.*, *Bugenasaura* [Galton, 1999]). El cíngulo basal abultado y sobresaliente y frecuentemente ornamentado observado entre tireóforos difiere con los de Cerapoda n. tax. en que en éstos el cíngulo se desarrolla cerca de la base o sobre la mitad basal de la corona, las ornamentaciones muestran una disposición y desarrollo más aleatorio, y este cíngulo único basal de disposición subhorizontal suele sobresalir lateralmente sobrepasando lateralmente al margen ornamentado en lugar de orientarse apicalmente. Cerapoda n. tax., en cambio, muestra un desarrollo más constante de la ornamentación en los cíngulos, los cuales poseen disposición oblicua y orientación apical, con cíngulos no abultados formando márgenes independientes que pueden contactar medialmente entre si y suelen alcanzar o sobrepasar la mitad de la corona. En comparación con *Drinker nisti*, *Orodromeus makelai* y *Othnielosaurus consors*, en la dentición maxilar de Cerapoda n. tax. el margen del cíngulo mesial de la cara lingual de la corona posee los dentículos, cada dentículo en el margen apical no posee dentículos subsidiarios y la corona no está posteriormente curvada. En la dentición superior de los mencionados taxones, en cambio, el cíngulo denticulado está situado distalmente en la cara lingual de coronas curvadas posteriormente, y *Drinker* también muestra dentículos marginales con dentículos subsidiarios (Bakker *et al.*, 1990; Scheetz, 1999; Norman *et al*, 2004c; Galton, 2006). En Cerapoda n. tax., las coronas

tienen forma de diamante con el cíngulo lingual sobrepasando generalmente hacia la mitad apical, y poseen sus márgenes oblicuos configurando una estructura en forma de "V" de la corona (en forma de "Z" en coronas dentarias), en comparación a los cíngulos bajos y orientados horizontalmente de las de la coronas subtriangulares de *Alocodon kuehnei* (Thulborn, 1973). Además, la ornamentación distinta de cada margen cingular es una clara evidencia de que *Alocodon* y Cerapoda n. tax. no están representando a la misma especie. En *Alocodon*, el cíngulo distal porta dentículos más grandes y mejor desarrollados que el cíngulo mesial (Thulborn de 1973), al contrario de lo observado en Cerapoda n. tax., en el que el cíngulo mesial tiene dentículos y el cíngulo distal tiene un margen más bien aserrado. Un caso similar se presenta en *Orodromeus makelai* (Scheetz, 1999), *Drinker* y *Phyllodon* (Thulborn, 1973), mientras que Cerapoda n. tax. posee dentículos desarrollados en el margen del cíngulo mesial, los taxones mencionados poseen ornamentaciones denticuladas en el cíngulo distal. Existen similitudes generales en la forma de los dientes compartidas entre Cerapoda n. tax. y *Kulindadromeus zabaikalicus*. Estas similitudes están relacionadas a la variación de tamaño de los dentículos a lo largo del margen de la corona (que también está presente en *Alocodon*, Thulborn, 1973), ambos poseen con coronas anteriores más simples y pequeñas que el resto de la dentición y carecen de una cresta primaria prominente y crestas secundarias prominentes por debajo de cada dentículo, aunque también se diferencian en otras características. Los dientes de *Kulindadromeus* son más bajos, al menos diecinueve coronas en lugar de diez representan la hilera dentaria completa y están imbricadas lateralmente, en lugar de que la cavidad mesial de una corona albergue el borde distal de la corona anteriormente posicionada (Godefroit *et al*., 2014). Finalmente, Cerapoda n. tax. se diferencia de las especies *Alocodon*, *Othnielosaurus* y *Drinker* en que los mencionados taxones muestran una característica ornamentación en



[Fig. 5.9- Cerapoda n. tax., espécimen MPEF-PV 3809 en vista lateral, reconstrucción del cráneo como a *Hypsilophodon foxii* como un modelo esquemático (siguiendo Galton, 1974). El supraorbital no está dispuesto en posición natural sino en la vista disponible, y su ubicación fue realizada para referirse a su longitud dentro de una órbita hipotética. Escala equivale a 1 cm.]

el esmalte de la superficie de la corona con forma de pústulas y mamelones (o microcrestas anastomosadas de orientación apicobasal en *Alocodon*), una característica no observada en Cerapoda n. tax. (se hará hincapié en esta característica en otros capítulos).

5.5.2- Funcionamiento dentario y movimiento mandibular:

La descripción anatómica, las características de las facetas de desgaste, y la hipotética disposición especular de características entre hileras dentarias adyacentes evidenciada por las coronas aisladas asociadas al dentario, permiten realizar algunas hipótesis acerca de la dentición del dentario y concluir sobre la interacción diente-diente

de mandíbulas opuestas. Las superficies de desgaste en las coronas maxilares del holotipo pueden no ser estructuralmente simples, pero están orientadas comúnmente en dos direcciones. La identificación de un borde de ataque situado en el límite más apical de la faceta de desgaste y el borde de arrastre con forma de escalón en el límite más basal de la misma en algunas de las facetas de desgaste de los márgenes apicales y singulares, junto con la orientación casi vertical de estas facetas de desgaste, permiten inferir un movimiento principal de la mandíbula en el plano vertical (movimiento ortal). La identificación de facetas de desgaste con dos orientaciones distintas en cada corona del maxilar o del dentario permiten suponer que cada corona habría interactuando con al menos dos coronas opuestas. Hipotéticamente, una corona superior S1 estaría ocluyendo con el margen apical, la porción media y distal del cíngulo mesial, y el cíngulo distal de una corona opuesta inferior I1, y la porción más mesial del cíngulo mesial de la corona opuesta subsiguiente I2. Asimismo, la región más mesial del cíngulo mesial de la corona opuesta inferior I1 estaría interactuando con la corona superior S2 ubicada anteriormente a la corona de oclusión S1. El movimiento mandibular y la oclusión dental que formaría este tipo de facetas de desgaste de las coronas implica la interacción de dos coronas opuestas por diente, caracterizando una configuración alternada de los dientes superiores e inferiores, aunque esta configuración alternada es sólo parcial. La presencia de una disposición bifacial de las facetas de desgaste típicas de una oclusión bilateral es similar a ornitisquios basales y euornitópodos basales (Thulborn, 1971b; Galton, 1973a, 1973b, 1986; Weishampel, 1984; Coria y Salgado., 1996; Norman *et al*, 2004c).

El área de contacto más importante entre las coronas opuestas incluye los márgenes de corte disponibles. En Cerapoda n. tax., las coronas maxilares y dentarias muestran una compleja interacción entre márgenes opuestos, siendo márgenes activos

tanto los apicales como aquellos presentes en los cíngulos. En la dentición del maxilar, las superficies de desgaste apicales más extensas presentes en coronas mediales, en lugar de las coronas distales (como en *Lesothosaurus* [Sereno, 1991]), podrían explicarse considerando una heterodoncia de proporciones en la dentición del dentario similar a la dentición maxilar. En este caso, la interacción diente-diente sería más extensa en las coronas apicalmente más altas debido al contacto proporcionalmente más amplio entre coronas opuestas apicobasalmente altas (en comparación con las coronas más bajas dentro de la dentición) y el arco de ataque total permitido por el movimiento mandibular. Asimismo, no se descarta que la existencia de un desarrollo más extenso de las facetas de desgaste en estas coronas sea debido a que corresponden a coronas más antiguas en relación al resto de la dentición, explicando su extenso desgaste con un tiempo mayor de uso. Por otro lado, las superficies de desgaste cingulares más amplias ubicadas en las coronas maxilares posteriores es evidente al considerar que estas coronas muestran márgenes cingulares más abiertos lingualmente, lo que aumenta su probabilidad de interacción con las coronas opuestas.

En el cíngulo de coronas maxilares y coronas aisladas del dentario, la ausencia de áreas desgastadas incluidas dentro del espacio cingular, el espacio entre el margen del cíngulo y la cara de la corona, excluye cualquier hipótesis de interacción de los dentículos marginales o de los cíngulos con el espacio cingular de coronas opuestas (tanto en los dientes del dentario como del maxilar). Esta interacción, análoga a la interacción cúspide-cuenca entre coronas opuestas de los mamíferos, no existiría en Cerapoda n. tax. En vista lateral, la alineada continuidad del desgaste apical a lo largo del desgaste cingular, el cual no desgasta completamente a los cíngulos hasta su base (Fig. 5.7), sugiere que no existe ninguna interacción entre márgenes de cíngulos opuestos. Así, solamente los dentículos marginales de coronas opuestas parecen

alcanzar e interactuar con los márgenes de los cíngulos opuestos. El margen de corte apical de una corona determinada habría interactuado con el margen de corte apical y cingular de dos coronas opuestas (oclusión alternada), ocurriendo un evento similar para las coronas opuestas. La presencia de los bordes de corte funcionales en los cíngulos en la dentición maxilar y dentaria es una característica que no fue mencionada al menos en Ornithopoda. La presencia de cíngulos ornamentados y reducidos en otras especies previamente mencionadas carece de superficie de desgaste (Thulborn, 1973; Galton, 1983, 1999, 2006), y con esto se estima que también carecen de función masticatoria activa.

En relación a la extensión de las superficies de desgaste apicales hacia la cara no funcional observada en coronas del maxilar (se extienden labialmente) y coronas aisladas asociadas a la dentición del dentario (se extienden lingualmente), dos procesos pueden explicar esta configuración del desgaste. La primera explicación está asociada al desarrollo de una faceta de desgaste en la cara no funcional de la corona debido a una dieta altamente abrasiva, hablando más precisamente de la presencia de sedimentos detríticos en las hojas ingeridas. Quizás el Cerapoda n. tax. se alimentaba de plantas pequeñas que podrían haber sido fácilmente cubiertas de sedimento por el viento (plantas de no más de 30 cm de alto), siendo plantas con tamaño similar al esperado para este individuo. Las coronas maxilares labialmente desgastadas y coronas dentarias lingualmente desgastadas serían resultado de la interacción entre los dientes con el material vegetal procesado en lugar de la interacción diente-diente. El desarrollo de facetas de desgaste en la dentición relacionado a la ingesta del material vegetal abrasivo también fue concluido para varios diplodócidos (*e.g.*, Sereno *et al*., 2007; Withlock, 2011). Una segunda explicación implica la interacción diente-diente entre coronas pertenecientes a distintas familias dentales. En primer lugar, la interacción normal

ocurre entre coronas de dientes opuestos. Mientras que uno de estos dientes (en este ejemplo, un diente maxilar) es cambiado, el nuevo diente de reemplazo tendría una nueva interacción con el viejo diente del dentario. La interacción de dientes opuestos de diferentes familias dentales podría implicar un desajuste labiolingual en la oclusión de las coronas, el nuevo diente maxilar está ligeramente desplazado lingualmente. Así, en relación al recientemente emergido diente maxilar, la cara labial de esta nueva corona habría interactuado con la cara lingual del diente del dentario opuesto y más antiguo, formando así una zona desgastada mixta lingual-labial inicialmente para el diente del dentario (como se observa en MPEF -PV 10861, 3825 y 3820). Esta oclusión no natural también origina una faceta de desgaste en la cara no oclusal de la nueva corona maxilar. Finalmente, el posicionamiento definitivo del nuevo diente maxilar en la dentición, en conjunto con el recambio de la dentición opuesta (dentario) permite volver a una oclusión normal de los dientes, y eventualmente la oclusión diente-diente también formará una superficie de desgaste labio-lingual mixta para el diente maxilar, así como en las coronas M2, M3 y M7 en MPEF-PV 3809 (García y Cerda, 2010). Cuando estas coronas son cambiadas, las coronas del maxilar y dentario terminan por poseer una faceta de desgaste en la región apical desarrollada tanto en la cara oclusal como en la no oclusal (García y Cerda, 2010, fig. 7.1-3). Una combinación de ambos procesos mencionados es aquí considerada y encaja perfectamente con el inferido movimiento de corte ortal de las mandíbulas. El desfasaje que ocurre por la oclusión de dientes de diferentes familias dentarias podría dañar y abrir la capa protectora de esmalte, exponiendo la capa de dentina, que es más susceptible a la corrosión abrasiva relacionada a la ingestión y procesamiento intraoral de material vegetal. Los resultados de los procesos de desgaste antes mencionados no se observan en todas las coronas disponibles, por lo que el desfasaje entre coronas en oclusión y la obtención de facetas

de desgaste complejas podría haber dependido de la coincidencia de muchos factores, que no habrían de darse usualmente.

En resumen, el movimiento de la mandíbula se asocia a un movimiento de corte casi vertical sin componente lateral, evidenciado por las superficies de desgaste dispuestos formando ángulos casi verticales, un borde de arrastre escalonado en el límite esmalte-dentina situado en el punto más basal de las facetas de desgaste apicales y cingulares, y un borde de ataque en el límite opuesto de la faceta de desgaste (Hopson, 1980; Weishampel, 1984). También, la presencia de coronas del maxilar y dentario desgastadas en la cara no funcional de las mismas se toma como una evidencia de un movimiento ortal de la mandíbula (Sereno *et al*, 2007; García y Cerda, 2010; Withlock, 2011). Al igual que en *Lesothosaurus* (Thulborn, 1971b; Galton, 1986), la disposición bifacial de facetas de desgaste formando un plano oclusal bilateral en los márgenes apical y cingular de los dientes de la mejilla son explicados por una oclusión alternada de los dientes superiores e inferiores. Estas superficies de desgaste de disposición bifacial también justifican la acción principalmente vertical de la mandíbula anteriormente mencionada. La ausencia de cualquier rastro de interacción de los márgenes denticulados apicales o del cíngulo con el espacio cingular de coronas opuestas expresados como facetas de desgaste incluidas dentro de este espacio cingular permiten suponer que el alcance de los dentículos cingulares no va más allá del margen apical de la corona opuesta, contrariamente a las coronas en los mamíferos que muestran una interacción cúspide-cuenca (Davis, 2011). Por último, el cíngulo mesial denticulado en la cara lingual (no funcional) de coronas del dentario posicionadas más posteriormente en la dentición hipotética no posee superficies de desgaste (coronas dentarias aisladas MPEF-PV 3825 y 3820, Fig. 5.8), careciendo de evidencia plausible relacionada a la interacción oclusal otras coronas. La presencia de un cíngulo

ornamentado reducido en taxones de herbívoros que carece de superficies de desgaste en los márgenes cingulares parece no otorgar ventajas en la masticación, pero es una característica que suele verse repetidamente en taxones de ornitópodos y podrían haber funcionado como márgenes de corte pasivos. Al igual que en estos taxones, la contribución asumida en la eficiencia masticatoria de la estructura lingual mencionada en las coronas dentarias de posición posterior MPEF-PV 3820 y 3825 es aquí considerada como nula, aunque podría haber al menos alguna contribución pasiva en la masticación de material vegetal proporcionado por el mencionado borde cingular no oclusal.

5.5.3- Ventaja de cíngulos denticulados como márgenes activos para la masticación (Fig. 5.10-5.11):

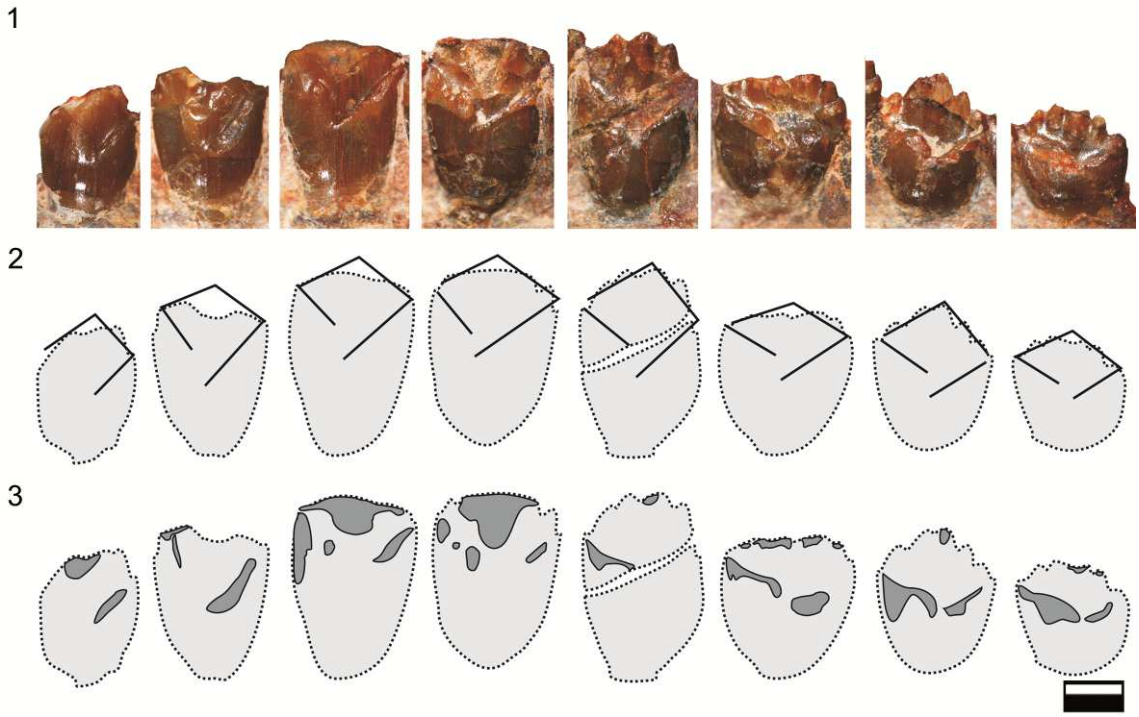
La presencia de un cíngulo orientado apicalmente y también dentículos o aserraciones en estos cíngulos podrían ser características no exclusivas de Cerapoda n. tax. Sin embargo, una dentición que casi completamente posee cíngulos considerablemente ornamentados desarrollados por encima de la mitad apical de la cara funcional de la dentición del maxilar y del dentario, y el desarrollo de facetas de desgaste en los cíngulos de estas coronas son características no mencionadas en ningún ornitisquio. Podría ser que el posicionamiento de un cíngulo ornamentado por encima de la mitad apical de la corona (una característica autapomórfica de este taxón) permitiría cierta participación del cíngulo como un margen de corte activo al masticar. Independientemente de la razón que explicaría la presencia de estos cíngulos, la presencia de facetas de desgaste desarrolladas en el margen de los mismos indica una participación activa en la masticación. En esta sección es cuantificado el incremento en la disponibilidad de márgenes de corte funcionales para el procesamiento de alimentos,

con la consideración de los bordes cingulares como márgenes activos durante la masticación. Los márgenes de corte disponibles de coronas aisladas asociadas a la dentición del dentario (MPEF-PV 10861, 3820 y 3825) no se consideran en este análisis debido a la falta de información relacionada con la dentición inferior, pero en las conclusiones arribadas pueden ser extrapoladas a toda la dentición.

Fueron tomadas dos tipos de medidas para cuantificar los márgenes de corte (Fig. 5.10). La primera es muy simple, todas las carenas marginales y cingulares fueron medidas en longitud en vista lingual, considerando a los márgenes mesial y distal de forma separada (Tab. 1). Debido a que todos los cíngulos muestran al menos algo de desgaste (evidencia de oclusión masticatoria), se midió la longitud de todos los márgenes cingulares disponibles. La longitud total de todos los márgenes cingulares fue expresada como porcentajes del largo total de la carena apical, considerando este porcentaje como el incremento de los márgenes funcionales para la masticación (Fig. 5.11). Para los dientes apicalmente desgastados o incompletos, la línea medida sigue la forma hipotética del margen, siguiendo las características de los márgenes de coronas mejor conservados o sin desgastar (Fig. 5.10). Para tener en consideración la contribución de coronas ausentes en el calculo de la longitud total de margen de corte disponible para la masticación (una anterior y al menos otra corona posterior), también se estimó una longitud hipotética de los márgenes apical y cingular de las mismas. Para lograr esto, en primer lugar, se estimó el cambio de longitud de cada margen de una corona a otra (como un valor porcentual), luego se calculó el cambio promedio en los márgenes (como un valor porcentual), teniendo en cuenta el módulo de cada medida de porcentaje. Este promedio de cambio se utilizó para estimar el valor de largo hipotético del margen de corte en coronas ausentes, considerando que la longitud hipotética de cada margen en la corona ausente es igual a la longitud de los márgenes de la corona

adyacente menos el promedio de cambio de longitud. Tanto la longitud total de los márgenes preservados como la longitud total incluyendo el largo del margen hipotético de coronas ausentes es aquí presentado, asumiendo que la hilera dentaria está compuesta por diez coronas.

En taxones adaptados a una dieta herbívora, las facetas de desgaste en las coronas de la mejilla juegan un papel importante en la eficiencia masticatoria, en conjunto con la complejidad de las crestas de esmalte que aumentan la eficiencia del borde de ataque. El desarrollo de facetas de desgaste no solo mantiene un borde de ataque bien afilado (Galton, 1973b), sino que también forman una cara oclusal plana que podría funcionar como superficie de machacamiento para procesar y masticar el material vegetal. Esta característica es bien conocida en los molares hipsodontes de artiodáctilos, perisodáctilos, herbívoros proboscídeos y roedores, y las baterías de dientes de ceratópsidos y ankylopolexios. En estos casos, la amplitud de superficie de masticación disponible es uno de los factores que afectan a la eficacia masticatoria. Por lo tanto, un procesamiento más eficiente de alimentos en cada ciclo masticatorio es alcanzado si la superficie disponible para masticar es más amplia, siendo necesarios menos ciclos de masticación y el gasto de energía para procesar cierta cantidad de material vegetal es menor. Con esto, la cuantificación del área desgastada disponible para masticar en la hilera dentaria puede darnos una idea de la eficacia masticatoria de una especie herbívora, aquí aplicado a Cerapoda n. tax. El segundo tipo de mediciones tomadas para cuantificar el efecto de los cíngulos en la eficiencia del aparato masticatorio son las áreas desgastadas en las coronas de la hilera dentaria del espécimen holotipo (Fig. 5.10). En estas medidas de área, los márgenes apicales y cingulares se consideraron por separado, y la suma de las áreas cingulares disponibles en la hilera dentaria también fue expresada como un porcentaje total de las superficies de desgaste



[Figura 5.10- Cerapoda n. tax., espécimen MPEF-PV 3809, detalle de cada corona de la dentición preservada en el holotipo en vista lingual en imágenes fotográficas (1) y esquemas denotando las mediciones en longitud de los márgenes de corte (2) y áreas de desgaste (3) realizadas en el ápice y los cíngulos de las coronas. Escala equivale a 1mm.]

apicales. Para las coronas que faltan, la distribución del desgaste a lo largo de la hilera dentaria no se ajusta a ninguna predicción, por lo tanto, no se realizó una estimación hipotética del área desgastada en coronas faltantes. La segunda corona en el maxilar está apicalmente fracturada, pero los márgenes concoidales de la fractura muestran algo de desgaste en vista lingual, junto con una faceta mesial y otra distal en vista oclusal. Además, el tamaño de esta corona es bastante similar a la corona adyacente (tercera corona). Con esto, el valor del área de desgaste en la porción apical de esta corona se supone numéricamente similar a la tercera corona (Fig. 5.11).

5.5.3.1- Resultados (Fig. 5.11). — Para el análisis métrico de longitudes, y sumado a la cuantificación numérica resultante esperada de la medición de los márgenes de corte apicales y cingulares, dos tendencias numéricamente justificadas pueden ser

concluidas sobre los márgenes de todas las coronas (Fig. 5.11). Los márgenes mesial y distal son similares en longitud dentro de cada corona (caracterizando la simetría de la corona anteriormente mencionada), y ligeramente variables entre coronas (Fig. 5.11, diamantes grises y cuadrados negros respectivamente.). Cuando está presente, el margen del cíngulo mesial (margen denticulado; Fig. 5.11, triángulos grises) muestra una menor variación en longitud entre coronas que aquella observada en el margen del cíngulo distal (margen aserrado; Fig. 11, cruces grises), los cuales son más grandes en coronas apicobasalmente mayores y similares en longitud con el cíngulo mesial en coronas posteriores. La suma de todos los márgenes apicales disponibles, con exclusión de las coronas hipotéticas 1h y 10h (ver Fig. 5.11), mide 19.77mm, mientras que todos cíngulos que muestran al menos algo de desarrollo de desgaste (un indicio de una contribución activa durante la masticación) alcanzan unos 18.99 mm de largo total (96.05% del largo de los márgenes apicales). Si se incluyen las mediciones hipotéticas de las coronas 1h y 10h, el valor total de los márgenes apicales disponibles sube a 23.87 mm, mientras que la suma de todos los cíngulos alcanza el 21.62 mm, siendo ligeramente mayor al 90% del margen apical disponible para masticar (Fig. 5.11).

Al abordar la medición de superficies desgastadas, aquí también se observaron algunas tendencias que vale la pena considerar. Las áreas de desgaste en los cíngulos tienden a incrementarse progresivamente a medida que la corona toma una posición más posterior (Fig. 5.11, cruces verticales grises), mientras que las facetas de desgaste apicales son más amplias en coronas anteriores a medias (mas altas) y están limitadas sólo a la porción apical de unos pocos dentículos en coronas posteriores y más bajas (Fig. 5.11, los asteriscos gris oscuro). Por detrás de la quinta corona, las áreas desgastadas en los cíngulos son mayores que aquella en la región apical. Las superficies de desgaste totales en cada corona son más amplias en coronas medias (puntos grises),

TABLA 6.1- Mediciones para la estimación de eficiencia mandibular

Largo de los márgenes (mm)

margen	corona 1h	corona 2	corona 3	corona 4	corona 5	corona 6	corona 7	corona 8	corona 9	corona 10h
mesial	1.040	1.160	1.100	1.270	1.260	1.400	1.200	1.350	1.170	1.049
distal	0.947	1.040	1.130	1.270	1.400	1.380	1.190	1.280	1.170	1.065
cing mes	0.000	0.000	0.980	0.980	1.030	1.110	1.110	1.080	0.960	0.923
cing dis	0.841	1.030	1.640	1.720	1.900	1.580	1.500	1.310	1.060	0.866

Medida del cambio de los márgenes entre coronas

margen	2 y 3	3 y 4	4 y 5	5 y 6	6 y 7	7 y 8	8 y 9	media del cambio
mesial	5.172	15.455	0.787	11.111	14.286	12.500	13.333	10.378
distal	8.654	12.389	10.236	1.429	13.768	7.563	8.594	8.948
cing mes	0.000	0.000	5.102	7.767	0.000	2.703	11.111	3.812
cing dist	59.223	4.878	10.465	16.842	5.063	12.667	19.084	18.317

total apical (mm)	total cíngulos (mm)	total apical+h (mm)	total cíngulos+h (mm)	%total	%total+h
19.770	18.990	23.870	21.621	96.055	90.575

Área de desgaste en los márgenes (mm²)

margen	corona 1	corona 2	corona 3	corona 4	corona 5	corona 6	corona 7	corona 8	total apical
t. apical	0.275	0.900	1.012	0.869	0.031	0.189	0.033	0.053	3.362
c. mesial	0.000	0.000	0.381	0.145	0.212	0.261	0.460	0.533	total cingular
c. distal	0.136	0.286	0.164	0.058	0.000	0.000	0.126	0.060	2.822
t. cingulos	0.136	0.286	0.545	0.203	0.212	0.261	0.586	0.593	%cingular
total	0.411	1.186	1.557	1.072	0.243	0.450	0.619	0.646	83.938

e.coronas (L)	e. coronas (H)	e.coronas (A)
7.684	9.057	6.715

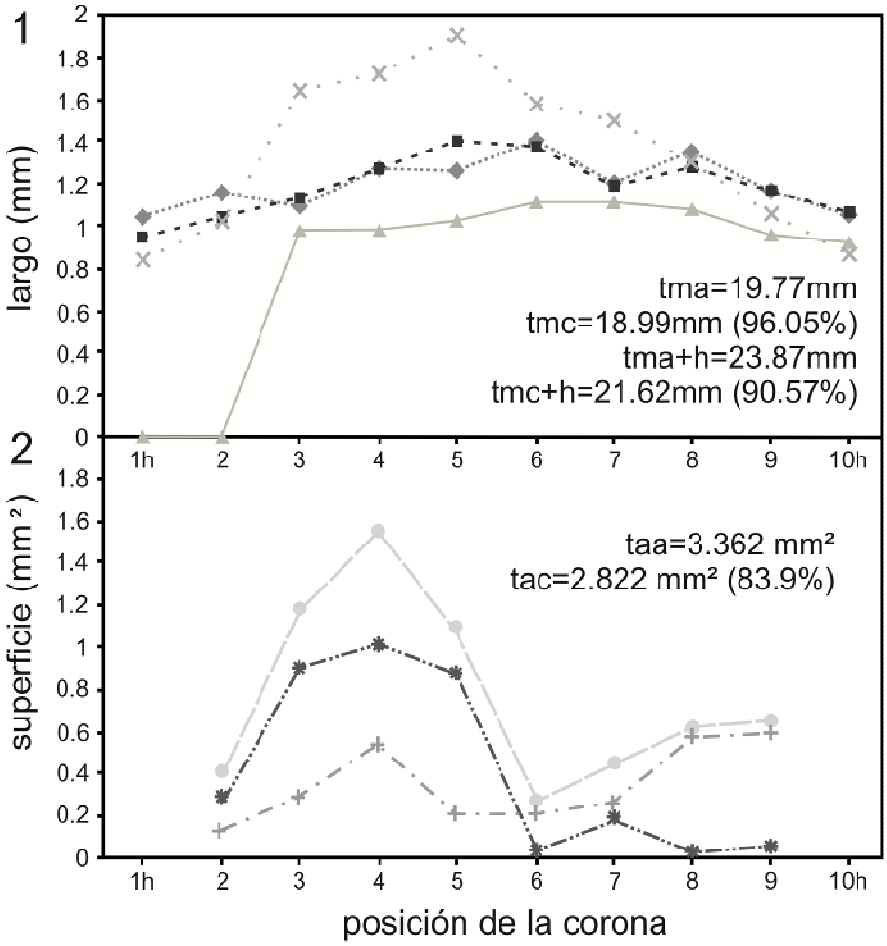
[Tabla 5.1, Mediciones realizadas sobre las coronas de Cerapoda n. tax., espécimen MPEF-PV 3809, relacionados a la medición del incremento en a eficiencia mandibular otorgada por la presencia de márgenes de corte en los cíngulos.]

el cambio de este valor está claramente influenciado por el aumento de la superficie de desgaste apical. El área total de las superficies de desgaste apicalmente dispuestas alcanza los 3.362 mm², y los márgenes cingulares muestran un área de desgaste total de 2.822 mm², alcanzando el 83.9% de la superficie desgastadas disponibles en los márgenes apicales. La disposición altamente variable de superficies de desgaste no permiten predecir el estado de estas superficies en las coronas faltantes (Fig. 5.11).

Hay varias cosas que se pueden concluir en esta sección. La variación de la longitud del margen del cíngulo distal podría estar directamente relacionada con la variación en altura de las coronas, siendo mayor en las coronas más altas, una característica que no se ve en el cíngulo mesial. El más extenso desgaste apical en

coronas de la región anterior a media de la dentición podría estar relacionado con la variación en altura, estando apicalmente más desgastadas aquellas coronas que son más altas. La tendencia de un mayor desgaste en los cíngulos que en el ápice cuanto más posterior se ubica la corona también puede estar relacionada a la disposición más baja de los márgenes apicales, y a los márgenes de los cíngulos más agrandados y lingualmente desplazados de estas coronas, siendo aquellos los bordes más abiertos lingualmente a la abrasión de toda la dentición maxilar. La presencia de cíngulos que se vuelven más grandes, prominentes y más desgastados en las coronas más posteriores y más emarginadas de la dentición no solo permite afirmar una función activa de los márgenes en los cíngulos durante la masticación, sino que solo unas leves modificaciones en la estructura de la corona (*i.e.*, cíngulos más prominentes), puede incrementar de forma considerable la eficiencia de la masticación.

Numéricamente hablando, teniendo en cuenta los resultados de la medición en longitud de los márgenes de corte, el incremento en márgenes de corte agregados por los cíngulos agrandados equivale a agregar unas 7.68 coronas en una dentición carente de cíngulos ornamentados, mientras que la cuantificación de las áreas desgastadas en los cíngulos agrandados equivale al agregado de 6.71 coronas agregadas a una dentición carente de cíngulos funcionales. Considerando una hilera dentaria completa hipotética para este espécimen (diez coronas), los márgenes agregados para la masticación equivalen a poco más de otras nueve coronas a la dentición (9,05 coronas). El material aislado permite concluir en la presencia de márgenes cingulares funcionales para la masticación en la dentición del dentario, y si suponemos un número similar de los dientes y el mismo cambio transicional en los márgenes cingulares a lo largo de la hilera dentaria, el aumento hipotético de los márgenes de corte disponibles otorgado por los cíngulos agrandados también llega a nueve coronas para una sola rama mandibular. Con



[Figura 5.11- Esquema mostrando la tendencia de las mediciones de longitud de los márgenes de corte (1) y áreas de desgaste (2) realizadas en cada corona de MPEF-PV 3809. En 1, los diamantes grises para márgenes mesiales totales, cuadrados negros para los márgenes distales, triángulos grises para el margen de los cíngulos mesiales denticulados únicamente; cruces grises para el margen de los cíngulos distales aserrados. En 2, las cruces verticales grises para superficies de desgaste cingulares; asteriscos gris oscuro para superficies de desgaste apicales; puntos grises para las áreas de desgaste totales de cada corona. Abreviaturas: h, valores de largo de márgenes para coronas hipotéticas; taa, valor total de áreas de desgaste apicales; tac, valor total de áreas de desgaste de los cíngulos; tma, valor total del largo de los márgenes apicales; tmc, valor total del largo de los márgenes de los cíngulos; tma+h, total de márgenes apicales incluyendo las estimaciones en coronas hipotéticas; tmc+h, total de márgenes singulares incluyendo las estimaciones en coronas hipotéticas.]

esto, la adición de márgenes de corte por parte de los cíngulos agrandados equivale al agregado de aproximadamente 36 coronas sin cíngulos en toda la dentición, sólo con esta simple modificación estructural de los márgenes cingulares. Esta adición incrementa la eficiencia en el funcionamiento masticatorio sin afectar a otras partes del

aparato mandibular, tales como movimientos masticatorios más complejos y kinesis craneana, una hilera de dientes con mayor cantidad de piezas, baterías de dientes, etcétera (Weishampel, 1984; Holliday y Withmer, 2008).

5.6- CONCLUSIONES

La posible existencia de la evidencia suficiente como para definir una nueva especie en el Jurásico Inferior no solo contribuye a la pobremente conocida diversidad de Ornithischia para ese tiempo, sino que también contribuye a la riqueza especifica para la época en Patagonia. Asimismo, este nuevo taxón está asociado al nicho de pequeños herbívoros, un nicho pobremente representado a nivel mundial en dinosaurios herbívoros durante el Triásico-Jurásico.

Aunque la asignación de este material a Cerapoda corresponde a una conclusión realizada *a priori* y basada únicamente en las comparaciones anatómicas hasta el momento descriptas, la ocurrencia de Cerapoda n. tax. en el Toarciano medio-tardío (Cuneo *et al*., 2013), podría corresponder a la ocurrencia de un cerápodo más antigua hasta la fecha (incluyendo el cerápodo mencionado por Rauhut y Lopez-Arbarello, 2002). Además, el registro de este taxón en afloramientos del Jurásico Temprano podría extender el origen de Cerápoda al Toarciano (aproximadamente 178 Ma), exponiendo la presencia de extensos linajes fantasmas en el neornitisquio basal *Agilisaurus*, el supuesto neornitisquio *Hexinlusaurus* y todos los Cerápoda. Ambas conclusiones dependen exclusivamente de la ubicación del nuevo espécimen MPEF-PV 3809 y su material referido en la topología de un árbol filogenético, por lo que este taxón será incluido en la matriz y será puesto a prueba su afinidad taxonómica.

El Cerapoda n. tax. permite la consideración de los márgenes cingulares agrandados en la cara funcional de las coronas dentarias y maxilares como un nuevo mejoramiento del aparato masticatorio. Este carácter corresponde a una innovación evolutiva para la especialización a una dieta herbívora pobremente explorada en Ornithischia y previo a los tiempos de diversificación de Cerápoda, un rasgo dental escasamente representado en especies registradas por encima de la segunda mitad del Jurásico. Dentro de Ornithischia, algunos taxones poseen cíngulo o cíngulos con un margen prominente (portando en algunos casos ornamentación). Especies como *Nanosaurus agilis*, *Thescelosaurus*, *Othnielosaurus* y otros (Galton 1983, 2006; Bakker *et al*, 1990) muestran una ornamentación similar en el margen de sus cíngulos, pero en estos taxones la presencia y cambio de esta característica a lo largo de la hilera dentaria no se conoce o suele ser relacionada a la dentición posterior (como en *Bugenasaura*; Galton, 1999). Por el contrario, Cerapoda n. tax. muestra un mayor desarrollo de los márgenes en los cíngulos, el cual está presente en casi todas las coronas de la hilera dentaria. El cíngulo agrandado y altamente ornamentado en Cerapoda n. tax. podría ser una especialización de este taxón, mientras que en otros ornitópodos éstos cíngulos están comúnmente reducidos. Por otra parte, la función masticatoria activa de un cíngulo ampliado presente en casi toda la hilera dentaria es característica autopomórfica de Cerapoda n. tax., nunca observada entre ornitisquios no tireóforos.

La consideración de los márgenes de los cíngulos como bordes de corte activos para la masticación en la dentición del maxilar y dentario es una inferencia bien justificada sobre la base de la naturaleza prominente de estos márgenes de corte encontrados en hileras dentarias opuestas, y la presencia de superficies de desgaste en dichos márgenes que permanecen sin fusionarse con las zonas desgastadas apicales durante toda la vida útil de la corona. La cuantificación numérica de los bordes de corte

y las áreas desgastadas permiten realizar aproximaciones sobre la eficacia masticatoria y permiten concluir hipotéticamente que la presencia de márgenes de corte en los cíngulos pueden aumentar la eficiencia del procesamiento vegetal como una cantidad equivalente de más de nueve coronas en la hilera dentaria hipotética de diez coronas asociada al maxilar izquierdo, un número que crece a hipotéticamente 36 coronas en toda la dentadura. La contribución en la función masticatoria dada por el agrandamiento de los márgenes cingulares en Cerapoda n. tax. revela claramente que una ligera modificación en la morfología de las coronas podría aumentar altamente la eficacia en el procesamiento de alimentos. Un ejemplo análogo de ligeras modificaciones en la morfología dental entre los mamíferos implica en primer lugar la triangulación simple y luego formando un ángulo obtuso de las cúspides en dryoléstidos y espalacotéridos, llevando luego a la expansión interna de los molares individuales que formando la oclusión cúspide-cuenca tribosfénica, oclusión presente en otros grupos de mamíferos. Mientras que en los mamíferos estas modificaciones persistieron y eventualmente experimentaron una diversificación con una gran explotación de esta ventaja adaptativa, los bordes masticatorios funcionales en el cíngulo en ornitisquios (una característica que podría tener un gran potencial adaptativo permitiendo un procesamiento de alimentos más eficiente) parece ser un evento aislado restringido a pocos taxones y temporalmente limitado (Thulborn, 1973; Galton, 1983, 2006; Bakker *et al*, 1990). La importancia funcional del desarrollo de extensas superficies de desgaste en la cara funcional de la corona observada en la dentición en forma de baterías dentarias y relacionada con el extenso procesamiento de alimentos de la dieta herbívora ampliamente distribuida en cerápodos más derivados, podría explicar la desaparición de márgenes cingulares prominentes en la cara funcional de la corona, y por ende la escasa distribución de este carácter en el linaje.

CAPÍTULO 6: Dientes aislados relacionados a Ornithischia.

6.1- INTRODUCCIÓN

Por un lado, la anatomía dentaria de *Manidens* y de Cerapoda n. tax. mostró varias características autapomórficas y combinación de caracteres ausentes en cualquier otro ornitisquio conocido, las cuales fueron esenciales para la definición taxonómica de las mencionadas especies. También, la presencia de una hilera dentaria casi completa y bien preservada no solo contribuyen a la definición de caracteres diagnósticos, sino que también otorgan material comparativo que permite arribar a asociaciones filogenéticas bien sostenidas con base en caracteres compartidos con otros linajes de ornitisquios (Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2014). Los dientes aislados asociados a las mencionadas especies de ornitisquios permiten un mejor entendimiento de la anatomía dentaria, pero la preservación de una hilera de dientes casi completa en los especímenes holotipo de Cerapoda n. tax. y *Manidens* fue la clave para una más detallada comparación con otras especies y su clasificación taxonómica. Por otro lado, trabajar con la anatomía dentaria que solo incluye material aislado podría ser informativo para inferir reconstrucciones del individuo que los llevaba (Thulborn, 1973), pero mayoritariamente la descripción de coronas aisladas no da suficientes características únicas como para diagnosticar una nueva especie de ornitisquio. Esta falta de caracteres diagnósticos en coronas aisladas hace comprometer la predicción de diversidad y riqueza en un ambiente determinado y en varios niveles taxonómicos.

En la localidad Queso Rallado, la definición de algunas de las especies publicadas con base en descripciones de coronas aisladas incluye solo hallazgos de mamíferos, aquellos que pueden ser diagnosticados a nivel de especie (*e.g.*, la primera definición de *Argentoconodon fariasorum*, Rougier *et al*., 2007b; *Condorodon spanios*, Gaetano y Rougier, 2012). Asimismo, la riqueza en diversidad morfológica representada por dientes aislados también incluye representantes de Crocodylia, Sauropoda, Theropoda, Ornithischia, pterosaurios rhamphorhyncoideos, peces y lagartos (los cuales pueden ser diagnosticados a nivel de familia o niveles más inclusivos). En esta localidad, la descripción de las especies de ornitisquios *Manidens condorensis* (Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2014) y el Cerapoda n. tax. dio una idea en la extremadamente compleja anatomía de las coronas dentarias autapomórficas para cada especie, y la dentición única de estas especies contrasta morfológicamente con nuevos hallazgos de coronas aisladas para la localidad que podrían estar representando otras especies. La correcta identificación y caracterización de los dientes aislados, junto con una comparación en profundidad en relación a la morfología dentaria con especies de ornitisquios simpátricas y otros restos fósiles, podrían ser los primeros pasos para describir una nueva especie.

En los párrafos siguientes, la descripción de nuevos hallazgos referidos a Ornithischia y basados en dientes aislados de la localidad Queso Rallado (Formación Cañadón Asfalto) será desarrollada, para así amplificar la diversidad morfológica en coronas dentarias conocida para ornitisquios del Jurásico Temprano a Medio. La mayoría de los especímenes que serán descriptos difieren en morfología de la dentición de la mejilla conocida para las especies *Manidens condorensis* y Cerapoda n. tax.

6.2- SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

DINOSAURIA Owen, 1842

ORNITHISCHIA Seeley, 1887

Ornithischia *incertae sedis*

Figuras 6.1-6.4

Especímenes referidos. — MPEF-PV 3817, 3819, 3822.

Localidad y Horizonte. — Todas las coronas fueron colectadas en la localidad Queso Rallado, sección inferior de la Formación Cañadón Asfalto. Estas capas rocosas afloran a 5.5 km al noroeste de la aldea escolar Cerro Cóndor, en la provincia de Chubut, Argentina. La sección más baja de Cañadón Asfalto está datada como un depósito del Jurásico Inferior más alto (Salani, 2007; Cabaleri *et al*., 2010; Cuneo *et al*., 2013), pero la edad más exacta fue asignada con base en dataciones radioisotópicas de U-Pb, las cuales corresponden a 178 Ma (Cuneo *et al*., 2013). La localidad Queso Rallado está estratigráficamente descansando justo por encima de los sedimentos datados, por lo que se estima temporalmente más joven al mencionado estrato. Los afloramientos fosilíferos corresponden a lutitas silisificadas de un ambiente depositacional lacustre profundo con sucesivos eventos volcánicos intercalados, los cuales forman parte de la Cuenca de Somuncurá-Cañadón Asfalto, clasificada como una cuenca del tipo transtensional (“*pull-apart*”) debido a sus características estructurales y a las de su relleno (Silva Nieto *et al*., 2002a, 2002b, 2007).

Diagnosis. — Las características que unen las aquí presentadas coronas aisladas al linaje de Ornithischia son las siguientes: coronas subtriangulares y lateromedialmente comprimidas, con sus márgenes de corte mesial y distal portando dentículos de morfología simple y puntiagudos, raíces cilíndricas separadas de la corona por una

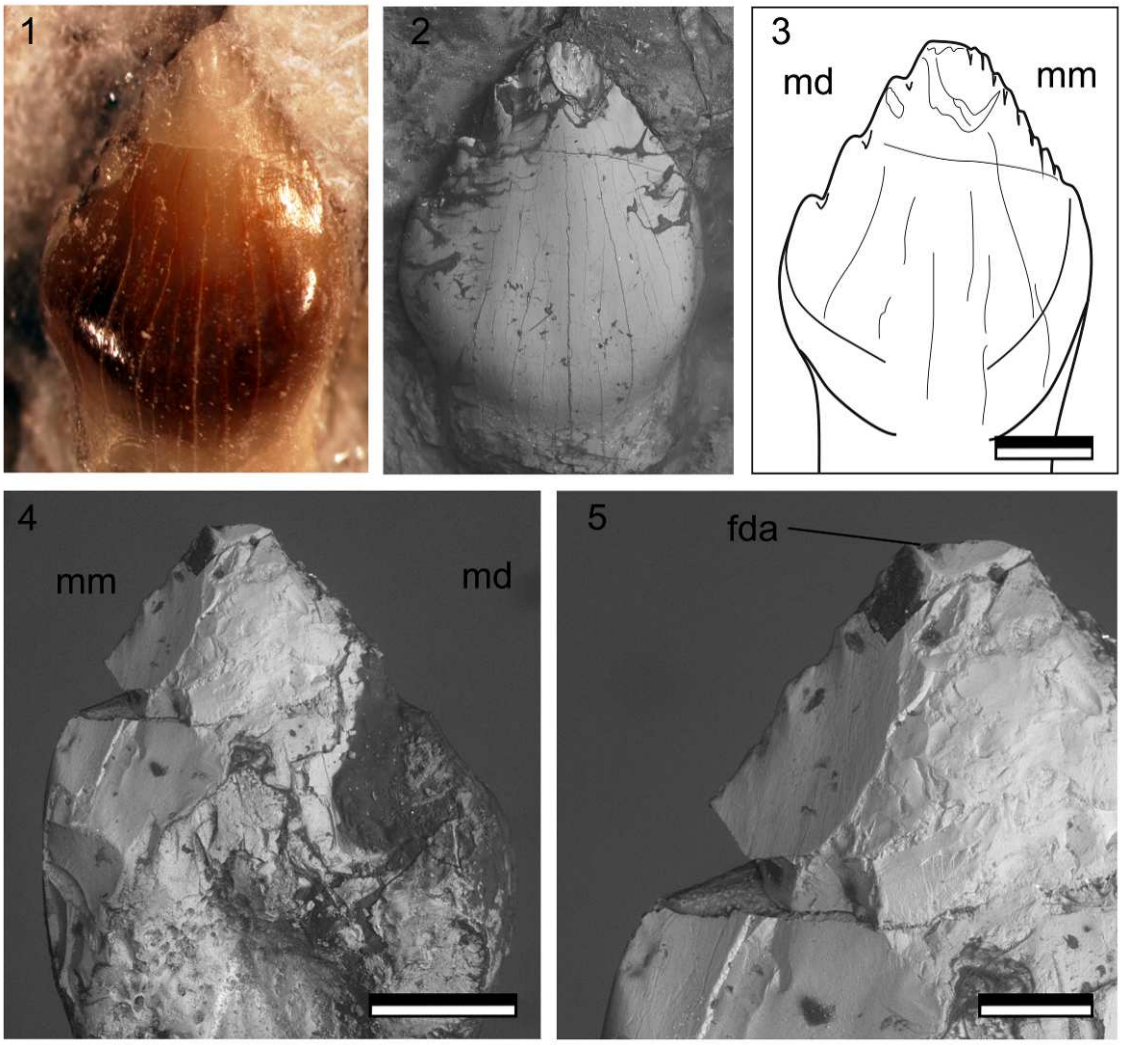
constricción, con la región central de las caras de la corona engrosada y abultadas en la base. La corona es más amplia en la base que la raíz, y el eje apicobasal de la corona se orienta de forma distinta a aquel de la raíz en vista mesial o distal.

6.2.1- Descripción:

La diferencias en cuanto a la cara labial y lingual entre la dentición superior (premaxilar y maxilar) y la inferior (dentario) suele permitir orientar las coronas aisladas y relacionarlas a la dentición superior o inferior, y se relaciona a la diferencia en concavidad-convexidad entre las caras de la corona. Como varios autores mencionan para especies de ornitópodos como *Orodromeus* (Scheetz, 1999), *Xiaosaurus* (Dong y Tang, 1983), *Parksosaurus* (Galton, 1973a), *Hypsilophodon* (Galton, 1974a) y *Othnielosaurus* (Galton, 1983), la dentición superior es usualmente curvada levemente medialmente, formando en dirección apicobasal una cara labial convexa y una cara lingual cóncava de la corona. El caso contrario se da en coronas del dentario, las cuales muestran ser cóncavas lingualmente y convexas labialmente en dirección apicobasal. Asimismo, como Galton (1983) menciona, la cara menos ornamentada de la corona (*e.g.*, crestas apicobasales en la cara de la corona) es comúnmente la cara oclusal, siendo la cara labial para las coronas del dentario y la cara lingual para las coronas maxilares. Inclusive, la cara apicobasalmente más alta en la corona se suele referir a la cara lateral de la misma, mientras que la cara lingual es apicobasalmente más baja en altura. Siguiendo estas tendencias generales entre los ornitópodos basales, fue inferida una posición tentativa para las coronas aisladas.

6.2.1.1- MPEF-PV 3817 (Fig. 6.1). — Desafortunadamente, la mayoría de las características de las carenas mesial y distal, como también muchas de las

características del lado lingual de la corona fueron perdidas durante la preparación del fósil. Con esto, la evidencia remanente de la anatomía de la corona en su punto más completo se preserva como una fotografía tomada previo a su preparación. La corona es basalmente bulbosa y bastante simétrica según el ápice, con la localización del dentículo apical en el centro de la corona y con márgenes mesial y distal subiguales en largo. Una silueta general de la corona puede describirse como subcónica, apicobasalmente baja y mesiodistalmente amplia en su base, labiolingualmente comprimida y completamente esmaltada. Los márgenes mesial y distal carecen de curvatura en vista labial o lingual, pero difieren en el tipo de ornamentación marginal. El margen mesial está ornamentado por pequeñas aserraciones (al menos ocho), y el margen distal posee tres dentículos apicalmente orientados. Mientras que los dentículos distales (de mayor tamaño que las aserraciones mesiales) sobresalen de forma prominente del margen distal, la mayoría de las aserraciones mesiales no se desarrollan por encima del margen mesial, éstas se expresan como pequeñas ornamentaciones abultadas en el margen. Mesialmente y cercano a la base, existe una superficie plana encarando mesialmente entre la constricción basal de la corona y por debajo del inicio de la carena mesial. Cercano a la base y en vista lateral, la mitad mesial por debajo del la carena está levemente engrosada mesialmente por encima de la raíz, mientras que la mitad distal está al menos tres veces más engrosada por encima de la raíz. La base del dentículo más distal muestra una leve depresión mesial a un abultamiento basal del dentículo, pero en esta descripción no se considera como un cíngulo distal. En vista mesial o distal, la cara lingual de la corona es apicobasalmente más corta y con menor extensión basalmente que la labial, la cual también está extremadamente dañada y no puede ser descripta. Existe un leve abultamiento por debajo de cada dentículo y aserramiento, con un menor desarrollo que las crestas primarias y secundarias que comúnmente surcan las caras

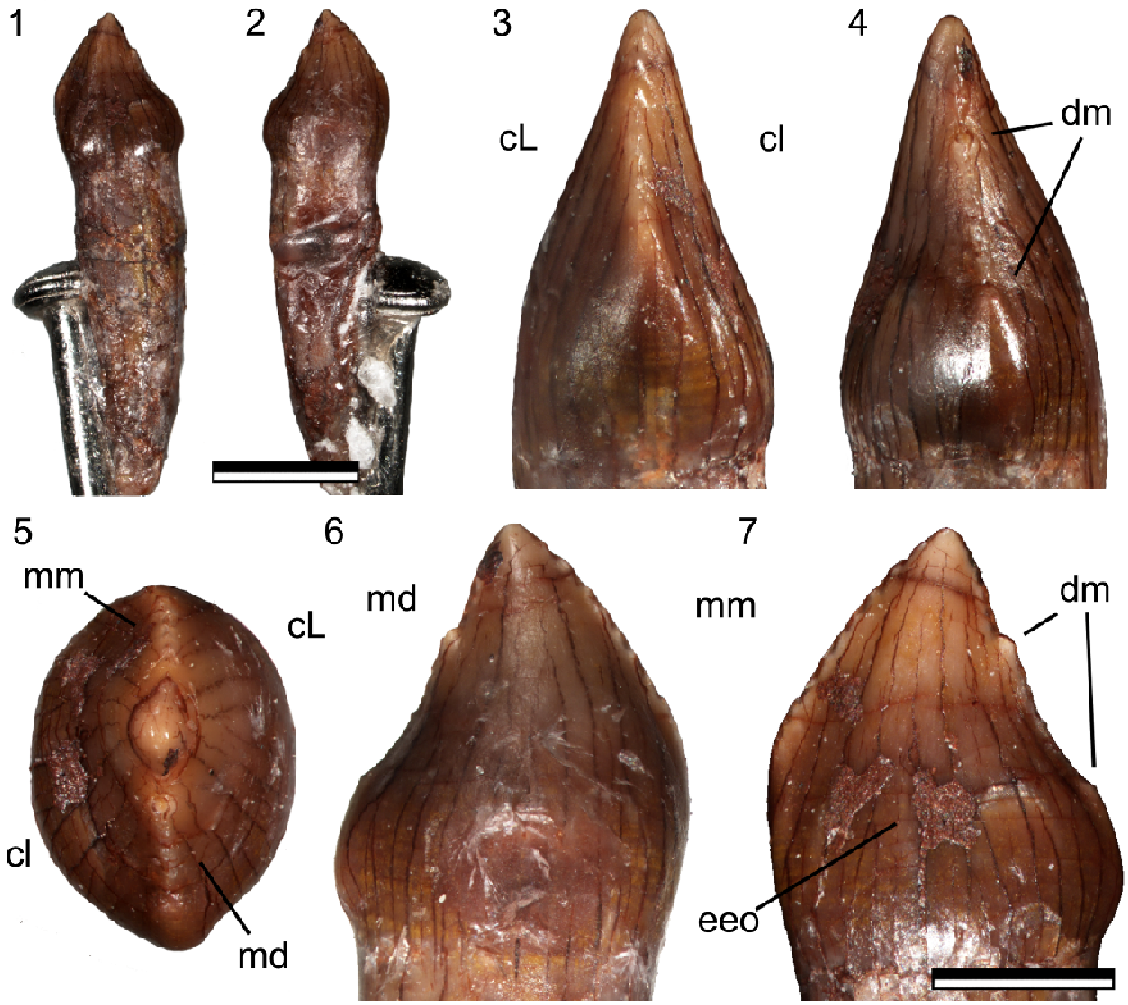


[Figura 6.1- Ornithischia indeterminado, espécimen MPEF-PV 3817. corona aislada, orientación hipotética. 1. 2. 3, vista labial de corona aislada anterior a su preparación de laboratorio en imagen fotográfica (1), imagen obtenida con el MEB (2) y un esquema mostrando los detalles morfológicos más importantes de la corona (3); 4, vista lingual de corona aislada posterior a su preparación en laboratorio, imagen del MEB; 5, detalle de la única región de la cara lingual que se encuentra bien preservada, imagen del MEB. Abreviaturas: md, margen distal; mm, margen mesial; fda, faceta de desgaste apical. Escala equivale a 0.2 mm para 4 y 0.5 mm para el resto de las imágenes.]

labial y lingual de las coronas en los ornitisquios. Una leve superficie de desgaste se observa presente en el dentículo más apical de la corona, en su cara lingual (Fig. 6.1). Una cara labial apicobasalmente convexa y una cara lingual apicobasalmente cóncava permiten hipotéticamente relacionar a esta corona con la dentición superior. Más aún, un conteo menor de las ornamentaciones de la carena distal en comparación con las de

la carena mesial (como en *Lesothosaurus* [Sereno, 1991]), un tamaño diferencial entre las ornamentaciones de los márgenes mesial y distal, con los mayores en tamaño ubicados en el margen distal, y una morfología cónica que recuerda a las coronas bajas y abultadas de la dentición anterior (Norman *et al*., 2004a, 2004c). Las características enumeradas asemejan a la dentición premaxilar comúnmente observada en taxones de Ornithischia. La contextura baja y la forma general de la corona permiten hipotéticamente referir a esta corona a la dentición premaxilar anterior de un dinosaurio ornitisquio.

6.2.1.2- MPEF-PV 3819 (Fig. 6.2-6.3). — Este diente está formado por una raíz recta que es al menos dos veces más larga que la corona. Aunque la mitad apical de la corona es subtriangular, con el dentículo más apical localizado cercano al eje medial de la corona en vista lateral, existe una leve curvatura de la corona, dando al ápice una suave orientación distal (Fig. 6.2-6.3). Consecuentemente, el margen mesial forma una línea levemente convexa y el margen distal una línea marcadamente cóncava dorsalmente en vista lateral. Como en la corona anteriormente descripta, los dentículos del margen mesial y distal al ápice difieren en tamaño y en número entre las carenas. Se observa pequeñas aserraciones en el margen mesial con una pobre prominencia sobre el margen mesial de la corona. Solo un dentículo grande en medio y un abultamiento con escaso desarrollo apical al final del margen distal componen las ornamentaciones del mencionado margen. Ambos dentículos mayores de este margen son bajos, aunque este margen también porta aserraciones subsidiarias menores posicionadas desde el inicio hasta el final del margen distal y entre los mencionados dentículos mayores (Fig. 6.3). A medida que las aserraciones mesiales se posicionan más cercanas al ápice, incrementan su tamaño, siendo mayores cuanto más cercanas al ápice se encuentran (Fig. 6.3). La

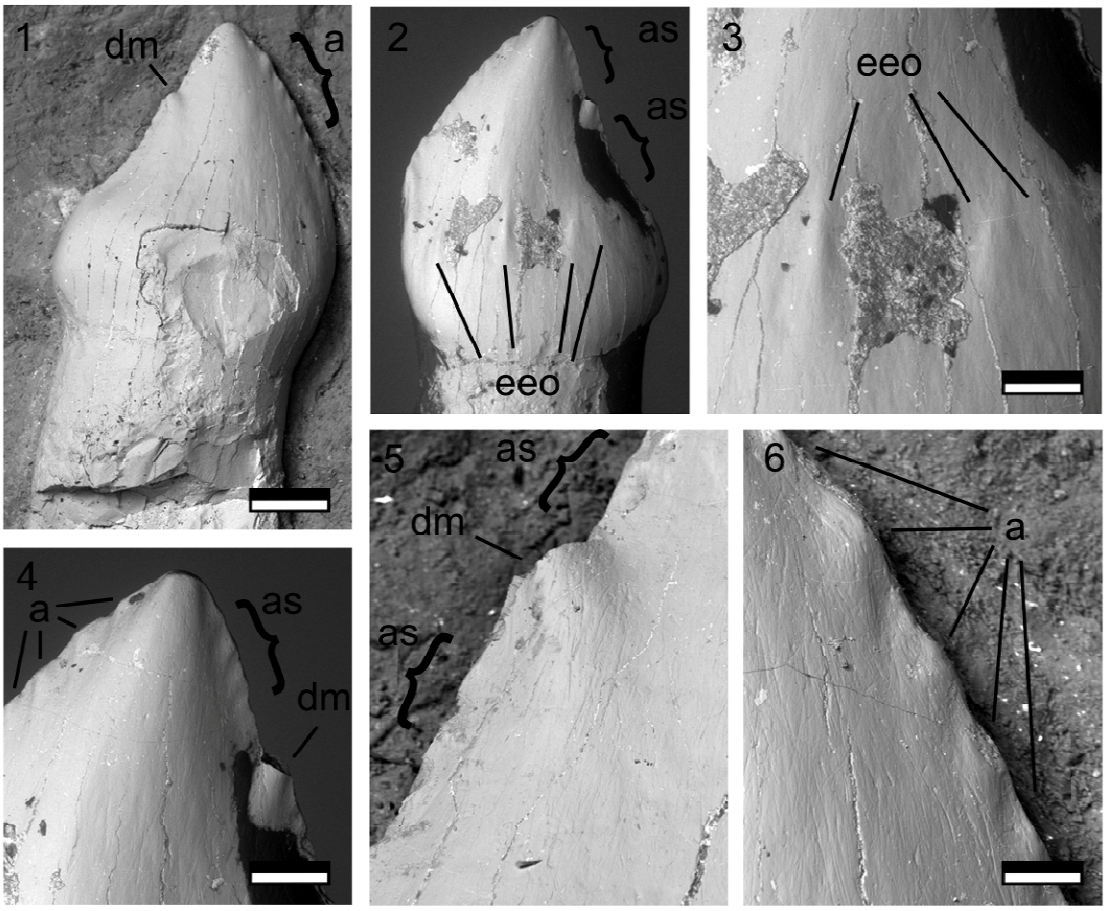


[Figura 6.2- Ornithischia indeterminado, espécimen MPEF-PV 3819, diente aislado formado por corona y raíz completos, orientación hipotética. 1, 2, espécimen completo mostrando corona y raíz en vista lingual (1) y labial (2); 3 vista mesial; 4, vista distal; 5, vista apical; 6, vista labial; 7, vista lingual de la corona. Abreviaturas: cl, cara lingual; cL, cara labial; dm, dentículos mayores del margen distal; eeo, esmalte en olas presente en la base de la cara lingual de la corona; md, margen distal; mm, margen mesial. Escala equivalente a 1mm.]

aserración de mayor tamaño es baja, pero alcanza cerca de la mitad del tamaño del dentículo mayor del margen distal, encontrándose separado del ápice por una pequeña aserración. La presencia de aserraciones subsidiarias a lo largo de la carena distal corresponde a una característica particular de esta corona, aunque no puede asegurarse su analogía con las crenulaciones del esmalte en *Manidens condorensis* (Becerra *et al.*,

2014), o con los dentículos subsidiarios presentes en *Drinker nisti* (Bakker *et al*., 1990). La porción basal a los márgenes mesial y distal de la corona en vista lateral están igualmente engrosados por encima de la constricción basal. Asimismo, la región por debajo del margen mesial es apicobasalmente más alta que la distal, dándole una apariencia más abultada a la región distal en comparación con la mesial (Fig. 6.2). Ambas caras están completamente esmaltadas como en la corona anteriormente descripta (MPEF-PV 3217). La cara labial de la corona es suave y basalmente abultada, formando una superficie convexa en vista distal lateralmente o mesial, y volviéndose levemente cóncava alcanzando al ápice (Fig. 6.2). La cara lingual de la corona es similar en silueta en vista mesial o distal, aunque la región basal es menos abultada y menos convexa lateralmente en comparación con una más desarrollada concavidad apical a lo largo de la mayoría de esta cara de la corona. La cara lingual de la corona porta unos engrosamientos del esmalte en forma de olas en la base, desde la constricción basal hasta alcanzar la base del primer dentículo distal, incluyendo la porción basal abultada de la corona (Fig. 6.3). No hay superficies de desgaste desarrolladas extensamente, aunque puede verificarse en las imágenes de detalle del MEB la presencia de estrías de desgaste claramente relacionadas a la manipulación de comida (Fig. 6.3).

Sin importar el pequeño tamaño y la fuerte curvatura distal de la corona, el tamaño diferencial y la diferencia numérica entre las ornamentaciones mesial y distal recuerdan a la dentición premaxilar de los ornitisquios (*e.g.*, Norman *et al*., 2004a, 2004c). La forma general de la corona también recuerda a las primeras coronas en la hilera de dientes del dentario en la especie *Agilisaurus louderbacki*, proveniente de Jurásico Medio de la Formación Shaximiao (Peng, 1992; Barrett *et al*., 2005). Más aun, el esmalte lingualmente engrosado con forma de olas en la base de la corona recuerda a

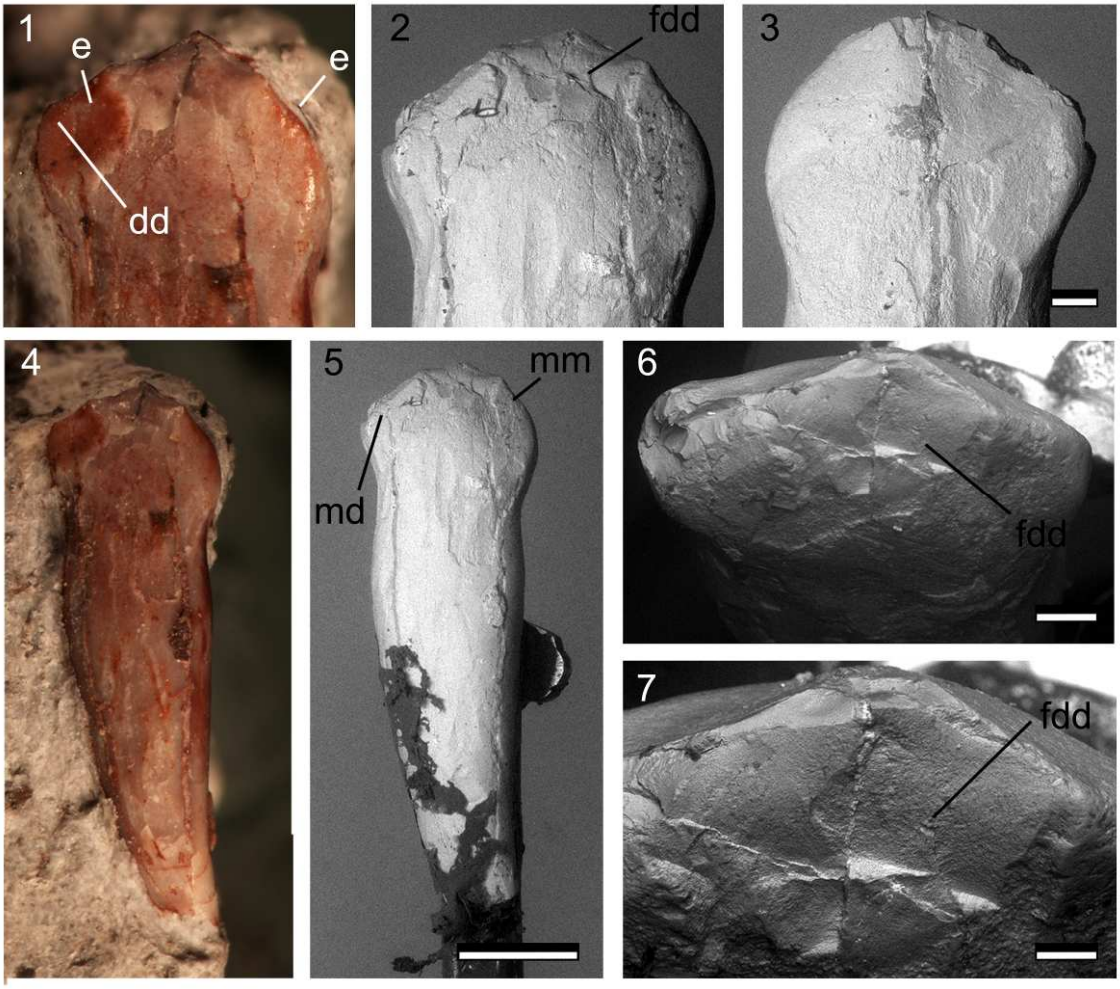


[Figura 6.3- Ornithischia indeterminado, espécimen MPEF-PV 3819, diente aislado formado por corona y raíz completos, imágenes de detalle del MEB, orientación hipotética. 1, 2, corona completa en vista labial (1) y lingual (2); 3, detalle de la superficie lingual de la corona mostrando el esmalte engrosado en olas en la región media de la misma; 4, detalle de la región apical en vista lingual, denotando la diferencia en tamaño entre las aserraciones mesiales, las aserraciones subsidiarias distales, y el dentículo mayor; 5, detalle del margen distal de la corona en vista labial; 6, detalle del margen mesial de la corona en vista labial. Abreviaturas: a, aserraciones del margen mesial; as, aserraciones subsidiarias del margen distal; dm, dentículo mayor del margen distal; eeo, esmalte en olas en la cara lingual de la corona. Escalas equivalen a 0.5mm para 1-2, 0.2mm para 3-4 y 0.1mm para 5-6.]

un rudimentario y pobremente desarrollado cíngulo basal, como se observa en las coronas de la mejilla de varias especies de tireóforos y *Alocodon*, en donde las mencionadas crestas de esmalte con morfología en olas están desarrollados como dentículos o aserraciones sobre el cíngulo. Las aserraciones subsidiarias y las crestas de esmalte con forma de olas son características mencionadas en coronas referidas a la dentición premaxilar de *Drinker nisti* (Bakker *et al*., 1990). Las diferencias entre las

características linguales y labiales permiten hipotéticamente referir a esta corona a una posición en la dentición superior, mientras que la silueta curvada del tipo caniniforme (aunque basalmente amplio) lo relaciona más a la dentición premaxilar.

6.2.1.3- MPEF-PV 3822 (Fig. 6.4). — Este diente preserva la raíz completa y la mayoría de la corona, exceptuando su porción más apical, como también la mayoría del esmalte en la cara labial de la misma. Aunque la porción apical está ausente, esta corona es característicamente baja apicobasalmente, y mesiodistalmente amplia. Como es común en ornitisquios, el espécimen MPEF-PV 3822 posee una constricción entre la corona y la raíz. La corona está más engrosada por encima de la raíz en dirección mesial y distal que en dirección labial y lingual. Aunque los márgenes de corte mesial y distal de la corona son bastante simétricos en cuanto al largo, la corona no es simétrica. Se observa una asimetría en la región incluida entre el inicio de los márgenes de corte y la constricción basal. Siguiendo las características observadas en el espécimen MPEF-PV 3817, la porción mesial de la corona muestra una superficie plana orientada anteriormente por debajo del inicio del margen mesial, y la corona está levemente desarrollada mesialmente por encima de la constricción basal. En comparación, la porción distal de la base de la corona muestra una mayor proyección por encima de la constricción basal y es distalmente redondeada en vista lateral. La mencionada superficie plana orientada mesialmente muestra un cambio transicional en orientación hacia la carena mesial, mientras que existe un cambio más abrupto entre la carena distal y la porción por debajo. El margen distal finaliza en un dentículo distal, una característica no observada en el margen mesial. También, el largo apicobasal y el alcance basal de ambos márgenes mesial y distal por debajo de las carenas es claramente diferente, la cara plana mesial es casi dos veces el largo de la porción distal



[Figura 6.4- Ornithischia indeterminado, espécimen MPEF-PV 3822, diente aislado formado por corona y raíz, imágenes fotográficas y detalle del MEB, orientación hipotética. 1, 2, corona en vista lingual, en imagen fotográfica (1) en imagen del MEB (2); 3, corona en vista labial en imagen del MEB; 4, 5, espécimen MPEF-PV 3822 completo en vista lingual, en imagen fotográfica (4) en imagen del MEB (5); 6,7, detalle de la corona en vista apical mostrando la presencia y extensión de la faceta de desgaste. Abreviaturas: dd, dentículo distal; e, capa de esmalte preservada; fdd, faceta de desgaste apical; md, margen distal; mm, margen mesial. Escala equivale a 1mm en 4-5, 0.2 mm en 1-3 y 6, y 0.1mm en 7.]

y está más basalmente desarrollada. La cara labial de la corona es completamente convexa, mientras que la cara lingual es levemente cóncava. La mayoría del esmalte que recubre esta cara no se encuentra preservado, exceptuando parte de la región mesial y distal en la cara lingual y por debajo del margen de la corona. La porción apical de la corona está ausente, una característica más notoria en vista labial que lingual. Puede

verse que los márgenes que limitan la región ausente del ápice son concisos y bien definidos, y que la superficie incluida en estos límites es continua y suave en vez de concoidea. Una superficie suave con límites concisos en la región apical y orientada predominantemente hacia la cara labial de la corona da la idea de que se trata de una faceta de desgaste. En vista lingual, la faceta de desgaste está desarrollada entre un dentículo mesial y otro distal, aunque lingualmente no se observa la presencia de dentículos en los mencionados márgenes. La faceta de desgaste corta ambos márgenes de forma concisa e interrumpe su desarrollo bruscamente, formando una silueta labial engañosa. El pequeño tamaño de la corona baja y simple en ornamentación del espécimen MPEF-PV 3822, y la presencia de una superficie de desgaste, son características tomadas como evidencia de una interacción oclusiva con una corona en la dentición opuesta. El espécimen descripto carece completamente de rasgos ornamentales exceptuando aquel dentículo bajo que marca el final del margen distal de la corona. Considerando a la constricción basal y al inicio de los márgenes mesial y distal de la corona por encima como marcadores del límite del margen alveolar, la raíz está mesialmente desviada alrededor de unos 15° con respecto al eje vertical, y levemente curvada lingualmente. La falta de fuertes rasgos ornamentales en una corona baja y mesiodistalmente amplia, con una raíz mesialmente orientada permiten proponer una posición anterior en la hilera de dientes para esta corona. Una desviación similar en la raíz se observa en las reconstrucciones basadas en imágenes microtomográficas en la dentición anterior del dentario de *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012). Como en la corona MPEF-PV 3817, la presencia de una corona de tamaño reducido en la región anterior de la dentición del dentario o maxilar es bastante común dentro de Ornithischia (Norman *et al*., 2004a). Entonces, este diente es probablemente uno de los primeros dientes en la hilera dentaria en un dinosaurio ornitisquio. La presencia de la faceta de desgaste en la

cara de la corona apicobasalmente más corta (comúnmente asociada a la cara lingual de la corona) nos permite relacionar esta corona a la dentición anterior del maxilar de un ornitisquio indeterminado.

6.2.1.4- Análisis comparativo. — Comparativamente, la forma subcónica a recurvada presente en MPEF-PV 3817 y 3819 es una característica comúnmente observada en coronas premaxilares entre los ornitisquios (*e.g.*, Sereno, 1991; Peng, 1992; Xu *et al*., 2006; Barrett y Han, 2009; Sereno, 2012; Butler *et al*., 2012), pero el largo apicobasal y la forma recurvada está menos desarrollada en los presentados especímenes. Aunque la presencia de aserraciones o dentículos en coronas del premaxilar es también una condición ampliamente distribuida en Ornithischia, la presencia de ornamentaciones de distinto tamaño entre los márgenes mesial y distal es una condición menos común. Márgenes aserrados están presentes en *Lesothosaurus* (diminutos dentículos [Thulborn, 1970b]), *Yinlong* (Xu *et al*., 2006), *Prenocephale* (Maryánska y Osmólska, 1974), *Goyocephale* (Perle *et al*., 1984), *Hypsilophodon* (Galton, 1974a), *Drinker* (Bakker *et al*., 1990), y el diente caniniforme hipertrofiado del premaxilar de varios heterodontosáuridos (Sereno, 2012). Márgenes denticulados están presentes en *Othnielosaurus* (Galton, 1983), *Huayangosaurus* (Galton y Upchurch, 2004a), y otros. La descripción de un número distinto de ornamentaciones entre las carenas mesial y distal es descripta en *Lesothosaurus*, *Orodromeus* (Scheetz, 1999), *Phyllodon* y *Alocodon* (Thulborn, 1973), aunque solo en *Lesothosaurus* la diferencia en numero de estas ornamentaciones marginales no es asociada a la diferencia en tamaño de las mismas (Sereno, 1991). Comparando con otros dinosaurios ornitisquios, es probable que los especímenes MPEF-PV 3817 y 3819 fueran dientes premaxilares. Inclusive, el espécimen 3819 también recuerda a la recurvada morfología de las

primeras coronas de la hilera de dientes del dentario preservadas en *Agilisaurus louderbacki* (Peng, 1992; Barrett *et al*., 2005), pero difiriendo de ellas en la presencia de dentículos y aserraciones. En la localidad Queso Rallado, la únicas especies de ornitisquios diagnosticadas incluyen al pequeño heterodontosáurido *Manidens condorensis* (Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2014) y el presunto cerápodo basal Cerapoda n. tax.; en ambos materiales no se conoce la anatomía de las coronas premaxilares. La ausencia de especies de ornitisquios con dentición premaxilar preservada en la localidad, y la ausencia de caracteres específicos de la dentición premaxilar en los linajes Heterodontosauridae o Cerapoda (únicos linajes representados en la localidad) o algún otro linaje de ornitisquios, lleva a referir a los mencionados especímenes MPEF-PV 3817 y 3819 a Ornithischia *insertae sedis*. Como en los mencionados especímenes, no existe forma de comparar o referir al espécimen MPEF-PV 3822 a *Manidens* o a Cerapoda n. tax., este espécimen es también referido a un Ornithischia *insertae sedis*.

6.3- SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

DINOSAURIA Owen, 1842

ORNITHISCHIA Seeley, 1887

HETERODONTOSAURIDAE Kuhn, 1966

cf. *Manidens* Pol, Rauhut & Becerra 2011

Especie tipo. — *Manidens condorensis* Pol, Rauhut & Becerra 2011

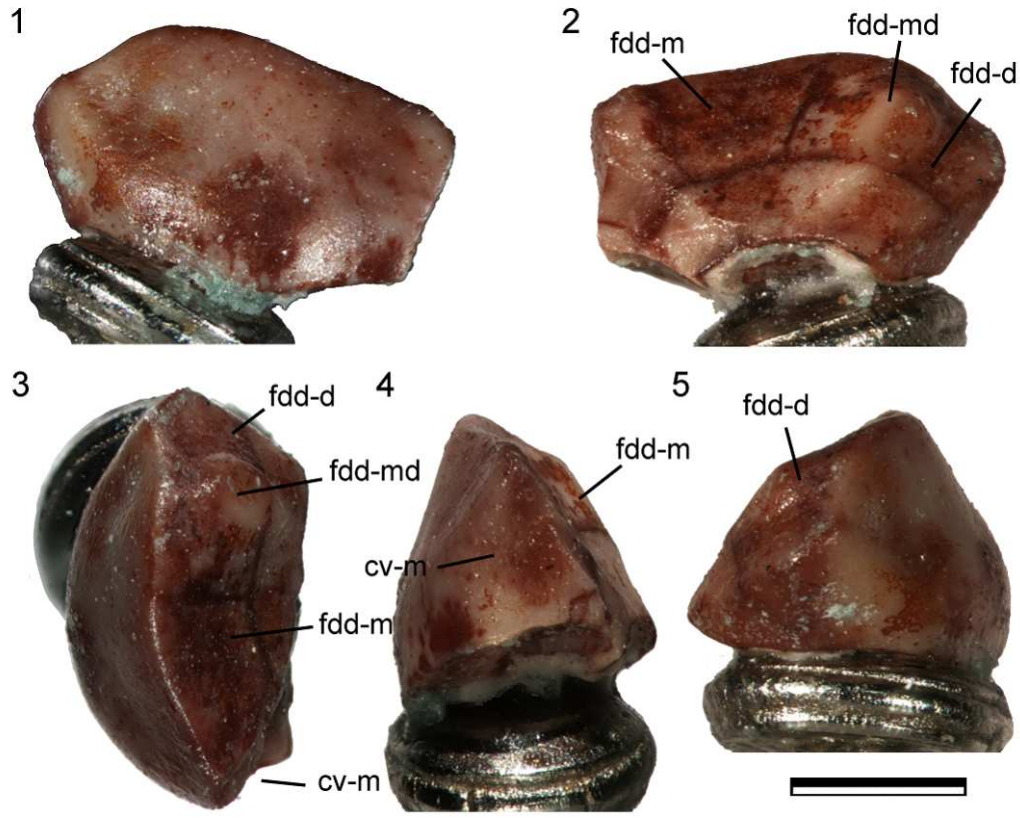
cf. *Manidens condorensis*

Figura 6.5

Espécimen referido. — MPEF-PV 10866 una corona decidua con desgaste excesivo.

6.3.1- Descripción:

6.3.1.1- MPEF-PV 10866. (Fig. 6.5) — Al ser una corona decidua, la raíz fue completamente absorbida por la corona de reemplazo, previo a la caída de esta corona. En la base de la corona y en vista basal, puede observarse una gran cuenca de absorción delimitada labial y lingualmente por la extensión hacia la base de las caras de la corona. En vista lateral, la presencia de una constricción en la base de la corona recuerda a la característica común en Ornithischia. La diferenciación entre cara labial y lingual de la corona se infiere a partir de la extensión apicobasal de las caras de la corona. En este caso, puede claramente observarse que aquella cara con extensas facetas de desgaste desarrolladas corresponde a la cara de la corona que se extiende basalmente en menor grado, si se observa en vista mesial o distal. De esta forma, la cara con extensas facetas de desgaste se relaciona a la cara lingual de la corona. La disposición de las facetas de desgaste en la cara lingual de la corona permite relacionar a esta corona a la dentición maxilar. La cara labial de la corona muestra una base redondeada y levemente abultada, cuyo abultamiento se dirige desde la base y hacia el ápice en dirección mesial y distal. Aquel abultamiento de la base ubicado distalmente se engrosa y toma una forma de cresta labialmente prominente aunque leve, como se observa en las coronas aisladas de *Manidens condorensis* (Becerra *et al*., 2014). En el centro de la cara labial de la corona, la región por debajo del punto más apical preservado está levemente abultada, en relación a la región más mesial, más distal y más basal al mismo. Este abultamiento central de la cara labial de la corona es similar al mencionado abultamiento que desciende del dentículo apical de las coronas de *Manidens condorensis* (Becerra *et al*.,



[Figura 6.5 cf. *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 10866, corona aislada con extensas facetas de desgaste e indicios de raiz reabsorvida, imágenes fotográficas. 1, cara no oclusal de la corona; 2, cara oclusal de la corona; 3 vista apical de la corona; 4, vista mesial de la corona; 5, vista distal de la corona. Abreviaturas: cv-m, cavidad mesial; fdd-d, faceta de desgaste dispuesta distalmente en la cara oclusal de la corona; fdd-m, faceta de desgaste dispuesta mesialmente en la cara oclusal de la corona; fdd-md, faceta de desgaste ubicada entre las facetas mesial y distal de la corona. Escala equivale a 1mm.]

2014). Para esta cara de la corona, no existe ningún otro rasgo de la superficie a ser caracterizado, debido al extenso desgaste de la corona. Aunque distalmente la corona no muestra ninguna característica de importancia, mesialmente puede verse la existencia de una cavidad mesial limitada por dos crestas con forma de labio, la cual se extiende solo levemente por encima de la base para ser truncada por la extensamente desarrollada faceta de desgaste y la presencia de una región faltante de la corona. Lingualmente, tres facetas de desgaste pueden observarse. En esta vista, la faceta mesialmente ubicada se encuentra orientada mesial y lingualmente. La faceta de desgaste distalmente ubicada está orientada más distal y lingualmente. La línea de contacto entre las facetas de

desgaste mesial y distal es claramente reconocible apicalmente, mientras que más basalmente este contacto entre facetas es interrumpido por el desarrollo de una tercer faceta de desgaste entre la faceta mesial y la distal. Esta faceta es de tamaño reducido pero se encuentra orientada posterolateralmente, aunque con un ángulo distinto a aquella posicionada más distalmente. El desarrollo de extensas facetas de desgaste fue descripto en *Lesothosaurus* (*e.g.*, Thulborn, 1971b), *Lycorhinus* (Hopson, 1980) y *Lanasaurus* (Gow, 1975, 1990), las cuales también tienen dispuestas dos facetas de desgaste extensas. Así, como mencionan diversos autores (*e.g.*, Weishampel, 1984), la presencia de extensas facetas de desgaste formando dos caras principales que están orientadas anterolingualmente y posterolingualmente sugiere una oclusión alternada de la dentición entre el maxilar y el dentario. Una característica a tener en consideración, es que la corona parece haber perdido completamente el esmalte en la mayoría de su superficie. Por su similitud con las coronas de *Manidens condorensis*, esta corona es tentativamente referida a la mencionada especie, mostrando el desarrollo más extenso de facetas de desgaste para la especie (ver Capítulo 3, *Reemplazo dentario*).

6.5- CONCLUSIONES

La diversidad morfológica de coronas aisladas en la localidad Queso Rallado amplía el espectro anatómico y, permite inferir la posición en la hilera de dientes de los especímenes aislados, pero en general no otorga suficiente información como para dar sostén a una nueva asignación taxonómica. De la misma forma, la ausencia de un material comparable perteneciente a la misma localidad (en relación a las coronas referidas a una posición hipotética en el premaxilar MPEF-PV 3817 y 3819), no permite ampliar esta caracterización y llevar a cabo una referencia taxonómica con base en las

especies conocidas del lugar, o relacionarlo a una nueva especie. Por otro lado, en cuanto a las coronas que morfológicamente parecen pertenecer a la hilera de dientes de la mejilla (MPEF-PV 3822), la morfología simple de las corona y su forma general baja y amplia permite relacionarla a una posición anterior dentro de la hilera de dientes, y comparativamente se concluye que no pertenecen ni a *Manidens*, ni a Cerapoda n. tax. Asimismo, la ausencia de características morfológicas no da suficientes evidencias como para ampliar la descripción o asignarlas a un taxón conocido o a un nuevo taxón.

Solo una de las coronas aisladas descriptas en este capítulo posee información suficiente como para ser clasificada a nivel taxonómico. En la corona MEF-PV 10866, aunque extensamente desgastada formando tres facetas, la presencia de una cavidad mesial nos indica que podría pertenecer tanto a Cerapoda n. tax. como a *Manidens*. Asimismo, la presencia de un cíngulo distal poco desarrollado en la cara labial de la corona se asemeja más a la condición observada en *Manidens* que a los cíngulos excepcionalmente desarrollados en Cerapoda n. tax., por lo que se lo asocia a la especie *Manidens*.

Debido a la falta de caracteres taxonómicamente informativos, ninguna de las coronas aisladas presentadas en este capítulo será incluida como terminal en el análisis filogenético. Solo el hallazgo de nuevos materiales más completos en donde coronas morfológicamente similares a las aquí presentadas estén asociadas con restos corporeos o dentarios, permitirá una correcta clasificación taxonómica dentro de Ornithischia

CAPÍTULO 7: Dientes aislados de Cerapoda n. tax. y *Manidens*, caracterización de la microestructura del esmalte y la evolución del esmalte en Ornithischia.

7.1- INTRODUCCIÓN

Los dientes corresponden a derivados embriológicos de origen ectomesodérmico, formados por una componente ectodérmica que se invagina y se diferencia en el órgano del esmalte, y una componente derivada de las células de la cresta neural que forman la papila dentaria. En el diente en desarrollo, la diferenciación de células incluidas en el órgano del esmalte a ameloblastos (células que secretan esmalte), media el proceso de diferenciación de las células de la papila dérmica en odontoblastos (células que secretan dentina) en la zona de contacto entre el epitelio ectodérmico y el derivado de las células de la cresta neural. Luego, el inicio de producción de predentina (dentina fibrosa y de arreglo caótico) por parte de los odontoblastos activa a los ameloblastos para formar esmalte, lo que finalmente lleva a los odontoblastos a formar dentina. Entre los amniotas, el esmalte corresponde al tejido más duro del cuerpo, siendo aquel con mayor componente mineral inorgánico en relación al material orgánico y agua (Fincham, *et al*., 2000). En el mencionado linaje, el esmalte originado por los ameloblastos tiene origen definitivamente ectodérmico, por eso es llamada generalmente esmalte monotípico, contrario al caso del esmalte bitípico

(proveniente de derivados de células de la cresta neural y células ectodérmicas; *e.g.*, odontoblastos y ameloblastos) en dientes y escamas de condrictios (Smith, 1989; Sander, 2000). El esmalte del tipo monotípico estructuralmente complejo fue visto primeramente en peces sarcopterigios (Smith 1989), y entre sus descendientes se encuentra bien documentado en los amniotas, mientras que los anfibios se conoce muy poco acerca de la naturaleza y estructura del esmalte (Sander, 2000).

El estudio de microestructura de esmalte en amniotas siempre tuvo un gran desarrollo en la rama que integra los mamíferos ya sea fósiles o actuales (*e.g.*, Koenigswald y Sander, 1997; Sander, 1999), mientras que el trabajo con amniotas no mamalianos (sinápsidos y grupos basales a Mammalia, diápsidos en general) es mucho más reducido. Una de las razones que podrían influenciar esta gran diferencia es que la mayoría de los mamíferos poseen esmalte prismático en sus dientes, un esmalte con prismas columnares de estructura continua a lo largo de su sección (desde la base hasta la superficie externa del esmalte) y con límites bien marcados con la matriz, la cual puede fácilmente estudiarse usando cortes histológicos bajo luz polarizada (Sander, 1999, 2000). El esmalte en las coronas de amniotas no mamalianos, en cambio, carece de estructuras prismáticas, lo que corresponde a una desventaja al momento de visualizar y describir la orientación de los cristales individuales de esmalte bajo luz polarizada (dado que solo puede verse un bandeado de claro-oscuro), llevando muchas veces a la errónea caracterización de un esmalte uniforme y simple (Schmidt y Keil, 1971). Mientras que con el uso de microscopio de luz polarizada no se puede discernir la identidad individual de cada uno de los cristales y su arreglo (lo que permitiría caracterizar correctamente el tipo de esmalte), el uso del Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) para obtener imágenes en detalle de la superficie analizada, permitió la identificación de los cristales de esmalte expuestos y su orientación en esmalte no

mamaliano. Estas nuevas tecnologías dieron lugar a una correcta caracterización de los cristales individuales, lo cual permitió la clasificación del tipo de esmalte en reptiles (Sander, 2000; Hwang, 2010). Asimismo, no solo la falta de tecnologías para la obtención de imágenes influyó en el esta ausencia descriptiva en el esmalte de amniotas no mamalianos, sino que en mamíferos la importancia de los caracteres dentarios para la sistemática supera aquella de los caracteres postcraneales (contrario a los reptiles). Esta perspectiva de la anatomía dentaria en mamíferos determinó que el trabajo de esmalte en reptiles no mamalianos esté íntimamente relacionado con el origen del esmalte prismático en mamíferos (Sander, 2000).

El uso de nuevas metodologías (imágenes de MEB) para el análisis del esmalte en taxones cuyo esmalte no es prismático vino con la necesidad de una nueva terminología para describirla, lo cual permitiría abordar temáticas funcionales y filogenéticas y su relación con el desarrollo evolutivo en el esmalte reptiliano. Los trabajos científicos comenzaron a abordar la descripción de la microestructura del esmalte de múltiples especies de amniotas no mamalianos ("reptiles") como objetivo principal (Sander, 1999, 2000), ampliando significativamente el entendimiento de la microestructura del esmalte y abarcando muchos linajes de reptiles. El trabajo de Sander (1999) tuvo como objetivo desenmascarar la estructura del esmalte en una amplia diversidad de reptiles, pero sus resultados concluyeron en generalizaciones más abarcativas. Entre estos, la superficie externa del esmalte restringe la microestructura del esmalte, y que esmalte estructuralmente similar puede encontrarse en taxones filogenéticamente distantes pero con comportamientos alimenticios similares (Sander, 1999; Hwang 2011). La descripción planteada por Sander (1999) dio el primer paso para el amplio desarrollo de la microestructura del esmalte en Archosauria (Hwang, 2005, 2010, 2011; Stokosa, 2005; Heckert y Miller-Camp, 2013), y planteó la existencia

de restricciones funcionales para las características observadas en la microestructura del esmalte (Sander, 2000). Subsecuentemente, Hwang tomó los resultados presentados por varios autores en relación a la estructura del esmalte en Dinosauria (incluyendo aquellos presentados por Sander), y agregó un exhaustivo muestreo en un intento por encontrar patrones filogenéticos que gobiernen sobre la morfología del esmalte en la corona, buscando que morfologías de esmalte similar entre taxones sea debido a ancestralidad común más que a ecomorfotipos funcionales (Sander, 1999; Hwang, 2005). El trabajo más intensivo con linajes de dinosaurios reveló que el arreglo tridimensional de los tipos de esmalte y características dentro de un diente (el *schmelzmuster*; Sender, 1999]) se mantiene idéntico en muchos grupos monofiléticos, explicado por ancestralidad común (*e.g.*, Hadrosauridae, Neoceratopsia, Ankylosauria). De esta forma, en Dinosauria muchos *schmelzmuster* son diagnósticos a nivel de familia, aunque sin descartar que la funcionalidad puede moldear esta característica para que sea similar en especies filogenéticamente distantes y con dietas y dientes similares. Otras conclusiones para Dinosauria indican que la complejidad de la microestructura del esmalte se correlaciona en mayor medida con la complejidad de la corona y no con su posición filogenética, y que existe mucha más homoplasia en cuanto a la morfología del esmalte dentro de Theropoda que en Ornithischia. Asimismo, este tipo de conclusiones generales también llevaron a la utilización de la microestructura del esmalte como herramienta para facilitar la identificación de esa corona a nivel de especie, si se dispone de una buena gama de muestras (Hwang, 2010).

Dentro de Ornithischia, los primeros pasos en la descripción de microestructura de esmalte corresponden a ceratópsidos indeterminados de Canadá (Dauphin, 1987) y *Protoceratops* (Dauphin *et al.*, 1988). Los subsecuentes trabajos de Sander (1999) y Hwang (2005, 2010, 2011), ampliaron significativamente el conocimiento del esmalte

en Ornithischia, describiendo en conjunto la microestructura de esmalte de representantes de Ankylosauridae ("*Palaeoscincus*", *Ankylosaurus magniventris* y dos Ankylosauridae indet.), Nodosauridae (*Edmontonia rugosidens*, *Sauropelta edwardsi*, *Euplocephalus* sp.), Stegosauridae (*Stegosaurus* sp.), "hypsilofodóntidos" (dos *Thescelosaurus* sp., y un thescelosáurido indet.), Euornithopoda no hadrosáuridos (*Iguanodon* sp., *Tenontosaurus tilleti*, *Camptosaurus dispar*, *Dryosaurus altus*), Hadrosauridae (*Anatosaurus* sp., *Saurolophus* sp., *Gilmoresaurus mongoliensis*, *Bactrosaurus johnsoni*, *Kritosaurus navajovius*, *Hypacrosaurus altispinus*, *Coritosaurus casuaris*, *Prosaurolophus maximus* y dos Hadrosauridae indet.), Ceratopsidae (dos Ceratopsia indet. de Alberta y Wyoming, un Neoceratopsidae indet., *Psittacosaurus* sp., *Protoceratops* sp. *Leptoceratops gracilis*, *Triceratops* sp., *Centrosaurus apertus*, *Pachyrhinosaurus canadiensis*) y Pachycephalosauridae (cuatro Pachycephalosauridae indet.). El amplio muestreo abarca gran cantidad de taxones, realiza excelentes comparaciones morfológicas y arriba a conclusiones muy abarcativas para el linaje, pero solo incluye individuos derivados de linajes del Hemisferio Norte. En sus conclusiones, Hwang (2011) da especial interés a la necesidad en la descripción de ornitisquios basales para poder determinar si el *schmelzmuster* de los paquicefalosáuridos y ankylosáuridos tiene un arreglo plesiomórfico para Genasauria o para un clado más inclusivo de Ornithischia. Esta conclusión también le da ímpetu a la importancia de plantear el estado plesiomórfico del esmalte en Ornithischia y de esta forma darle una polaridad hipotética al cambio evolutivo en la estructura del esmalte.

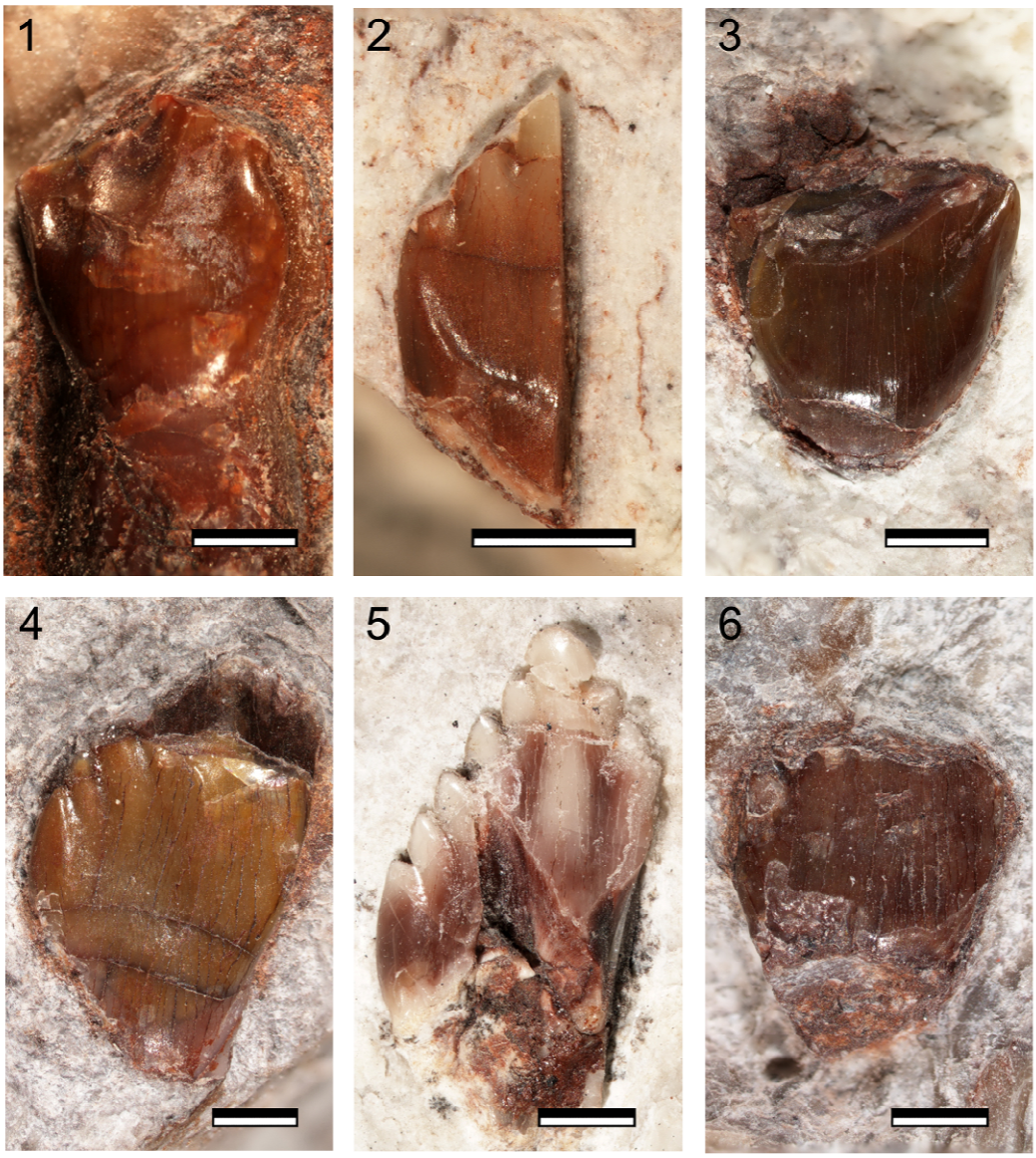
Manidens condorensis, un heterodontosáurido del Jurásico sudamericano (Pol *et al*., 2011a; Becerra, 2014), y siendo que Heterodontosauridae corresponde filogenéticamente a la primer diversificación de Ornithischia y anterior a Genasauria (Thyreophora + Neornithischia), la descripción del esmalte de *Manidens* se

correspondería a la primer caracterización de un Ornithischia no Genasauria (Butler *et al*., 2007). Asimismo, debido a su similitud filogenética con otros cerápodos basales, la caracterización de la microestructura del esmalte en el Cerapoda n. tax. podría dar indicios de esta característica en la base de Cerapoda, aunque queda pendiente su caracterización filogenética (ver Capítulo 8, Filogenia). Con esta perspectiva, el objetivo planteado en este capítulo es la descripción en detalle de la microestructura del esmalte en *Manidens condorensis* y Cerapoda n. tax., y de esta forma plantear hipótesis sobre la microestructura del esmalte ancestral dentro de Ornithischia y determinar el tipo de cambio de este estado dentro del mencionado linaje. De esta forma, los resultados de esta caracterización no solo permitirán realizar inferencias relacionadas al hábito alimenticio de los taxones involucrados, sino que también dará indicios sobre el estado plesiomórfico de Ornithischia para el caso de *Manidens*, y de Cerapoda (y el linaje que lleva a los Hadrosauridae más derivados) para el caso del Cerapoda n. tax., dando nuevas perspectivas en la diversificación estructural del *schmelzmuster* en estos linajes.

7.2- MATERIALES Y MÉTODOS

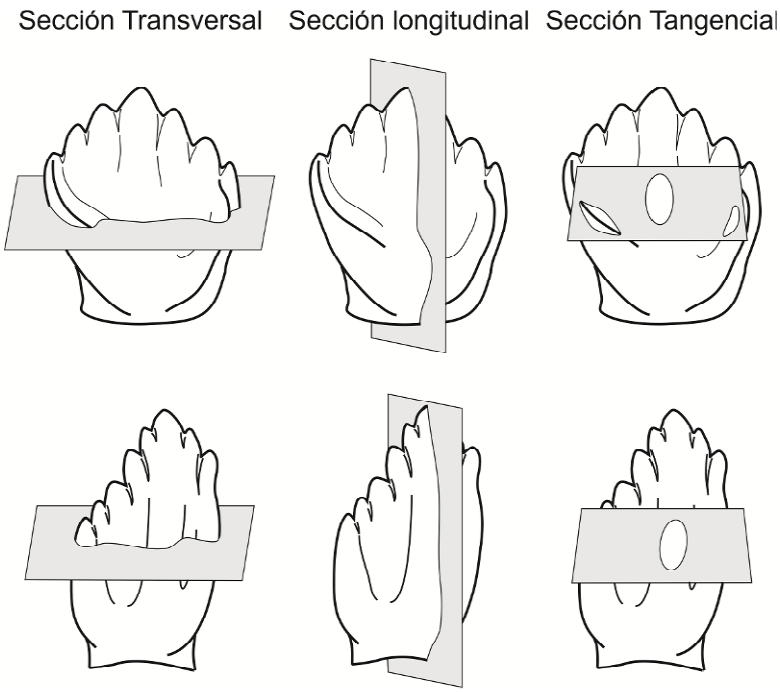
Los dientes rescatados en sucesivas campañas a la localidad Queso Rallado pertenecientes a ambas especies que presentaban algún tipo de daño, fueron destinados a la realización de cortes, para investigar sobre la microestructura del esmalte. Los especímenes utilizados para cortes corresponden a MPEF-PV 10862, 10863 y 10865 para *Manidens*, y los especímenes MPEF-PV 3821, 10823 y 10864 para el Cerapoda n. tax. (Fig. 7.1). La preparación de los cortes para la obtención de imágenes con el MEB sigue pasos similares a lo estandarizado por Sander (1999). Los dientes aislados

obtenidos en el campo fueron expuestos de la roca en una de sus caras antes de ser incluidos en resina epoxi para secciones delgadas (Hillquist (A-B) en proporciones 70-30 dentro de un recipiente de aluminio), facilitando su manejo al quedar expuestas las dimensiones de la corona. Solo la corona 10862 fue seccionada utilizando una sierra de disco cortadora (*low speed saw*) Isomet Buehler con disco diamantado 102x0.3 mm (y luego las superficies expuestas fueron pulidas). El resto de las coronas fueron pulidas en una maquina pulidora de disco diamantado con matriz metálica Hillquist (*Hillquist Thin Section Grinder*, disco de dimensiones 20.32x0.95 mm), hasta lograr exponer el plano de interés de cada corona. Posteriormente, se realizó un desgaste corrosivo de la superficie de diente expuesta realizando una inmersión localizada de la zona con ácido clorhídrico (HCl 2M), durante aproximadamente 5-10 segundos. Inmediatamente después, las muestras fueron inmersas en agua destilada para dar final a la acción del ácido. Para eliminar cualquier tipo de partícula y cristal presente en la superficie expuesta de la corona, fue necesaria una inmersión en baño ultrasónico con agua durante 30 segundos utilizando una maquinaria de limpieza ultrasónica de la empresa Ultrasonic L&R Company. No se realizó ninguna cobertura con oro. Siguiendo lo detallado por Sander (1999), para poder dilucidar una estructura en tres dimensiones de la orientación de los cristales de esmalte, tres planos de sección fueron necesarios (Fig. 7.2). La sección paralela al eje mayor del diente (de la base al ápice del diente) separando a la corona en mesial y distal (sección longitudinal). La sección perpendicular al eje mayor de la corona, separando a la misma en apical y basal (sección transversal), y finalmente una sección paralela a la superficie externa del diente (sección tangencial).



[Figura 7.1- Coronas utilizadas para la realización de los distintos cortes. 1-3, coronas referidas a Cerapoda n. tax. ; 4-6, coronas referidas a *Manidens condorensis*. 1, espécimen MPEF-PV 3821, sección transversal; 2, espécimen MPEF-PV 10823, sección longitudinal; 3, espécimen MPEF-PV 10864, sección tangencial; 4, espécimen MPEF-PV 10863, sección transversal; 5, espécimen MPEF-PV 10862, sección longitudinal; 6, espécimen MPEF-PV 10865, sección tangencial. Escala equivale a 1mm.]

De esta forma y teniendo en cuenta que los cristales de esmalte crecen normales a la superficie de contacto esmalte-dentina, tendremos dos cortes longitudinales en planos distintos (sección longitudinal y transversal del diente) y una transversal (sección tangencial del diente) de los cristales de esmalte. Estos cortes fueron sometidos al MEB y las imágenes obtenidas fueron analizadas y comparadas con otros taxones encontrados



[Figura 7.2- Diagramas esquematizando los utilizados planos de sección en las coronas del Cerapoda n. tax. (arriba) y *Manidens condorensis* (abajo).]

en la bibliografía. Para la descripción de la microestructura del esmalte se utilizaron los niveles de complejidad del esmalte planteados por Sander (1999).

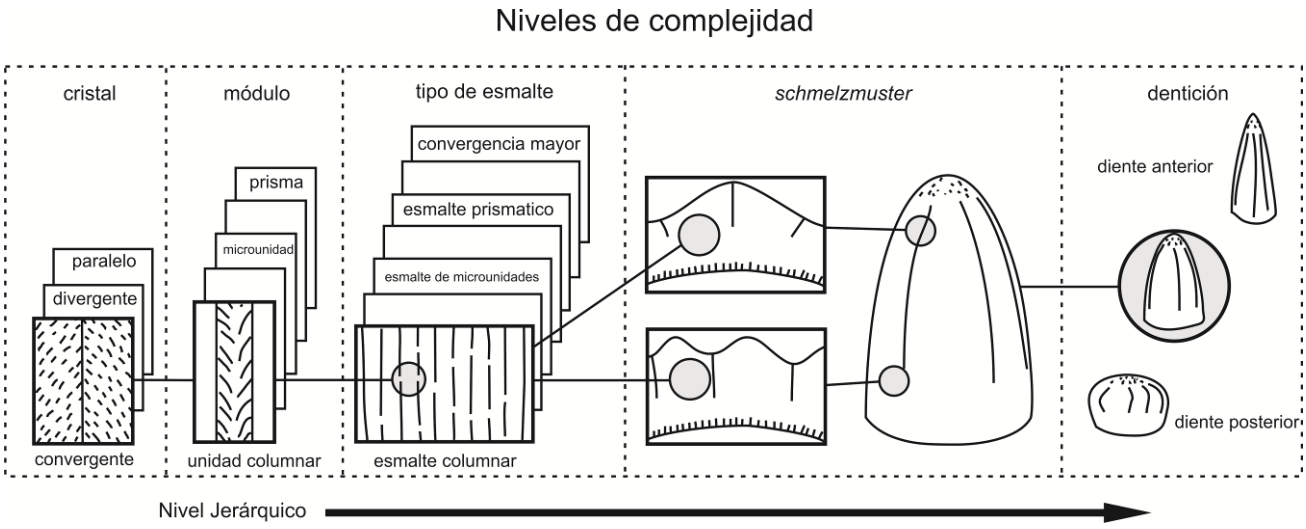
Debido a que fueron seccionadas coronas de la mejilla de *Manidens* y de Cerapoda n. tax., solo fue descripto hasta el nivel de *schmelzmuster*, mientras que las diferencias en la dentición fueron definidas en las correspondientes descripciones anatómicas de los taxones. La micro-ornamentación de la superficie externa de la corona también fue explorada. Para esta tarea, se limpió la superficie de las coronas correspondientes para cada especie con el uso de etanol al 70%, y debido a que éstas coronas no fueron destinadas a corte y poseen un excelente grado de preservación, pueden referirse correctamente a *Manidens* y a Cerapoda n. tax. (MPEF-PV 3812 y MPEF-PV 10861, respectivamente). Las medidas de grosor de esmalte tomadas en las secciones longitudinales y transversales son presentadas en el Material Suplementario.

7.2.1- Terminología:

El estudio de la microestructura del esmalte en dinosaurios es relativamente reciente y poco explorado. A causa de esto, la terminología utilizada en este texto, no fue todavía expresada en castellano. De esta forma, vale la pena establecer las terminologías en castellano que serán utilizadas en esta descripción basada en lo establecido en ingles, para orientar de forma correcta la siguiente descripción. El trabajo con la microestructura del esmalte implica caracterizaciones descriptivas de varios niveles de organización del esmalte, el uso de niveles jerárquicos de organización descriptiva para la caracterización del esmalte otorga una amplia y detallada perspectiva de los rasgos morfológicos del mismo. La terminología comúnmente utilizada en reptiles fue correctamente detallada por Sander (1999), aquí solo se dará un breve resumen de la misma para facilitar la lectura del capítulo (Fig. 7.3).

El estudio descriptivo del esmalte en reptiles incluye cinco niveles de complejidad: el nivel de cristal (*crystallite level*), nivel de módulo (*module level*), nivel de tipo de esmalte (*enamel type level*), el nivel de *schmelzmuster* (*schmelzmuster level*) y el nivel de dentición (*dentition level*). El nivel de cristal describe la orientación de los cristales individuales de esmalte en relación al límite de esmalte-dentina. Debido a su simplicidad estructural, la configuración de cristales paralelos es comúnmente considerada como un estadío primitivo en el esmalte (Sander, 1999). Por otro lado, los cristales pueden converger o divergir entre sí en zonas continuas o lo largo de líneas o planos discontinuos, marcando zonas de cambio de orientación de los cristales. Las discontinuidades entre los cristales (*crystallite discontinuities*, el punto donde cristales adyacentes cambian de dirección abruptamente) y las líneas de incremento (*incremental lines*) también son consideradas a este nivel de organización del esmalte. Las líneas de incremento (IL) se originan por cambios en la morfología del cristal relacionadas al

crecimiento discontinuo en el esmalte, formando planos visibles en sección. Éstas no corresponden líneas de crecimiento que puedan usarse en la estimación de tasas de crecimiento o edad del espécimen, debido a que la amelogénesis tiene lugar solo durante la formación de la corona y no continúa luego de que el diente emerge. El siguiente nivel de organización corresponde a los módulos, siendo éstos la repetición de unidades formadas por distintos arreglos de cristales y delimitados por planos de discontinuidad o zonas de cambio de orientación en los cristales (Sander, 1999). Aparte de los cristales paralelos, los dinosaurios solo poseen variaciones de unidades del tipo columnares a nivel de módulo (Hwang, 2005). Las variaciones de las unidades columnares incluyen a las unidades columnares de divergencia (*columnar divergence unit*) y las unidades columnares de convergencia (*columnar convergence unit*). Las unidades columnares de divergencia son las más comunes en Dinosauria, mientras que las de convergencia solo fueron mencionadas en una corona de ceratópsido (Sander, 1999; Hwang, 2005). Las unidades de divergencia corresponden a unidades columnares más altas que amplias, las cuales están formadas por cristales divergentes (en un arreglo divergente desorganizado o formando una línea media de divergencia) y limitadas por planos de convergencia entre cristales, las cuales toman una forma poligonal al ser seccionadas transversalmente (sección tangencial de la corona), con bordes marcados o redondeados. Las unidades de convergencia columnar tienen el arreglo opuesto a las unidades de divergencia descriptas. Los túbulos y espacios en el esmalte son rasgos caracterizados a nivel de módulo debido a que se desarrollan entre los mismos, aunque no corresponden a módulos. Los túbulos se definen como pasajes sin mineralizar que parten del límite esmalte-dentina hacia el interior del esmalte, en algunos casos alcanzando la superficie externa del mismo, mientras que los espacios son zonas de desarrollo variable sin mineralizar en el esmalte.



[Figura 7.3- Niveles de complejidad del esmalte, esquema modificado de Sander (1999).]

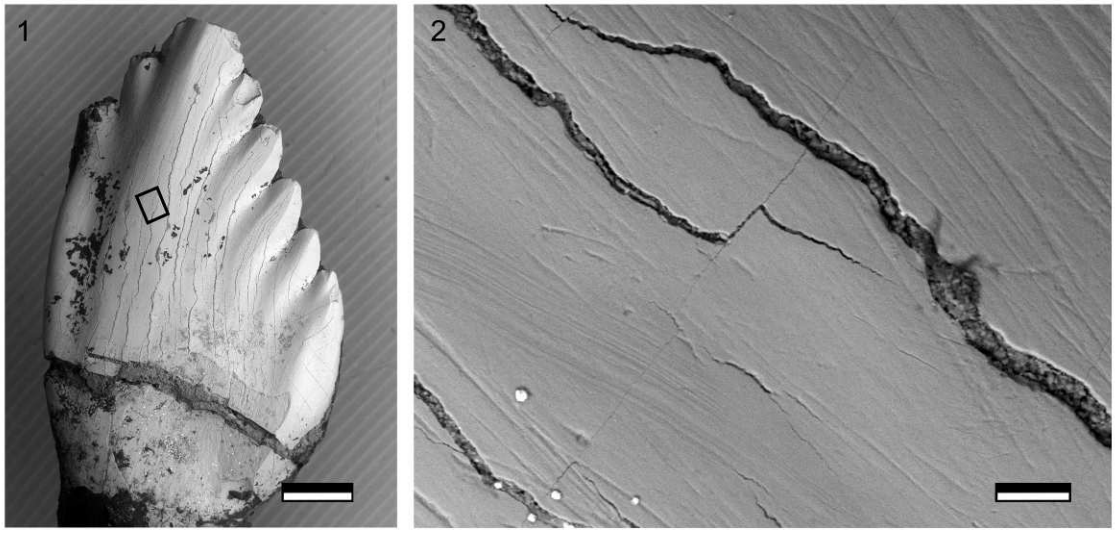
El siguiente nivel descriptivo es el tipo de esmalte (*enamel type*), el cual incluye a volúmenes de esmalte continuos formados por la repetición del mismo módulo o disposición del cristal (en el caso del esmalte de cristales paralelos). El esmalte de un diente puede poseer más de un tipo de esmalte, arreglados en capas paralelas al límite esmalte-dentina, o tomando otro tipo de distribución (Sander, 1999). Los tipos de esmalte presentes en Dinosauria corresponden a cristales paralelos (*parallel crystallite enamel*), esmalte columnar (*columnar enamel*), esmalte en forma de olas (*wavy enamel*), la capa de unidad basal (*basal unit layer*) y la ornamentación externa (Sander, 1999; Hwang, 2005). A grandes rasgos, el esmalte de cristales paralelos está formado por cristales de disposición paralela (aunque a veces algunas agrupaciones de cristales pueden configurarse de forma divergente, formando unidades columnares incipientes [Hwang, 2005]). El esmalte columnar está formado por unidades columnares divergentes dispuestas de forma paralela. El esmalte en forma de olas se encuentra compuesto por cristales en un arreglo imbricado en ángulo en relación al límite esmalte dentina, un ángulo que varía verticalmente hacia la superficie del esmalte. En sección

transversal, el esmalte se ve como oleajes debido a la configuración imbricada y de ángulos variables de los cristales de esmalte. La capa de unidad basal (BUL) es una capa muy fina de unidades poligonales adyacente al límite esmalte-dentina, siendo el primer esmalte formado durante la amelogénesis. Similarmente, los rasgos micro-ornamentales de la superficie externa del esmalte entran dentro del nivel descriptivo de tipo de esmalte, correspondiéndose a la terminación de la amelogénesis y cese en depositación del esmalte. El nivel de *schmelzmuster* reúne el arreglo espacial de todos los tipos de esmalte y discontinuidades mayores que caracterizan a un diente, siendo la herramienta más útil al momento de realizar una diagnosis dado que resume todos los tipos distintos de características en varios niveles de un simple diente. Finalmente, aunque las distintas formas de las coronas a lo largo de la hilera dentaria ya fueron correctamente caracterizadas, los rasgos del esmalte al nivel de dentición (el cual incluye la variación del *schmelzmuster* en coronas morfológicamente distintas en la misma hilera de dientes) no pueden ser abordados, debido a la escasa disponibilidad de material dentario para su sección.

7.3- RESULTADOS

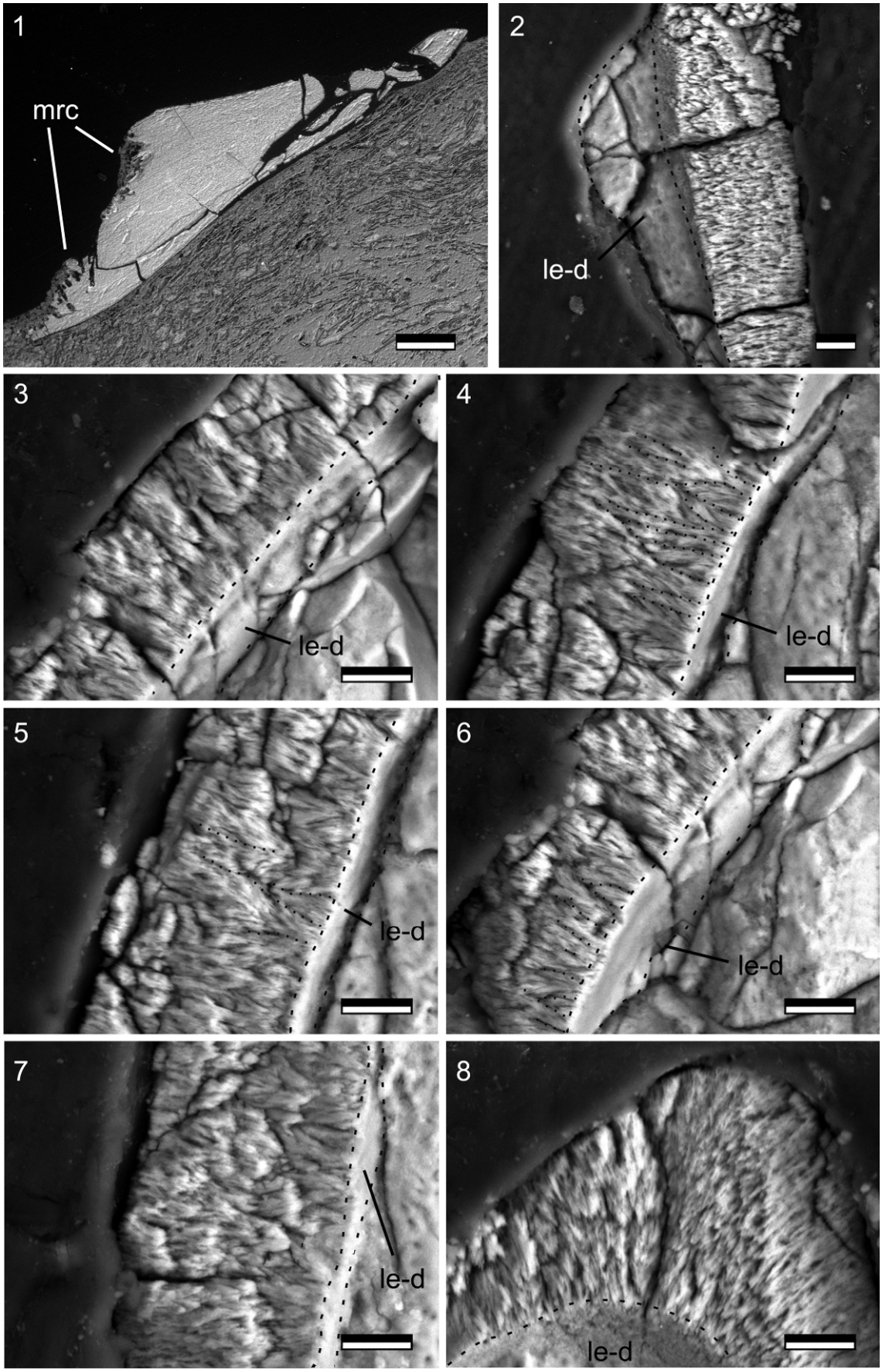
7.3.1- *Manidens condorensis*:

7.3.1.1- Superficie del esmalte. — La superficie del esmalte en *Manidens* (MPEF-PV 3812) se caracteriza por ser suave y continua, presentando sobre ésta estrías de desgaste relacionadas al roce de comida abrasiva durante la masticación. Esta superficie no muestra indicios de rasgos ornamentales micromorfológicos o porosidades relacionados con la microestructura del esmalte (Fig. 7.4).



[Figura 7.4- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 3812, imágenes de superficie del esmalte obtenidas con el MEB. 1, espécimen analizado en vista labial; 2, superficie del esmalte. Recuadro en 1 señala el detalle figurado en 2. Escala equivale a 0.5 mm para 1 y 0.02 mm para 2]

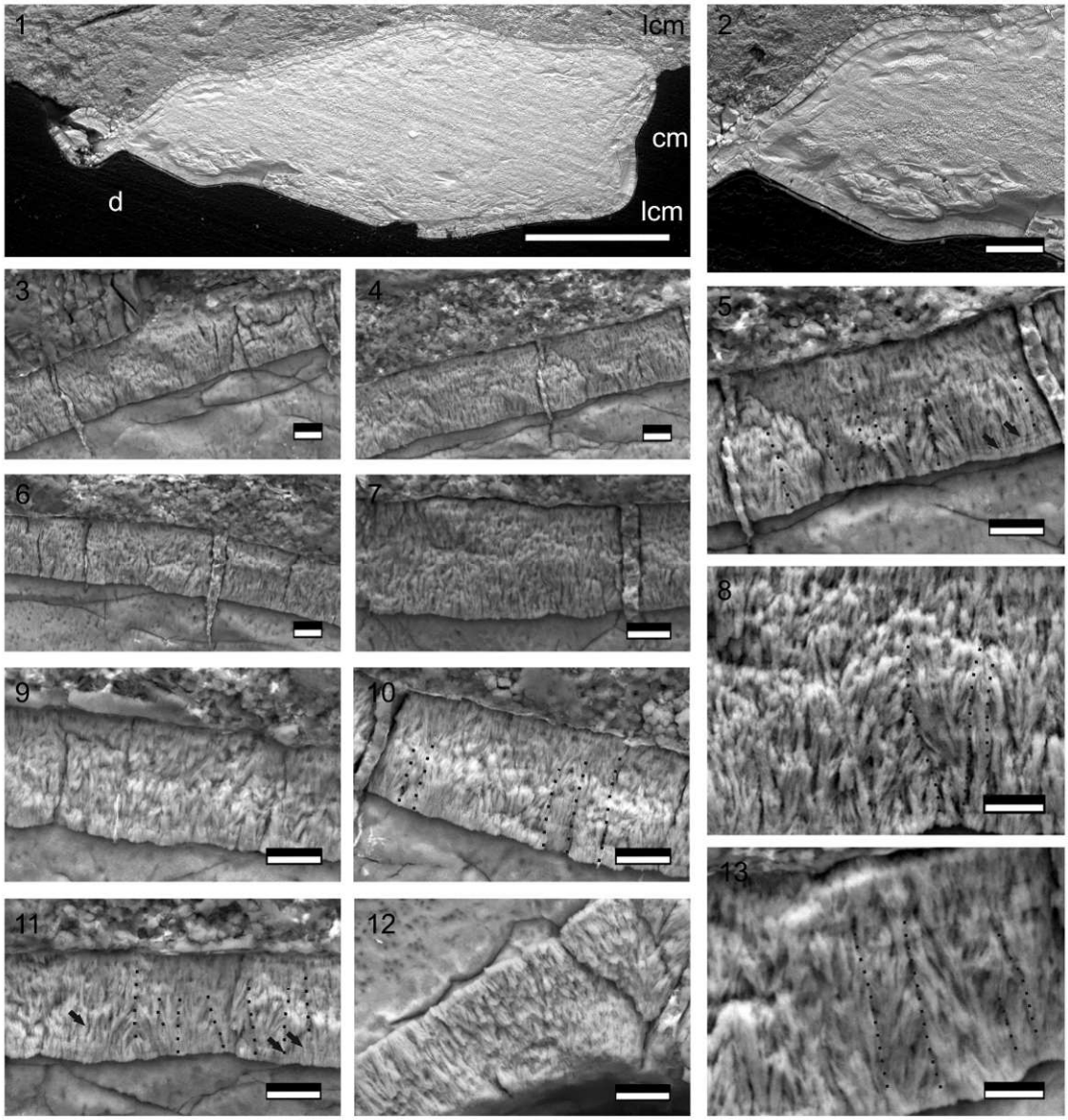
7.3.1.2- Distribución del esmalte. — La capa de esmalte parece variar muy poco en su espesor a lo largo de la corona. En corte longitudinal y hacia la base de la corona, puede observarse que el adelgazamiento de ambas caras de la corona sucede aproximadamente a una misma distancia del ápice (Fig. 7.5). Las caras de la corona tienen una extensión apicobasal distinta, por lo que una de las caras posee una mayor extensión hacia la base que la otra (Becerra *et al*., 2014). Combinando las características mencionadas, desde una distancia relativamente similar al ápice, se observa que en la cara apicobasalmente más corta de la corona el adelgazamiento del esmalte es repentino en comparación con el afinamiento más paulatino observado en la cara de la corona opuesta. El esmalte toma unos 2191.4 μm de extensión apicobasal en afinarse hasta finalmente desaparecer en la cara apicobasalmente más larga, mientras que en la cara opuesta la capa de esmalte se afina hasta desaparecer solo en unos 191.4 μm de área


1
mrc
2
le-d
3
le-d
4
le-d
5
le-d
6
le-d
7
le-d
8
le-d

[Figura 7.5- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 10862a, corte longitudinal. 1, sección longitudinal de la corona completa; 2-8, detalles de distintas regiones del esmalte en la sección longitudinal; 2, detalle del esmalte en la cara oclusal de la corona por debajo del ápice; 3-7, detalles del esmalte en la cara no oclusal del esmalte; 8, detalle del esmalte en el ápice de la corona. Las líneas punteadas indican la localización de algunos límites entre unidades columnares de divergencia de cristales incipientes; las líneas de guiones indican la superficie basal del esmalte, en el límite esmalte-dentina. Abreviaturas: le-d, límite esmalte-dentina; mrc, marca de reabsorción de la corona. Escalas equivalen a 0.5 mm. para 1 y 0.01 mm. para 2-8.]

de extensión apicobasal. Las porciones más engrosadas del esmalte en sección longitudinal incluye al margen de corte de los dentículos, alcanzando valores de 39.47 μm, aunque en otras regiones el esmalte también alcanza los 35 μm de espesor. A lo largo de cada cara de la corona la distribución del esmalte es prácticamente homogénea hasta llegar a la base de la misma, donde paulatinamente desaparece según lo caracterizado.

En corte transversal (Fig. 7.6-7.8), la distribución del esmalte es relativamente homogénea en cada cara, aunque puede observarse un engrosamiento entre los dentículos y cercano a su base (36.65-37.5 μm), mientras que se observa un leve adelgazamiento en esta misma región entre dentículos pero más alejado de su base (20-25 μm), tomando valores menores a la media. Este engrosamiento del esmalte entre los dentículos se condice con la condición engrosada de los márgenes del dentículo descripta en el corte longitudinal, considerando que la sección transversal fue realizada justo por debajo del inicio del margen de corte. Los labios que limitan los lados de la cavidad mesial muestran un adelgazamiento en el punto donde finaliza la cara del diente y comienza la base del labio (12-12.5 μm), mientras que la componente interna a la cavidad mesial de los labios y la cavidad mesial en sí poseen un espesor del esmalte similar al de las caras de la corona (21.98 μm en promedio).



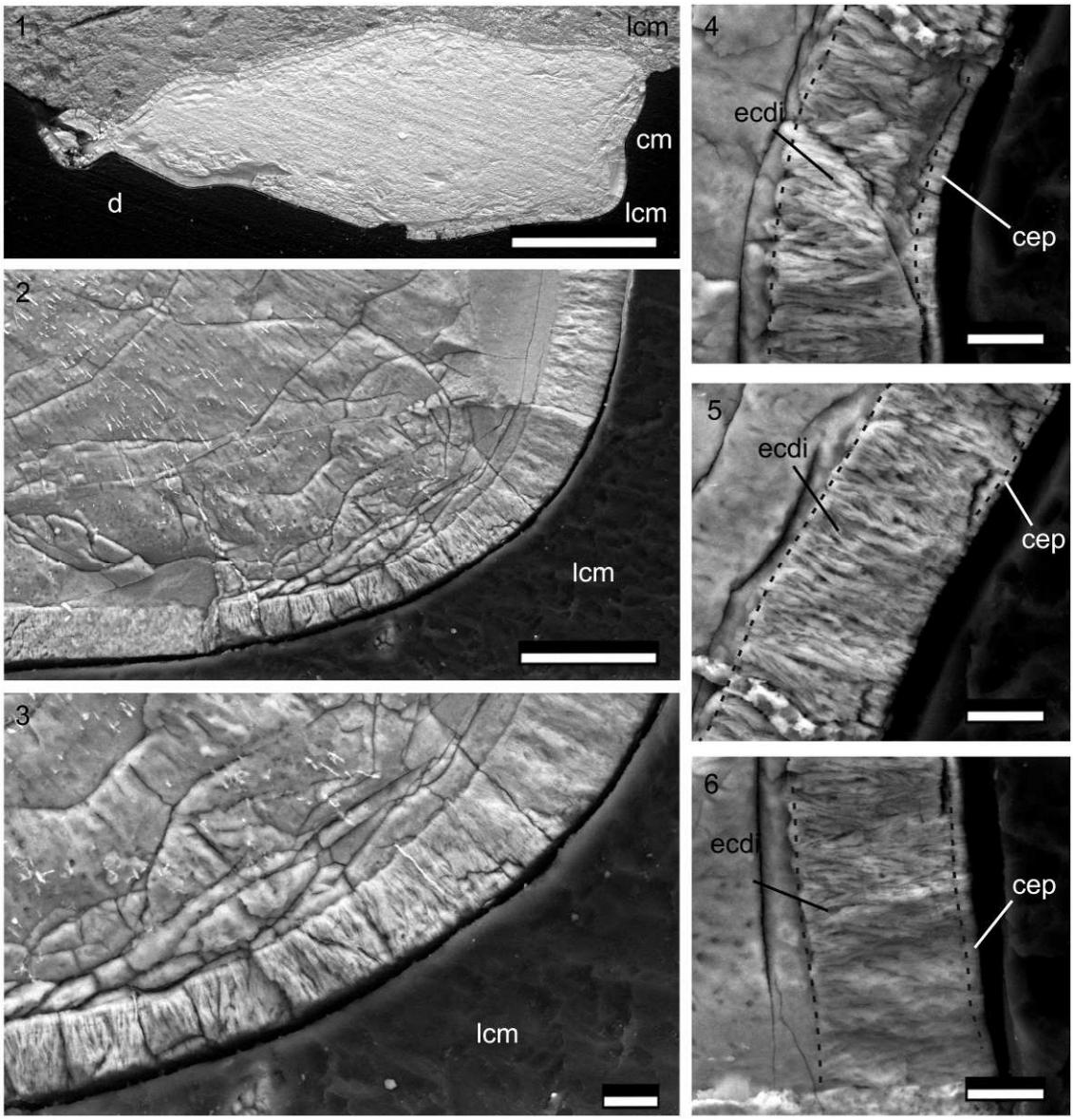
[Figura 7.6- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 10863, corte transversal. 1, sección transversal de la corona completa; 2, acercamiento a la sección distal de la corona; 3-11, 13, distintos detalles del esmalte de la corona en la cara lingual de la corona; 12, detalle de la zona entre dentículos, caracterizada como una zona de divergencia y engrosada del esmalte. Abreviaturas: cm, cavidad mesial; d, dentículo en sección transversal; lcm, labio que limita la cavidad mesial. Las líneas punteadas señalan algunos de los límites entre distintas unidades columnares incipientes, las flechas señalan algunas de las líneas de incremento. Escalas equivalen a 0.5 mm para 1, 0.1 mm para 2, 0.005 mm para 8 y 13, y 0.01 para el resto de las casillas.]

7.3.1.3- Grosor del esmalte. — Existe una muy leve diferencia en el grosor del esmalte entre las caras de las coronas evaluadas, aunque esa diferencia en micrones no

es significativa. En las secciones longitudinales, uno de los especímenes (MPEF-PV 10862a) carece de esmalte en el ápice de la cara apicobasalmente más amplia (pudiendo atribuirse al desarrollo de una faceta de desgaste, por lo que se toma como la cara oclusal de la corona) y parte de la base de la cara opuesta no está preservada (cara no oclusal). El corte longitudinal restante (MPEF-PV 10862b), posee una buena preservación de la región basal de la corona, pero una región apical fracturada. En el espécimen MPEF-PV 10862a, por encima del punto en la base donde el espesor del esmalte comienza a decrecer en espesor, el esmalte en promedio tiene un grosor de 23.6 μm en la cara oclusal y 22.9 en la no oclusal, mientras que el MPEF-PV 10862b posee unas medidas promedio de 26.94 μm en la oclusal y 26.28 μm en la no oclusal.

En corte transversal (Fig. 7.6-7.8), la corona MPEF-PV 10863 muestra un grosor del esmalte promedio de 25.24 μm en la cara apicobasalmente más alta (cara labial o cara expuesta), y de 24.58 μm en la otra (cara lingual o cara que da hacia la roca), por lo que se estima que ambas caras tienen un grosor de esmalte similar y que varia entre los 22-27 μm. El fino espesor de la capa de esmalte no es un rasgo de sorprender en *Manidens* en relación a su posición en el linaje Ornithischia, dado que esta característica se considera como basal dentro de los grandes clados en Dinosauria (Sander, 1999; Hwang, 2005, 2011).

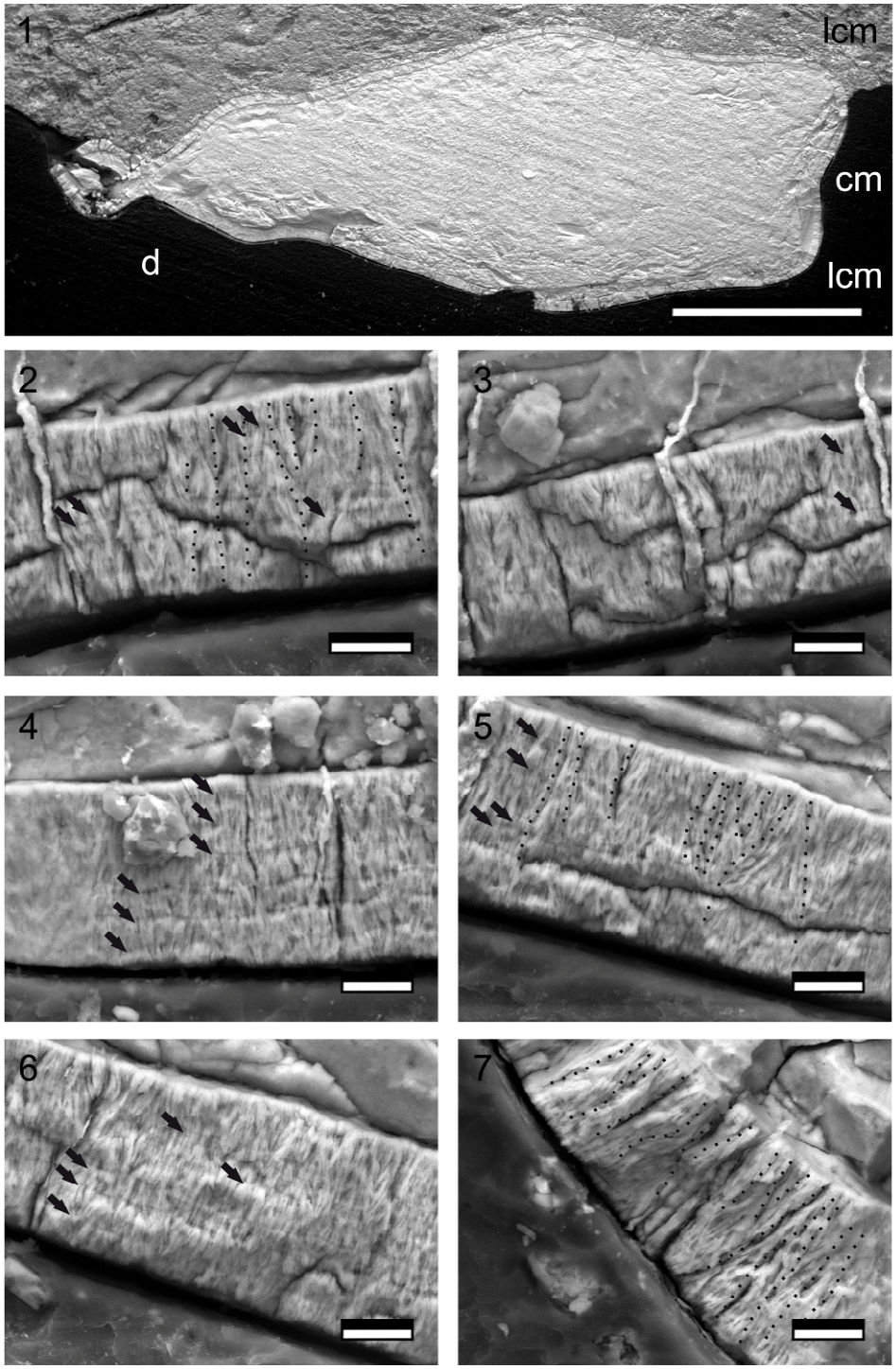
7.3.1.4- Tipo de esmalte. — A nivel de cristal, se observa que los cristales de esmalte se disponen en forma paralela en muchos lugares, mientras que en otros se observa agrupaciones de cristales que divergen entre sí. Existen IL asociadas a los cristales paralelos de ocurrencia descontinuada a lo largo de toda la capa de esmalte. En otras zonas, las IL se ven más difusas o ausentes, siendo estos lugares aquellos con



[Figura 7.7- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 10863, corte transversal. 1, sección transversal de la corona completa; 2, acercamiento a la sección mesial de la corona, en la región del límite de la cavidad mesial con la cara labial de la corona; 3, detalle del cambio de espesor del esmalte en el labio que limita la cavidad mesial labialmente; 4-6, detalles del esmalte en la cavidad mesial, notar la presencia de esmalte formado por unidades columnares incipientes y una capa externa no constante de cristales paralelos. Abreviaturas: cm, cavidad mesial; cep, capa externa de cristales paralelos; d, dentículo en sección transversal; ecdi, esmalte de unidades columnares divergentes incipientes; lcm, labio que limita la cavidad mesial. Las líneas de guiones indican el límite entre distintos tipos de esmalte. Escala equivale a 0.5 mm para 1, 0.1 mm para 2, y 0.01 mm para 3-6.]

cristales dispuestos de manera divergente. En algunas regiones de la corona, existe una fina capa de cristales de esmalte de disposición paralela en la capa inmediatamente por

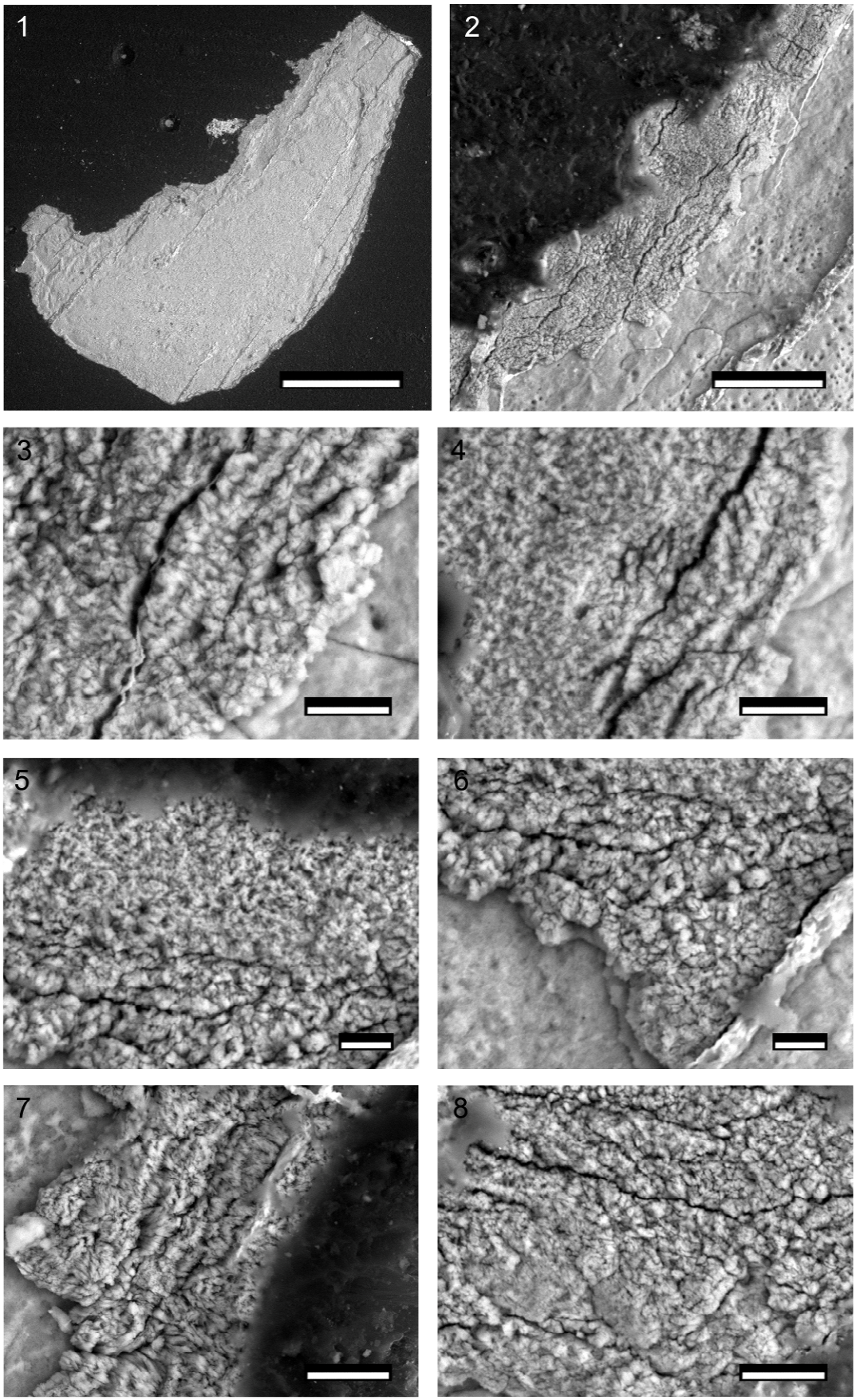
debajo de la superficie externa del esmalte, pero podría tratarse de cristales paralelos virtualmente separados del resto por una discontinuidad. En cuanto al contacto entre cristales (y obviando el contacto entre cristales paralelos), tanto en corte longitudinal como en transversal, se observan contactos angulares entre cristales que pertenecen al mismo grupo divergente, aunque en su mayoría estos límites no son fáciles de visualizar. En nivel de módulo (y teniendo en cuenta que los cristales paralelos no forman estructuras a nivel de módulo), los cristales divergentes se agrupan en unidades columnares de divergencia muy esbeltas, de largo variable y con contactos entre unidades poco visibles. Las secciones transversal y longitudinal indican que no existe una clara separación entre las esbeltas unidades columnares, siendo contactos difusos, de recurrencia irregular y descontinuada en vez de continua desde la base y hasta la superficie externa del esmalte. La sección tangencial de la superficie de esmalte no muestra límites netos y continuos entre estas unidades columnares, ya que no se observa un patrón poligonal de los contactos entre unidades como en las unidades columnares de cualquier tipo por definición (Sander, 1999). En vez de lo mencionado, la sección tangencial de la superficie del esmalte muestra cristales dispuestos irregularmente y sin formar agrupaciones netas y claramente divididas (Fig. 7.9). Los cortes de las coronas dan a entender que no existen límites netos entre estas agrupaciones de cristales divergentes, sino más bien que el límite entre estas unidades irregulares se relaciona más a la baja depositación de esmalte en esta zona que a la presencia de límites netos de estructuras columnares (como en *Plateosaurus* [Sander, 1999], y dientes posteriores de Pachycephalosauridae indeterminado [Hwang, 2005]). De esta forma, aunque se observa ciertos indicios de unidades columnares a nivel de módulo, estas unidades son



[Figura 7.8 - *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 10863, corte transversal. 1, sección transversal de la corona completa; 2-7, detalles del esmalte en distintas regiones de la cara labial de la corona. Abreviaturas: cm, cavidad mesial; d, dentículo en sección transversal; lcm, labio que limita la cavidad mesial. Las líneas punteadas señalan algunos de los límites entre distintas unidades columnares incipientes, las flechas señalan algunas de las líneas de incremento. Escalas equivalen a 0.5 mm para 1 y 0.01 para el resto de las casillas.]

incipientes dado que no forman estructuras notorias con límites concisos. Las coronas de *Manidens* carecen de un nivel de módulo de unidades columnares divergentes diferenciado, más bien las unidades columnares son incipientes (*e.g.*, Sander, 1999). A nivel de tipo de esmalte, existen algunas regiones con esmalte de cristales paralelos pero éstas son poco frecuentes en comparación con el más abundante nivel de módulo de unidades columnares incipientes. Teniendo a disposición vistas oblicuas de la base de la capa de esmalte en cortes longitudinales y transversales, puede apreciarse que en el límite esmalte-dentina el esmalte forma una superficie continua y aunque muchas veces con relieves, no se observan formas poligonales delimitadas por el límite entre unidades de módulo formando una capa. De esta forma, la ausencia de una capa basal con formas poligonales permite afirmar una ausencia de la BUL como capa basal del esmalte. También se confirma la ausencia de agrupamientos de cristales a nivel de módulo desarrollado y ausencia de túbulos.

7.3.1.5- Schmelzmuster. — El fino y simétricamente distribuido esmalte de *Manidens* se caracteriza por la presencia de capas de cristales paralelos, en conjunto con esmalte formando unidades columnares incipientes, sin un arreglo particular y cubriendo toda de la superficie de la corona, aunque es frecuente encontrar cristales paralelos con IL por encima del límite esmalte-dentina. Este esmalte carece de BUL, y el desarrollo de IL en la región media y externa del esmalte es más esporádica. Carece de túbulos o espacios en el esmalte y carece también de micro-ornamentaciones en la superficie.


1
2
3
4
5
6
7
8

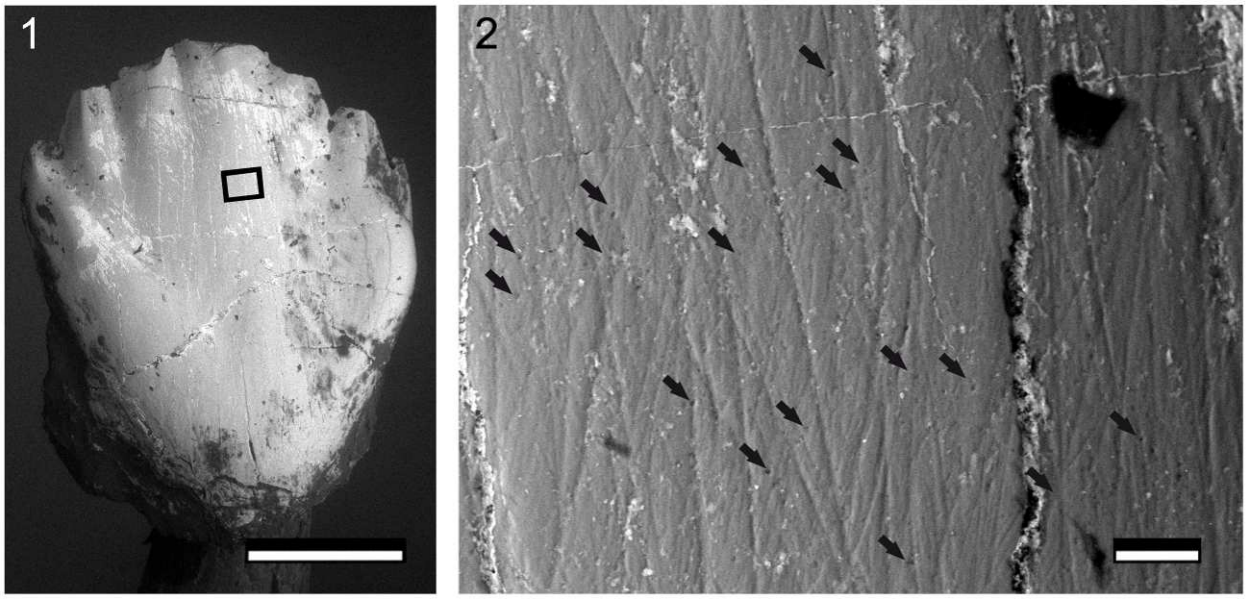
[Figura 7.9- *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 10865, corte tangencial. 1, sección tangencial de la corona completa; 2-6, detalles del esmalte en distintas regiones de la cara labial de la corona. Escala equivale a 0.5 mm para 1, 0.1 mm para 2, y 0.01 mm para 3-6.]

7.3.1.6- Características especiales. — el corte longitudinal de la corona permite apreciar la presencia de canales de reabsorción en la base de la misma, lo que indicaría que existe una reabsorción de la raíz antes de que haya un recambio de la corona.

7.3.2- Cerapoda n. tax. :

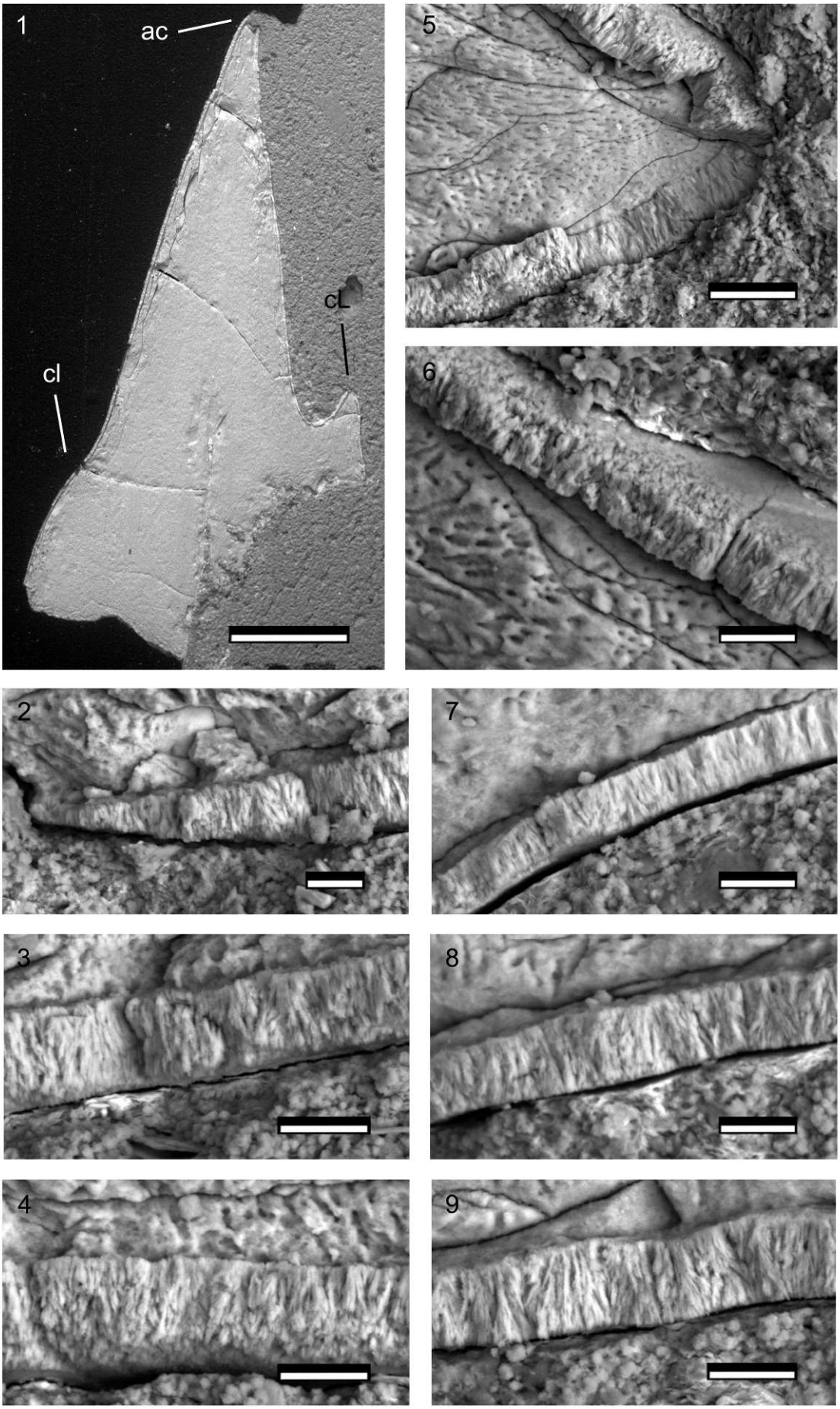
7.3.2.1- Superficie del esmalte. — La superficie del esmalte en Cerapoda n. tax. (MPEF-PV 10861) es suave y carente de rasgos micromorfológicos relacionados con el relieve del esmalte (Fig. 7.10). La presencia de microestrías provenientes del desgaste debido a la masticación de alimentos abrasivos no es una característica inesperada para este taxón, si se tiene en consideración aquello descripto para las coronas de *Manidens*. Por otro lado, entre las estrías, muy pequeñas punctuaciones o porosidades se distribuyen a lo largo de toda la superficie de forma aleatoria, las cuales se atribuyen a porosidades como estructuras del esmalte y no a estrías de desgaste (ver más adelante).

7.3.2.2- Distribución del esmalte. — Una cuestión de importancia en la distribución y grosor del esmalte corresponde a que, por cuestiones de diferencias de tamaño de la corona y espesor de las capas de esmalte, es posible que la corona MPEF-PV 10823 (sección longitudinal) corresponda a un individuo juvenil (Fig. 7.11-7.14). Los especímenes MPEF-PV 3821 y 10864 (secciones transversal y tangencial respectivamente), siendo coronas de mayor tamaño que MPEF-PV 10823, corresponden a individuos de edad más avanzada (Fig. 7.15-7.20). En individuos juveniles de distintas especies de reptiles (*e.g.*, *Varanus niloticus* [Sander, 1999], *Bactrosaurus johnsoni* [Hwang, 2005]), la presencia de una capa de esmalte más fina en comparación con



[Figura 7.10- Cerapoda n. tax., espécimen MPEF-PV 10861, imágenes de superficie del esmalte obtenidas con el MEB. 1, espécimen analizado en vista labial; 2, superficie del esmalte. Recuadro en 1 señala el detalle figurado en 2; las flechas inclinadas señalan la presencia túbulos expresados en la superficie del esmalte como microporosidades. Escala equivale a 1 mm para 1 y 0.02 mm para 2]

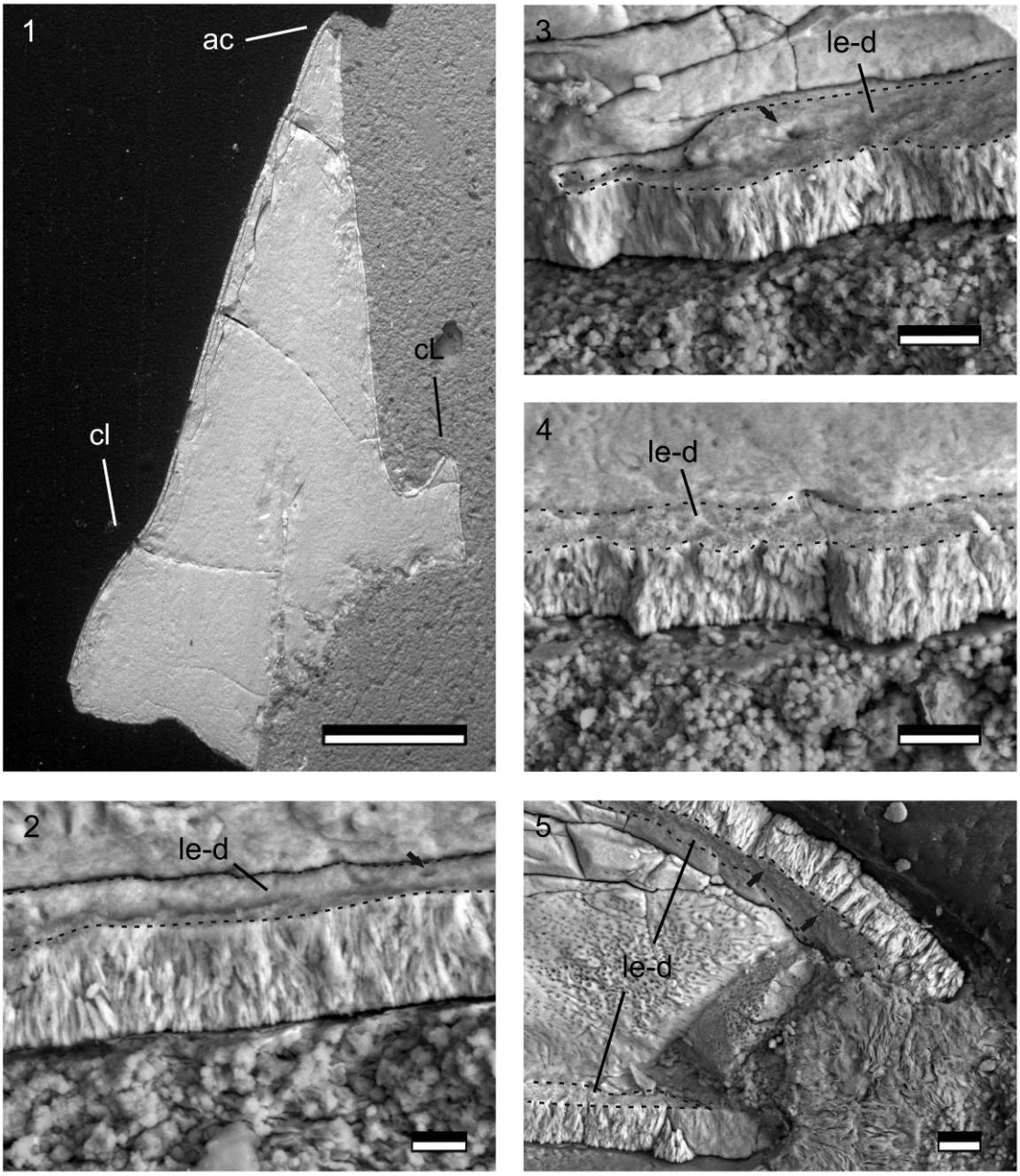
aquellos de edad más avanzada ya fue descripta, por lo que correspondería a algo de esperar en el espécimen MPEF-PV 10823. Como fuera detallado en la descripción de la dentición en Cerapoda n. tax., los cíngulos engrosados y ornamentados son más comunes en la cara oclusal de la corona (ya sea labial o lingual), debido a que todas las coronas encontradas poseen facetas de desgaste desarrolladas en los mismos. De esta forma, se utilizan en esta descripción los cíngulos ornamentados y engrosados para orientar la corona según sus caras oclusal o no oclusal. En base a lo observado en las secciones longitudinal y transversal de las coronas asignadas a Cerapoda n. tax., el esmalte en la corona está distribuido de forma asimétrica entre las caras de la misma. Como en *Manidens*, la sección longitudinal muestra que en regiones cercanas a la base y a la misma distancia del ápice (Fig. 7.11-7.14), el esmalte decae en espesor en dirección apicobasal mucho más precipitadamente en la cara oclusal (apicobasalmente


1
ac
cL
cl
5
6
2
7
3
8
4
9

[Figura 7.11- Cerapoda n. tax. , espécimen MPEF-PV 10823, corte longitudinal. 1, sección longitudinal de la corona completa; 2-9, detalles de distintas regiones del esmalte en la sección longitudinal relacionadas con el cíngulo lingual; 2-4, cara lingual del cíngulo; 5, ápice del cíngulo; 6, esmalte en la base del cíngulo orientado labialmente entre el cíngulo y la cara lingual de la corona; 7-9, región del esmalte en la base de la cara lingual de la corona que se encuentra frente al cíngulo. Abreviaturas: ac, ápice de la corona; cl, cara labial de la corona; cL, cara lingual de la corona. Escalas equivalen a 0.5 mm para 1, y 0.01 mm para el resto de las casillas.]

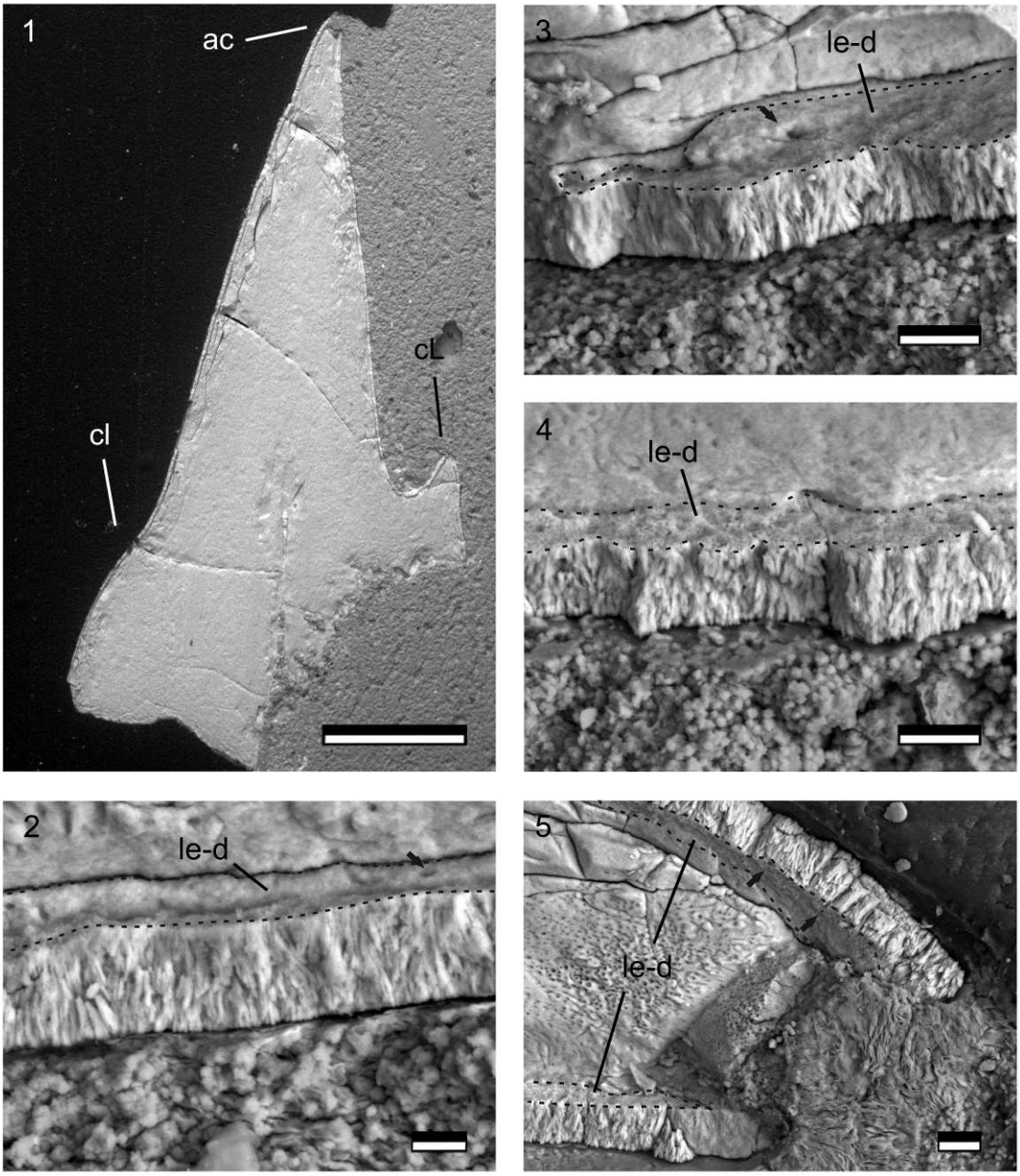
más corta) que en la no oclusal (apicobasalmente más larga). Asimismo y contrario a *Manidens*, este cambio de espesor en la base de la corona en Cerapoda n. tax. se produce en 11.37 μm y 544.25 μm de longitud apicobasal, tomando una superficie menor en la base de la corona en comparación a *Manidens*. En dirección apicobasal, por debajo del cíngulo denticulado de la cara oclusal de la corona (marcado como un margen conspicuo en la cara interna a la roca), el esmalte desaparece abruptamente, mientras que en la cara no oclusal y por debajo del cíngulo de la corona (marcado por el cambio en sinuosidad cercano a la base de la corona por fuera de la roca), el grosor del esmalte se vuelve paulatinamente más afinado hasta desaparecer (Fig. 7.11-7.14).

En el corte longitudinal y por encima del mencionado afinamiento basal del esmalte, el espesor del esmalte es máximo en la cara no oclusal, se reduce levemente en margen apical de los dentículos (11.16 μm). En la cara oclusal, el esmalte se mantiene relativamente constante desde el ápice y cercano al cíngulo, donde disminuye su espesor progresivamente hasta volverse mínimo en la región entre el margen cingular engrosado y la cara oclusal de la corona (8.2 μm). Seguidamente, se engrosa en el margen cingular (10.9 μm) y mantiene un espesor similar en magnitud al de la cara oclusal de la corona (9.46 μm), hasta abruptamente truncarse llegando a la base de la corona (Fig. 7.11-7.14). El espesor del esmalte permanece relativamente constante en cada cara de la corona. En promedio, el espesor del esmalte en la cara oclusal de la corona y en la cara oclusal del cíngulo engrosado no es significativamente distinto (excluyendo la porción



[Figura 7.12- Cerapoda n. tax. , espécimen MPEF-PV 10823, corte longitudinal. 1, sección longitudinal de la corona completa; 2-5, detalles de distintas regiones del esmalte en la sección longitudinal relacionadas con la cara lingual de la corona y el ápice; 2-4, detalles del esmalte en distintas regiones de la cara lingual de la corona; 5, detalle del ápice de la corona en sección longitudinal. Las líneas de guiones indican la superficie basal del esmalte, en el límite esmalte-dentina; las flechas señalan la presencia de túbulos en el esmalte expresados como microporos abiertos a la capa basal del esmalte. Abreviaturas: ac, ápice de la corona; cl, cara labial de la corona; cL, cara lingual de la corona; le-d, límite esmalte-dentina. Escalas equivalen a 0.5 mm para 1, y 0.01 mm para 2-5.]

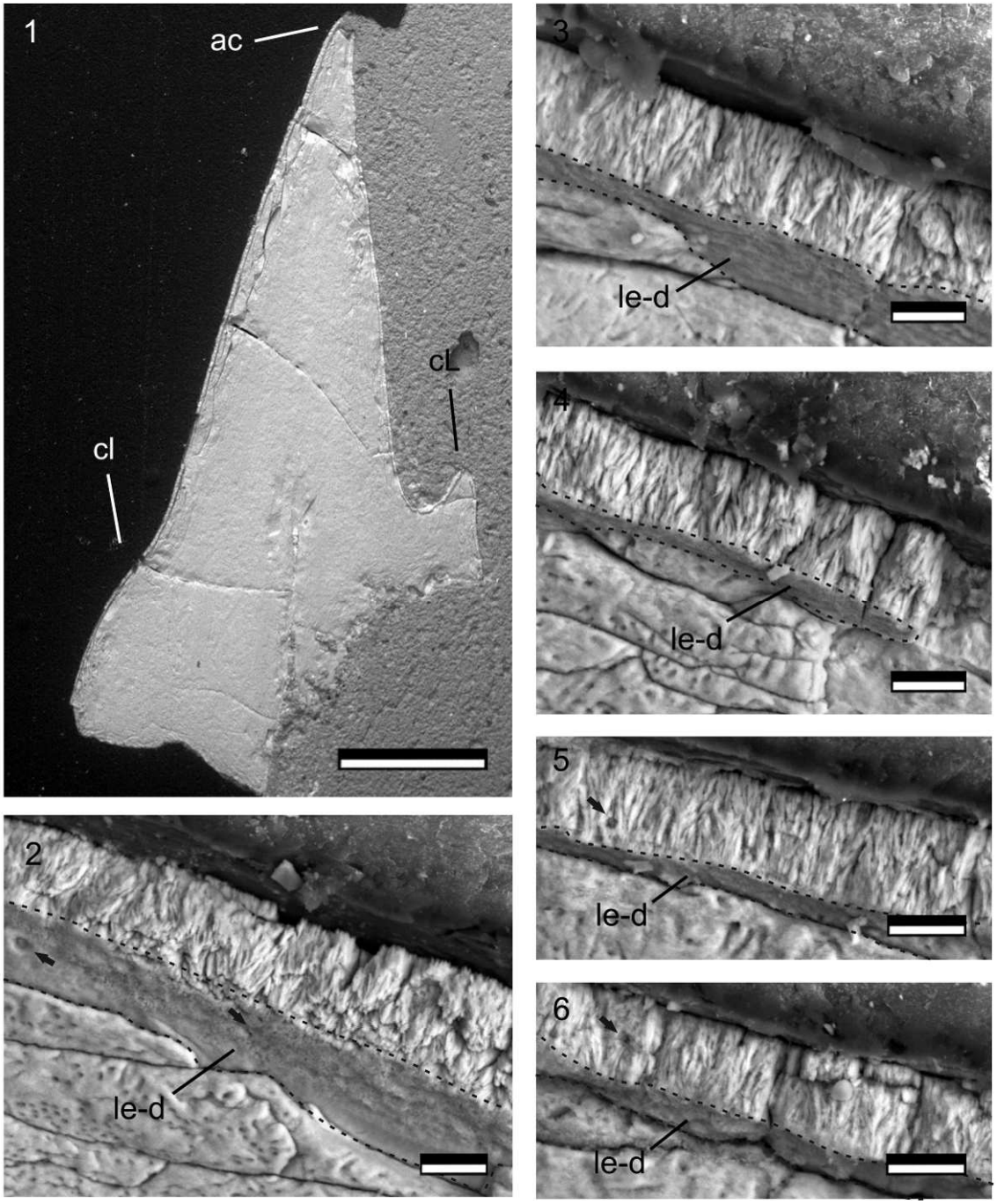
más basal del cíngulo). En sección transversal, la distribución del esmalte muestra ciertas variaciones relacionadas a las características morfológicas de la corona (Fig. 7.15-7.17). En la cara no oclusal, el labio que limita la cavidad mesial muestra en el punto más pronunciado de la cresta un leve decaimiento en el espesor del esmalte (22 μm). Este decaimiento es continuado por un engrosamiento del esmalte en la cavidad mesial (en promedio 28.31 μm), el cual se afina nuevamente hacia el límite oclusal de la cavidad mesial. El afinamiento del esmalte es máximo en la cresta de este labio (12-14 μm), y vuelve a engrosarse hacia la cara oclusal de la corona de forma muy leve, ya que no vuelve a alcanzar el espesor observado en la cara no oclusal (Fig. 7.15-7.17). A juzgar por la forma de la cara oclusal de la corona, y teniendo en cuenta la anatomía descripta en las coronas aisladas de Cerapoda n. tax., pueden identificarse un cíngulo mesial y uno distal, los cuales están separados por una vacuidad. En este caso, debido a la cercanía de ambos cíngulos, se estima que la sección fue realizada por debajo de los márgenes ornamentados, de manera que puede caracterizarse la distribución del esmalte en las caras oclusales de los cíngulos engrosados. En la cara oclusal, a medida que el esmalte va revistiendo el cíngulo mesial hacia el medio de la corona, se observa un adelgazamiento de la capa, llegando a su punto mínimo en donde termina la región mesial (11-12 μm). La región que divide ambos cíngulos muestra un leve engrosamiento del esmalte (14-16 μm). Aunque lamentablemente el cíngulo distal no está completo, se observa un considerable engrosamiento del esmalte entre la región media entre cíngulos y la cara del cíngulo distal, el cual solo es levemente menor al grosor del esmalte en la cara no oclusal. Una particularidad observada es que la distribución del esmalte es asimétrica en la corona en un sentido mesiodistal (Fig. 7.15-7.17). El esmalte en la cavidad mesial tiene un grosor promedio considerable (28.31 μm). Luego, tanto en la cara oclusal (promedio 15.68 μm) como en la no oclusal



[Figura 7.13- Cerapoda n. tax. , espécimen MPEF-PV 10823, corte longitudinal. 1, sección longitudinal de la corona completa; 2-5, detalles de distintas regiones del esmalte relacionadas con la cara lingual de la corona y el ápice; 2-4, detalles del esmalte en distintas regiones de la cara lingual de la corona; 5, detalle del ápice de la corona en sección longitudinal. Las líneas de guiones indican la superficie basal del esmalte, en el límite esmalte-dentina; las flechas señalan la presencia de túbulos en el esmalte expresados como microporos abiertos a la capa basal del esmalte. Abreviaturas: ac, ápice de la corona; cl, cara labial de la corona; cL, cara lingual de la corona; le-d, límite esmalte-dentina. Escalas equivalen a 0.5 mm para 1, y 0.01 mm para 2-5.]

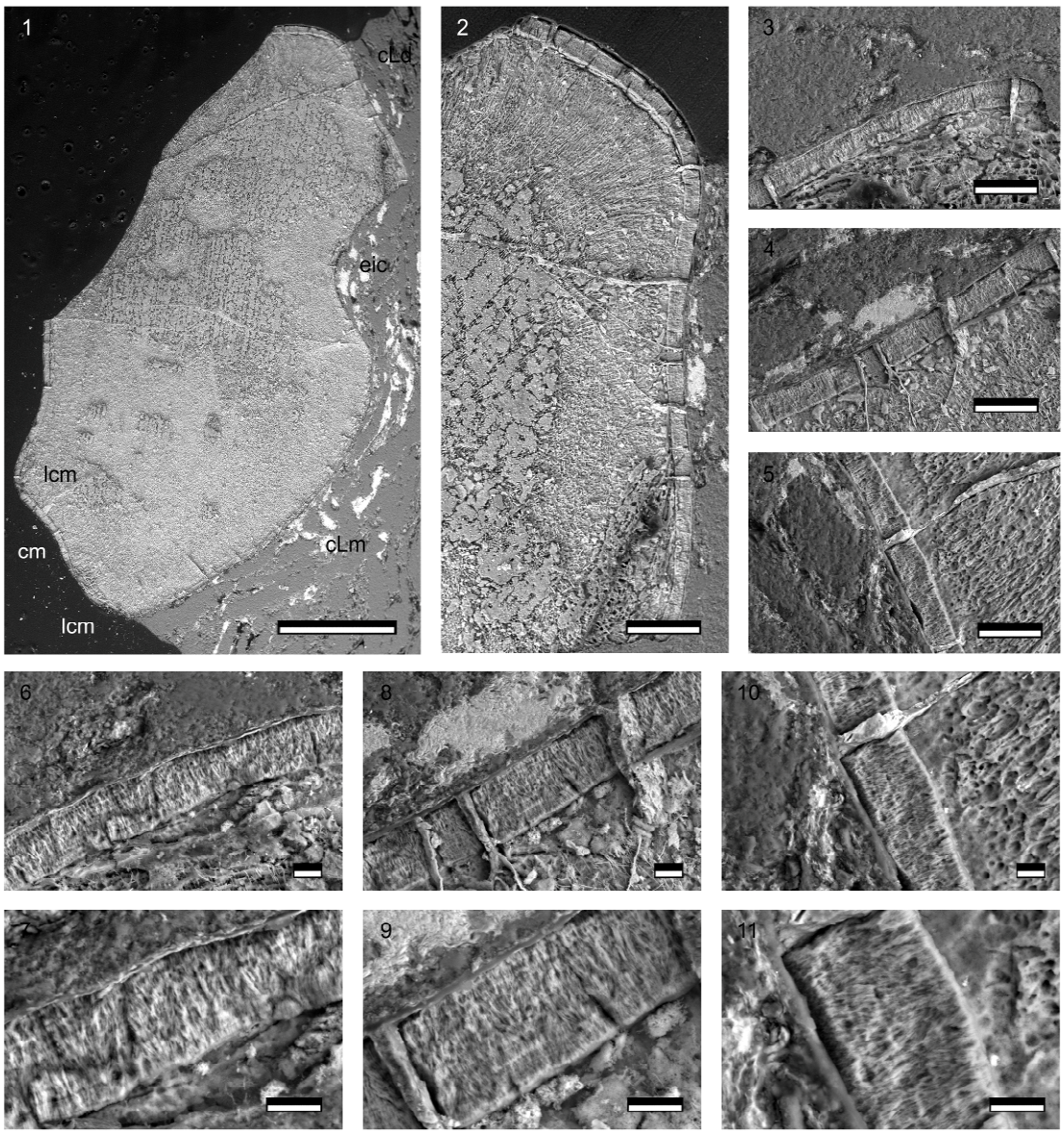
(promedio 27.07 μm), el esmalte de la mitad mesial en promedio es menor en grosor que aquella región dispuesta distalmente en la misma cara, tomando valores en promedio de 31.00 μm y 21.94 μm para las caras no oclusal y oclusal, respectivamente.

7.3.2.3- Grosor del esmalte. — En sección longitudinal (Fig. 7.11-7.14), el promedio del espesor del esmalte en la cara oclusal (sin incluir al cíngulo) es de 9.38 μm, mientras que en la cara no oclusal corresponde a 13.17 μm (sin incluir al cíngulo). En sección longitudinal, la cara no oclusal es un 29% mayor en espesor a la cara opuesta de la corona, siendo una asimetría escasa en medida pero alta en proporción. Si se observa la sección transversal de la corona (MPEF-PV 3821), y aunque parte del esmalte está ausente debido a algunas fracturas del material (parte de la cara no oclusal de la corona, como también parte del cíngulo denticulado oclusal), la asimetría en la distribución del esmalte entre las caras de la corona se condice con el corte longitudinal. En sección transversal (Fig. 7.15-7.17), la distribución del esmalte en la cara no oclusal está más engrosada que aquella de la cara oclusal, considerando tanto los cíngulos como la región intercingular. En promedio, la cara no oclusal tiene un espesor de 28.2 μm, mientras que la cara oclusal tiene un espesor de 15.68 μm en el cíngulo mesial, 21.94 μm en el cíngulo distal, teniendo en promedio unos 19.44 μm (siendo un 31% más esbelta que la cara opuesta). Al considerar la escasa variación en el espesor del esmalte entre la cara oclusal de la corona y el cíngulo descripta en el espécimen MPEF-PV 10823, puede concluirse que las medidas tomadas en los cíngulos de la cara oclusal de la corona MPEF-PV 3821 representan la variación en espesor del esmalte en la mencionada cara de la corona.



[Figura 7.14- Cerapoda n. tax. , espécimen MPEF-PV 10823, corte longitudinal. 1, sección longitudinal de la corona completa; 2-6, detalles de distintas regiones del esmalte en la sección longitudinal relacionadas con la cara labial de la corona; las líneas de guiones indican la superficie basal del esmalte, en el límite esmalte-dentina; las flechas señalan la presencia de túbulos en el esmalte expresados como microporos abiertos a la capa basal del esmalte o como espacios subredondeados entre las unidades columnares incipientes. Abreviaturas: ac, ápice de la corona; cl, cara labial de la corona; cL, cara lingual de la corona; le-d, límite esmalte-dentina. Escalas equivalen a 0.5 mm para 1, y 0.01 mm para 2-6.]

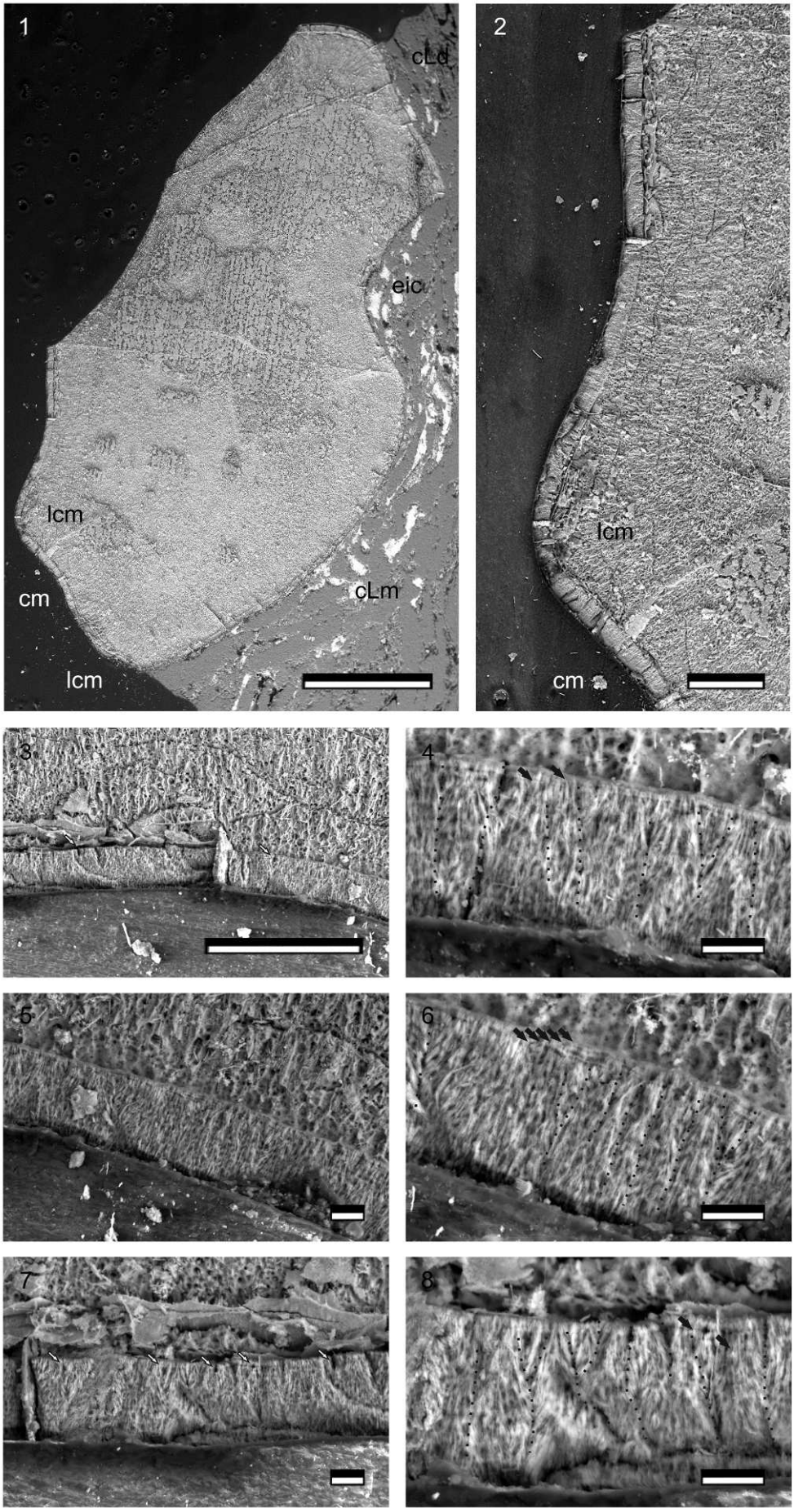
7.3.2.4- Tipo de esmalte. — Siguiendo el orden jerárquico mencionado al principio, el esmalte a nivel de cristal en Cerapoda n. tax. presenta generalmente cristales paralelos cercanos al contacto esmalte-dentina, y solo en algunas regiones puede observarse cristales paralelos cercanos a la superficie externa del esmalte. En sección transversal, los cristales divergentes formando conjuntos son más abundantes en la región media del esmalte y dominan sobre cualquier otro tipo de disposición, mientras que cercano a la base suele ser más frecuente la presencia de cristales con disposición paralela y cristales levemente divergentes sin formar agrupaciones. Más hacia el exterior y aunque es mucho menos frecuente, también se observan cristales con disposición paralela. En la sección longitudinal, en cambio, la configuración de los cristales está ampliamente dominada por grupos de cristales divergentes. La presencia de cristales paralelos solo fue confirmada en la sección transversal (espécimen MPEF-PV 3821), mientras que la sección longitudinal (espécimen MPEF-PV 10823), solo en algunas regiones cercanas al límite esmalte-dentina puede dilucidarse la presencia de unos pocos cristales paralelos. La presencia de afinadas IL se confirma para el espécimen MPEF-PV 3821 en sección transversal, el espécimen MPEF-PV 10823 en sección longitudinal carece de IL. En el corte transversal, las IL están cercanas al límite esmalte-dentina en casi toda su extensión (estando involucrados cristales paralelos e incluso divergentes), mientras que solo en algunas regiones del esmalte externo y en contacto con la superficie (también incluyendo cristales de disposición paralela y divergente). Como en *Manidens*, el contacto entre cristales agrupados en conjuntos divergentes es angular en vez de paralelo, aunque los mismos también son poco notorios y no son continuos a través del esmalte. A nivel de módulo, los cristales divergentes se agrupan en conjuntos divergentes poco definidos, elongados y aunque discontinuos, frecuentemente logran atravesar gran parte del esmalte. En sección



[Figura 7.15- Cerapoda n. tax. , espécimen MPEF-PV 3821, corte transversal. 1, sección transversal de la corona completa; 2 corte transversal de la región distal de la cara lingual, correspondiéndose a la región con el esmalte en mejor preservación; 3-5, detalles de la región distal de la cara labial donde fueron tomadas las imágenes 6-11; 6-11, detalles del esmalte a distintas magnificaciones. Abreviaturas: cLd, cíngulo lingual distal; cLm, cíngulo lingual mesial; cm, cavidad mesial; eic, espacio intercingular; lm, labio que limita la cavidad mesial. Escalas equivalen a 0.5 mm para 1; 0.1 mm para 2; 0.05 mm para 3-5; 0.01 para 6-11.]

longitudinal, este tipo de configuración de los cristales de esmalte domina completamente, mientras que en algunas regiones en la sección transversal se observa un completo desarrollo de los cristales divergentes agrupados, mientras que en otros,

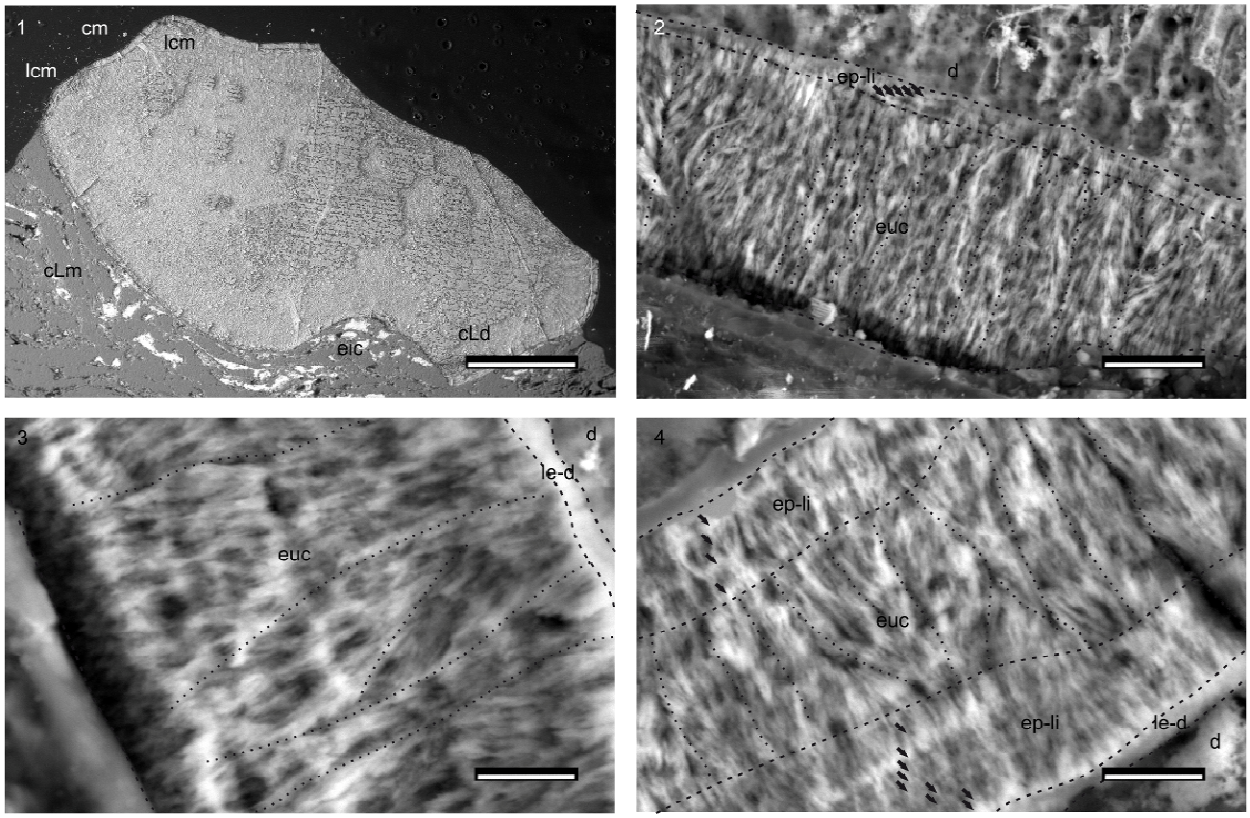
estos descansan sobre capas de cristales paralelos o divergentes con IL o son truncados externamente por una capa de cristales paralelos. Como fue mencionado para *Plateosaurus* (Sander, 1999) y anteriormente para *Manidens*, la pobre definición de los límites entre conjuntos de cristales divergentes, los cuales no son continuos a lo largo de toda la capa de esmalte hace considerar que no se trata de un esmalte del tipo columnar, sino que corresponde a un esmalte columnar incipiente y no completamente desarrollado. Como en *Manidens*, la sección tangencial del esmalte (MPEF-PV 10864) muestra una disposición irregular de los cristales, los límites entre agrupamientos divergentes de cristales no son concisos y continuos, por lo que no pueden dilucidarse en sección tangencial como unidades columnares divididas entre sí por zonas columnares de convergencia (Fig. 7.18-7.20). De esta forma, la ausencia de límites marcados y continuos que separen a estas unidades divergentes esbeltas y de extensión variable hace que se consideren como unidades columnares incipientes y no exista un nivel de módulo bien desarrollado. En sección transversal es frecuente observar en la capa de esmalte espacios afinados perpendiculares al límite esmalte-dentina, los cuales no son relacionados a fracturas ya que no atraviesan de igual forma a la dentina. Éstos pueden iniciarse en límite esmalte-dentina sin atravesar completamente el esmalte, iniciar en la sección media del esmalte y alcanzar la superficie externa o atravesar completamente la capa de esmalte y verse externamente como poros en el esmalte. Similarmente, en cortes donde se tiene una vista oblicua de la base de la capa de esmalte, se observa la presencia de algunos poros internos. En algunas regiones de la sección tangencial se observan conjuntos de perforaciones perpendiculares a la línea esmalte-dentina. Estas perforaciones, de las cuales se tiene evidencia tanto en la superficie como en secciones transversal, longitudinal y tangencial, corresponden a túbulos. Aunque son poco frecuentes y de distribución relativamente azarosa, la


1
cLd
eic
lcm
cm
cLm
lcm
2
lcm
cm
3
4
5
6
7
8

[Figura 7.16- Cerapoda n. tax. , espécimen MPEF-PV 3821, corte transversal. 1, sección transversal de la corona completa; 2 corte transversal de la región mesial de la cara labial, correspondiéndose a la región con el esmalte en mejor preservación; 3, 5 y 7, detalles de la región distal de la cara labial donde fueron tomadas las imágenes 4, 6 y 8; 4, 6 y 8, detalles del esmalte a mayor magnificación. Abreviaturas: cLd, cíngulo lingual distal; cLm, cíngulo lingual mesial; cm, cavidad mesial; eic, espacio intercingular; lm, labio que limita la cavidad mesial. Líneas punteadas marcan a modo de ejemplo algunos límites observado entre distintas unidades columnares incipientes; flechas negras indican la presencia de líneas de incremento; flechas blancas indican la presencia de pequeños orificios cortados transversalmente en la sección, refiriéndose a túbulos en el esmalte. Escalas equivalen a 0.5 mm para 1; 0.1 mm para 2 y 3; y 0.01 mm para 4-8.]

presencia de túbulos en el esmalte es una clara diferencia estructural entre *Manidens* y Cerapoda n. tax. A nivel de tipo de esmalte, la frecuencia de los cristales de disposición paralela cercanos a la base de la capa de esmalte permite considerar la existencia de una capa de esmalte de cristales paralelos o levemente divergentes cerca del límite esmalte-dentina (visualizado en la sección transversal únicamente). En las secciones transversal y longitudinal, los cortes relativamente oblicuos de algunas regiones permiten dilucidar al límite esmalte-dentina desde una visión interna. Como en *Manidens*, no existe una capa en la base del esmalte con formas poligonales relacionadas a los límites entre unidades columnares, por lo que se concluye en que no existe una BUL.

7.3.2.5- Schmelzmuster. — El esmalte en Cerapoda n. tax. posee disposición asimétrica según las caras de la corona, y aunque posee esmalte de cristales paralelos con IL ubicado sobre el límite esmalte-dentina y pocas veces como capa más superficial del mismo, el tipo dominante de esmalte corresponde a las unidades columnares divergentes incipientes. Los cristales divergentes también se presentan cercanos en la base y portando IL, como también alcanzan el esmalte externo (pudiendo o no estar portando a su vez IL). Carece de BUL, micro-ornamentaciones en la superficie y espacios en el esmalte, pero posee túbulos escasos y en disposición más bien azarosa.



[Figura 7.17- Cerapoda n. tax. , espécimen MPEF-PV 3821, corte transversal. 1, sección transversal de la corona completa; 2-4 distintos tipos de esmalte en parches en Cerapoda n. tax. ; 2, ejemplo de esmalte en parche formado por esmalte de cristales paralelos a levemente divergentes con líneas de incremento en la capa basal y esmalte de unidades columnares incipientes en el resto, detalle de la región mesial de la cara labial de la corona; 3, ejemplo de esmalte en parche enteramente formado por tipo de esmalte de unidades columnares incipientes, detalle de la región distal de la cara lingual de la corona; 4, ejemplo de esmalte en parches formado por esmalte de cristales paralelos a levemente divergentes con líneas de incremento en la capa basal, esmalte de unidades columnares incipientes y externamente esmalte de cristales paralelos a levemente divergentes con líneas de incremento, detalle de la región distal de la cara lingual de la corona. Abreviaturas: cLd, cíngulo lingual distal; cLm, cíngulo lingual mesial; cm, cavidad mesial; d, dentina; eic, espacio intercingular; ep-li, esmalte del tipo paralelo a levemente divergente sin formar unidades columnares incipientes y mostrando líneas de incremento; euc, tipo de esmalte de unidades columnares incipientes; le-d, límite esmalte-dentina; lm, labio que limita la cavidad mesial. Líneas punteadas marcan el límite observado entre distintas unidades columnares incipientes; líneas de guiones marcan el límite esmalte-dentina, la superficie exterior del esmalte y el límite aproximado de los distintos tipos de esmalte; las flechas negras indican la presencia de líneas de incremento. Escalas equivalen a 0.5 mm para 1, y 0.005 mm para 2-4.]

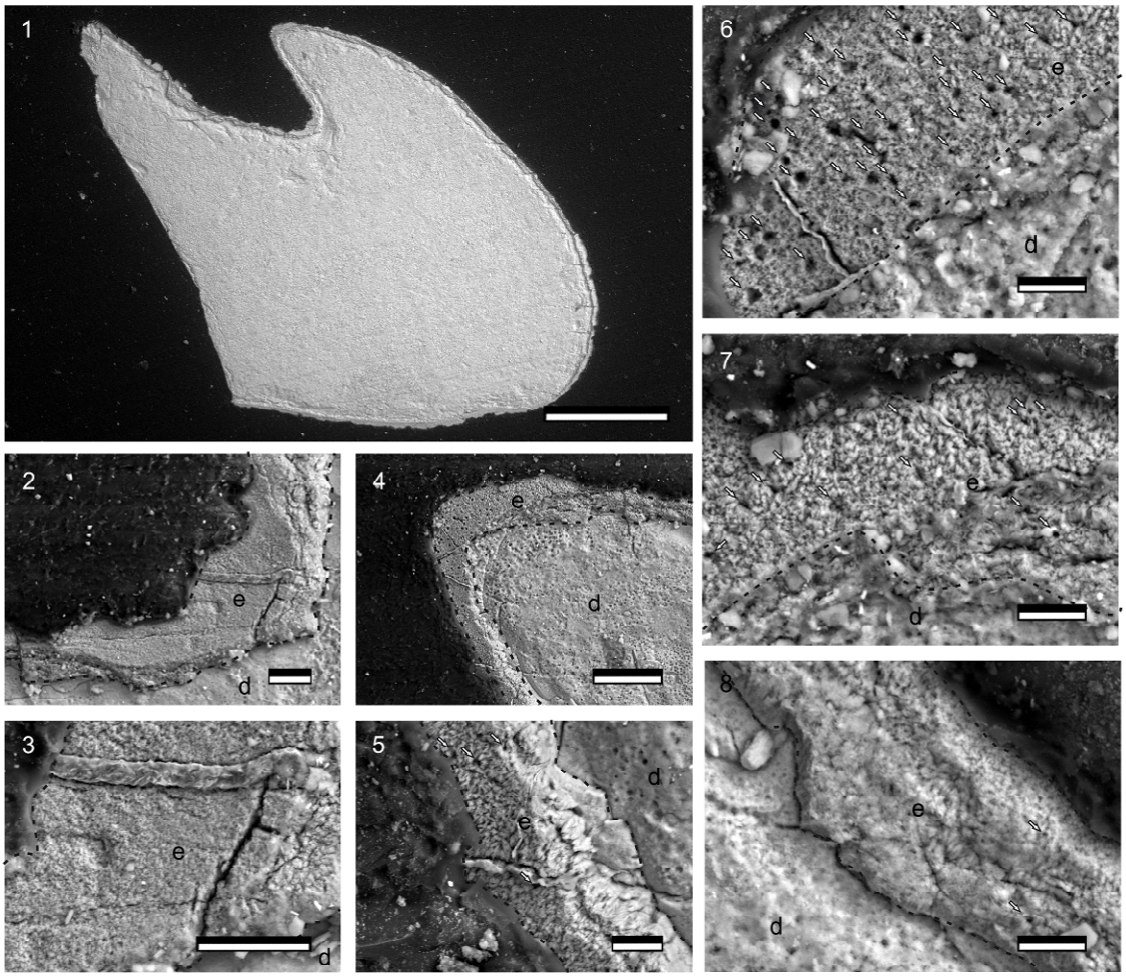
No existe evidencia suficiente como para discernir si se trata de túbulos que atraviesan perpendicularmente al esmalte o túbulos anastomosados que se dirigen y

ramifican en sentido paralelo al plano del límite esmalte-dentina antes de contactar con el exterior. De esta forma, aunque existe evidencias de túbulos que nacen en el límite esmalte-dentina, túbulos que contactan con la superficie y túbulos que podrían estar atravesando el esmalte, en esta especie se toma una posición más conservativa y se afirma que existen túbulos, aunque no puede justificarse con exactitud que todos los túbulos atraviesen completamente al esmalte.

7.4- DISCUSIÓN

El tipo de esmalte caracteriza al heterodontosáurido *Manidens condorensis* y a la nueva especie de ornitópodo cerápodo Cerapoda n. tax. es relativamente similar, ya que ambos poseen una capa de esmalte fina, con cristales paralelos y esmalte de agrupaciones de cristales divergentes que forman unidades columnares incipientes, carecen de BUL y no presentan rasgos micro-ornamentales en la superficie. Las conclusiones arribadas para el *schmelzmuster* relacionadas a la simetría en la disposición del esmalte y la presencia de espacios sin mineralizar es la clave para diferenciar ambas especies. Mientras que *Manidens* posee un esmalte de disposición simétrica entre las caras de la corona y carece de túbulos, Cerapoda n. tax. muestra una disposición asimétrica del esmalte, el cual es recorrido por múltiples túbulos dispuestos de forma azarosa. Asimismo, las IL, aunque presentes en ambos taxones, la frecuencia más esporádica de esta característica a lo largo de toda la capa de esmalte en *Manidens* hace que se diferencie de las finas IL solo cercanas al límite esmalte-dentina de Cerapoda n. tax. e irregularmente ubicadas como capa más externa en el esmalte. La presencia de cristales de disposición paralela e IL (aunque en parches) en una

proporción más abundante y desorganizada en *Manidens* que en Cerapoda n. tax. también correspondería a una diferencia estructural entre los

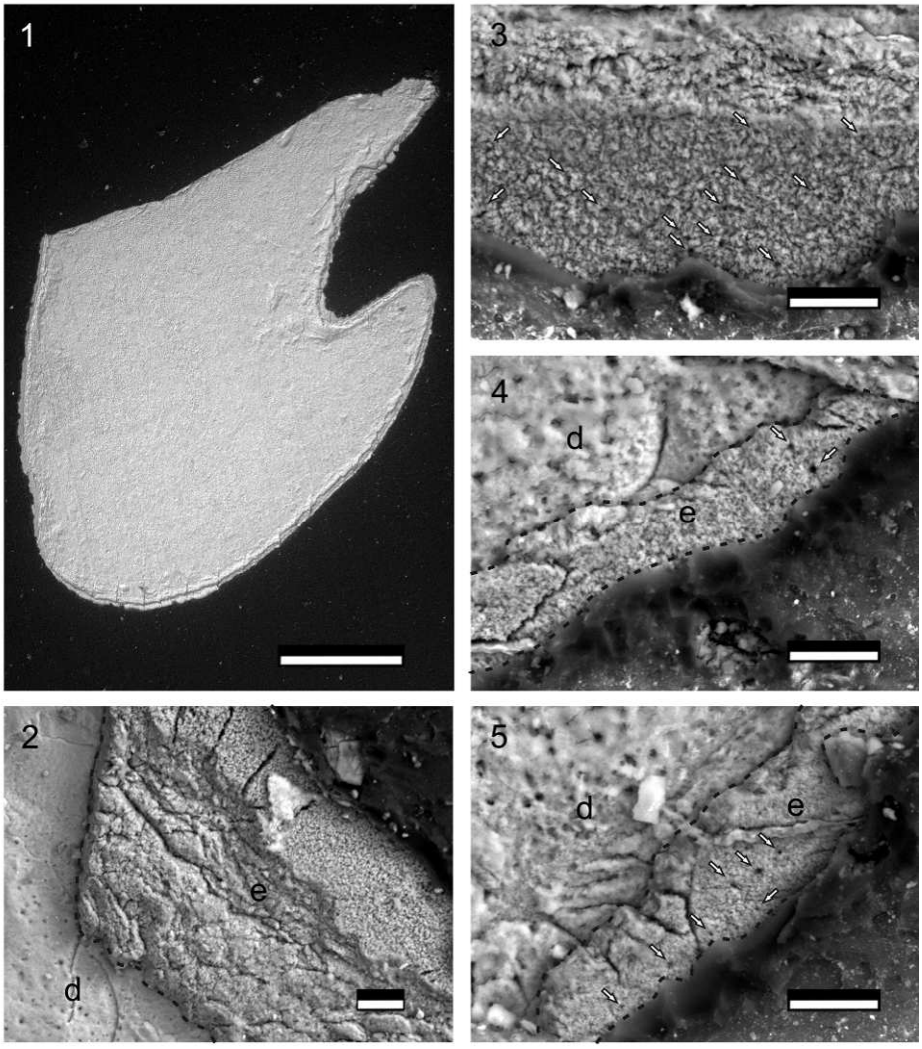


[Figura 7.18- Cerapoda n. tax. , espécimen MPEF-PV 10864, corte tangencial. 1, sección tangencial de la superficie de la corona; 2 y 4, regiones de la corona donde fueron realizados los distintos detalles; 3, detalle a mayor magnificación de la región observada en 2; 5-8, detalles a mayor magnificación de las distintas regiones observadas en 3. Abreviaturas: d, dentina; e, esmalte. Líneas de guiones marcan el límite esmalte-dentina y la superficie exterior del esmalte; las flechas blancas indican la presencia de pequeños orificios cortados tangencialmente en la sección, refiriéndose a túbulos en el esmalte. Escalas equivalen a 0.5 mm para 1, 0.02 para 2-3, 0.05 para 4, y 0.01 para 5-8.]

mismos, ya que Cerapoda n. tax. muestra una mayor constancia en la disposición del esmalte de cristales paralelos en la base y cristales en agrupaciones divergentes en el resto del esmalte, siendo este último el tipo dominante.

El tipo de esmalte que combina cristales paralelos con cristales agrupados en conjuntos divergentes sin formar unidades columnares que caracteriza a *Manidens* y a Cerapoda n. tax., también es compartido con otros taxones en Dinosauria, como también se observan características similares en otros Ornithischia. El esmalte de *Plateosaurus* y *"Gyposaurus"* (como fuera definido por Hwang, 2011), además de distribuirse sobre la corona de forma simétrica en una capa muy fina (que no excede los 40 μm), combina el tipo de esmalte de cristales paralelos con grupos de cristales agrupados de forma divergente, la ausencia de una BUL y el esporádico desarrollo de IL. Estas características resumen con gran similitud la condición de *Manidens condorensis*, aunque en este último, las agrupaciones de cristales divergentes son mayores en proporción a los cristales paralelos si se los compara con *Plateosaurus* y *"Gyposaurus"* (Tang *et al*., 2001; Hwang, 2011). En Ornithischia, un ejemplo de disposición del esmalte relativamente similar corresponde a los dientes del premaxilar/dentario anterior de un Pachicephalosauridae indeterminado. Estos especímenes comparten con *Manidens* la presencia de esmalte de cristales paralelos y desarrollo de grupos de cristales divergentes e IL, pero difieren en la menor abundancia de esmalte de cristales divergentes en relación a los cristales paralelos, la presencia de una BUL, la distribución asimétrica del esmalte en la corona y en que los cristales divergentes parecen no formar unidades columnares incipientes como en *Manidens* (Hwang, 2005, 2011). La microestructura del esmalte descripta en *Plateosaurus engelhardti* (Sander 1999) y *"Gyposaurus"* (Tang *et al*., 2001), ambos sauropodomorfos basales (*e.g.*, Galton y Upchurch, 2004b), fue posteriormente relacionada a la condición primitiva de Sauropodomorpha (Hwang, 2011). Esta conclusión se relaciona tanto a la posición filogenética de ambos taxones y a que la

componente abundante de esmalte de cristales paralelos (en combinación con unidades columnares incipientes) es similar en estructura al terópodo más basal estudiado y que



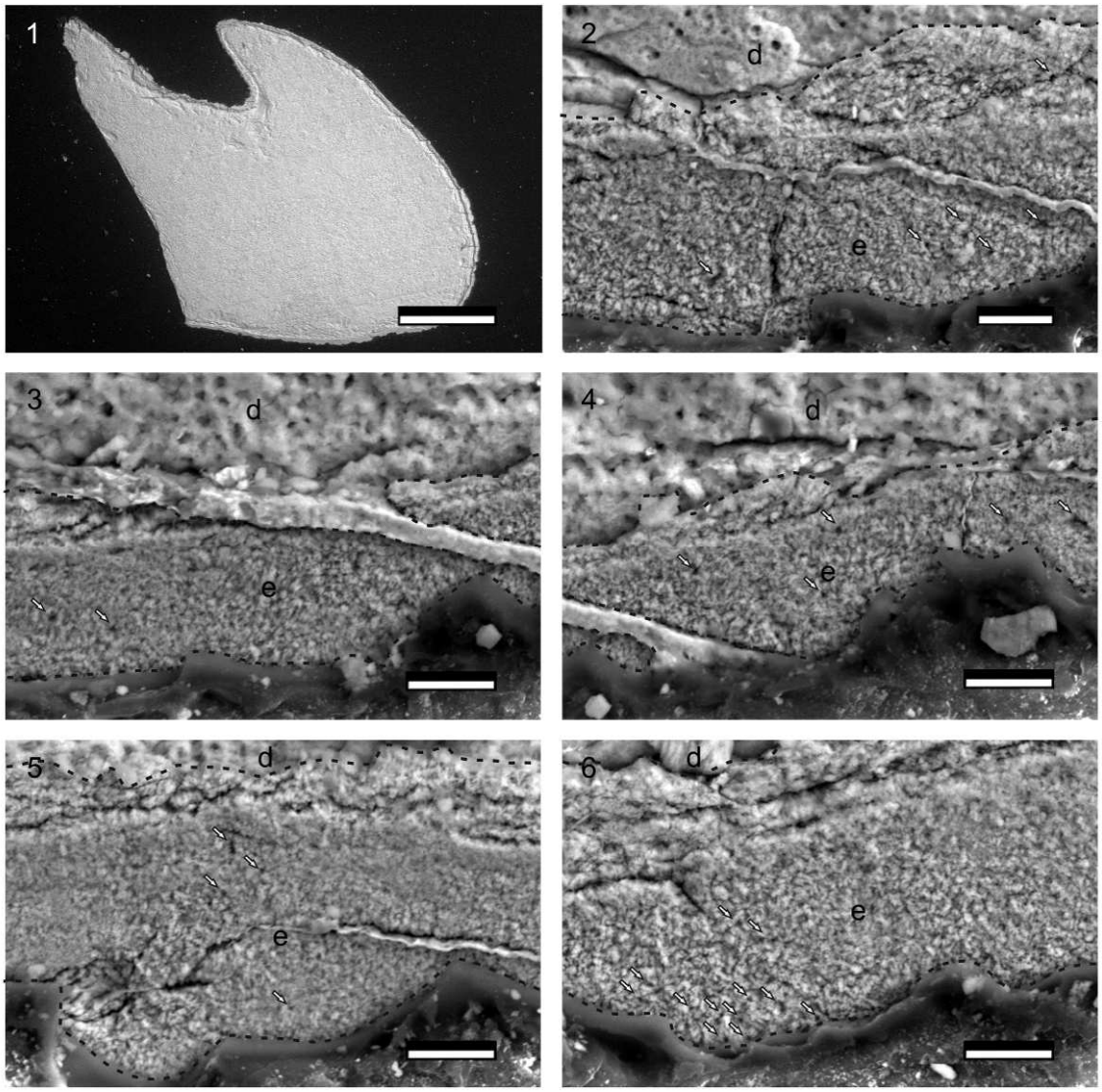
[Figura 7.19- Cerapoda n. tax. , espécimen MPEF-PV 10864, corte tangencial. 1, sección tangencial de la superficie de la corona; 2-5, detalles del esmalte en distintas regiones de la corona. Abreviaturas: d, dentina; e, esmalte. Líneas de guiones marcan el límite esmalte-dentina y la superficie exterior del esmalte; las flechas blancas indican la presencia de pequeños orificios cortados tangencialmente en la sección, refiriéndose a túbulos en el esmalte. Escalas equivalen a 0.5 mm para 1, y 0.01 para 2-5.]

representa la condición primitiva para Theropoda, *Coelophysis bauri* (esmalte enteramente formado por cristales paralelos con IL [Hwang, 2011], el tipo de esmalte más primitivo [Sander, 1999]). Siendo *Manidens condorensis* el ornitisquio más basal al cual se le haya estudiado la microestructura del esmalte, y presentando un

schmelzmuster que difiere de los sauropodomorfos basales solo en una mayor abundancia de unidades columnares incipientes, *Manidens* permite proponer esta estructura del esmalte como la condición primitiva para todo el linaje Ornithischia. El tipo de esmalte compartido entre *Manidens condorensis* y las especies de sauropodomorfos basales anteriormente mencionadas plantea una similitud convergente entre especies de distintos linajes pero basales a los mismos, similitud que puede relacionarse con la dieta y la leve diferenciación a la condición más primitiva de Dinosauria. Siendo esta la condición basal de ambos clados, y teniendo en cuenta al esmalte de cristales paralelos en *Coelophysis* como el estado ancestral de Theropoda y el tipo de esmalte estructuralmente más simple (Sander 1999), podría pensarse que el tipo de esmalte en saurpodomorfos basales y ornitisquios basales debió diferenciarse de un tipo similar al de *Coelophysis*, temprano en la historia de sus respectivos linajes y bajo presiones de selección similares, relacionados a la dieta herbívora. Esta hipótesis puede ser corroborada si se observa el esmalte de otros linajes por fuera de Dinosauria.

En sección longitudinal, la presencia de cristales formando grupos divergentes en el *schmelzmuster* de Cerapoda n. tax. recuerda en morfología a aquel descripto en *Plateosaurus* y el espécimen AMNH 7246 (especie inicialmente descripta como *Coelophysis bauri* [Hwang, 2005] que luego fue considerada como otra especie [Hwang, 2011]), como también el esmalte del espécimen indeterminado de Pachycephalosauridae que representa la dentición premaxilar/dentario anterior. Asimismo, en Cerapoda n. tax. el tipo de esmalte de grupos divergentes formando columnas esbeltas domina completamente el *schmelzmuster*. En sección transversal, la presencia de cristales paralelos en conjunto con cristales en agrupaciones divergentes que forman unidades columnares sin límites marcados (unidades columnares incipientes) es una condición que Cerapoda n. tax. también comparte

característicamente con *Plateosaurus*, *Manidens* y *"Gyposaurus"*, pero la disposición de las mismas no es esporádica como en los mencionados taxones, sino más bien relativamente ordenada. En comparación, Cerapoda n. tax. muestra generalmente cristales paralelos o divergentes con finas IL cercano a la base seguido por unidades



[Figura 7.20- Cerapoda n. tax. , espécimen MPEF-PV 10864, corte tangencial. 1, sección tangencial de la superficie de la corona; 2-6, detalles del esmalte en distintas regiones de la corona. Abreviaturas: d, dentina; e, esmalte. Líneas de guiones marcan el límite esmalte-dentina y la superficie exterior del esmalte; las flechas blancas indican la presencia de pequeños orificios cortados tangencialmente en la sección, refiriéndose a túbulos en el esmalte. Escalas equivalen a 0.5 mm para 1, y 0.01 para 2-6.]

columnares incipientes. En algunos lugares, éste es el tipo de esmalte que alcanza la superficie externa, mientras que en otros, existen cristales paralelos o divergentes con IL como última capa. En algunas zonas, la presencia de cristales divergentes y paralelos formando IL en la base, seguidas por cristales divergentes formando unidades columnares incipientes sin IL y finalizado por cristales paralelos o divergentes con IL, recuerda la composición del esmalte en las coronas maxilares y del dentario posterior de especímenes indeterminados de Pachycephalosauridae: En estos especímenes de Pachycephalosauridae, la BUL es continuada por cristales divergentes con IL, seguido por cristales paralelos sin IL y finalizado con cristales paralelos con IL (Hwang, 2005). En el caso de Cerapoda n. tax., en vez de dominar completamente el *schmelzmuster* de una gruesa capa de esmalte de disposición simétrica como en los especímenes indeterminados de Pachycephalosauridae, este *schmelzmuster* solo se observa en parches esporádicos en un esmalte más fino y dispuesto asimétricamente. Por otro lado, regiones del esmalte que consisten en cristales paralelos o divergentes con IL seguidas completamente por cristales divergentes hacia el final (unidades columnares incipientes) también recuerdan al mencionado esmalte en *Manidens*, *Plateosaurus* y "*Gyposaurus*". El esmalte de Cerapoda n. tax. mezcla características primitivas en Ornithischia como levemente diferenciadas en linajes más derivados, en este caso como en especímenes indeterminados de Pachycephalosauridae y muy vagamente a especies de Ankylosauridae (siguiendo la comparación planteada por Hwang [2011]). Asimismo, Cerapoda n. tax. plantea un caso interesante, ya que por un lado, asemeja al *schmelzmuster* de Pachycephalosauridae y a *Plateosaurus* y *Manidens*, pero por otro lado, la presencia de túbulos esporádicos en su esmalte es compartida con miembros de Ankylosauridae, y esta característica junto con la disposición asimétrica del esmalte es compartida con miembros de Ceratopsidae y Ornithopoda derivados (Sander, 1999;

Hwang, 2005, 2010, 2011). El análisis del cambio de estos caracteres en una gráfica que representa el estado filogenético actual de las especies dentro de Ornithischia con la inclusión de *Manidens* y Cerapoda n. tax. es necesario para sentar las bases filogenéticas en el cambio del *schmelzmuster* en la historia evolutiva.

7.5- CONCLUSIONES.

Como menciona Hwang (2011), la presencia de esmalte de cristales paralelos es recuperada como plesiomórfica tanto para Sauropodomorpha como para Theropoda, gracias al esmalte puramente de cristales paralelos de *Coelophysis*, y el esmalte de cristales predominantemente paralelos de *Plateosaurus* (también presentando unidades columnares incipientes). Con la consideración de *Manidens* como especie del grupo más basal dentro de Ornithischia, podrían plantearse algunas hipótesis sobre el estado ancestral también en Ornithischia. La presencia de unidades columnares incipientes es compartida con *Plateosaurus*, pero en *Manidens* éste es el tipo dominante en vez de cristales paralelos (Sander, 1999). La presencia de parches de esmalte de cristales paralelos y divergentes sin formar unidades es similar a *Coelphysis*. Finalmente, la ausencia de una BUL es similar a *Coelophysis* y *Plateosaurus*. Podría considerarse, entonces, que el esmalte de cristales paralelos y la ausencia de una BUL se corresponde al estado ancestral dentro de Dinosauria (Hwang, 2011), y Saurischia y Ornithischia debieron haberse diferenciado de un tipo similar. Con esta interpretación, el esmalte en Theropoda muestra una pobre diferenciación del *schmelzmuster* en comparación con los linajes herbívoros. Por otro lado, al considerar el esmalte estructuralmente similar entre *Plateosaurus* y *Manidens*, podría decirse que la diferenciación del esmalte en los dos linajes de herbívoros dentro de Dinosauria (Ornithischia y Sauropodomorpha) podrían

haber partido de un mismo tipo de esmalte (esmalte de cristales paralelos) y sufrieron convergentemente los mismos patrones de complejización del esmalte al desarrollar esmalte de unidades columnares incipientes, estando más desarrolladas en *Manidens*.

La complejidad del esmalte como una característica general parece también ajustarse a la complejidad del diente y no necesariamente a la posición filogenética si se observa un panorama en Dinosauria, mientras que dentro de Ornithischia, existe un claro incremento en la complejización del esmalte desde taxones basales a miembros más derivados de cada grupo (como en *Psittacosaurus* y Neoceratopsia, *Dryosaurus* y Hadrosauriformes), aunque también en esta tendencia incluimos a Ornithopoda no Dryomorpha (Hwang, 2011). La progresiva diferenciación del esmalte columnar en esmalte en olas en Ornithopoda es representado por el pobremente diferenciado esmalte de *Thescelosaurus*, más diferenciado y con límites sinuosos en *Tenontosaurus*, y finalmente en un esmalte en olas rudimentario en *Dryosaurus* y más diferenciado en *Camptosaurus* e Iguanodontoidea (Hwang, 2011). Sin embargo, en Euornithopoda, un estado más primitivo del cual podría haberse diferenciado el *schmelzmuster* de *Thescelosaurus* no había sido descripto hasta el momento. En este panorama y considerando *a priori* la asociación de MPEF-PV 3809 a Cerapoda, la similitud estructural entre Cerapoda n. tax. (Ornithopoda basal) y *Manidens* (Ornithischia basal) es evidente, siendo también un esmalte pobremente diferenciado y estructuralmente primitivo en relación al resto de los linajes de Ornithischia. El esmalte sin BUL, multicapas (cristales paralelos a divergentes con IL en la base y esmalte columnar incipiente, con parches de completo esmalte columnar incipiente), y sin diferenciación de capa externa (en la mayoría del esmalte, aunque suele aparecer en algunos parches) y túbulos esporádicos de Cerapoda n. tax. permite proponerlo como un estado ancestral hipotético del cual el esmalte de *Thescelosaurus* y el resto de los ornitópodos podrían

haberse diferenciado. La diferenciación del esmalte en Ornithopoda, al observar el esmalte en Cerapoda n. tax., *Thescelosaurus* y *Tentontosaurus*, podría ser interpretado como la diferenciación del esmalte desde cristales paralelos a divergentes sin formar agrupaciones (apareciendo en parches en Cerapoda n. tax.), seguido a agrupaciones divergentes incipientes (dominante en Cerapoda n. tax.), el engrosamiento de estas unidades (en *Thescelosaurus*), y la aparición de límites concisos y sinuosos entre unidades divergentes (en *Tenontosaurus*). Finalmente, el arreglo más desordenado de los cristales dentro de cada unidad, con un fuerte empaquetamiento y límites sinuosos entre unidades divergentes formaría el típico esmalte en olas de ornitópodos derivados. Asimismo, las similitudes con Pachycephalosauria y los túbulos esporádicos como en Ceratopsia y Euornithopoda podrían indicar que Cerapoda n. tax. representa la condición ancestral en Cerapoda, de la cual se diferenciaron el resto de los linajes.

La inclusión de *Manidens* y Cerapoda n. tax. a una topología permitiría dar una referencia sobre la microestructura del esmalte en taxones filogenéticamente basales a Ornithischia, y basales dentro de Cerapoda, otorgando evidencias para plantear el estado ancestral del esmalte en estos grupos y contribuyendo al entendimiento de la evolución del esmalte en Ornithischia. Aunque las conclusiones aquí abordadas permiten plantear hipótesis sobre el estado ancestral de la microestructura del esmalte en Ornithischia, y el probable estado ancestral y cambio evolutivo en Cerapoda, éste corresponde solo al primer paso. Queda pendiente la optimización de estos caracteres en una topología utilizando terminales a nivel de especie cuya microestructura del esmalte sea conocida. Finalmente, la exploración del esmalte en Dinosauriformes, Saurischia basales, Sauropodomorpha basales, y otros linajes filogenéticamente basales a Dinosauria es necesaria para plantear el estadío ancestral en la microestructura del esmalte y la evolución del esmalte en Dinosauria y en los linajes más importantes del clado.

CAPÍTULO 8: Análisis filogenético.

8.1- INTRODUCCIÓN

La afinidad filogenética de los especímenes descriptos en esta tesis doctoral fue puesta a prueba usando una versión modificada de la matriz originalmente compilada por Butler *et al*. (2008a). Desde su publicación, subsecuentes modificaciones del set de datos de Butler *et al*. (2008a) fueron realizadas a medida que nuevas especies fueron descriptas y agregadas (*e.g.*, *Fruitadens haagarorum*, *Tianyulong confuciusi*, *Eocursor parvus*, *Yinlong downsii* y *Manidens condorensis* [Butler *et al*., 2011; Pol *et al*., 2011a]). Estas modificaciones también incluyen la reinterpretación de taxones ya incluidos a la matriz considerando la actualización de las descripciones (*e.g.*, *Wannanosaurus yansiensis*, *Micropachycephalosaurus hongtuyanensis*, *Jeholosaurus shanyuanensis* y *Stenopelix valdensis*) y el agregado de nuevos caracteres (Zheng *et al*., 2009; Butler *et al*., 2010, 2011; Pol *et al*., 2011a; Han *et al*., 2012). Muchas de estas modificaciones fueron realizadas en trabajos casi simultáneamente publicados, las cuales fueron mayoritariamente integradas en el análisis filogenético realizado por Butler *et al*. (2011).

La necesidad de la caracterización filogenética de los especímenes descriptos en este trabajo doctoral llevó a la inclusión de nuevos caracteres y nuevas terminales monoespecíficas a la matriz de datos. Durante la caracterización morfológica del espécimen MPEF-PV 3826, el uso de un análisis de agrupamientos para caracterizar diferencias en proporciones entre distintos ornitisquios bípedos de pequeño tamaño permitió notar que las proporciones de los huesos del metapodio mostraban ser conservativas dentro de Heterodontosauridae; en base a esto, se decidió explorar la

existencia de alguna señal filogenética en estas características. Asimismo, la descripción anatómica en detalle del espécimen MPEF-PV 3826 y su comparación con otros heterodontosáuridos y especies dentro de Ornithischia, llevó a la consideración de que algunas de estas características podrían ser compartidas debido a ancestralidad común dentro de Heterodontosauridae. Así, al poner a prueba la afinidad taxonómica del espécimen MPEF-PV 3826, la variación en proporciones entre los metatarsos fue resumida en tres caracteres continuos, y distintos rasgos anatómicos de los metatarsos y los dígitos del miembro posterior que potencialmente serían compartidos solo entre los heterodontosáuridos en otros ocho caracteres discretos. Las nuevas interpretaciones sobre especímenes nuevos y previamente estudiados de especies de Heterodontosauridae realizadas por Sereno (2012) y los caracteres utilizados por el autor en el presentado análisis filogenético, otorgaron una visión anatómica y evolutiva de importancia para resolver las relaciones filogenéticas de la familia. La recodificación e inclusión de *Manidens condorensis* y MPEF-PV 3826 como terminales para poner a prueba su afinidad taxonómica a Heterodontosauridae, permite considerar la inclusión de varios de caracteres descriptos por Sereno (2012) en la matriz aquí utilizada. Fueron agregados 18 de los caracteres definidos por el autor a la matriz de caracteres; asimismo, otras especies de heterodontosáuridos incluidas en este análisis fueron recodificadas a la luz de las nuevas interpretaciones de Sereno (2012). Con el objetivo de plantear hipótesis de relaciones filogenéticas para la tentativa nueva especie Cerapoda n. tax. dentro de Ornithischia, fueron agregados otros caracteres que consideran algunas características morfológicas de la dentición como caracteres potencialmente informativos filogenéticamente (ornamentación del margen en coronas premaxilares y de la mejilla, y la estructura y ornamentación del cíngulo/cíngulos si están presentes). Esto permitió incluir especies que comparten características

anatómicas similares con la dentición del Cerapoda n. tax., las cuales están representadas por dientes aislados con cierta variedad morfológica y restos corpóreos fragmentarios, cualitativamente relacionados a ornitisquios basales (Thulborn, 1973; Bakker *et al*., 1990; Rauhut, 2001). Entre las especies incluidas, la presencia de ornamentación en la superficie del esmalte de las caras de la corona podría ser una característica que diferencia a Cerapoda n. tax. de otros ornitópodos basales, por lo que podrían tener una potencial importancia como característica filogenéticamente informativa. Las modificaciones asociadas a la inclusión de Cerapoda n. tax. incluyeron el agregado de ocho caracteres a la matriz de datos y otros cuatro taxones. Por fuera de Heterodontosauridae, la revisión bibliográfica y de materiales en distintas colecciones nacionales e internacionales permitió la recodificación para los estados de carácter de algunas de las especies incluidas.

En resumen, la matriz de caracteres aquí utilizada corresponde a un set de datos formado por una combinación de caracteres de Butler *et al*. (2011), Sereno (2012) y con modificaciones realizadas por Pol *et al*. (2011a), también considerando nuevos caracteres relacionados al metapodio y la anatomía dentaria, y nuevas especies. Las mencionadas modificaciones fueron realizadas con el fin de poner a prueba la afinidad del espécimen MPEF-PV 3826 y *Manidens* con Heterodontosauridae y del Cerapoda n. tax. dentro de Cerapoda, y de los mencionados especímenes y taxones dentro del contexto de los dinosaurios ornitisquios. La descripción de los nuevos caracteres, en conjunto con el listado completo de caracteres utilizados, la matriz de datos con los estados de carácter para cada taxón y el listado de cambios realizados en *Manidens* y otros taxones incluidos en el análisis filogenético, fueron agregados al Material Suplementario.

8.2- TAXONES AGREGADOS Y CAMBIOS EN LAS CODIFICACIONES

Durante el avance de este trabajo de doctorado, varias especies fueron definidas con base en distintos caracteres diagnósticos. Entre éstas, *Pegomastax africanus* (Sereno, 2012) y *Kulindadromeus zabaikalicus* son de especial interés para ser incluidas debido a su afinidad con Heterodontosauridae y Neornithischia, y por representar parte de la diversidad específica del Jurásico (Sereno, 2012; Godefroit *et al*., 2014). La especie *Drinker nisti* fue considerada por Bakker *et al*. (1990) como cualitativamente más cercano a *Othnielosaurus consors* que a *Hypsilophodon foxii* debido a su anatomía dentaria. Asimismo, las características en la dentición de *Drinker nisti* similares a la putativa especie Cerapoda n. tax. podría resultar en la asociación de ambas especies en la base de Ornithopoda. De manera similar, los taxones *Alocodon kuehnei* y *Phyllodon henkeli*, considerados como especies de afinidad incierta (Sereno, 1991), comparten algunas características con las coronas del Cerapoda n. tax., incluyendo la asignación taxonómica cualitativamente realizada de ornitópodos de pequeño tamaño. Las especies *Drinker nisti* (Bakker *et al*., 1990), *Alocodon kuehnei* y *Phyllodon henkeli* (Thulborn, 1973) fueron codificadas e incluidas como terminales en este análisis.

Las especies *Gasparinisaura cincosaltensis* (Coria y Salgado, 1996; Salgado *et al*., 1997) y *Anabisetia saldiviai* (Coria y Calvo, 2002) fueron recodificadas en base a la revisión bibliográfica y la observación personal de los especímenes. La codificación de los caracteres con número 231, 232 y 233 de la matriz, agregados por Pol *et al.* (2011a; caracteres 228, 229 y 230 en la mencionada publicación) fue revisada en todas las especies incluidas en este análisis, y muchas de las codificaciones cambiadas de acuerdo a la bibliografía. Más aún, fueron realizadas algunas modificaciones en la matriz de datos para las especies *Othnielosaurus consors* (Galton y Jensen, 1973; Galton, 1983,

2006; Pierce, 2006), *Orodromeus makelai* (Horner y Weishampel, 1988; Scheetz, 1999; Norman *et al*., 2004c), *Micropachycephalosaurus hongtuyanensis* (Butler y Zhao, 2009) y *Stenopelix valdensis* (Sues y Galton, 1982; Butler y Sullivan 2009), basados en la revisión de material bibliográfico que describe a las especies. Fueron revisadas las recientes interpretaciones anatómicas hechas por Norman *et al*. (2011), Butler *et al*. (2011; 2012), Han *et al*. (2012) y Sereno (2012) en la descripción de *Jeholosaurus shangyuanensis*, *Heterodontosaurus tucki* y la revisión del linaje Heterodontosauridae. Como resultado de esta revisión, fueron incorporadas estas interpretaciones a la matriz para las especies *Abrictosaurus consors*, *Echinodon becklesii*, *Fruitadens haagarorum*, *Heterodontosaurus tucki*, *Lycorhinus angustidens*, *Tianyulong confuciusi* y *Jeholosaurus shangyuanensis* en una versión actualizada del set de datos originalmente publicado por Butler *et al*. (2011).

Como resultado de esta tesis doctoral, las codificaciones publicadas en la descripción del heterodontosáurido *Manidens condorensis* (Pol *et al*., 2011a), fueron reinterpretadas y nuevamente codificadas con base en nuevas observaciones. Como fue mencionado anteriormente, la putativa nueva especie Cerapoda n. tax. y el material MPEF-PV 3826 asociado preliminarmente a Heterodontosauridae también fueron codificados e incluidos en el análisis filogenético.

8.3.1.1- Consideraciones en MPEF-PV 3826 y Manidens condorensis. — Por las características morfológicas descriptas, es probable que el espécimen MPEF-PV 3826 represente a un pequeño heterodontosáurido, familia a la que la especie *Manidens condorensis* pertenece (Pol *et al*., 2011a). La gran mayoría del material asociado a la especie *Manidens*, como el espécimen MPEF-PV 3826, fueron hallados en la localidad Queso Rayado, en el mismo horizonte. Sin embargo, estos especímenes incluyen restos

esqueletarios distintos, siendo únicamente comparable entre especímenes las vértebras caudales posteriores de MPEF-PV 3826 con la vértebra de posición más caudal del espécimen holotipo de *Manidens* (MPEF-PV 3211), la cual tendría una posición dentro de las primeras nueve vértebras caudales. Con todo esto, el referir al espécimen MPEF-PV 3826 a la especie *Manidens condorensis* podría ser putativo, pero no conclusivo debido a la falta de evidencia esqueletaria comparable entre ambos especímenes. En este análisis filogenético fue incluido alternativamente a *Manidens condorensis* y MPEF-PV 3826 como terminales independientes y formando una única terminal (combinando los caracteres codificados).

8.3.1.2- Lycorhinus, Lanasaurus y NHMUK A100. — La afinidad taxonómica del espécimen NHMUK A100 (antes BMNH A100) y la especie *Lanasaurus scalpridens* a *Lycorhinus angustidens* ha sido debatida hasta la actualidad (Gow, 1975, 1990; Butler *et al*., 2008a; Norman *et al*., 2011; Sereno, 2012). La asignación dudosa se relaciona a la preservación fragmentaria y pobremente informativa de los fósiles. Por un lado, Norman *et al*. (2011) notaron que una problemática similar a la previamente mencionada para los especímenes MPEF-PV 3826 y aquellos asociados a la especie *Manidens condorensis*, ocurre con las especies *Lycorhinus angustidens* (SAM-PK-3606), *Lanasaurus scalpridens* (BP/1/4244 y BP/1/5253) y el espécimen NHMUK A100. Los autores mencionan que no hay evidencias suficientes para correctamente referir a NHMUK A100 a *Lycorhinus* con base en el material fósil preservado, siendo imposible corroborarse que la variación morfológica entre especímenes sea intraespecífica o pueda relacionarse a diferencias de importancia taxonómica. También, los autores consideran que la morfología de las coronas y la fuertemente incidida medialmente hilera de dientes, hacen que *Lanasaurus scalpridens* (BP/1/4244 y

BP/1/5253) sea un taxón valido. Más aún, al compartir la presencia de una cresta fuertemente marcada posicionada distalmente en la cara labial de la corona, y una levemente incidida medialmente hilera de dientes, los autores también consideran al espécimen NHMUK A100 como material referido a la especie *Lanasaurus*. Por otro lado, con base en características compartidas de la dentición y el maxilar, Thulborn (1970a) refiere a NHMUK A100 a *Lycorhinus*, Gow (1990) refiere los materiales BP/1/4244 y BP/1/5253 de *Lanasaurus* a *Lycorhinus*, y Sereno (2012) refiere a NHMUK A100, como a los especímenes referidos a la especie *Lanasaurus*, a la especie *Lycorhinus angustidens*.

En el análisis filogenético realizado por Butler *et al*. (2008a), los autores consideraron al espécimen NHMUK A100 como una terminal independiente, con varios de los caracteres codificados para el espécimen siguiendo la identificación realizada por Thulborn (1970a), quien parece haber equivocado la identidad de algunos huesos del cráneo (*e.g.*, frontal, parietal [Sereno, 2012]). La descripción del espécimen NHMUK A100 junto con la reinterpretación de los elementos craneanos por parte de Sereno (2012), fue aquí seguida para la recodificación del mencionado espécimen. Con base en las descripciones realizadas por Gow (1975, 1990) y Norman *et al*. (2011), fue codificada la especie *Lanasaurus scalpridens* e incluida en la matriz. Finalmente, la especie *Lycorhinus angustidens* fue revisada, con la codificación de la terminal basándose en las descripciones anatómicas únicamente con el espécimen SAM-PK-3606 (Hopson, 1975; Norman *et al*., 2011). Esta matriz considera a los mencionados materiales de NHMUK A100, *Lanasaurus* y *Lycorhinus* como terminales independientes, expandiendo a análisis previos y dando una amplia base empírica para poner a prueba las controversiales afinidades taxonómicas de estos taxones.

8.3- MATRIZ FINAL

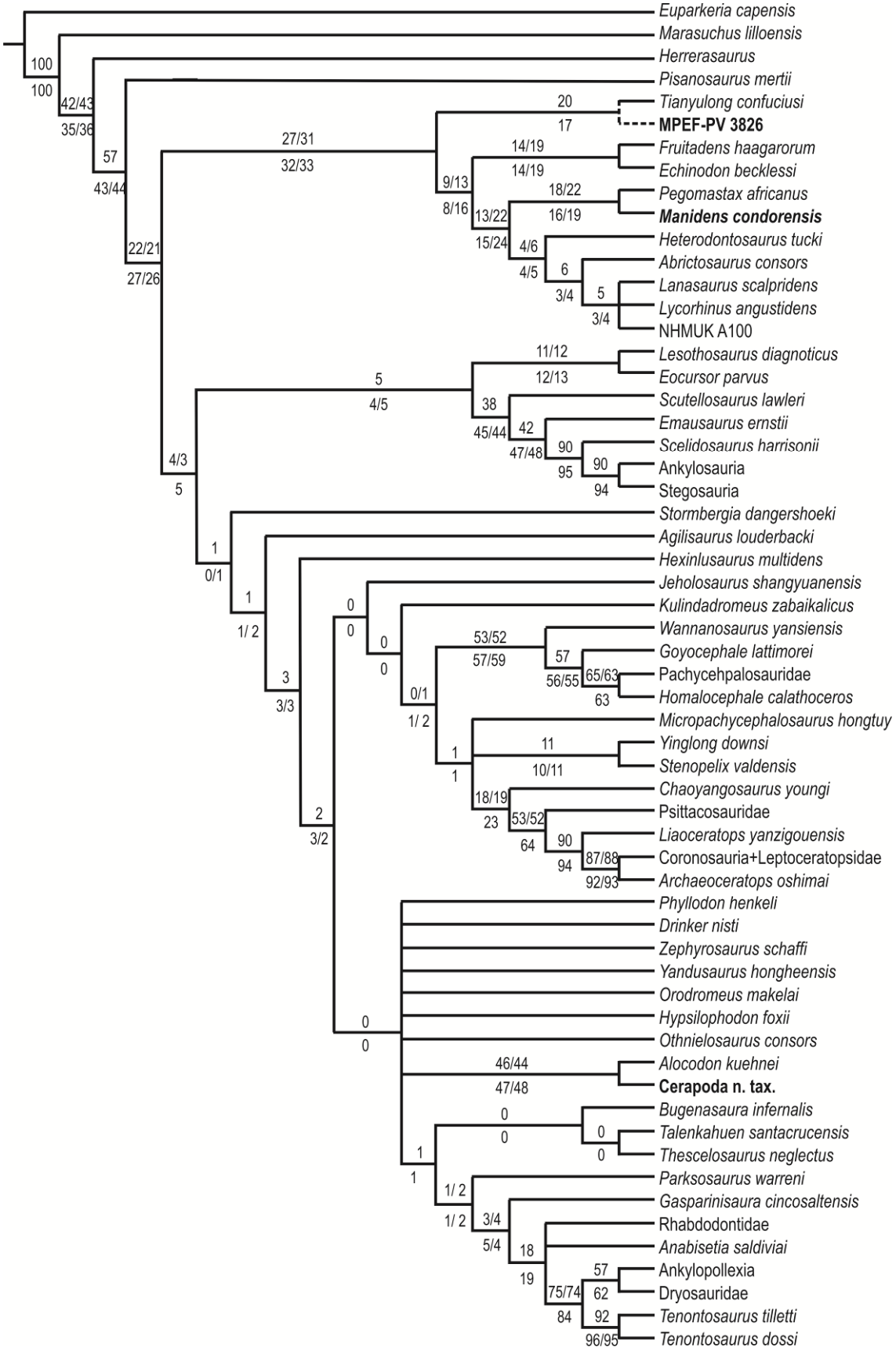
La matriz de datos incluye 227 caracteres de Butler *et al*. (2011), tres caracteres de Pol *et al*. (2011a), otros 18 caracteres provenientes de la matriz de Sereno (2012) y 19 nuevos caracteres. En cuanto a los taxones agregados, el listado de especies consideradas incluye aquellas utilizadas por Pol *et al*. (2011a), con el agregado de las nuevas terminales Cerapoda n. tax. y MPEF-PV 3826 como resultado de este estudio, y el agregado de *Pegomastax, Drinker, Phyllodon, Alocodon, Kulindadromeus* y *Lanasaurus.* Como fuera mencionado, algunos cambios en las codificaciones fueron realizados en varias especies a modo de actualizar lo caracterizado en los últimos años, incluyendo a *Manidens* como resultado de esta tesis, *Abrictosaurus*, *Echinodon*, *Fruitadens*, *Heterodontosaurus*, *Lycorhinus*, *Tianyulong*, *Gasparinisaura*, *Anabisetia*, *Orodromeus*, *Micropachycephalosaurus*, *Stenopelix*, *Othnielosaurus* y *Jeholosaurus* (cambios listados en el Material Suplementario). Esta matriz fue analizada utilizando parsimonia con caracteres igualmente ponderados, en TNT (versión 1.1, Goloboff *et al*., 2008a, b) e incluye 59 taxones y 267 caracteres. Siguiendo a Butler *et al*. (2011), los caracteres 115, 138, 140, 141 y 177 (estos se corresponden a los caracteres 112, 135, 137, 138 y 174 para los mencionados autores), fueron considerados como ordenados. De los nuevos caracteres agregados a la matriz en este trabajo doctoral, el carácter 263 fue considerado como ordenado. Será puesta a prueba la afinidad taxonómica de *Manidens condorensis* (recodificado a la luz de nuevas interpretaciones), del espécimen caracterizado *a priori* como heterodontosáurido MPEF-PV 3826, y del material caracterizado *a priori* como Cerapoda n. tax.. Fue realizada una búsqueda heurística tradicional con 1000 replicas a partir de un árbol obtenido por secuencias de adición al azar (RAS) y utilizando un algoritmo de intercambio múltiple de ramas de bisección-

reconexión de árboles (TBR), seguido por una segunda ronda de TBR. Para medir el soporte de cada nodo en el consenso estricto y reducido de los árboles más parsimoniosos obtenidos fueron utilizadas dos metodologías de remuestreo, bootstrap y jackknife. El bootstrap generó "pseudoréplicas" del set de datos con un muestreo al azar de caracteres con reposición del tipo estándar. El jackknife generó subsets de los datos originales con un 36% de probabilidad de remoción de caracteres. Para ambas metodologías, los árboles más parsimoniosos de estos nuevos sets de datos fueron generados con una búsqueda tradicional y comparados con la topología del consenso estricto y consenso reducido, para ambas matrices (con *Manidens* y MPEF-PV 3826 formando una terminal única y terminales independientes). Fueron realizadas 1000 réplicas de bootstrap y jackknife, y las diferencias entre topologías fueron expresadas en frecuencias absolutas. Valores de frecuencia absoluta mayores a 75% son considerados en este trabajo como un buen soporte para el nodo. Los nuevos caracteres agregados en la matriz son detalladamente discutidos en el Material Suplementario.

8.4- RESULTADOS

8.4.1- Resultados generales:

Dos análisis por separado fueron realizados, considerando al espécimen MPEF-PV 3826 y *Manidens condorensis* como terminales independientes y formando una única terminal. Para ambos casos, el número de árboles más parsimoniosos (MPTs) recuperados asciende a 24 MPTs. En el caso de la cantidad de pasos en cada árbol, si se considera a *Manidens* y MPEF-PV 3826 en una única terminal, los MPTs tienen 771 pasos, mientras que si se consideran como terminales independientes, los MPTs tienen 770 pasos. Sin importar que *Manidens* y MPEF-PV 3826 sean considerados como



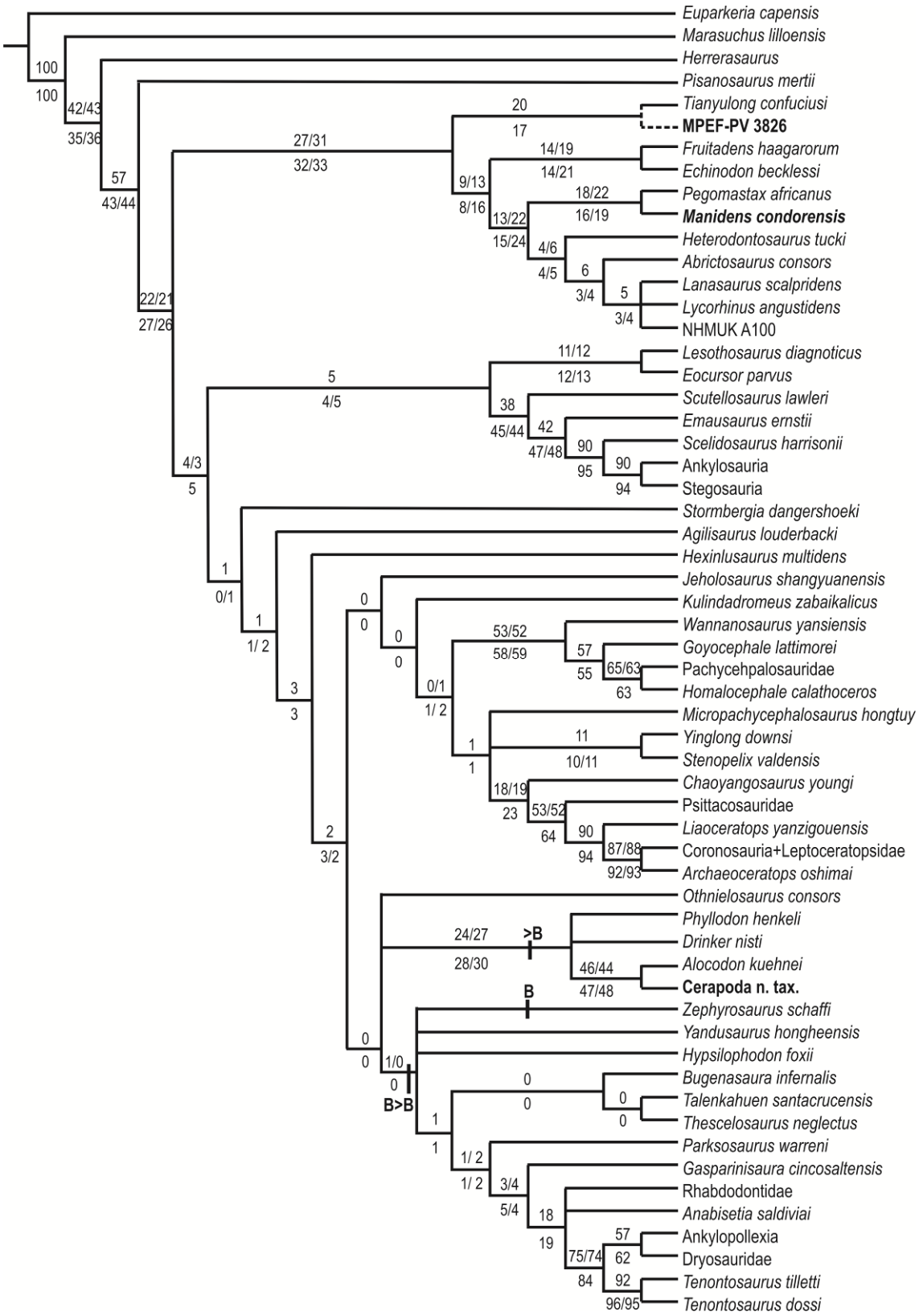
[Figura 8.1- Consenso estricto de los 24 árboles más parsimoniosos recuperados en ambos análisis de máxima parsimonia realizados. Las topologías considerando a *Manidens* y MPEF-PV 3826 como

terminales independientes o por separado son idénticas, variando únicamente en la presencia de MPEF-PV 3826 como terminal. Las frecuencias absolutas de bootstrap y jackknife son presentadas arriba y debajo de cada rama y en la base de cada nodo, respectivamente. Debido a que el consenso de dos análisis es presentado en esta figura, los valores de bootstrap y jackknife son presentados por separado cuando difieren en ambos análisis, el valor de la izquierda corresponde a la matriz donde *Manidens* y MPEF-PV 3826 son terminales independientes, y el valor de la derecha donde componen la misma terminal, separados por una barra.]

terminales independientes o formando una única terminal, el índice de consistencia corresponde a IC= 0.386 y índice de retención IR=0.659, para ambos análisis. Entre topologías, las medidas de bootstrap y jackknife de una u otra matriz, no varían de forma significativa entre el consenso estricto o el reducido, mostrando que la base de la mayoría de los clados interiores está pobremente soportada (>50). La topología general resultante en el consenso estricto (Fig. 8.1) y el consenso reducido (Fig. 8.2) no difiere significativamente de aquella obtenida originalmente por Butler *et al*. (2008a) y sucesivos autores, aunque la inclusión de nuevas terminales al análisis hace que las características compartidas que reúnen distintos linajes varíe de acuerdo a otros trabajos.

8.4.2- Consenso estricto:

A excepción de solo algunas regiones dentro de la topología, el consenso estricto muestra una mejor resolución que estudios previos (*e.g*., Butler *et al*., 2008a; Han *et al*., 2012; Godefroit *et al*., 2014). La recuperación de *Lesothosaurus* y *Eocursor* en la base de Thyreophora no corresponde a la asignación taxonómica comúnmente referida para los mencionados taxones (Ornithischia basales no Genasauria; *e.g*., Norman *et al*., 2004a, Butler *et al*., 2007), pero este resultado pobremente soportado (bootstrap de 5% para ambos análisis y jackknife de 4% / 5%) tampoco escapa de lo común (*e.g.*, Han *et al*., 2012). Asimismo, la recuperación de los taxones *Micropachycephalosaurus*



[Figura 8.2- Consenso reducido de 24 árboles más parsimoniosos, excluyendo a la terminal inestable *Orodromeus makelai*. La ubicación de las terminales excluidas del consenso reducido es informada en B para *Orodromeus makelai*. Los valores de frecuencia absoluta de bootstrap y jackknife fueron expresados como en la figura 8.1]

formando parte de una politomía con *Stenopelix+Yinglong* y el resto de los ceratópsidos en la base de Ceratopsia, comúnmente asociados a Pachycephalosauria, podría deberse al material fósil poco informativo que los representa, por lo que suelen ser considerados como conflictivos (*e.g.*, Butler *et al*., 2008a; 2011; Godefroit *et al*., 2014). El nodo Ceratopsia que incluye a los mencionados taxones muestra un bajo soporte (bootstrap y jackknife de 1%).

La recuperación de *Jeholosaurus* (un Ornithopoda basal, Han *et al*., 2012) y *Kulindadromeus* (un Neornithischia basal, Godefroit *et al*., 2014) como *outgroups* sucesivos a Marginocephalia (Ceratopsia+Pachycephalosauria) no se corresponde con la asociación taxonómica recuperada originalmente en las mencionadas publicaciones. La recuperación de *Kulindadromeus*+Marginocephalia como taxón hermano de *Jeholosaurus* está sostenida por la presencia compartida de un contacto entre el proceso posterolateral del premaxilar y el lacrimal (carácter 10:1, 6 pasos), la ausencia de contacto entre el vómer y el premaxilar (carácter 87:1, 1 paso), y la ausencia completa de ornamentación en las carenas de todas las coronas premaxilares (carácter considerado como ordenado 263:3, 16 pasos). *Kulindadromeus* comparte con Marginocephalia las posteriormente listadas características (10:1, 87:?, 263:3), junto con la presencia de un proceso postacetabular mayor al 35% del largo del ilion (177:2, 6 pasos), un metatarsal 1 robusto y bien desarrollo con una falange 1.1 que se proyecta distalmente más allá del extremo distal del metatarsal II (carácter 214:0, 9 pasos; similar a varios ornitópodos como *Orodromeus, Hypsilophodon*), la presencia de una rama posterior del postorbital dorsoventralmente amplia (carácter 241:1, 6 pasos; considerada por los autores como una autapomorfía de la especie en Neornithischia, y similar a sucesivos taxones anidados desde *Hypsilophodon* en Ornithopoda; Godefroit *et al*.,

2014) y la presencia de un proceso postacetabular del ilion con un ancho dorsoventral cercano a un 30% del largo del mismo, similar al ancho mínimo del proceso preacetabular (carácter 250:1, 4 pasos; similar a *Heterodontosaurus*, *Abrictosaurus* y *Talenkahuen*). Asimismo, los nodos que agrupan a *Jeholosaurus* y *Kulindadromeus* como *stem* Marginocephalia tienen un soporte muy bajo (bootstrap y jackknife de 0%)

Yandusaurus, un ornitópodo considerado como un taxón problemático en una topología (*e.g.*, Butler *et al*., 2008a), comparte una politomía en la base de Ornithopoda con *Zephyrosaurus*, *Orodromeus*, *Hypsilophodon*, *Othnielosaurus*, *Drinker*, *Phyllodon* y el linaje *Alocodon*+Cerapoda n. tax. De los mencionados, solo *Hypsilophodon* corresponde a una especie bien representada. *Othnielosaurus* es una especie erigida con base en múltiples individuos y material aislado, y con un material craneano escaso (Butler *et al*., 2008a), y el resto de las especies están representadas por material fósil fragmentario, incluyendo a *Phyllodon* y *Alocodon* representadas únicamente por dientes aislados. Una politomía en la base de Ornithopoda y que involucra a los mencionados taxones no es un resultado inesperado, considerando los restos corpóreos poco informativos que los representa.

8.4.3- Consenso reducido:

La exclusión *a posteriori* de la terminal más conflictiva del análisis resultó en una topología mucho más dicotómica, siendo esta terminal únicamente la especie *Orodromeus makelai* (Fig. 8.2). La exclusión *a posteriori* de especies consideradas en otras publicaciones como problemáticas no fue necesaria, por lo que *Micropachycephalosaurus*, *Talenkahuen*, *Stenopelix*, *Yandusaurus*, *Othnielosaurus*, *Echinodon*, *Lycorhinus*, *Zephyrosaurus* y *Anabisetia* fueron conservados en el consenso reducido (*contra* Butler *et al*., 2008a; Han *et al*., 2012; Godefroit *et al*., 2014; entre

otros). Existen nodos no resueltos dentro de Heterodontosaurinae, en la base de Ornithopoda y dentro de Iguanodontia. La exclusión de *Orodromeus* no fue suficiente como para que Ornithopoda y Pachycephalosauria sean recuperados como clados monofiléticos, dado que *Jeholosaurus* se encuentra en la base de Marginocephalia, y que *Micropachycephalosaurus* y *Stenopelix* continúan en la base de Ceratopsia. Finalmente, con la recuperación de *Kulindadromeus* como un *outgroup* de Marginocephalia, Neornithischia es recuperado en este análisis como polifilético si se considera la asociación taxonómica original del mencionado taxón.

8.5- DISCUSIÓN

8.5.1- Ornithischia:

El linaje Ornithischia es recuperado como monofilético en este análisis, recuperado con un soporte de bootstrap (consenso estricto y reducido con un 57% de soporte en ambos análisis) y jackknife (consenso estricto y reducido de 43% / 44% de soporte para el análisis considerando a *Manidens* y MPEF-PV 3826 como terminales separadas y en conjunto respectivamente) bajo pero aceptable si se considera que toma valores mucho mayores a otros nodos internos, siendo los valores de jackknife siempre más bajos que los de bootstrap. Las sinapomorfías comunes de todas las topologías incluyen: la presencia de una emarginación bucal de la dentición maxilar (carácter 29:1, 1 paso); el margen anterodorsal del proceso coronoideo formado por el proceso posterodorsal del dentario (carácter 105:1, 2 pasos); la presencia de coronas con forma subtriangular (carácter 118:1, 6 pasos); coronas carentes de curvatura distal (carácter 130:1, 3 pasos); las coronas del dentario y maxilar cercanamente posicionadas o imbricadas (carácter 131:1, 2 pasos); coronas mesiodistalmente expandidas sobre la raíz

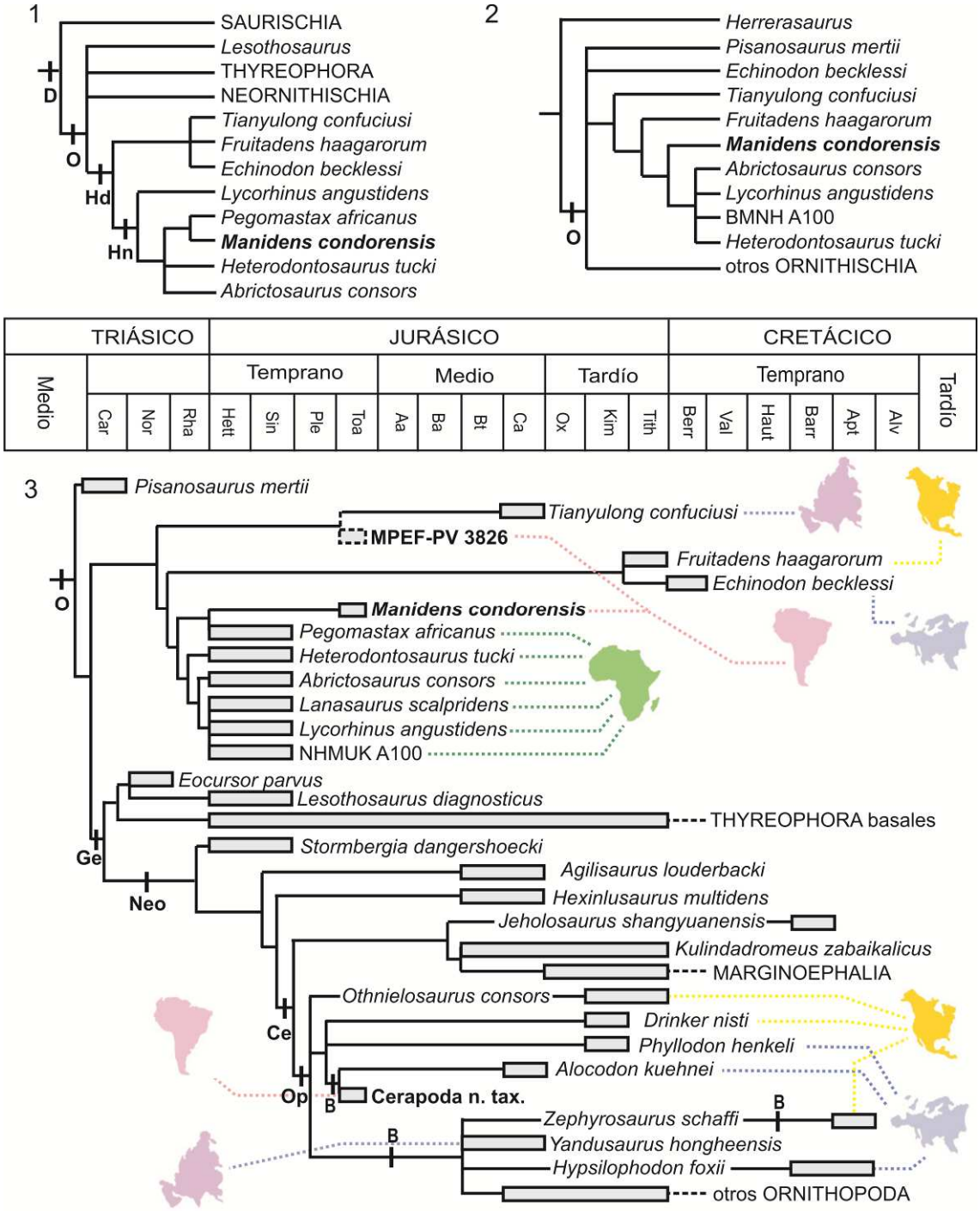
(carácter 132:1, 2 pasos); posición de las coronas más altas en la región media de la dentición (carácter 133:1, 4 pasos); con una relación alto/ancho en las coronas de la región media de la dentición del maxilar y dentario baja, menor a 1.5 (carácter 231:1, 5 pasos). Una revisión general de las topologías obtenidas indica que Ornithischia es recuperado como monofilético en todos los árboles más parsimoniosos, por lo que las mencionadas sinapomorfías del linaje Ornithischia son comunes en todas ellas. La exclusión de *Orodromeus* en el consenso reducido no afecta la topología en la base de Ornithischia en el consenso reducido, siendo igualmente dicotómica y ubicando los linajes más importantes como suelen ser recuperados en otros estudios (*e.g.*, Butler *et al*., 2011; Pol *et al*., 2011a). El nodo Ornithischia posee un soporte aceptable pero bajo (Fig. 8.1-8.2).

8.5.2- Heterodontosauridae:

Todas las especies previamente referidas a Heterodontosauridae están agrupadas conformando un clado monofilético en el consenso estricto y el consenso reducido (Fig. 8.1-8.2), contrario a Pol *et al*. (2011a) y Butler *et al*. (2010), (Fig. 8.3). La ubicación de Heterodontosauridae como primera diversificación de Ornithischia se condice con las hipótesis filogenéticas planteadas posteriores a Butler *et al*. (2008a). Asimismo, Heterodontosauridae es recuperado como monofilético en todas las topologías más parsimoniosas, sin variar el contenido taxonómico pero variando la ubicación de algunas de las terminales internas. El clado Heterodontosaurinae se recupera con la misma composición taxonómica que cuando fuera definido por Sereno (2012), y los taxones basales a Heterodontosaurinae no se agrupan formando un clado colapsado hermano a la mencionada subfamilia (como en Sereno, 2012; Fig. 8.3), sino como sucesivos *outgroups* a la misma. Revisando las topologías más parsimoniosas obtenidas,

el clado Heterodontosauridae es sostenido por 17 sinapomorfías. Éstas son: margen ventral del premaxilar ventralmente desfasado con respecto a la dentición maxilar (carácter 12:1, 3 pasos); presencia de una diastema premaxilar-maxilar (carácter 17:1, 4 pasos); cóndilo lateral mayor al medial en la articulación mandibular del cuadrado (carácter 66:2, 5 pasos); al menos tres coronas en la dentición premaxilar (carácter 115:3, 10 pasos); coronas del premaxilar que incrementan en tamaño posteriormente (carácter 117:199, 4 pasos); presencia de un diente caniniforme alargado anterior en el dentario (carácter 127:1, 4 pasos); tarsal distal medial articulando con los metatarsales I, II y III (carácter 212:2, 8 pasos); extremo distal de la fíbula extremadamente reducido (carácter 228:1, 3 pasos); astrágalo y calcáneo fusionados (carácter 229:1, 2 pasos); fosa nasal subtriangular con márgenes laterales redondeados (carácter 239:1, 3 pasos); dentario de ancho dorsomedial mayor al 25% del largo en la región media (carácter 246:1, 6 pasos); metatarsales proximalmente cosificados entre sí (carácter 252:1, 1 paso); metatarsales fusionados con los tarsales formando un tarsometatarso (carácter 253:1, 1 paso); metatarsales en condición subarctometatarsiana (carácter 255:1, 1 paso); fosas extensoras en el extremo distal de las falanges proximales del miembro posterior (carácter 257:1, 8 pasos); proceso tipo hipotarsal en la región plantar del tarsal distal medial (carácter 258:1, 3 pasos); y un proceso extensor localizado en el extremo distal de la falange III.1 (carácter 259:1, 1 paso). De estos caracteres compartidos, cinco de ellos son únicamente de los heterodontosáuridos entre los Ornithischia (117, 252, 253, 255 y 258). El clado Heterodontosauridae está pobremente soportado, con un valor de bootstrap de 27% / 31% y de jackknife de 32% / 33% para los análisis considerando a *Manidens* y MPEF-PV 3826 como terminales independientes y como terminal única, respectivamente.

Aunque no existen diferencias entre el consenso estricto y el reducido en cuanto al contenido taxonómico y la topología general dentro de Heterodontosauridae en cada análisis realizado, la consideración de *Manidens* y MPEF-PV 3826 como terminales independientes o componiendo una única terminal otorga diferencias entre los análisis. Al considerar a *Manidens* y MPEF-PV 3826 como terminales distintas, se observa la asociación de *Manidens* como taxón hermano de *Pegomastax* (como fuera originalmente propuesto por Sereno [2012]), y a MPEF-PV 3826 formando parte de la primer dicotomía en la base de Heterodontosauridae y como taxón hermano del pequeño heterodontosáurido de china *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009). La recuperación de los taxones hermanos *Tianyulong*+MPEF-PV_3826 tiene un bajo soporte **(**bootstrap de 20% y jackknife de 17%). La siguiente dicotomía separa a los taxones *Fruitadens+Echinodon* (soporte de bootstrap y jackknife de 14% considerando a *Manidens* y MPEF-PV 3826 como terminales separadas y bootstrap de 19% y jackknife de 21% si se consideran como terminal única), del clado netamente gondwánico Heterodontosaurinae. La topología dentro de Heterodontosaurinae recupera al linaje *Manidens+Pegomastax* como hermano de un clado compuesto por heterodontosáuridos sudafricanos (*Heterodontosaurus*, *Abrictosaurus*, *Lycorhinus*, *Lanasaurus* y NHMUK A100), como fuera recuperado por Pol *et al*. (2011a). Los valores de soporte para Heterodontosaurinae (bootstrap de 13% / 22% y de jackknife de 15% / 24%), *Manidens+Pegomastax* (bootstrap de 18% / 22% y de jackknife de 16% / 19%) y el clado compuesto por heterodontosáuridos sudafricanos (bootstrap de 4% / 6% y de jackknife de 4% / 5%) son bajos para ambos consensos y ambos análisis. Entre los heterodontosáuridos sudafricanos, la posición de *Lycorhinus* formando una politomía junto con *Lanasaurus* y NHMUK A100, y con *Abrictosaurus* como taxón hermano de esta politomía, difiere de la topología aquella presentada por Sereno (2012) para



[Figura 8.3- Diagramas filogenéticos más inclusivos para Heterodontosauridae hasta la fecha. 1, topología de Heterodontosauridae obtenida en el consenso estricto por Sereno (2012); 2, topología de Heterodontosauridae obtenida en el consenso estricto por Pol *et al*. (2011a); 3, topología del consenso reducido para ambos análisis (considerando a MPEF-PV 3826 y *Manidens* por separado y como terminal única) con algunos clados nombrados a nivel supragenérico para resumir la filogenia en un contexto temporal y geográfico. El intervalo temporal de cada taxón (barras grises) corresponde al sedimento donde fueron encontrados, y la silueta del continente corresponde al lugar de donde provienen los restos fósiles. Las líneas punteadas indican que el linaje continúa a lo largo de Cretácico. Abreviaturas: Ce,

Cerapoda; Ge, Genasauria; D, Dinosauria; Hd, Heterodontosauridae; Hn, Heterodontosaurinae; Neo, Neornithischia; O, Ornithischia; Op, Ornithopoda. Referencias de B en figuras anteriores, los intervalos temporales no están a escala.]

Heterodontosaurinae, quien recuperó a *Lycorhinus* en Heterodontosaurinae pero como primera dicotomía (Fig. 8.3). Considerando las sinapomorfías de los mencionados grupos, *Tianyulong*+MPEF-PV_3826 comparten 2 caracteres sinapomórficos, como *Fruitadens+Echinodon* (ya que una de las marcadas sinapomorfías corresponde a una entrada faltante [carácter 247:?]), Heterodontosaurinae agrupa taxones con 4 caracteres compartidos (similar al clado compuesto por taxones únicamente sudafricanos), y *Manidens+Pegomastax* comparten solo una característica sinapomórfica. *Fruitadens+Echinodon* comparten la presencia de coronas premaxilares no expandidas por sobre la raíz (carácter 116:1, 2 pasos), que carecen completamente de ornamentaciones marginales (carácter 263:3, 16 pasos), siendo entre los dinosaurios heterodontosáuridos del hemisferio Norte aquellos más cercanos cronoestratigráficamente y geográficamente, en comparación con *Tianyulong* (*e.g.*, Sereno, 2012). Heterodontosaurinae, la subfamilia formada por taxones únicamente gondwánicos (Fig. 8.3), es sostenida por la presencia de las siguientes 4 sinapomorfías: presencia de una diastema distal a la corona caniniforme del dentario (carácter 234:1, 2 pasos); variación del tamaño de la corona a lo largo de la dentición, con las coronas centrales mayores al doble de alto que las anteriores o posteriores (carácter 236:1, 3 pasos); con la cara articular del predentario en el dentario con forma de silla de montar (carácter 244:1, 5 pasos); y el extremo anterior del dentario dorsoventralmente expandido y redondeado (carácter 245:1, 4 pasos). Finalmente, en la subfamilia Heterodontosaurinae, la formación de un clado endémico sudafricano (excluyendo a *Pegomastax*), es sostenido por la presencia compartida de cuatro características, siendo

éstas: esmalte de distribución asimétrica en las coronas de la mejilla (carácter 120:1, 5 pasos); escápula fuertemente expandida distalmente (carácter 155: 0, 5 pasos); facetas de desgaste sistemáticamente desarrolladas en toda la dentición (carácter 225:1, 7 pasos); y proceso postacetabular con un alto dorsoventral mínimo igual al 30% del largo, similar en alto mínimo al proceso preacetabular (carácter 250:1, 4 pasos).

Al considerar a *Manidens* y MPEF-PV 3826 componiendo una terminal compuesta, *Tianyulong* es rescatado como terminal única en la base de Heterodontosauridae en ambos consensos, formando la primera dicotomía dentro de la familia. Asimismo, considerar a *Manidens* y MPEF-PV 3826 como una terminal única no modifica la agrupación con *Pegomastax* como taxón hermano (Fig. 8.1-8.2).

8.5.2.1- Lycorhinus, Lanasaurus y NHMUK A100. — Las tres terminales fueron recuperadas dentro de una politomía como taxones hermanos, compartiendo una reversión del carácter relacionado con la ausencia de una considerable variación de las coronas a lo largo de la hilera de dientes de la mejilla (carácter 236:0, 3 pasos). El agrupamiento de estas tres terminales no tiene en consideración caracteres compartidos entre las mismas mencionadas por otros autores (*e.g.*, hilera dentaria de la mejilla medialmente curvada y cíngulo mesial oblicuamente dispuesto y conspicuo en coronas de la mejilla compartido entre NHMUK A100, *Lanasaurus* y *Lycorhinus*, Sereno, 2012), que de haber sido considerados, podrían haber reforzado esta asignación. La recuperación de las tres terminales como taxones hermanos otorga un pobremente justificado soporte a las hipótesis relacionadas a la asignación taxonómica de *Lanasaurus scalpridens* como material sinónimo de *Lycorhinus angustidens* (*e.g.*, Gow, 1975), así como la asignación del material NHMUK A100 a *Lycorhinus* (*e.g.*, Sereno,

2012). Este clado es recuperado como más cercanamente relacionado a *Abrictosaurus* que a *Heterodontosaurus*.

8.5.2.2- Manidens y MPEF-PV 3826. — El espécimen MPEF-PV 3826 posee siete de las 17 características sinapomórficas de Heterodontosauridae. Estos caracteres corresponden a la presencia de un tarsal distal medial que articula distalmente con los metatarsales I, II y III (carácter 212:2, 8 pasos), metatarsales proximalmente coosificados entre sí (carácter 252:1, 1 paso) y con el tarsal distal medial formando un tarsomentatarso (carácter 253:1, 1 paso), condición subarctometatarsiana (carácter 255:1, 1 paso), fosas extensoras presentes en los cóndilos distales de las falanges proximales de los dígitos del pie (carácter 257:1, 8 pasos), proceso tipo hipotarsal proximodistalmente dispuesto en la cara plantar del tarsal distal medial, sobre el metatarso II (carácter 258:1, 3 pasos), y un proceso extensor localizado dorsalmente en el extremo proximal de la primer falange del dígito III (carácter 259:1, 1 paso). El espécimen MPEF-PV 3826 es recuperado como taxón hermano del pequeño heterodontosáurido basal *Tianyulong*, basado en la presencia de dos sinapomorfías, una proporción del largo del metatarsal IV / metatarsal III similar (carácter 3, continuo), y un tubérculo flexor en las falanges ungueales del pie (carácter 254:1, 1 paso), siendo esta última una característica única de estos dos taxones en Ornithischia. Por otro lado, si se refiere al espécimen MPEF-PV 3826 a *Manidens condorensis* (incluyendo la combinación de la codificación de caracteres, no se observa ningún cambio en la afinidad taxonómica de *Manidens* dentro de Heterodontosauridae, aunque si se observa un leve incremento en los valores de soporte de bootstrap y jackknife (Fig. 8.1-8.2). La relación como taxones hermanos entre *Pegomastax* y *Manidens* recuperada por Sereno (2012) es corroborada en este análisis, sin importar si se trate de *Manidens condorensis*

basado en el espécimen MPEF-PV 3211 y otros especímenes referidos en este trabajo doctoral, o su combinación en la codificación de caracteres con MPEF-PV 3826, sostenida por la presencia compartida de coronas curvadas en la dentición del maxilar y dentario (carácter 130:0, 3 pasos).

8.5.3- Ornithopoda:

Cabe destacar que el linaje Ornithopoda, considerando que *Jeholosaurus* es sistemáticamente categorizado como un ornitópodo, es recuperado como parafilético, debido a la asociación de *Jeholosaurus* a *Kulindadromeus*+Marginocephalia, afectando las comúnmente citadas sinapomorfías del clado Ornithopoda (*e.g.*, Butler *et al*, 2008a; Godefroit, 2014). Por un lado, debido a que Ornithopoda está definido sobre la rama que incluye a los taxones más cercanamente emparentados *a Edmontosaurus* que a *Triceratops*, esta caracterización parafilética previamente mencionada no tiene validez por definición. Por otro lado, Marginocephalia está definido sobre el ancestro común hipotético entre *Triceratops* y *Pachycephalosaurus* y todos sus descendientes, por lo que *Jeholosaurus* y *Kulindadromeus* tampoco integrarían este linaje en los resultados aquí presentados. Se decidió que este análisis no será utilizado para realizar ninguna reasignación taxonómica en *Jeholosaurus* y *Kulindadromeus*, manteniéndose vigentes las hipótesis de afinidad taxonómica previamente establecidas de *Jeholosaurus* como ornitópodo basal (*e.g.*, Han *et al*., 2012) y *Kulindadromeus* como un Neornithischia (Godefroit *et al*., 2014), pese a los resultados aquí presentados.

En el consenso estricto, todos los ornitópodos comparten las siguientes sinapomorfías comunes para el clado: segmentos esternales de las costillas dorsales anteriores fusionados (carácter 148:1, 2 pasos); escápula relativamente corta y amplia (carácter 152:0, 3 pasos); ambas carenas ornamentadas en los dientes premaxilares

(carácter 264:0, 2 pasos); coronas premaxilares con la superficie del esmalte presentando ornamentación de crestas longitudinales pequeñas (carácter 266:1, 5 pasos). Revisando los árboles más parsimoniosos por separado, puede verse que algunas topologías también poseen como sinapomorfía la disposición asimétrica del grosor del esmalte en las caras de la corona (carácter 120:1, 5 pasos).

El nodo Ornithopoda no está resuelto y tiene un soporte del 0% tanto para los valores de bootstrap como para los de jackknife. La topología de los árboles más parsimoniosos recupera a *Othnielosaurus* en la base de Ornithopoda cuando *Orodromeus* está incluido en el linaje compuesto por *Drinker*, *Phyllodon*, *Alocodon* y Cerapoda n. tax. La especie *Orodromeus* se ubica como *outgroup* de *Alocodon*+Cerapoda n. tax., y también en la base del clado de ornitópodos que excluye a las especies más cercanas al Cerapoda n. tax. (*Othnielosaurus*, *Phyllodon*, *Drinker*, *Alocodon*), en donde toma diversos arreglos junto con *Hypsilophodon*, *Yandusaurus* y *Zephyrosaurus*. *Orodromeus* también es repetidamente recuperado como taxón hermano de *Zephyrosaurus* y en algunos casos formando un clado monofilético con el mencionado, *Hypsilophodon* y *Yandusaurus*, como linaje hermano del resto de Ornithopoda excluyendo al clado de especies cercanas a Cerapoda n. tax. La variable disposición de *Orodromeus* en la base de Ornithopoda afecta la topología de esta región en el consenso estricto. La exclusión *a posteriori* de *Orodromeus* permite recuperar un nuevo linaje formado en la base de Ornithopoda, en el cual se incluyen a todas las especies con coronas similares morfológicamente al Cerapoda n. tax. La exclusión de *Orodromeus* no afecta los valores de soporte obtenidos para Ornithopoda.

8.5.3.1- Cerapoda n. tax. en Ornithopoda. — La recuperación del Cerapoda n. tax. en Ornithopoda no está sostenida por los caracteres sinapomórficos que separan a

este clado de Marginocephalia (148, 152, 264, 266), ya que estos caracteres corresponden a entradas faltantes para la especie. Por otro lado, los mencionados caracteres si están codificados en los taxones más informativos *Phyllodon*, *Alocodon* y *Drinker*, con los cuales el Cerapoda n. tax. fue recuperado formando un nuevo linaje en el consenso reducido. La presencia de ambas carenas (mesial y distal) ornamentadas en las coronas premaxilares con mayor ornamentación (carácter 264:0, 2 pasos), y la presencia de ornamentación en la superficie de las coronas premaxilares (carácter 266:1, 5 pasos) corresponden a las características compartidas entre *Drinker*, *Alocodon* y *Phyllodon* con Ornithopoda. En el consenso estricto, Cerapoda n. tax. es recuperado como taxón hermano de *Alocodon* y asociados solo por una característica compartida, la variación del tamaño de los dentículos de los márgenes apicales, siendo el dentículo apical aproximadamente el doble de los más basales, y la correspondiente reducción progresiva cuanto más lejos se ubica el dentículo del ápice (carácter 262:1, 2 pasos). El resto de las especies asociadas a Cerapoda n. tax. son recuperadas formando parte de la politomía en el nodo Ornithopoda. El contenido taxonómico y las sinapomorfías del clado asociado a Cerapoda n. tax. varía si se revisan las topologías de los árboles más parsimoniosos. Cuando *Orodromeus* se ubica dentro del mencionado linaje y como taxón hermano de *Alocodon*+Cerapoda n. tax., se recuperan las siguientes sinapomorfías para este clado: margen del cíngulo labial separado de la cara de la corona (carácter 237:1, 5 pasos); cíngulo más desarrollado de las coronas como una cresta prominente y apicalmente dirigida (carácter 260:2, 1 paso); y márgenes de los cíngulos con ornamentaciones marginales de dentículos o aserraciones (carácter 261:1, 1 paso). Cuando *Orodromeus* no forma parte del linaje de especies asociadas a Cerapoda n. tax. en las topologías más parsimoniosas, la especie *Othnielosaurus* es recuperada como *outgroup* de este linaje, compartiendo con estas especies únicamente

la presencia de un proceso coronoideo pobremente desarrollado (carácter 104:0, 4 pasos), comparable con *Phyllodon* dentro de este clado (Rauhut, 2001). En estas topologías, el clado formado por *Phyllodon*, *Drinker*, *Alocodon* y Cerapoda n. tax. comparte la presencia de crestas de disposición apicobasal pobremente desarrolladas en las caras de las coronas (carácter 121:1, 11 pasos), en conjunto con los caracteres 237:1 y 261:1. En el consenso estricto y el reducido, los taxones hermanos *Alocodon*+Cerapoda n. tax. tienen un soporte de bootstrap de 46% / 44%, y un valor de jackknife de 47% / 48%, mientras que el resto de las especies forman parte del nodo Ornithopoda colapsado en el consenso estricto. En el consenso reducido, *Othnielosaurus consors* se ubica en el nodo Ornithopoda en conjunto con el clado formado por *Phyllodon*, *Drinker*, *Alocodon* y Cerapoda n. tax. y el clado que incluye al resto de los ornitópodos, formando así una politomía en el nodo Ornithopoda. En el consenso reducido, el clado formado por *Phyllodon*, *Drinker*, *Alocodon* y Cerapoda n. tax. muestra un valor de soporte bajo de 24% / 27% en el bootstrap y de 28% / 30% en el jackknife. En este consenso, el colapso en el nodo Ornithopoda es debido a la variable ubicación de *Othnielosaurus*. La exclusión a posteriori de las terminales *Drinker*, *Alocodon* y *Phyllodon* del análisis no afecta la posición de Cerapoda n. tax. a Ornithopoda en el consenso estricto, aunque este nodo se encuentra colapsado e incluyendo las comúnmente llamadas especies de "Hypsilophodontidae" (*i.e.*, *Othnielosaurus*, *Orodromeus*, *Hypsilophodon*, *Zephyrosaurus* y *Yandusaurus*).

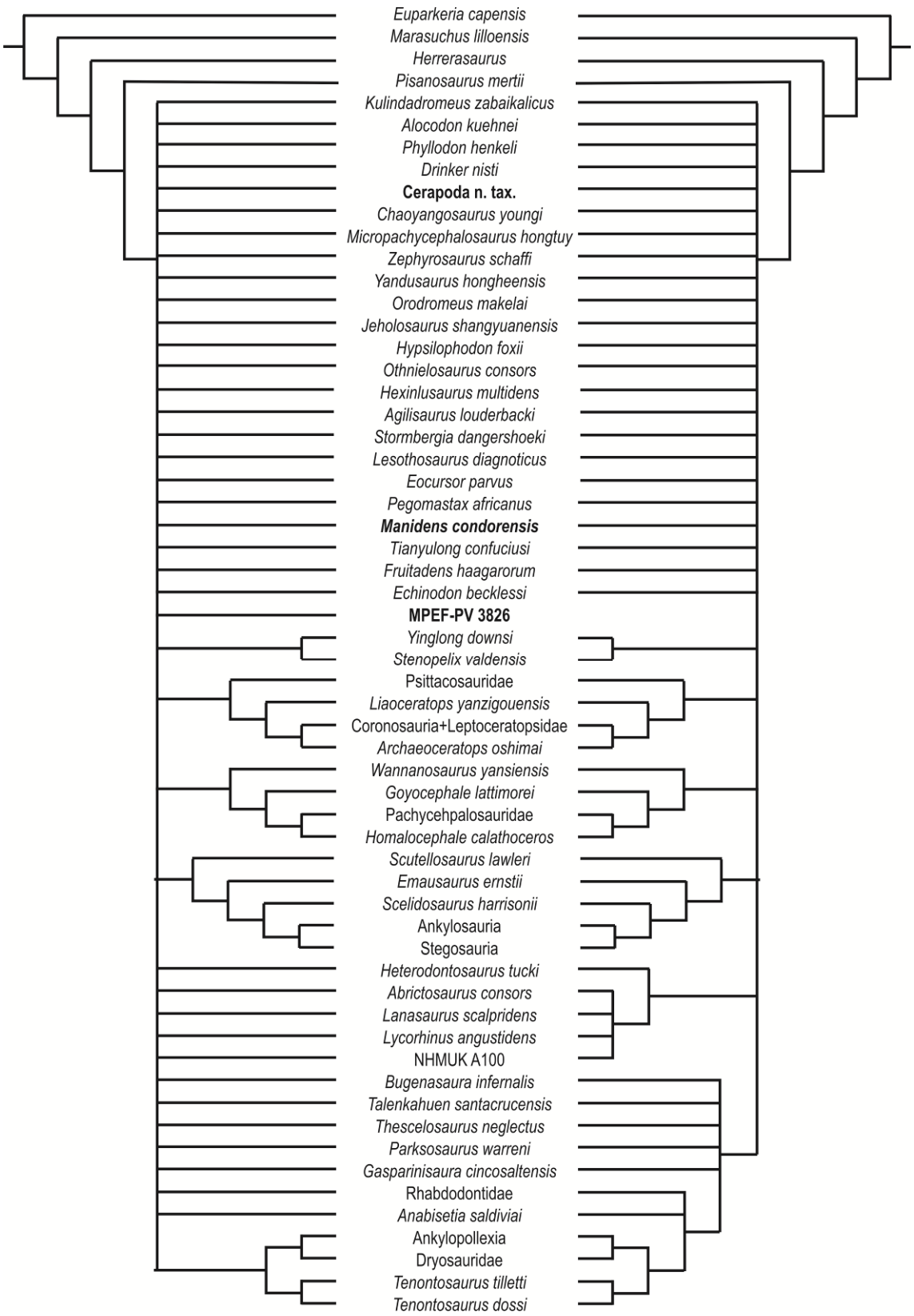
8.5.3.2- Afinidad de las especies Drinker, Alocodon y Phyllodon a Ornithopoda.— Con la descripción de nuevos caracteres y la inclusión de *Drinker*, *Alocodon* y *Phyllodon* dentro de la matriz filogenética, los resultados aquí presentados corresponden a la primera caracterización filogenética con base en un análisis de

máxima parsimonia de estos taxones. Como Bakker *et al*. (1990) habían mencionado originalmente y basados en su anatomía, *Drinker* fue recuperado como una especie de ornitópodo basal ("hypsilofodóntido") más cercanamente emparentado a *Othnielosaurus* que a *Hypsilophodon*. De la misma forma, *Phyllodon* y *Alocodon*, dos especies inicialmente referidas a ornitópodos basales ("hypsilofodóntidos"), fueron también recuperadas bajo las mismas hipótesis de afinidad planteadas con base en su anatomía dentaria (Thulborn, 1973; Rauhut, 2001). Por otro lado, el agrupamiento de estas especies junto con Cerapoda n. tax. para formar un linaje en la base de Ornithopoda corresponde a una hipótesis innovadora. Este agrupamiento de las mencionadas especies indica que la presencia de cíngulos ornamentados corresponde a una característica plesiomórfica en Ornithopoda, encontrada en especies de América del Sur, Europa y América del Norte, teniendo así implicancias a nivel taxonómico, evolutivo y paleobiogeográfico.

8.5.4- Caracteres agregados:

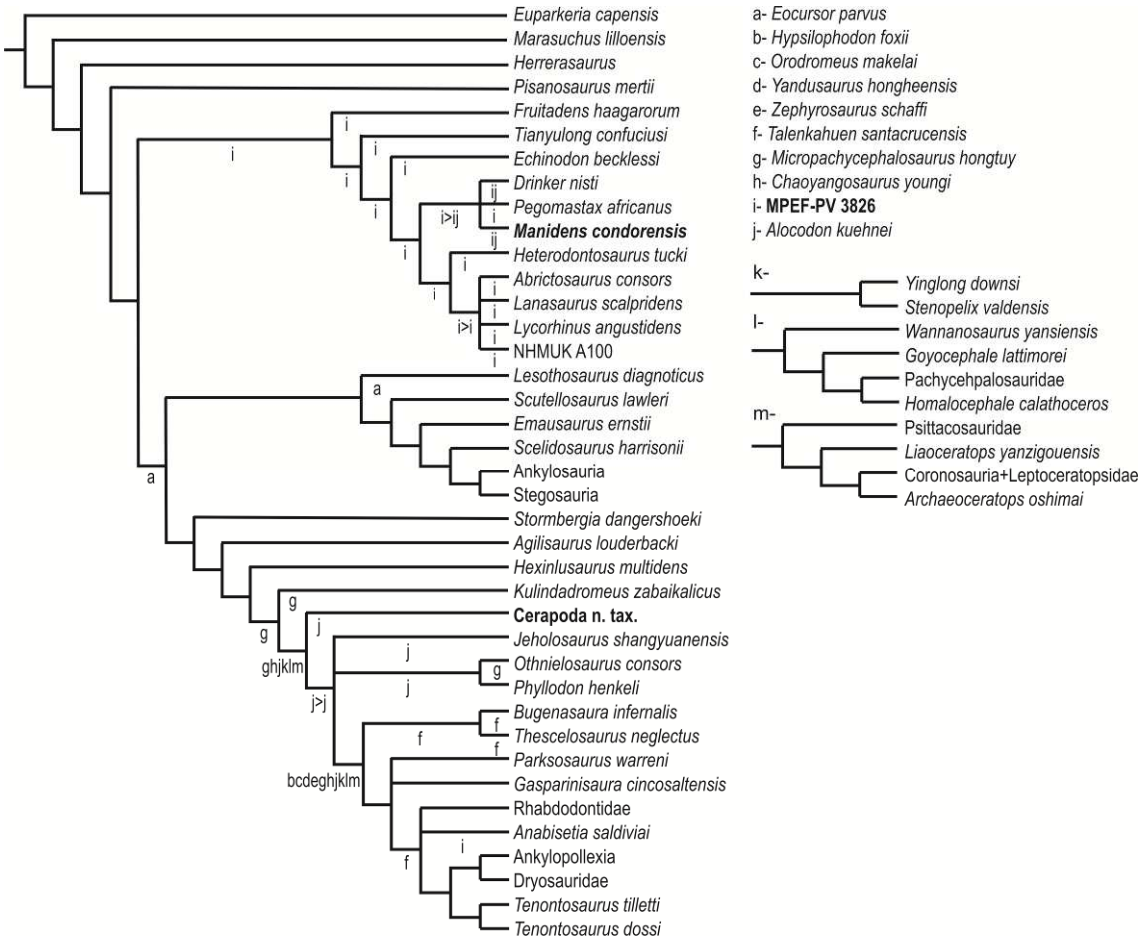
Para poner a prueba el efecto de los nuevos caracteres en la matriz sobre los taxones agregados y la topología obtenida, un tercer análisis fue realizado excluyendo estos caracteres de la matriz.

Como resultado de esta exclusión, y sin ahondar en caracteres sinapomórficos ni soportes, la nueva búsqueda obtiene 1260 MPTs con 632 pasos en la primera búsqueda a partir de un único RAS y realizando múltiples TBR pasos para aquel análisis donde *Manidens* y MPEF-PV 3826 son terminales separadas. Una segunda pasada de TBR en este análisis alcanza el límite de 10000 árboles más parsimoniosos con 632 pasos. Al considerar a *Manidens* y MPEF-PV 3826 conformando una única terminal, se obtienen 780 y 1782 MPTs con 632 pasos en la primera búsqueda de RAS+TBR y en el segundo



[Figura 8.4- Consensos estrictos de los 24 árboles más parsimoniosos obtenidos al excluir los caracteres incorporados en este trabajo doctoral. A la izquierda se ubica la topología del consenso estricto del

análisis considerando a *Manidens* y MPEF-PV 3826 como terminales distintas, a la derecha aquel análisis donde *Manidens* y MPEF-PV 3826 componen una única terminal.]

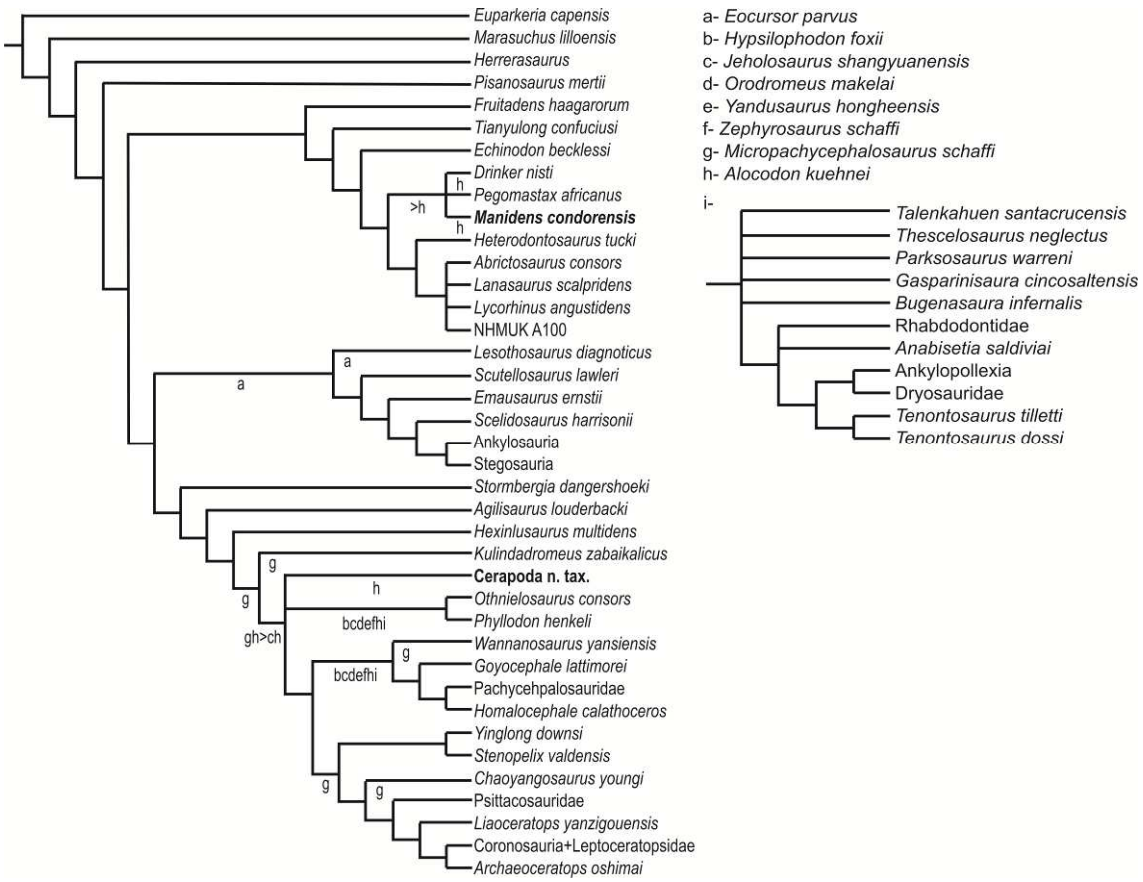


[Figura 8.5- Consenso reducido del análisis que excluye a los caracteres agregados a la matriz como resultado de este trabajo doctoral, donde *Manidens* y MPEF-PV 3826 componen terminales independientes.]

TBR, respectivamente. Las topologías del consenso estricto y el reducido difieren significativamente a aquellas obtenidas al considerar todos los caracteres presentados, así como también difieren significativamente si se considera o no a *Manidens* y MPEF-PV 3826 como terminales independientes.

En el consenso estricto de ambos análisis, Ornithischia es recuperado como un clado monofilético, aunque solo los clados más derivados del linaje son recuperados

como dicotómicos, mientras que el resto compone una gran politomía en el nodo Ornithischia (Fig. 8.4). Los taxones excluidos en cada uno de los análisis realizados depende de la consideración de *Manidens* y MPEF-PV 3826 como terminales separadas o formando la misma terminal. En estas topologías, *Kulindadromeus* es recuperado como un Neornithischia (como en Godefroit *et al*., 2014), así como también Cerapoda n. tax. La recuperación de *Manidens* como taxón hermano de *Pegomastax* no es afectada con las consideraciones aquí tomadas, aunque ambos taxones forman una politomía con *Drinker nisti*, terminal ubicada dentro de Heterodontosaurinae. En Heterodontosauridae, *Fruitadens*, *Tianyulong* y *Echinodon* son recuperados como sucesivos outgroups en la base de Heterodontosaurinae. Finalmente, *Phyllodon* y *Othnielosaurus* son recuperados formando una politomía con *Jeholosaurus* en la base de Ornithopoda o Marginocephalia, dependiendo del análisis (Fig. 8.5-8.6).



[Figura 8.6- Consenso reducido del análisis que excluye a los caracteres agregados a la matriz como resultado de este trabajo doctoral, donde *Manidens* y MPEF-PV 3826 componen una única terminal.]

8.6- CONCLUSIONES FILOGENÉTICAS

Aunque el espécimen MPEF-PV 3826 carece de caracteres diagnósticos como para distinguirlo de *Manidens* o referirlo a esta especie, tanto los caracteres discretos como los continuos relacionan a este espécimen a la familia Heterodontosauridae, con algunas características derivadas presentes en el pequeño heterodontosáurido basal *Tianyulong*. Considerar al espécimen MPEF-PV 3826 como material que representa a *M. condorensis* podría incrementar el conocimiento anatómico de la especie, pero no afecta la posición filogenética de este taxón, siendo recuperado como taxón hermano de *Pegomastax*, como fue propuesto por Sereno (2012). No hay evidencia directa para identificar a MPEF-PV 3826 como *M. condorensis*, solo el pequeño tamaño corporal y el hecho de que fueron colectados de la misma localidad y horizonte. En base a esto, se concluye que el espécimen MPEF-PV 3826 es un individuo pequeño perteneciente a la familia Heterodontosauridae que podría posiblemente ser identificado como *Manidens condorensis*. La agrupación de *Lycorhinus angustidens*, *Lanasaurus scalpridens* y NHMUK A100 como taxones hermanos justifica la hipótesis de referir a todos los especímenes (el holotipo SAM-PK-K3606, los especímenes BP/1/4244 y BP/1/5253, y el material controversial NHMUK A100) a la misma especie, como Thulborn (1970a) y Sereno (2012) mencionaron. Por otro lado, la agrupación de estos taxones tiene un muy bajo soporte, por lo que en este trabajo se toma una posición más bien conservativa al respecto. En relación con los nuevos caracteres aquí agregados, algunos son recuperados como únicos de Heterodontosauridae, seis de los caracteres discretos fueron recuperados como sinapomorfías de la familia (ver más arriba), con el carácter

254 (tubérculo flexor en las falanges ungueales presente) relacionando al espécimen MPEF-PV 3826 con *Tianyulong*. El nuevo carácter 256 (ancho lateromedial en relación con el alto anteroplantar en los cóndilos distales de los metatarsales II y IV; 4 pasos) está en *Marasuchus*, saurisquios basales, sauropodomorfos basales, *Pisanosaurus*, y heterodontosáuridos. La condición derivada se observa en ornitópodos basales y ankylopolexios. La presencia de cóndilos lateromedialmente amplios en los metatarsales II y IV es entonces una característica plesiomórfica en Dinosauria presente en heterodontosáuridos (también en MPEF-PV 3826) que soporta su posición filogenética en la base de Ornithischia. Una reversión a la condición plesiomórfica se observa en algunos linajes (*e.g.*, psittacosáuridos, ceratópsidos, tireóforos, paquicefalosáuridos). Como otras características morfológicas en el miembro posterior (*i.e.*, huesos robustos formando un miembro posterior columnar, metatarsos internos cortos y subiguales, dígitos cortos con falanges discoidales, etc.), la reversión al carácter plesiomórfico en linajes de ornitisquios de tamaños corporales mayores podría estar respondiendo a exigencias biomecánicas.

La recuperación de *Drinker*, *Alocodon* y *Phyllodon* dentro de Ornithopoda y compartiendo la posición basal con otros ornitópodos de pequeño tamaño (antes comúnmente llamados “hypsilofodóntidos”) se condice con las hipótesis *a priori* presentadas en las descripciones originales (Thulborn, 1973; Bakker *et al*., 1990; Rauhut, 2001; Norman *et al*., 2004c). En este análisis filogenético se propone una asociación filogenética a Ornithopoda basal para los mencionados taxones, la cual está sostenida por caracteres relacionados a la dentición (ver más arriba). La recuperación de Cerapoda n. tax. como un ornitópodo basal en este análisis, también permite proponer esta afinidad taxonómica para la especie mencionada. El agregado de caracteres relacionados con la dentición fue crucial para la asociación de estas especies a la base

de Ornithopoda. Mientras que la presencia de ambos márgenes con ornamentaciones y una superficie texturada en las coronas del premaxilar corresponden a dos caracteres recuperados como nuevas sinapomorfías para Ornithopoda (lo que permitió relacionar a *Drinker*, *Alocodon* y *Phyllodon* a Ornithopoda), la presencia de una cresta cingular distinguida y separada de la cara de la corona con ornamentación compuesta por dentículos y/o aserraciones conformaron las sinapomorfías que forman un nuevo linaje en la base de Ornithopoda, en donde es recuperado Cerapoda n. tax.

En un contexto biogeográfico y bioestratigráfico, puede observarse que gran parte de las especies de Heterodotosauridae y el clado formado por las especies asociadas a Cerapoda n. tax., fueron recuperadas en sedimentos del Jurásico y en formaciones alrededor del mundo (Fig. 8.3). Sin plantear hipótesis acerca de patrones y tiempos de especiación para estos linajes, puede verse que estos linajes de pequeños orntisquios jurásicos están pobremente representados en el registro fósil y parecen haber tenido una buena distribución a nivel mundial. Una visión general permite pensar que tanto para los heterodontosáuridos como para el linaje asociado a Cerapoda n. tax., el ancestro común hipotético para cada linaje podría haberse diversificado en Gondwana, para luego dispersarse hacia el hemisferio Norte a mediados del Jurásico (Fig. 8.3). Ambos linajes plantean un desafío interesante para trabajar en patrones y tiempos de especiación para un intervalo temporal tan pobremente representado y al mismo tiempo tan importante para entender la subsiguiente diversificación del resto de los linajes de Ornithischia en el Cretácico.

La inclusión de los caracteres que fueron utilizados para clasificar los taxones agregados en este trabajo doctoral afectan no solo la posición de los mencionados taxones, sino que también tienen su efecto en las topologías posibles de los árboles más

parsimoniosos, la topología general de los consensos estrictos, y en la recuperación de taxones inestables que son excluidos en los consensos reducidos.

CAPÍTULO 9: Discusión.

Durante el desarrollo de esta tesis doctoral, las diversas metodologías utilizadas en cada capítulo para compensar la descripción morfológica de los especímenes, dieron paso a un mejor entendimiento anatómico y comparativo del material descripto, pero también llevó a la necesidad de plantear una sección de discusión para cada uno de ellos (exceptuando los capítulos 1, 2 y 6). Muchas temáticas fueron independientemente abordadas en cada capítulo, pero todavía queda pendiente una integración global de toda la información desarrollada. Básicamente, la siguiente discusión busca relacionar los temas descriptos por separado haciendo hincapié en las hipótesis que fueron planteadas al inicio de este trabajo. De esta forma, en la siguiente discusión serán abordadas aquellas temáticas de importancia desarrolladas en cada capítulo de forma integradora de manera de corroborar, fundamentar o rechazar las hipótesis de trabajo.

9.1- Hipótesis 1: • Más del 50% de los materiales de Ornithischia de la Formación Cañadón Asfalto pertenecen a *Manidens condorensis*.

Abordando al material fósil aquí descripto de una forma ilustrativa, de los 30 especímenes incluidos en este trabajo de doctorado, 17 pueden correctamente asignarse a la especie *Manidens condorensis* (un 56.7% de los especimenes). Entre estos 17 especímenes podemos encontrar al holotipo de la especie *Manidens condorensis*, el nuevo espécimen recuperado de la localidad Sitio Frenguelli, un ilion aislado de un individuo juvenil y 14 dientes aislados, incluyendo a tres coronas utilizadas para corte y una corona extensamente desgastada asociada a esta especie. Los 30 especímenes

descriptos en este trabajo suman un total de 67 piezas por separado, de las cuales once piezas y nueve cortes histológicos componen el holotipo de la especie *Manidens*, que en conjunto con el resto del material aislado previamente mencionado, suman 36 piezas asociadas a *Manidens* (un 53.7% de las piezas estudiadas).

A excepción del ilion aislado referido a un individuo juvenil, el resto de los materiales fósiles referidos a *Manidens condorensis* poseen dientes asociados o incluyen únicamente dientes aislados. Mientras que el ilion aislado MPEF-PV 10867 es referido a la especie *Manidens* con base en sus características morfológicas (*e.g.*, pedúnculo púbico más largo que el pedúnculo isquiático del ilion), el resto de los materiales son asociados a la especie debido a la morfología de las coronas (ya sea coronas aisladas o asociadas). Como Pol *et al*. (2011a) definieron, y Becerra *et al*. (2014) luego mencionaron, la presencia de una cavidad mesial en conjunto con dentículos de similar tamaño distribuidos de forma asimétrica en la corona, con el dentículo más mesial dispuesto por encima de la cavidad mesial y eventualmente la preservación de crenulaciones del esmalte en el margen de corte de los dentículos y facetas de desgaste en la base y ápice de la corona son características autapomórficas de la especie *Manidens*. Estas características fueron observadas en las coronas aisladas referidas a la especie por Pol *et al*. (2011a) y Becerra *et al*. (2014), las cuales fueron aquí nuevamente abordadas para describir la dentición de *Manidens*. Asimismo, algunas de estas características fueron también observadas en el material MPEF-PV 10866 que compone una corona extensamente desgastada, y aquellas coronas designadas a cortes MPEF-PV 10862, MPEF-PV 10863 y MPEF-PV 10865. Finalmente, el espécimen MPEF-PV 3808 de la localidad Sitio Frenguelli es asociado a la especie *Manidens condorensis* también por las características anatómicas de su dentición, en donde la presencia de crenulaciones en el esmalte, una cavidad mesial y dentículos de tamaño

subigual dispuestos de forma asimétrica en los márgenes de la corona dan soporte a esta asignación. Sobre este espécimen, la dentición preservada en el mismo también otorgó nueva información acerca de las primeras posiciones de la hilera dentaria postcaniniforme, así como nuevos datos sobre la reposición dentaria, algo aquí abordado para *Manidens*, y solo recientemente descripto para Heterodontosauridae (*e.g.*, Norman *et al*., 2011; Butler *et al*., 2012; Sereno, 2012).

De esta forma, en base a las características autapomórficas previamente publicadas relacionadas a la dentición de *Manidens* (Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2014), puede correctamente asignarse a la especie *Manidens condorensis* a la gran mayoría de los especímenes recuperados en la Formación Cañadón Asfalto, asociados a esta especie por las características de su dentición.

9.2- Hipótesis 2: • Otros materiales fósiles de la Formación Cañadón Asfalto se diferencian morfológicamente de *Manidens condorensis* y pueden ser asignados a un nuevo genero y especie de Cerapoda.

De los 30 especímenes aquí descriptos provenientes de la Formación Cañadón Asfalto, 13 de ellos no pueden correctamente asociarse a la especie *Manidens condorensis*. Entre ellos, un maxilar articulando con otros fragmentos de hueso que preserva una dentición morfológicamente distinta a *Manidens* (MPEF-PV 3809, y cinco coronas aisladas), y otras coronas cuya morfología no puede asociarse a ninguno de los mencionados taxones, componen material morfológicamente distinto a *Manidens*. El espécimen compuesto por metatarsos asociados a falanges de los dígitos del pie y elementos del esqueleto axial caudal (MPEF-PV 3826), no puede diferenciarse de

Manidens de forma congruente, por lo que no será abordado como parte de este objetivo.

El material referible a Cerapoda n. tax. (material holotipo y dientes aislados referidos) muestra una dentición característicamente distinta a *Manidens*, por lo cual es referido a un nuevo taxón. Puede afirmarse que existen diferencias morfológicas en la dentición que son sólidas para diferenciar ambas especies, pero también hay que considerar las similitudes antes de realizar alguna conclusión. *Manidens* y Cerapoda n. tax. comparten la presencia de una cavidad mesial en las coronas asociadas a ambas especies (tanto los holotipos como coronas referidas). Las facetas de desgaste en el ápice y la base características de las coronas de *Manidens*, bien podrían ser producto de la interacción con coronas opuestas con el margen de corte apical y los cíngulos hipertrofiados característicos de las coronas de Cerapoda n. tax., ya que componen dos márgenes de corte para una única corona. El análisis de microestructura del esmalte mostró la existencia de diferencias entre ambos taxones, como la simetría en la distribución del esmalte, desarrollo y proporción de esmalte paralelo e IL, dominancia del esmalte formando unidades columnares incipientes, túbulos, entre otros. Asimismo, ambos esmaltes se componen de una capa muy fina y característicamente plesiomórfica, pudiendo atribuirse las diferencias entre esmaltes a la posición de las coronas en la dentición (*i.e.*, coronas del premaxilar, maxilar y dentario; como fue descripto en un Pachycephalosauridae indet.; Hwang, 2005, 2011). Finalmente, la dentición maxilar de *Manidens* no se conoce con exactitud, como la dentición del dentario de Cerapoda n. tax. En ambos casos, se asume que la dentición no preservada es hipotéticamente idéntica a la dentición opuesta que si está preservada, y en ambos casos se asocia a las coronas aisladas morfológicamente distintas al holotipo pero atribuibles a la especie como pertenecientes a la dentición hipotética no preservada. Esta incongruencia en los

materiales preservados evita que se realice una correcta comparación entre la dentición maxilar de *Manidens* y de Cerapoda n. tax., similar a lo que ocurre entre el material de *Manidens* y el espécimen MPEF-PV 3826. Una metodología que podría irrefutablemente resolver esta incongruencia sería obtener imágenes de la corona en erupción del maxilar en el holotipo de *Manidens condorensis* mediante microtomografías de MPEF-PV 3211. Esta innovadora metodología podría otorgar una idea de la dentición maxilar de *Manidens condorensis* con la reconstrucción en 3D de esta corona completa en erupción sin dañar al holotipo, y finalmente dar evidencias morfológicas plausibles para diferenciar a *Manidens* de Cerapoda n. tax. La reconstrucción en 3D de la dentición y el cráneo completo de *Manidens* quedan pendientes, y aunque existen algunas incongruencias comparativas entre esta especie y Cerapoda n. tax., se infiere que corresponden a especies distintas con base en las diferencias plausibles de su dentición. Las características de la dentición de Cerapoda n. tax. llevaron a asociarlo *a priori* con especies de ornitópodos basales (*e.g.*, *Othnielosaurus*, *Drinker*, *Alocodon*, *Orodromeus*, *Bugenasaura*, entre otros), una asociación sostenida en el análisis filogenético. Aunque queda pendiente hacer una comparación en profundidad entre *Manidens* y Cerapoda n. tax., la conclusión *a priori* de que se trata de dos taxones distintos, en conjunto con las evidencias morfológicas de la dentición y los resultados del análisis filogenético, permiten afirmar que en Cañadón Asfalto existió otro linaje de Ornithischia. Este nuevo linaje para la formación está representado por un espécimen de pequeño tamaño y asociado a un clado de ornitópodos pequeños aparentemente con distribución cosmopolita y acotada al Jurásico, similar a Heterodontosauridae. Cerapoda n. tax. podría estar representando un nuevo linaje de Ornithischia para el Jurásico Temprano - Medio de Patagonia, siendo el primer registro confirmado de un cerápodo del linaje de los Ornithopoda basales.

Por último, la descripción de las coronas aisladas permitió relacionarlas morfológicamente a Ornithischia. Debido a que la anatomía de las coronas aisladas MPEF-PV 3817, MPEF-PV 3819 y MPEF-PV 3822 no se asemeja a la dentición preservada en *Manidens* y Cerapoda n. tax., no son asociadas a las mismas. Ya que este material tampoco es informativo a nivel taxonómico, deben ser referidos a Ornithischia de afinidad incierta.

9.3- Hipótesis 3: • *Manidens condorensis* muestra características craneanas y dentarias intermedias entre condición derivada de *Heterodontosaurus* y la dentición más plesiomórfica de las especies del Hemisferio Norte.

Para abordar comparativamente el desarrollo morfológico y funcional de la dentición y el aparato mandibular de *Manidens condorensis*, serán brevemente comparados rasgos en la anatomía y arreglo de la dentición, anatomía craniomandibular comparativa y finalmente algunas inferencias comparativas del desarrollo de la musculatura mandibular, en el ámbito de Heterodontosauridae.

Como fuera mencionado por Becerra *et al*. (2014; ver Capítulo 1, Introducción), la anatomía dentaria de *Manidens condorensis* agrupa características en su dentición intermedias entre la dentición más plesiomórfica de los taxones del hemisferio Norte y más adaptada a la herbivoría de los taxones sudafricanos. Los taxones del hemisferio Sur (*Heterodontosaurus*, *Abrictosaurus*, *Lycorhinus*), poseen una dentición postcaniniforme de arreglo compacto y con desarrollo de amplias y continuas facetas de desgaste, asociadas a mantener borde de corte afilado y un área de masticación continua a lo largo de toda la dentición, una característica derivada relacionada a la dieta herbívora (Norman y Weishampel 1985; Weishampel y Norman, 1989; Crompton y

Attridge, 1986). Aunque no está muy claro su importancia en la masticación, las coronas postcaniniformes de estos heterodontosáuridos también muestran una fuerte heterodoncia en tamaño y proporciones a lo largo de la hilera dentaria, siendo las coronas de la región media-posterior mayores en alto que aquellas más anteriores o más posteriores (Sereno, 2012). Estas especies también desarrollaron una fuerte emarginación de la dentición, lo que evidencia el desarrollo de mejillas musculares que otorgan espacio en la boca para la masticación (Sereno, 2012), algo común en organismos herbívoros (Galton, 1973b). Una baja articulación mandibular en relación al plano oclusal promueve la distribución equitativa de la presión en las coronas y favorece al rendimiento de la musculatura mandibular (Greaves, 1980), característica observada en los heterodontosáuridos más derivados como *Heterodontosaurus*, *Abrictosaurus* y NHMUK A100 (Sereno, 2012). Asimismo, *Heterodontosaurus* y NHMUK A100 muestran una distribución asimétrica del esmalte en las coronas, observado en linajes más derivados de Ornithischia como Ceratopsidae y Hadrosauridae. La distribución asimétrica del esmalte es una característica derivada que se piensa promueve el desarrollo de facetas de desgaste en la cara oclusal y da más resistencia al margen de corte de la corona, aumentando el área de interacción de coronas opuestas y manteniendo un margen de corte afilado, afectando favorablemente la eficiencia masticatoria. Asimismo, aunque los heterodontosáuridos *Abrictosaurus* y *Lycorhinus* también muestran una dentición de arreglo compacto, solo *Heterodontosaurus* presenta caras planas en donde dientes contiguos apoyan, lo cual incrementa la continuidad del área de ataque en la dentición (Sereno, 2012). En la región temporal, *Heterodontosaurus* posee un amplio desarrollo de regiones de anclaje de la musculatura mandibular, evidenciando así un aparato masticatorio especializado (*i.e.*, cresta sagital prominente, fosa supratemporal amplia, fosa laterotemporal amplia y

con desarrollo prominente de las crestas laterales del la fenestra laterotemporal, fosa y proceso lateral del postorbital bien desarrollados, proceso coronoideo prominente y robusto, fosa mandibular profunda, proceso retroarticular mayor a la fosa glenoidea). Estas características craneanas en heterodontosáuridos derivados componen importantes adaptaciones de la dentición y del cráneo a la herbivoría.

Por el contrario, las especies del hemisferio Norte (*Tianyulong*, *Echinodon*, *Fruitadens*) poseen una hilera dentaria más espaciada, las coronas de la misma hilera dentaria no forman un margen o área continua de ataque para la masticación. La dentición también carece de extensas facetas de desgaste, evidenciando una menor interacción entre coronas opuestas en comparación con las especies del hemisferio Sur. La disposición del esmalte en *Fruitadens* y *Echinodon* fue reportada como simétrica (Sereno, 2012; Butler *et al*., 2012). La heterodoncia en tamaño y proporciones de la dentición postcaniniforme muestra ser menos desarrollada a lo largo de la dentición en estas especies, siendo coronas bajas, subtriangulares y con márgenes denticulados simétricos en toda la dentición (Butler *et al*., 2012; Sereno, 2012). Esta dentición muestra estar bien emarginada y asociada a forámenes neurovasculares abiertos por encima de la misma, características relacionadas a la existencia de mejillas musculares. Esta característica está presente en todos los heterodontosáuridos, pero desarrollada en menor grado en *Echinodon* y *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012; Sereno, 2012). En las especies basales de Heterodontosauridae, la anatomía craneana temporal es desconocida o pobremente preservada, por lo que mucho no puede decirse acerca del desarrollo de la musculatura mandibular (Zheng *et al*., 2009; Butler *et al*., 2012; Sereno, 2012). Aunque puede verse un buen desarrollo del proceso coronoideo por encima de la dentición en *Echinodon* y *Tianyulong*, en esta última se observa que la articulación mandibular no desplazada ventralmente por debajo del plano oclusal de la dentición mandibular.

También, *Tianyulong* posee un proceso retroarticular menor en largo anteroposterior a la fosa glenoidea y una fosa mandibular externa pobremente desarrollada. Estas características evidencian una incipiente adaptación craniomandibular a la dieta herbívora, en comparación con heterodontosáuridos más derivados del hemisferio Sur.

Manidens condorensis presenta una mezcla de características craniomandibulares y dentarias que llevan a considerarlo como un estadío intermedio en adaptaciones al habito herbívoro entre las especies gondwánicas más antiguas y las especies del norte más recientes. Como rasgos basales en la dentición, *Manidens* muestra un desarrollo incipiente y esporádico de las facetas de desgaste, en conjunto con una fina capa de esmalte que varía entre los 10 y 40 µm y de distribución simétrica (característica anteriormente citada como basal en Dinosauria; ver Capítulo7, Microestructura del esmalte), y una emarginación de la dentición existente pero poco desarrollada. Estas características son compartidas con las especies basales en Heterodontosauridae. Por otro lado, *Manidens* muestra similitudes con especies más derivadas dentro de Heterodontosauridae. La dentición anterior está levemente distanciada y la dentición media-posterior cercanamente empaquetada en *Manidens*, formando una imbricación mesiodistal de las coronas dentarias de la región media-posterior y un margen de corte continuo para la masticación. *Manidens* también posee una heterodoncia en tamaño y proporciones en la dentición postcaniniforme que es mayor a las especies del hemisferio norte pero menor en grado de desarrollo a las de Gondwana. Como otros heterodontosáuridos, *Manidens* posee un proceso coronoideo bien desarrollado por encima de la dentición. Contrario a especies basales en Heterodontosauridae, *Manidens* muestra una articulación mandibular bien por debajo de la línea oclusal de la dentición, una extensa pero superficial fosa mandibular externa, una amplia fosa laterotemporal con márgenes laterales prominentes en el escamosal, un

proceso retroarticular que supera en largo a la fosa glenoidea, y una cresta sagital y postemporal bien desarrolladas. Por el contrario, al comparar estas características craneanas con *Heterodontosaurus*, se observa que en *Manidens* están menos desarrolladas. En *Manidens*, la fosa del postorbital es menos profunda y aunque posee un proceso lateral, este no forma una cresta prominente que cubre la fosa lateral del postorbital; la fosa mandibular externa es más superficial; la fosa laterotemporal por encima de la barra intertemporal posee una interrupción intermedia más extensa; la cresta lateral del escamosal es menos prominente; la cresta sagital y la cresta posttemporal parecen también ser menos conspicuas, aunque están pobremente preservadas; y el proceso retroarticular es proporcionalmente más corto y posee rasgos menos prominentes. Estas características craneales indican un buen desarrollo de la musculatura mandibular, que es comparativamente menor a aquel inferido en *Heterodontosaurus* (Norman *et al*., 2011; Sereno, 2012). Asimismo, *Manidens* posee una disposición de los cóndilos del cuadrado en vista dorsal de 11° con respecto al plano transversal del cráneo y una disposición de los cóndilos de 26° en vista posterior del cuadrado. Esta disposición es en ambos casos intermedia entre la orientación plesiomórfica de los cóndilos en el plano transversal al cráneo en vista dorsal y con cóndilos a la misma altura en vista posterior de *Lesothosaurus*, y la disposición derivada de 40° al plano transversal del cráneo y con cóndilos que difieren en altura unos 30° en vista posterior presente en *Heterodontosaurus* (Sereno, 1991, 2012).

En este ámbito evolutivo, *Pegomastax africanus* (el taxón hermano de *Manidens*), compone un registro bastante incompleto de un heterodontosáurido de Sudáfrica, compartiendo diversas características morfológicas con *Manidens* (Sereno, 2012). Como en *Manidens*, las coronas dentarias de *Pegomastax* son más altas en la región media de la dentición en comparación con la región anterior y posterior, con las

coronas significativamente altas en comparación con taxones de dentición plesiomórfica como *Tianyulong*, *Echinodon* y *Fruitadens*. *Manidens* y *Pegomastax* también comparten la presencia de un esmalte simétricamente distribuido y afinado, una imbricación mesiodistal de la dentición que permite una continuidad anteroposterior del margen de corte en la hilera de dientes (la cual es más desarrollada en la dentición media-posterior), la emarginación de la hilera dentaria, y una disposición casi vertical de las facetas de desgaste en las caras de la corona, aunque en *Pegomastax* son más amplias que en *Manidens*. Asimismo, esta especie se diferencia de *Manidens* en características asociadas a la disposición de los dentículos, a la presencia de una cresta primaria más prominente en la dentición del dentario y al tipo de imbricación dentaria. *Pegomastax* muestra un estadío de imbricación dentaria más plesiomórfico en comparación con *Manidens*, habiendo un solapamiento labiolingual de las regiones mesial y distal de coronas adyacentes en vez de una imbricación donde la región distal de la corona anterior se aloja en la región mesial de la corona posicionada posteriormente, más parecido a la imbricación de la dentición posterior en *Lesothosaurus* que a *Manidens* (Sereno, 1991). Con lo dicho, *Pegomastax*, una especie definida únicamente por el material fósil del holotipo, posee características dentarias compartidas con *Manidens* que similarmente componen una mezcla entre características plesiomórficas (*e.g.*, fina capa de esmalte de disposición simétrica) y derivadas (*e.g.*, coronas altas en la región media, imbricación dentaria), siendo aquí también considerado como un estadío intermedio entre las especies del hemisferio Norte y del hemisferio Sur. En este aspecto, la falta de material fósil craneano de la especie *Pegomastax* (solo preserva un predentario, ambos dentarios y parte de un postorbital, aquí asociado más bien a un cuadradoyugal) imposibilita una visión comparativa más profunda para la determinación de otras características craniomandibulares asociadas a

la evolución del aparato masticatorio, la cual es otorgada por el taxón con registro más completo *Manidens condorensis*.

Con lo dicho, *Manidens* presenta características dentarias plesiomórficas y derivadas en conjunto, y características craniomandibulares intermedias entre las especies más basales y derivadas de Heterodontosauridae, así como también un registro estratigráfico intermedio temporalmente entre las especies del hemisferio Norte y del Sur.

9.4- Hipótesis 4: • La caracterización filogenética indica que *Manidens condorensis* se encuentra dentro del clado Heterodontosauridae, estando más cercanamente emparentado con las especies del Hemisferio Sur (Sudáfrica) que con las del Hemisferio Norte (China, Inglaterra y Estados Unidos). Las relaciones filogenéticas del clado Heterodontosauridae recuperan a *Manidens* dentro de un clado endémico del Hemisferio Sur, representando al grupo más derivado de la familia.

Previos análisis filogenéticos recuperan a *Manidens condorensis* dentro de Heterodontosauridae y formando parte de un clado derivado del hemisferio Sur (*e.g.*, Pol *et al*., 2011; Sereno, 2012). La descripción en detalle de la especie otorgó nuevas evidencias que permiten reinterpretar la codificación de la especie en una matriz más extensa que las previamente utilizadas. Cuando se incorpora a *Manidens* a la matriz codificado con la exclusión de la información del miembro posterior otorgada por el espécimen MPEF-PV 3826, *Manidens* se asocia a Heterodontosauridae por cuatro de las 17 sinapomorfías previamente listadas. Estas son: presencia de una diastema premaxilar-maxilar (17:1, 4 pasos); cóndilo lateral mayor al medial en la articulación mandibular del cuadrado (66:2, 5 pasos); presencia de un diente caniniforme alargado

anterior en el dentario (127:1, 4 pasos); y dentario de ancho dorsomedial mayor al 25% del largo en la región media (246:1, 6 pasos). Al considerar a MPEF-PV 3826 en la codificación de la terminal *Manidens condorensis*, se suman otras siete sinapomorfías (212:2, 252:1, 253:1, 255:1, 257:1, 258.1 y 259:1; ver más abajo). Como en análisis previos, *Manidens* es nuevamente recuperado como una especie dentro de Heterodontosauridae.

Asimismo, en Heterodontosauridae, *Manidens condorensis* es recuperado formando parte de un clado que incluye únicamente especies del hemisferio Sur, junto con otras especies provenientes de Sudáfrica. *Manidens* comparte una de las cuatro sinapomorfías de este clado netamente gondwánico, siendo esta la variación del tamaño de la corona a lo largo de la dentición, con las coronas centrales mayores al doble del alto de las anteriores o posteriores (236:1, 3 pasos). Por otro lado, toma un estado ambiguo para el carácter sinapomórfico presencia de una diastema distal a la corona caniniforme del dentario (234:[0 1], 2 pasos), debido a que la diastema observada entre el caniniforme y el primer diente postcaniniforme existe pero está reducida, siendo similar en amplitud a un alveolo. Finalmente, aunque las otras dos sinapomorfías fueron codificadas como entradas faltantes, están codificadas en su taxón hermano *Pegomastax*, siendo estas una cara articular del predentario en el dentario con forma de silla de montar (244:1, 5 pasos), y el extremo anterior del dentario dorsoventralmente expandido y redondeado (245:1, 4 pasos). La codificación de MPEF-PV 3826 formando una terminal única con *Manidens* o por separado no afecta los mencionados caracteres compartidos con el linaje, siendo rescatado como taxón hermano de *Pegomastax* por una única sinapomorfía (130:3). La ubicación de *Manidens* como parte de un clado endémico del hemisferio Sur, con los taxones del hemisferio Norte como múltiples

outgroups del mismo, claramente indica que *Manidens* formaría parte del grupo más derivado dentro de Heterodontosauridae.

9.5- Hipótesis 5: • El taxón representado por el maxilar y dientes aislados, se encuentra dentro del clado Cerapoda, representando un segundo linaje de ornitisquios en Cañadón Asfalto.

En Cerapoda, los especímenes aquí referidos a Cerapoda n. tax. son recuperados dentro de este grupo por la característica compartida con otros cerápodos de crestas apicobasales confluentes con los dentículos marginales (122:1, 3 pasos). Existen otras siete características compartidas entre cerápodos (122:1, 64:1, 141:3, 178:1, 180:1, 201:1, 202:3, 203:1), las cuales fueron codificadas como entradas faltantes en Cerapoda n. tax., pero codificadas para *Othnielosaurus* y *Orodromeus* entre los taxones con los que Cerapoda n. tax. es recuperado. Dentro de Cerapoda, Cerapoda n. tax. es recuperado como un Ornithopoda basal. Aunque no comparte ninguna de las sinapomorfías de Ornithopoda ya que corresponden a entradas faltantes (caracteres 120, 148, 152, 264, 266), estas están codificadas para los taxones con los que Cerapoda n. tax. es recuperado formando un nuevo clado en la base de Ornithopoda. Cerapoda n. tax. forma este linaje con *Phyllodon*, *Alocodon* y *Drinker*, cuyas sinapomorfías dependen de la topología evaluada (ver Capítulo 8, Filogenia). Finalmente, la recuperación de Cerapoda n. tax. dentro de Ornithopoda, retrasa el origen del linaje unos 10 Ma (*e.g.*, *Yandusaurus* fue rescatado de sedimentos datados en Bajociano - Bathoniano), y lleva al origen del linaje Cerapoda y Ornithopoda del Jurásico Medio al Jurásico Temprano, correspondiéndose con el registro más antiguo de Cerapoda.

9.6- Hipótesis 6: • El espécimen MPEF-PV 3826 compone un nuevo registro de la familia Heterodontosauridae.

MPEF-PV 3826, luego de ser incluido en el análisis filogenético como una terminal independiente a *Manidens*, fue recuperado formando parte de Heterodontosauridae y compartiendo siete de las 17 sinapomorfías del linaje, siendo estas: tarsal distal medial articulando con los metatarsales I, II y III (212:2, 8 pasos); metatarsales proximalmente cosificados entre si (252:1, 1 paso); metatarsales fusionados con los tarsales formando un tarsometatarso (253:1, 1 paso); metatarsales en condición subarctometatarsiana (255:1, 1 paso); fosas extensoras en el extremo distal de las falanges proximales del miembro posterior (257:1, 8 pasos); proceso tipo hipotarsal en la región plantar del tarsal distal medial (258:1, 3 pasos); y un proceso extensor localizado en el extremo distal de la falange III.1 (259:1, 1 paso). Estas características diagnósticas compartidas con Heterodontosauridae fueron detalladamente abordadas durante la descripción del espécimen, junto con otras tantas que no fueron incluidas como caracteres en la nueva matriz. Todas las características sinapomórficas compartidas entre MPEF-PV 3826 y el resto de los heterodontosáuridos, corresponden a caracteres modificados o agregados en este estudio, siendo un gran aporte al soporte de Heterodontosauridae dentro de Ornithischia con base en caracteres postcraneanos. Este análisis sostuvo la hipótesis de que MPEF-PV 3826 es un material asociado a Heterodontosauridae, compartiendo características morfológicas con su taxón hermano *Tianyulong* en la base del clado, y asociado al mismo por las proporciones del largo del metatarsal IV en relación al metatarsal III, y la distintiva anatomía de sus falanges ungueales.

Tanto MPEF-PV 3826 como los especímenes que integran el material fósil de la especie *Manidens condorensis*, provienen de la misma localidad y horizonte, y son referidos a Heterodontosauridae, por lo que es probable que MPEF-PV 3826 sea un nuevo espécimen de *Manidens*. Debido a que el registro fósil es incompleto, estos especimenes no pueden correctamente compararse, y no puede relacionarse a MPEF-PV 3826 a la especie *Manidens condorensis* de forma concluyente. Mientras que MPEF-PV 3826 preserva restos del miembro posterior distal y vértebras caudales posteriores, el holotipo de la especie *Manidens condorensis* MPEF-PV 3211 preserva solo la cintura pélvica del miembro posterior, y solo vértebras caudales proximales, siendo ambos materiales imposibles de comparar. Esta falta de material comparable entre especímenes evita que pueda corroborarse con seguridad la afinidad de MPEF-PV 3826 a la mencionada especie, por lo que es igualmente probable que se trate de materiales del postcráneo de *Manidens*, o del material de un nuevo Heterodontosauridae. A causa de esto, se consideró a MPEF-PV 3826 por separado en esta tesis, así como también se incluyó en la matriz como una terminal independiente y como material informativo del postcráneo de *Manidens condorensis*. La consideración de MPEF-PV 3826 como material referido a *Manidens*, y su inclusión en la codificación de esta terminal, no afecta la posición de *Manidens* en la topología.

CAPÍTULO 10: Conclusiones.

La diversidad descriptiva y metodológica de cada capitulo llevó a considerar que el desarrollo de una conclusión al final de este trabajo doctoral que integre todas las temáticas abordadas en cada uno de los capítulos daría lugar a una gran confusión. Así, los temas más importantes de cada capítulo fueron concluidos en los mismos, y el abordaje de una conclusión general y netamente relacionada a los objetivos de esta tesis es aquí presentada. En este capítulo, las conclusiones serán evaluadas siguiendo los objetivos generales y específicos que abrieron el camino del desarrollo de esta tesis, verificando así el cumplimiento de los mismos.

10.1- Conclusiones sobre los objetivos generales:

Contribuir al conocimiento de la diversidad de vertebrados mesozoicos de Patagonia, a través del estudio de la anatomía y diversidad taxonómica de dinosaurios ornitisquios registrados en el Jurásico de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Inferior - Medio) de Chubut, Argentina.

Abordando los objetivos generales de este trabajo tesis doctoral, el estudio en detalle de los especímenes Jurásicos referidos a Ornithischia ciertamente contribuyo al entendimiento en relación a la diversidad de este linaje durante la primera mitad del Mesozoico en Sudamérica. La caracterización en detalle de todos los especímenes referibles a Ornithischia permitió ampliar el conocimiento del linaje para el Jurásico Temprano, evidenciando la existencia de al menos dos linajes representados en la diversidad de pequeños ornitisquios de la Formación Cañadón Asfalto, incluyendo a Heterodontosauridae (*Manidens condorensis*) y Ornithopoda (Cerapoda n. tax.). La

caracterización de *Manidens condorensis* permitió verificar la presencia de características dentarias que lo sitúan como un estadio intermedio entre las formas basales del hemisferio norte y las formas derivadas del hemisferio sur (*e.g.*, Pol *et al*., 2011a; Becerra *et al*., 2014), algo que también se observa en otras características craneales. Entre estas se destacan la orientación del cóndilo articular del cuadrado con estadio intermedio entre la condición plesiomórfica (observada en *Lesothosaurus* [Sereno, 1991]) y la más derivada (*Heterodontosaurus* [Sereno, 2012]), la emarginación de la hilera de dientes (poco desarrollada en comparación con *Heterodontosaurus*), el desarrollo menor en amplitud y profundidad de las superficies de anclaje para diversos paquetes de la musculatura mandibular (*e.g.*, menor desarrollo de la fosa en el postorbital para el anclaje del músculo *adductor mandibulae externus superficialis*, y la presencia de un espacio más amplio entre la fosa del postorbital y la del escamosal para el mismo músculo en comparación a *Heterodontosaurus* [Norman *et al*., 2011]), entre otras. Asimismo, la presencia de coronas dispuestas en una hilera de dientes anteroposteriormente compacta gracias a la presencia de una cavidad mesial denota una característica derivada en la dentición, mientras que la ausencia de extensas facetas de desgaste las cuales están orientadas verticalmente denota un movimiento mandibular más bien poco desarrollado para el procesamiento intensivo de material vegetal. Más aún, la presencia de una capa de esmalte muy fina y cuyos cristales de orientan formando agrupaciones de cristales divergentes sin formar unidades columnares, mezclado con regiones de cristales paralelos a levemente divergentes sin formar agrupaciones también corresponde a una característica plesiomórfica en relación a linajes más derivados. Finalmente, la caracterización de un nuevo espécimen (MPEF-PV 3808) que al portar características autapomórficas de la especie *Manidens condorensis* (*e.g.*, presencia de crenulaciones del esmalte en el margen de los

dentículos, presencia de cavidad mesial, coronas con una característica forma de mano) puede referirse a esta misma, logró ampliar los horizontes conocidos de la especie al agregar nuevas características relacionadas con la dentición, así como también permitió dar cuenta sobre la variabilidad en tamaño de la especie.

La descripción de los materiales que representan al putativo nuevo taxón Cerapoda n. tax. permitió verificar la existencia de al menos dos linajes de ornitisquios que compartían la misma región. En este caso, la dentición de la especie permitió plantear características autapomórficas y una posible diagnosis, y la cuantificación de la longitud del margen cingular expuesto y el área de la faceta de desgaste permitió concluir que estos márgenes cingulares ampliaban de forma significativa la disponibilidad de márgenes de corte, lo cual afectaba directamente a la efectividad mandibular.

La descripción de materiales aislados relacionados a Ornithischia también fue igualmente fructífera. Los metatarsos del heterodontosáurido MPEF-PV 3826 ayudaron a dar énfasis en la importancia de la anatomía del pie como componente informativo para la sistemática filogenética de la familia, para realizar inferencias paleobiológicas de un individuo con bases morfológicas (*e.g.*, capacidad para funcionar como un elemento para agarrar, capturar o desgarrar, adaptaciones para la vida como corredor de tierra o incluso capacidades arborícolas, etc.), y para la estimación del largo corporal. La descripción de coronas aisladas permite ampliar un poco el panorama morfológico en relación al linaje Ornithischia, aunque este material no sea taxonómicamente informativo.

Como fuera previamente mencionado (ver Capítulo 1, Introducción), la diversidad conocida de dinosaurios ornitisquios es extremadamente reducida y fragmentaria para periodos previos al Jurásico Medio. Desde su origen, la diversidad de

Ornithischia hasta el Jurásico Medio incluye únicamente especies de Ornithischia basales, Thyreophora basales, Neornithischia basales, y una mayor diversidad de Heterodontosauridae. Solo *Pisanosaurus mertii* y un heterodontosáurido de Santa Cruz componen el registro más importante a nivel taxonómico para la Argentina, un registro que no se amplia significativamente al considerar otros materiales fósiles de la misma época en America del Sur. La descripción en detalle de los especímenes presente en este trabajo doctoral incrementó considerablemente el conocimiento del linaje Ornithischia como un componente reducido pero importante dentro de la fauna de vertebrados de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Inferior - Medio) de Chubut. Esta nueva información sobre la diversidad de Ornithischia del Jurásico de Patagonia también contribuye al conocimiento del linaje para America del Sur en el Jurásico Temprano - Medio, logrando comparaciones de diversidad con otros continentes y abriendo las puertas a descripciones más inclusivas.

10.2- Conclusiones sobre los objetivos específicos:

10.2.1- Objetivo 1. — Describir en detalle al heterodontosáurido Manidens condorensis en sus aspectos sistemáticos, osteohistológicos y dentarios.

La descripción en detalle de la especie *Manidens condorensis* fue realizada de forma satisfactoria, incluyendo la anatomía general, histología y la microestructura del esmalte en las coronas de la especie. Nuevos materiales fueron referidos concluyentemente a la especie, incluyendo elementos del cráneo y postcráneo (MPEF-PV 3808 y MPEF-PV 10867), y coronas aisladas utilizadas para corte (MPEF-PV 10862, MPEF-PV 10863 y MPEF-PV 10865). Este nuevo material referido permitió ampliar los horizontes descriptivos con la comparación individuos de distinto tamaño,

variaciones ontogenéticas y la realización de secciones dentarias. La evaluación comparativa de las mediciones tomadas en el espécimen holotipo (MPEF-PV 3211) y los especímenes referidos a la especie (MPEF-PV 3808 y MPEF-PV 10867) permitió verificar la variación en tamaño para la especie *Manidens condorensis*. Las características histológicas llevaron a concluir en el estadio ontogenético sexualmente inmaduro para el espécimen MPEF-PV 3211 (holotipo de *Manidens condorensis*). La evaluación de la microestructura del esmalte en *Manidens* corresponde a la caracterización de este tipo en la especie más basal de ornitisquio hasta la fecha, y permitió establecer hipótesis sobre el estado plesiomórfico del esmalte en Ornithischia. La descripción comparativa de *Manidens condorensis* en el ámbito de Heterodontosauridae y Ornithischia permitió una más amplia perspectiva de la diversidad anatómica en los mencionados linajes, y estas nuevas interpretaciones llevaron a la revisión de la codificación de *Manidens*, aunque su posición dentro de Heterodontosauridae no varía en comparación a estudios previos (*e.g.*, Pol *et al*., 2011a)

10.2.2- Objetivo 2. — Inferir aspectos paleobiológicos sobre el tamaño corporal, adaptaciones a la herbivoría y mecanica mandibular de Manidens condorensis, mediante estudios anatómicos comparativos y morfoficionales.

Las evidencias fósiles preservadas y el uso de diversos métodos comparativos de trabajo permitieron abordar varios aspectos biológicos de los especimenes analizados. La mecánica mandibular de *Manidens condorensis* y Cerapoda n. tax. fue inferida con base en la disposición y orientación de las facetas de desgaste, concluyendo en ambos casos un movimiento predominantemente ortal con una oclusión alternada de las coronas opuestas. Similares inferencias fueron realizadas en las coronas aisladas

referidas cualitativamente a Ornithischia *incertae sedis*. Debido a la falta de material fósil informativo, el tamaño corporal solo pudo ser inferido como el largo corporal, siendo una inferencia posible para los especímenes MPEF-PV 3211, MPEF-PV 3808, MPEF-PV 10867 y MPEF-PV 3826. Como fuera mencionado, otros aspectos biológicos no relacionados a la oclusión ni el tamaño corporal pudieron ser inferidos dependiendo del espécimen. Con base en las características morfológicas del metapodio del espécimen MPEF-PV 3826, se concluyó con evidencias observacionales que se trata de un individuo de edad avanzada (*e.g.*, coosificación del metapodio, fusión neurocéntrica en vértebras caudales); con base en el análisis histológico puede asegurarse que no se trata de un individuo sexualmente maduro (*e.g.*, ausencia de EFS), aunque sí de un individuo con remodelación y crecimiento de tejido secundario perimedular, más afín a un estadío subadulto; y siguiendo metodologías comparativas con especies actuales y extintas de aves, reptiles y otros dinosaurios no avianos, puede inferirse su probable nicho ecológico como merodeador de suelo con capacidades cursoriales y presunto hábito arbóreo ocasional; con bases comparativas también pudo plantearse hipótesis sobre el largo y alto del individuo (largo 346-486, alto en la cintura pélvica 129-158 mm), siendo posiblemente el Ornithischia más pequeño del mundo. Finalmente, el abordaje comparativo de la anatomía craneana en *Manidens* y la anatomía dentaria en Cerapoda n. tax. permitió concluir sobre diversas adaptaciones y grado de especialización para una dieta herbívora.

10.2.3- Objetivo 3. —Análizar y describir sistemáticamente materiales fósiles incompletos de otros ornitisquios procedentes de la Formación Cañadón Asfalto, con la diagnosis de un nuevo genero y especie de Cerapoda.

El material que no puede ser referido a *Manidens* incluye al maxilar MPEF-PV 3809 (y dientes aislados asociados), el espécimen compuesto por un metapodio y vértebras caudales distales MPEF-PV 3826, y las coronas aisladas asociados a Ornithischia de afinidad incierta. Entre estos, el material fósil de Cerapoda n. tax. se destaca debido a que podría estar representando un nuevo taxón, y un nuevo linaje de Ornithischia para la Formación Cañadón Asfalto. La comparación con otras especies con dentición conocida, y su inclusión en el análisis filogenético dio sostén a estas hipótesis. Este material que posiblemente corresponde a una nueva especie de Ornithischia para la formación muestra características combinadas de forma única y autapomorfías que permiten considerarlo como un nuevo taxón, por lo que fue presentada una diagnosis por combinación de características y características autapomórficas no observadas en ningún otro Ornithischia. La caracterización del material representado por metatarsos y vértebras caudales (MPEF-PV 3826) referible a Heterodontosauridae permitió concluir que comparte caracteres sinapomórficos con la mencionada familia (*e.g.*, proceso tipo hipotarsal en la cara plantar del tarsal distal medial, tarsometatarso coosificado) junto con otras características histológicas y paleobiológicas, aunque no pudo correctamente diferenciarse o asociarse a la especie *Manidens condorensis*. En referencia al resto de las coronas aisladas asociadas a Ornithischia de afinidad incierta, aunque solo una descripción en detalle pudo realizarse, fueron al menos abordadas de forma comparativa en relación al resto de las especies de la Formación Cañadón Asfalto y otros Ornithischia.

10.2.4- Objetivo 4. — Realizar un estudio filogenético cladista de los ornitisquios encontrados en la Formación Cañadón Asfalto que portan características diagnosticas a nivel de especie o familia, siendo estos Manidens condorensis, el

material del nuevo Cerapoda representado por maxilar con dentición y coronas aisladas, y el espécimen compuesto por metatarsos y elementos asociados relacionado a priori a Heterodontosauridae.

Manidens condorensis pertenece a Heterodontosauridae, como fuera caracterizado por Pol *et al*. (2011a). Asimismo, el Cerapoda n. tax. pertenece a Ornithopoda, correspondiéndose a una de las primeras diversificaciones del clado típicamente Jurásico (Becerra *et al*., en preparación). El material de Cerapoda n. tax. predata unos 10 Ma al registro más antiguo de Ornithopoda y Cerapoda, por lo que compone al primer registro del linaje y extiende los linajes fantasmas del resto de las especies de Ornithopoda hacia el Toarciano. El espécimen representado por metatarsos, falanges y vértebras caudales (MPEF-PV 3826) posee características sinapomórficas compartidas con Heterodontosauridae, siendo recuperado dentro de la familia como una de las terminales más basales del clado. De esta forma, gran parte de los materiales fósiles descriptos en esta tesis pudieron ser evaluados satisfactoriamente en un marco filogenético, permitiendo plantear hipótesis de afinidad taxonómica para todas ellas.

10.3- Comentarios finales y trabajos a futuro:

El trabajo en la microestructura del esmalte con *Manidens* y Cerapoda n. tax fue informativo para estos taxones, pero es recomendable analizar el significado evolutivo de la microestructura del esmalte en el ámbito filogenético. Queda pendiente la evaluación de la microestructura del esmalte de forma comparativa con el resto de Ornithischia de los que se conoce esta característica. De esta forma se podrán plantear hipótesis del estado plesiomórfico para Ornithischia y del cambio evolutivo en la estructura del esmalte en Ornithischia de una forma bien fundamentada.

Muchas de las premisas aquí tomadas como base para diferenciar las especies *Manidens* y Cerapoda n. tax. están relacionadas a que no puede correctamente diferenciarse la dentición del maxilar de ambos taxones, debido a que en *Manidens* esta dentición es poco conocida. Las diferencias en la dentición de ambos taxones están basadas en que la dentición del maxilar de *Manidens* se asume morfológicamente similar a la del dentario, así como la dentición del dentario de Cerapoda n. tax. es asumida como morfológicamente similar a la dentición preservada del maxilar. Se recomienda realizar microtomografías en el maxilar del holotipo de la especie *Manidens condorensis* MPEF-PV 3211, para aislar coronas del maxilar y verificar la existencia de diferencias significativas en la dentición con Cerapoda n. tax. La obtención de microtomografías del material holotipo de la especie *Manidens* también daría paso a la reconstrucción en 3D del cráneo, así como también iniciar trabajos de biomecánica mandibular para la especie. Para ambos taxones, la presencia de extensas facetas de desgaste en las coronas abre la oportunidad de verificar la orientación de las estrías en dichas facetas, y mediante análisis estadísticos fundamentar con nuevas evidencias la mecánica mandibular presentada en este trabajo doctoral. Finalmente, el análisis filogenético aquí realizado agrupa a *Manidens* y Cerapoda n. tax. en Heterodontosauridae y Ornithopoda basal, asociados a especies temporalmente acotadas al Jurásico, y de distribución aparentemente cosmopolita. Es propuesto evaluar la presencia de patrones paleobiogeográficos en la distribución de los miembros de Heterodontosauridae y Ornithopoda registrados en las diferentes masas continentales durante el lapso Jurásico Temprano - Cretácico Temprano.

Referencias.

Aberhan, M., Bussert, R., Heinrich, W.D., Schrank, E., Schultka, S., Sames, B., Kriwet, J., and S. Kapilima. 2002. Palaeoecology and depositional environments of the Tendaguru Beds (Late Jurassic to Early Cretaceous, Tanzania). *Fossil Record*, 5: 19–44.

Adams, J.S., and C.L. Organ, 2005. Histologic determination of ontogenetic patterns and processes in hadrosaurian ossified tendons. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25: 614–622.

Alexander, R. M. 2006. Dinosaur biomechanics. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 273: 1849–1855.

Alifanov, V.R., and S.V. Saveliev. 2014. Two new ornithischian dinosaurs (Hypsilophodontia, Ornithopoda) from the Late Jurassic of Russia. *Paleontological Journal*, 48: 414–425.

Apaldetti, C., and R.N. Martinez. 2010. New information on the skull of *Coloradisaurus brevis* Bonaparte (Dinosauria, Sauropodomorpha) from the upper Los Colorados Formation (Late Triassic), northwestern Argentina. *X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología, Abstracts*, 1: 131–132.

Apaldetti, C., Pol, D., and A. Yates. 2013. The postcranial anatomy of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina and its phylogenetic implications. *Palaeontology*, 56: 277–301. doi: 10. 1111/j. 1475–4983. 2012. 01198. x

Apesteguia, S., Gomez, R.O., and G.W. Rougier. 2012. A basal sphenodontian (Lepidosauria) from the Jurassic of Patagonia: new insights on the phylogeny and biogeography of Gondwanan rhynchocephalians. *Zoological journal of the Linnean Society*, 166: 342–360.

Báez, A.M., and C.A. Marsicano. 2001 A heterodontosaurid ornithischian dinosaur from the Upper Triassic of Patagonia. *Ameghiniana*, 38: 271–279.

Báez, A.M., and L. Nicoli. 2008. A new species of *Notobatrachus* (Amphibia, Salientia) from the Middle Jurassic of northwestern Patagonia. *Journal of Paleontology*, 82: 372–376.

Bakker, R.T. 1986. *The Dinosaur Heresies*. New York. William Morrow, 480 pp.

Bakker, R.T., and P.M. Galton. 1974. Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates. *Nature*, 248: 168–172.

Bakker, R.T., Galton, P.M., Siegwarth, J., and J. Filla. 1990. A new latest Jurassic vertebrate fauna from the highest levels of the Morrison Formation at Como Bluff, Wyoming. Part 4. The dinosaurs: A new *Othnielia*-like hypsilophodontoid. *Hunteria* 2: 8–13.

Barrett, P.M. 2000. Prosauropod dinosaurs and iguanas: Speculations on the diets of extinct reptiles; pp. 42–78, in Sues, H.-D. (ed.). *Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates: Perspectives from the Fossil Record.* Cambridge University Press, Cambridge. Cambridge.

Barrett, P.M., and F.-L. Han. 2009. Cranial anatomy of *Jeholosaurus shangyuanensis* (Dinosauria: Ornithischia) from the Early Cretaceous of China. *Zootaxa*, 2072: 31–55.

Barrett, P.M., Butler, R.J., and F. Knoll. 2005. Small-bodied ornithischian dinosaurs from the Middle Jurassic of Sichuan, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25: 823–834.

Barrett, P.M., Butler, R.J., and S.J. Nesbitt. 2010. The roles of herbivory and omnivory in early dinosaur evolution. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 101:383–396.

Barrett, P.M., McGowan, A.J., and V. Page. 2009. Dinosaur diversity and the rock record. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276: 2667–2674.

Barrett, P.M., Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Tumanova, T.A., Inglis, M., Pickering, D., Kool, L., and B.P. Kear. 2010. Ankylosaurian dinosaur remains from the Lower Cretaceous of southeastern Australia. *Alcheringa*, 34: 205–217.

Baumel, J.J., and L.M. Witmer. 1993. Osteologia; pp. 45–132, in J.J. Baumel, A.S. King, J.E. Brazile, H.E. Evans, and J.C. Vanden Berge (eds.), *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium.* 2nd ed. Nuttall Ornithological Society, Cambridge.

Becerra, M.G., Pol, D., and C.A. Marsicano. 2011. New isolated teeth of *Manidens condorensis* from the Cañadón Asfalto Formation: exploring new methods of morphologycal analysis. *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. 2011. Ameghiniana*, 48: R142.

Becerra, M.G., Pol, D., and O.W.M. Rauhut. 2013. The ornithischian diversity on the Cañadon Asfalto Formation. *V Simposio Argentino del Jurasico*. *Ameghiniana*, 50: R9.

Becerra, M.G., Pol, D., Marsicano, C.A., and O.W.M. Rauhut. 2014. The dentition of *Manidens condorensis* (Ornithischia; Heterodontosauridae) from the Jurassic Cañadón Asfalto Formation of Patagonia: morphology, heterodonty and the use of statistical methods for identifying isolated teeth. *Historical Biology*, 26: 480–492.

Benton, M.J. 2005. *Vertebrate palaeontology*. 3rd edn. Oxford, UK. Blackwell Publishing Ltd. 467 pp.

Birn-Jeffery, A.V., Miller, C. E., Naish, D., Rayfield, E. J., and D.W.E. Hone. 2012. Pedal Claw Curvature in Birds, Lizards and Mesozoic Dinosaurs – Complicated Categories and Compensating for Mass-Specific and Phylogenetic Control. *PLoS ONE* 7(12): e50555. doi:10. 1371/journal. pone. 0050555.

Bonaparte, J.F. 1976. *Pisanosaurus mertii* Casamiquela and the origin of the Ornithischia. *Journal of Paleontololgy*, 50: 808–820.

Bonaparte, J.F. 1979. Dinosaurs; a Jurassic assemblage from Patagonia. *Science*, 205: 1377–1379.

Boyd, C.A. 2014. The cranial anatomy of the neornithischian dinosaur *Thescelosaurus neglectus*. *PeerJ*, 2, p.e669.

Boyd, C.A., Cleland, T.P., and Novas, F., 2011. Osteogenesis, homology, and function of the intercostal plates in ornithischian dinosaurs (Tetrapoda, Sauropsida). *Zoomorphology*, 130: 305–313.

Brett-Surman, M.K. 1997. Ornithopods; pp. 330–346, in J.O. Farlow and M.K. Brett-Surman, (eds.), *The Complete Dinosaur*. Indiana University Press, Bloomington.

Brochu, C.A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodilian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*,16: 49–62.

Brown, D.B., and D.E.M. Schlaikjer. 1940. The structure and relationships of Protoceratops. *Transactions of the New York Academy of Sciences*, 2(3 Series II): 99–100.

Buchholz, P.W. 2002. Phylogeny and biogeography of basal Ornithischia; pp. 18–34, in D.E. Brown (ed.) *The Mesozoic in Wyoming*. Tate Geological Museum, Casper College, Casper, Wyoming.

Burnham, D.A., Feduccia, A., Martin, L.D., and A.R Falk. 2011. Tree climbing–a fundamental avian adaptation. *Journal of Systematic Palaeontology*, 9: 103–107.

Butler R. J., Smith, R.M.H., and D.B. Norman. 2007. A primitive ornithischian dinosaur from the Late Triassic of South Africa, and the early evolution and diversification of Ornithischia. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 2041–2046.

Butler, R. J., Liyong, J., Jun, C., and P. Godefroit. 2011. The postcranial osteology and phylogenetic position of the small ornithischian dinosaur *Changchunsaurus parvus* from the Quantou Formation (Cretaceous: Aptian–Cenomanian) of Jilin province, north-eastern China. *Palaeontology*, 54: 667–683.

Butler, R.J. 2005. The 'fabrosaurid' ornithischian dinosaurs of the Upper Elliot Formation (Lower Jurassic) of South Africa and Lesotho. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 145: 175–218.

Butler, R.J. 2010. The anatomy of the basal ornithischian dinosaur *Eocursor parvus* from the lower Elliot Formation (Late Triassic) of South Africa. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 160: 648–684.

Butler, R.J. and Q. Zhao. 2009. The small-bodied ornithischian dinosaurs *Micropachycephalosaurus hongtuyanensis* and *Wannanosaurus yansiensis* from the Late Cretaceous of China. *Cretaceous Research*, 30: 63–77.

Butler, R.J., and R.M. Sullivan. 2009. The phylogenetic position of the ornithischian dinosaur *Stenopelix valdensis* from the Lower Cretaceous of Germany and the early fossil record of Pachycephalosauria. *Acta Palaeontologica Polonica*, 54: 21–34.

Butler, R.J., Porro, L.B., and D.B. Norman. 2008b A juvenile skull of the primitive ornithischian dinosaur *Heterodontosaurus tucki* from the 'Stromberg' of southern Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28: 702–711,

Butler, R.J., Porro, L.B., Galton, P.M., and L.M. Chiappe. 2012. Anatomy and cranial functional morphology of the small-bodied dinosaur *Fruitadens haagarorum* from the Upper Jurassic of the USA. *PLoS One* 7(4):e31556. doi: 10. 1371/journal. pone. 0031556

Butler, R.J., Porro, L.B., Galton, P.M., Chiappe, L.M., Henderson, D.M., and G.M. Erickson. 2010. Lower limits of ornithischian dinosaur body size inferred from a new Upper Jurassic heterodontosaurid from North America. *Proceedings of the Royal Society B*, 277: 375–381.

Butler, R.J., Upchurch, P., and D.B. Norman. 2008a. The phylogeny of the ornithischian dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology*, 6: 1–40.

Cabaleri, N., Volkheimer, W., Armella, C., Gallego, O., Silva Nieto, D., Páez, M., Cagnoni, M., Ramos, A., Panarello, H., y M. Koukharsky. 2010a. Estratigrafía, análisis de facies y paleoambientes de la Formación Cañadón Asfalto en el depocentro jurásico Cerro Cóndor, provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 66: 349–367.

Cabaleri, N., Volkheimer, W., Silva Nieto, D., Armella, C., Cagnoni, M., Hauser, N., Matteini, M., and M. Pimentel. 2010b. U–Pb ages in zircons from Las Chacritas and Puesto Almada members of the Jurassic Cañadón Asfalto Formation, Chubut province, Argentina. *VII South American Symposium on Isotope Geology*, Brasilia, pp. 190–193.

Cambiaso, A. V. 2007. *Los ornitópodos e iguanodontes basales (Dinosauria, Ornithischia) del Cretácico de Argentina y Antártida.* Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina, 412 p.

Carpenter, K., Dilkes, D., and D.B. Weishampel. 1995. The dinosaurs of the Niobrara Chalk Formation (Upper Cretaceous, Kansas). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15: 275–297.

Carpenter, K., Miles, C., and K. Cloward. 1998. Skull of a Jurassic ankylosaur (Dinosauria). *Nature*, 393: 782–783.

Carrano, M.T. 1999. What, if anything, is a cursor? Categories versus continua for determining locomotor habit in mammals and dinosaurs. *Journal of Zoology (London)*, 247: 29–42.

Casamiquela, R.M. 1967. Un nuevo dinosaurio ornitischio Triásico (*Pisanosaurus mertii*: Ornithopoda) de la Formación Ischigualasto, Argentina. *Ameghiniana*, 4: 47–64.

Cerda, I.A., and A. Chinsamy 2012. Biological implications of the bone microstructure of the Late Cretaceous Ornithopod Dinosaur *Gasparinisaura cincosaltensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32: 355–368.

Charig, A.J., and A.W. Crompton. 1974. The alleged synonymy of *Lycorhinus* and *Heterodontosaurus*. *Annals of the South African Museum*, 64: 167–189.

Chinnery, B.J., Lipka, T.R., Kirkland, J.I., Parrish, J.M., and M.K. Brett-Surman. 1998. Neoceratopsian teeth from the Lower to middle Cretaceous of North America. In: Lucas SG, Kirkland JI, Estep JW (eds.), *Lower and Middle Cretaceous*

Terrestrial Ecosystems. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 14: 297–302.

Chinsamy, A. 1994. Dinosaur bone histology: implications and inferences. In Rosenberg, G.D., and D.L. Wolberg (eds.), *Dinofest*. *Paleontological Society Special Publication*, University of Tennessee Knoxville. 7: 213–228.

Chinsamy, A. 1995. Ontogenetic changes in the bone histology of the Late Jurassic ornithopod *Dryosaurus lettowvorbecki*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15: 96–104.

Chinsamy, A., and J.H. Hurum. 2006. Bone microstructure and growth patterns of early mammals. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51: 325–338.

Chinsamy, A., and M.A. Raath. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Paleontologia Africana*, 29: 39–44.

Chinsamy, A., Chiappe, L.M., Marugán-Lobón, J., Chunling, G. and Z. Fengjiao. 2013. Gender identification of the Mesozoic bird *Confuciusornis sanctus*. *Nature communications*, 4: 1381.

Chinsamy-Turan, A., 2005. *The microstructure of dinosaur bone: deciphering biology with fine-scale techniques*. Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 195 pp.

Clark, J.M., Hopson, J.A., Hernandez, R., Fastovsky D.E., and M. Montellano. 1998. Foot posture in a primitive pterosaur. *Nature*, 391: 886–889.

Colbert, E.H. 1981. A primitive ornithischian dinosaur from the Kayenta Formation of Arizona. *Museoum of Northern Arizona Press, Bulletin Series*, 53: 1–61.

Coombs, W.P.Jr. 1978. Theoretical aspects of cursorial adaptations in dinosaurs. *The Quarterly Review of Biology*, 53: 393–418.

Cooper, M.R. 1985. A revision of the ornithischian dinosaur *Kangnasaurus coetzeei* Haughton, with a classification of the Ornithischia. *Annals of the South African Museum*, 95: 281–317.

Cope, E.D. 1866. Discovery of a gigantic dinosaur in the Cretaceous of New Jersey. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 18: 275–279.

Coria, R.A. and J.O. Calvo. 2002. A new iguanodontian ornithopod from Neuquén Basin, Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22: 503–509.

Coria, R.A., and L. Salgado. 1996. A basal iguanodontian (Ornithischia: Ornithopoda) from the Late Cretaceous of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 445–457.

Cortiñas, J.S. 1996. La Cuenca Somuncurá-Cañadón Asfalto: sus límites, ciclos evolutivos del relleno sedimentario y posibilidades exploratorias. 12° *Actas del Congreso Geológico Argentino y 3° Congreso de Exploración de Hidrocarburos*, 1: 147–163.

Costa, R.L.Jr., and W.S. Greaves. 1981. Experimentally produced tooth wear facets and the direction of jaw motion. *Journal of Paleontology*, 55: 635–638.

Crompton, A.W., and A.J. Charig. 1962. A new ornithischian from the Upper Triassic of South Africa. *Nature*, 196:1074–1077.

Crompton, A.W., y J. Attridge. 1986. Masticatory apparatus of the larger herbivores during Late Triassic and Early Jurassic times. in K. Padían (ed.), *The Beginning of the Age of Dinosaurs*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 223–236.

Cúneo, R., Ramezani, J., Scasso, R., Pol, D., Escapa, I., Zavattieri, A.M., and S.A. Bowring. 2013. High-precisión U–Pb geochronology and a new chronostratigraphy for the Cañadón Asfalto Basin, Chubut, central Patagonia: Implications for terrestrial faunal and floral evolution in Jurassic. *Gondwana Research*, 24: 1267–1275.

Dauphin, Y. 1987. Implications of preparation processes on the interpretation of reptilian enamel structure. *Palaontologische Zeitschrift*, 61: 331–337.

Dauphin, Y., Jaeger, J.J., and H. Osmolska. 1988. Enamel microstructure of ceratopsian teeth (Reptilia, Archosauria). *Geobios*, 21: 319–327.

Davis, B.M. 2011. Evolution of the tribosphenic molar pattern in early mammals, with comments on the “dual-origin” hypothesis. *Journal of Mammalian Evolution*, 18: 227–244.

De Buffrénil, V., Farlow, J.O., and A. De Ricqles. 1986. Growth and function of *Stegosaurus* plates: evidence from bone histology. *Paleobiology*, 12: 459–473.

De Ricqlès, A., Godefroit, P., and J. Yans. 2012. Histological Assessment of Vertebrate Remains in the 2003 Bernissart Drill. *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems*, p.137.

Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., y C.W. Robledo. 2011. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL http://www. infostat. com. ar

Dodson, P., Forster, C.A., and S.D. Sampson. 2004. Ceratopsidae; pp 494–514, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 2nd ed., University of California Press, Berkeley.

Dollo, L., 1888. Iguanodontidae et Camptonotidae. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 106: 775–777.

Dong Z., and Z. Tang. 1983. [Note on the new mid-Jurassic ornithopod from the Sichuan Basin, China]. *Vertebrata PalAsiatica*, 21: 168–172. [In Chinese with English summary.]

Dong, Z. 1989. [On a small ornithopod (*Gongbusaurus wucaiwanensis* sp. nov.) from Kelamaili Junggar Basin, Xinjiang, China]. *Vertebrata PalAsiatica*, 27: 140–146. (In Chinese)

Dufeau, D.L. 2011. *The evolution of cranial pneumaticity in Archosauria: patterns of paratympanic sinus development* (Doctoral dissertation, Ohio University).

Edmund, A.G. 1960. Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates. *Contributions of the Royal Ontario Museum, Life Sciences Division*, Toronto, 52: 202 pp.

Erickson, G.M., and T.A. Tumanova. 2000. Growth curve of *Psittacosaurus mongoliensis* Osborn (Ceratopsia: Psittacosauridae) inferred from long bone histology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 130: 551–566.

Escapa I. H., Sterli, J., Pol, D. y L. Nicoli. 2008. Jurassic tetrapods and flora of Cañadón Asfalto Formation in Cerro Condor area, Chubut Province. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 63: 613 – 624.

Farris, J.S. 1981. Distance data in phylogenetic analysis. In V.A. Funk and D.R. Brooks (eds.), *Advances in cladistics vol I. Proceedings of the First Meeting of the Willi Henning Society*, New York Botanical Garden, New York, pp 1–23.

Feduccia, A. 1993. Evidence from Claw Geometry Indicating Arboreal Habits of *Archaeopteryx*. Science, 259: 790–793.

Feruglio, E. 1949. Descripción geológica de la Patagonia, *I. Dirección General Yacimientos Petrolíferos Fiscales*, Buenos Aires, p. 334.

Figari, *E.G.* 2005. *Evolución tectónica de la cuenca de Cañadón Asfalto (zona del valle medio del río Chubut)*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Ciencias Geológicas.

Figari, *E.G.*, Courtade, S.D., y L.A. Constantini. 1996a. *Mapa geológico satelital de la Cuenca de Cañadón Asfalto, Área CGSJ-V (Gorro Frigio), entre Gan Gan y la Sierra Cuadrada, Provincia del Chubut.* YPF S.A. Inédito.

Figari, *E.G.*, Courtade, S.F., and L.A. Constantini. 1996b. Stratigraphy and tectonics of Cañadón Asfalto Basin, Lows of Gastre and Gan Gan, North of Chubut Province, Argentina. *GeoResearch Forum*, 1–2: 359–368.

Figari, *E.G.*, y S.D. Courtade. 1993. Evolución tectosedimentaria de la cuenca de Cañadón Asfalto, Chubut, Argentina. *Actas del 12° Congreso Geológico Argentino*, 1: 66–77.

Fincham, A.G., Luo, W., Moradian-Oldak, J., Paine, M.L., Snead, M.L., and M. Zeichner-David. 2000. Enamel biomineralization: the assembly and disassembly of the protein extracellular organic matrix; pp 37–72, in Teaford, M.F., Smith, M.M. and Ferguson, M.W. (eds.), *Development, function and evolution of teeth*. Cambridge University Press.

Fisher, H.I. 1946. Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of New World vultures. *American Midland Naturalist*, 35:545–727.

Forasiepi, A.M., Martinelli, A.G., y G.W. Rougier. 2004a. Un nuevo mamífero del Jurásico de Patagonia, Formación Cañadón Asfalto, Provincia del Chubut. *Ameghiniana*, 41: 46R.

Forasiepi, A.M., Rougier, G.W., and A.G. Martinelli. 2004b. A new mammal from the Jurassic Cañadón Asfalto Formation, Chubut Province (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24: 59A.

Forster, C.A., 1990. The postcranial skeleton of the ornithopod dinosaur *Tenontosaurus tilletti*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10: 273–294.

Fostowicz-Frelik, Ł., and T. Sulej. 2010. Bone histology of *Silesaurus opolensis* Dzik, 2003 from the Late Triassic of Poland. *Lethaia*, 43: 137–148.

Fracillon-Vieillont, H., De Buffrénil, V., Castanet, J., Geraudie, J., Meurier, F.J., Sire, J.Y., Zylberberg, L., and A. De Ricqlés. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues; pp. 471–530, in J.G. Carter (ed.), *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends, Volume 1*. Van Nostrand Reinhold, New York.

Frenguelli, J. 1949. Los estratos con "*Estheria*" en el Chubut (Patagonia). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 4: 11–24.

Gaetano, L.C. 2013. Argentoconodon fariasorum, *un mamaliaforme del Jurásico de Patagonia, Argentina: descripción, relaciones filogenéticas e implicancias evolutivas y paleobiogeográficas*. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. Tesis Doctoral, 379pp.

Gaetano, L.C., and G.W. Rougier. 2011. New materials of *Argentoconodon fariasorum* (Mammaliaformes, Triconodontidae) from the Jurassic of Argentina and its bearing on triconodont phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31: 829–843.

Gaetano, L.C., and G.W. Rougier. 2012. First amphilestid from South America: a molariform from the Jurassic Cañadón Asfalto Formation, Patagonia, Argentina. *Journal of Mammalian Evolution*, 19: 235–248.

Gallego, O.F., Cabaleri, N.G., Armella, C., Volkheimer, W., Ballent, S.C., Martínez, S., Monferran, M.D., Silva Nieto, D.G., and M.A. Páez. 2011. Paleontology, sedimentology and paleoenvironment of a new fossiliferous locality of the Jurassic Cañadón Asfalto Formation, Chubut Province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 31: 54–68.

Galton, P.M. 1970. The posture of hadrosaurian dinosaurs. *Journal of Paleontology*, 44: 464–473.

Galton, P.M. 1972. Classification and evolution of ornithopod dinosaurs. *Nature*, 239: 464–466.

Galton, P.M. 1973a. Redescription of the skull and mandible of *Parksosaurus* from the Late Cretaceous with comments on the family Hypsilophodontidae (Ornithischia). *Royal Ontario Museum Life Sciences Contributions*, 89:1–21.

Galton, P.M. 1973b. The cheeks of ornithischian dinosaurs. *Lethaia*, 6: 67–89.

Galton, P.M. 1974a. The ornithischian dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealden of the Isle of Wight. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, 25: 1–152.

Galton, P.M. 1974b. Notes on *Thescelosaurus*, a conservative ornithopod dinosaur from the Upper Cretaceous of North America, with comments on ornithopod classification. *Journal of Paleontology*, 48: 1048–1067.

Galton, P.M. 1978. Fabrosauridae, the basal family of ornithischian dinosaurs (Reptilia: Ornithopoda). *Paläontologische Zeitschrift*, 52: 138–159.

Galton, P.M. 1980. *Priodontognathus phillipsii* (Seeley), an ankylosaurian dinosaur from the Upper Jurassic (or possibly Lower Cretaceous) of England. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1980: 477–489.

Galton, P.M. 1981. *Dryosaurus*, a hypsilophodontid dinosaur from the Upper Jurassic of North America and Africa: Postcranial skeleton. *Paläontologisches Zeitschrift*, 55: 271–312.

Galton, P.M. 1983. The cranial anatomy of *Dryosaurus*, a hypsilophodontid dinosaur from the Upper Jurassic of North America and East Africa, with a review of the hypsilophodontids from the Upper Jurassic of North America. *Geologica et Palaeontologica*, 17: 207–243.

Galton, P.M. 1986. Herbivorous Adaptations of Late Triassic and Early Jurassic Dinosaurs; pp. 203–221, in K. Padian (ed.), *The Beginning of the Age of Dinosaurs*. Cambridge University Press, Cambridge.

Galton, P.M. 1988. Skull bones and endocranial casts of stegosaurian dinosaur *Kentrosaurus* Hennig, 1915 from Upper Jurassic of Tanzania, East Africa. *Geologica et Palaeontologica*, 22: 123–143.

Galton, P.M. 1989. Crania and endocranial casts from ornithopod dinosaurs of the families Dryosauridae and Hypsilophodontidae (Reptilia: Ornithischia). *Geologica et Palaeontologica*, 23: 217–239.

Galton, P.M. 1995. The species of the basal hypsilophodontid dinosaur *Thescelosaurus* Gilmore (Ornithischia: Ornithopoda) from the Late Cretaceous of North America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 198: 297–311.

Galton, P.M. 1997. Cranial anatomy of the basal hypsilophodontid dinosaur *Thescelosaurus neglectus* Gilmore (Ornithischia: Ornithopoda) from the Upper Cretaceous of North America. *Revue de Paléobiologie*, 16: 231–258.

Galton, P.M. 1999. Cranial anatomy of the hypsilophodontid dinosaur *Bugenasaura infernalis* (Ornithischia: Ornithopoda) from the Upper Cretaceous of North America. *Revue de Paléobiologie*, 18:517–534.

Galton, P.M. 2001. Endocranial casts of the plated dinosaur *Stegosaurus* (Upper Jurassic, western USA): a complete undistorted cast and the original specimens of Othniel Charles Marsh; pp. 455–484, in Carpenter, K. (ed.), *The armored dinosaurs*. Indiana University Press.

Galton, P.M. 2006. Teeth of ornithischian dinosaurs (mostly Ornithopoda) from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Western United States; pp. 17–47, in K. Carpenter (ed.), *Horns and Beaks. Ceratopsian and Ornithopod Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington.

Galton, P.M. 2014. Notes on the postcranial anatomy of the heterodontosaurid dinosaur *Heterodontosaurus tucki*, a basal ornithischian from the Lower Jurassic of South Africa. *Revue de Paléobiologie*, 33: 97–141.

Galton, P.M. and P. Upchurch. 2004a. Stegosauria; p. 343–362, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

Galton, P.M., and J.A. Jensen. 1973. Skeleton of a hypsilophodontid dinosaur (*Nanosaurus* (?) *rex*) from the Upper Jurassic of Utah. *Brigham Young University Geology Studies*, 20: 137–157.

Galton, P.M., and P. Upchurch. 2004b. Prosauropoda; pp. 393–412, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 2nd ed., University of California Press, Berkeley.

García, R.A., y I.A. Cerda. 2010. Dentición de titanosaurios (Dinosauria, Sauropoda) del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro, Argentina: morfología, inserción y reemplazo. *Ameghiniana*, 47: 45–60.

Gilmore, C.W. 1909. Osteology of the Jurassic reptile *Camptosaurus*, with a revisión of the species of the genus and a description of two new species. *Proceedings of the United States National Museum*, 36: 197–332.

Gilmore, C.W. 1913. A new dinosaur from the Lance Formation of Wyoming. *Smithsonian Miscellaneous Collection*, 61: 1–5.

Gilmore, C.W. 1914. Osteology of the armored dinosaurs in the United States National Museum, with special reference to the genus *Stegosaurus*. *Bulletin of the United States National Museum*, 89: 1–136.

Gilmore, C.W. 1915. Osteology of *Thescelosaurus*, an ornithopodous dinosaur from the Lance Formation of Wyoming. *Proceedings of the United States National Museum*, 49: 591–616.

Godefroit, P., Golovneva, L., Shchepetov, S., Garcia, G., and P. Alekseev. 2009. The last polar dinosaurs: high diversity of latest Cretaceous arctic dinosaurs in Russia. *Naturwissenschaften*, 96: 495–501.

Godefroit, P., Sinitsa, S.M., Dhouailly, D., Bolotsky, Y.L., Sizov, A.V., McNamara, M.E., Benton, M.J., and P. Spagna. 2014. A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales. *Science*, 345:451–455.

Goloboff, P.A., Farris, J.S., and K.C. Nixon. 2008a. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:1–13

Goloboff, P.A., Farris, J.S., and K.C. Nixon. 2008b. TNT (Tree analysis using new technology) ver. 1. 1. Published by the authors, Tucumán, Argentina.

Goodwin, M.B., and J.R. Horner. 2004. Cranial histology of pachycephalosaurs (Ornithischia: Marginocephalia) reveals transitory structures inconsistent with head-butting behavior. *Paleobiology*, 30: 253–267.

Gow, C.E. 1975. A new heterodontosaurid from the Red Beds of South Africa showing clear evidence of tooth replacement. *Zoological Journal of the Linnean Society of London*, 57: 335–339.

Gow, C.E. 1990. A tooth-bearing maxilla referable to *Lycorhinus angustidens* Haughton 1924 (Dinosauria: Ornithischia). *Annals of the South African Museum*, 99: 367–380.

Grant-Mackie, J.A., Aita, Y., Balme, B.E., Campbell, H.J., Challinor, A.B., MacFarlane, D.A.B., Molnar, R.E., Stevens, G.R., and R.A. Thulborn. 2000. Jurassic palaeobiogeography of Australasia; pp. 311–354, in Wright, A.J., Young, G.C., Talent, J.A., Laurie, J.R. (eds.), *Palaeobiogeography of Australasian Faunas and Floras: Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists*, 23.

Hammer, O., Harper, D.A.T., and P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologica Electronica* 4: 9.

Han, F.-L., Barrett, P.M., Butler, R.J., and X. Xu. 2012. Postcranial anatomy of *Jeholosaurus shangyuanensis* (Dinosauria, Ornithischia) from the Lower Cretaceous Yixian Formation of China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32: 1370–1395.

Haughton, S. H. 1924. The fauna and stratigraphy of the Stormberg Series. *Annals of the South African Museum*, 12: 323–497.

Hayashi, S., Carpenter, K., and D. Suzuki. 2009. Different growth patterns between the skeleton and osteoderms of *Stegosaurus* (Ornithischia: Thyreophora). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 123–131.

He, X., and K. Cai. 1984. [*The Middle Jurassic Dinosaur Fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan. Vol. I, The Ornithopod Dinosaurs*]. Sichuan Publishing House of Science and Technology, Chengdu, 55 p. [In Chinese with English summary.].

Heckert, A.B., and J.A. Miller-Camp. 2013. Tooth enamel microstructure of *Revueltosaurus* and *Krzyzanowskisaurus* (Reptilia: Archosauria) from the Upper

Triassic Chinle Group, USA: Implications for function, growth, and phylogeny. *Palaeontologia Electronica*, 16: 1–23.

Holliday, C.M., and L.M. Witmer. 2008. Cranial kinesis in dinosaurs: intracranial joints, protractor muscles, and their significance for cranial evolution and function in diapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28: 1073–1088.

Holmes, R., and C. Organ. 2007. An ossified tendon trellis in *Chasmosaurus* (Ornithischia: Ceratopsidae). *Journal of Paleontology*, 81: 411–414.

Holtz, T.R.Jr. 1995. The arctometatarsalian pes, an unusual structure of Cretaceous Theropoda (Dinosauria: Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14: 408–519.

Hooker, J.J., Milner, A.C., and S.E.K. Sequeira. 1991. An ornithopod dinosaur from the Late Cretaceous of West Antarctica. *Antarctic Science*, 3: 331–332.

Hopson, J.A. 1975. On the generic separation of the ornithischian dinosaurs *Lycorhinus* and *Heterodontosaurus* from the Stormberg Series (Upper Triassic) of South Africa. *South African Journal of Science*, 71: 302–305.

Hopson, J.A. 1979. Paleoneurology; pp.39–146, in Gans, C., Northcutt, R. Glenn, and Ulinski, P., (eds.). *Biology of the Reptilia. Volume 9, Neurology A, Chapter 2*. Academic Press, London, New York, and San Francisco.

Hopson, J.A. 1980. Tooth function and replacement in early Mesozoic ornithischian dinosaurs: Implications for aestivation. *Lethaia*, 13: 93–105.

Hopson, J.A. 2001. Ecomorphology of avian and theropod phalangeal proportions: implications for the arboreal versus terrestrial origin of bird flight; p. 211–235, in J. Gauthier and L. F. Gall (eds.), *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. Special Publication of the Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, Connecticut, USA.

Horner, J.R. and D.B. Weishampel. 1988. A comparative embryological study of two ornithischian dinosaurs. *Nature*, 332: 256–257.

Horner, J.R., De Ricqlès, A., and K. Padian. 2000. Long bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20: 115–129.

Horner, J.R., De Ricqlès, A., Padian, K., and R.D. Scheetz. 2009. Comparative long bone histology and growth of the “hypsilophodontid” dinosaurs *Orodromeus*

makelai, *Dryosaurus altus*, and *Tenontosaurus tillettii* (Ornithischia: Euornithopoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 734–747.

Horner, J.R., Weishampel, D.B., and C.A. Forster. 2004. Hadrosauridae; pp. 438–463, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 2nd ed., University of California Press, Berkeley.

Hübner, T.R. 2010. *Ontogeny in* Dysalotosaurus lettowvorbecki. PhD Dissertation der Fakultät für Geowissenschaften der Ludwig-Maximilians-Universität München, Germany.

Hübner, T.R. 2012. Bone histology in *Dysalotosaurus lettowvorbecki* (Ornithischia: Iguanodontia), variation, growth, and implications. *PLoS One*,7(1), e29958.

Hutchingson, J.R. 2002. The evolution of hindlimb tendons and muscles on the line to crown-group birds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 133: 1051–1086.

Huttenlocker, A.K., Woodward, H.N., and B.K. Hall. 2013. The biology of bone; ain Padian, K. and E.T. Lamm (eds.), *Bone histology of fossil tetrapods*, University of California Press.

Hwang, S.H. 2005. Phylogenetic patterns of enamel microstructure in dinosaur teeth. *Journal of Morphology*, 266: 208–240.

Hwang, S.H. 2010. The utility of tooth enamel microstructure in identifying isolated dinosaur teeth. *Lethaia*, 43: 307–322.

Hwang, S.H. 2011. The evolution of dinosaur tooth enamel microstructure. *Biological Reviews*, 86: 183–216.

Irmis, R.B. 2007. Axial skeleton ontogeny in the Parasuchia (Archosauria: Pseudosuchia) and its implications for ontogenetic determination in Archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 350–361.

Irmis, R.B., Parker, W.G., Nesbitt, S.J., and J. Liu. 2007. Ornithischian dinosaurs: the Triassic record. *Historical Biology*, 18: 3–22.

Kambic, R.E. 2008. *Multivariate analysis of avian and non-avian theropod pedal phalanges.* Unpublished Ph. D. dissertation. Montana State University, Bozeman, Montana, 90 p.

Kardong, K.V. 1999. *Vertebrados, anatomía comparada, función, evolución*. 2da ed., McGraw-Hill, Boston. 731p. Traducción al español en Madrid.

Kaufman, L., and P.J. Rousseeuw. 2008. Clustering large applications (Program CLARA); pp.126–163, in Kaufman L. and P.J. Rousseeuw (eds.), *Finding*

groups in data: an introduction to cluster analysis. Wiley Series in Probability and Statistics.

Kirkland, J.I. and K. Carpenter. 1994. North America's first pre-Cretaceous ankylosaur (Dinosauria) from the Upper Jurassic Morrison Formation of western Colorado. *Brigham Young University Geology Studies*, 40: 25–42.

Knoll, F. 2005. The tetrapod fauna of the Upper Elliot and Clarens formations in the main Karoo Basin (South Africa and Lesotho). *Bulletin de la Société géologique de France*, 176: 81–91.

Knoll, F. and Z. Dong. 2008. *Gongbusaurus* and the early phylogeny of the Neornithischia. 68th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28 (Suppl. to 3): 101A.

Koeningswald, W.V., and P.M. Sander. 1997. *Tooth Enamel Microstructure*. Balkema, Rotterdam, 280 pp.

Kriwet, J., Rauhut, O.W.M., and U. Gloy. 1997. Microvertebrate remains (Pisces, Archosauria) from th Middle Jurassic (Bathonian) of southern France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 206: 1–28.

Krumenacker, L.J. 2010. *Chronostratigraphy and paleontology of the mid-Cretaceous Wayan Formation of eastern Idaho, with a description of the first* Oryctodromeus *specimens from Idaho*. Theses and Dissertations. Paper 2286. Brigham Young University. Utah.

Kuhn O. 1966. *Die Reptilien, System und Stammesgeschichte*. Verlag Oeben: Krailling bei Munchen.

Langer, M.C. 2004. Basal Saurischia; p. 25–46, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

Leahey, L.G., and S.W. Salisbury. 2013. First evidence of ankylosaurian dinosaurs (Ornithischia: Thyreophora) from the mid–Cretaceous (late Albian–Cenomanian) Winton Formation of Queensland, Australia. *Alcheringa*, 37: 249–257.

Levitt, C.G., 2013. *Bone histology and growth of chasmosaurine ceratopsid dinosaurs from the Late Campanian Kaiparowits Formation, southern Utah*. Doctoral dissertation, The University of Utah.

Liu, Y.Q., Kuang, H.W., Jiang, X.J., Peng, N., Xu, H. and H.Y. Sun. 2012. Timing of the earliest known feathered dinosaurs and transitional pterosaurs older than the Jehol Biota. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 323: 1–12.

Liyong, J., Jun, C., Shuqin, Z., Butler, R.J. and P. Godefroit. 2010. Cranial anatomy of the small ornithischian dinosaur Changchunsaurus parvus from the Quantou Formation (Cretaceous: Aptian–Cenomanian) of Jilin Province, northeastern China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30: 196–214.

Maier, G. 2003. *African dinosaurs unearthed: the Tendaguru expeditions*. Indiana University Press.

Makovicky, P. J., B. M. Kilbourne, R. W. Sadleir, and M. A. Norell. 2011. A new basal ornithopod (Dinosauria, Ornithischia) from the Late Cretaceous of Mongolia. Journal of Vertebrate Paleontology 31:626–640.

Marsh, O.C. 1877. Notice of new dinosaurian reptiles from the Jurassic Formation. *American Journal of Science*, 84: 514–516.

Marsh, O.C. 1882. Classification of the Dinosauria. *American Journal of Science*, 133: 81–86.

Martin, T., and O.W.M. Rauhut. 2005. Mandible and dentition of *Asfaltomylos patagonicus* (Australosphenida, Mammalia) and the evolution of tribosphenic teeth. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 414–425.

Martinez, R.N., Sereno, P.C., Alcober, O.A., Colombi, C.E., Renne, P.R., Montañez, I.P. and B.S. Currie. 2011. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. *Science*, 331: 206–210.

Maryánska, T., and H. Osmólska. 1974. Pachycephalosauria, a new suborder of ornithischian dinosaurs. *Palaeontologia Polonica*, 30: 45–102.

Maryánska, T., and H. Osmólska. 1984. Phylogenetic classification of ornithischian dinosaurs; pp. 286–287, in *Abstracts of 27th International Geological Congress*. Nauka Press, Moscow.

Maryánska, T., and H. Osmólska. 1985. On ornithischian phylogeny. *Acta Palaeontologica Polonica*, 30: 137–150.

Moodie, R.L. and B. Brown 1928. *The histological nature of ossified tendons found in dinosaurs*. Series: American Museum Novitates, 311, American Museum of Natural History, Ney York City.

Nakayama, C. 1973. Sedimentitas pre-Bajocianas en el extremo austral de la Sierra de Taquetrén, Chubut (Argentina). Pre-Bajocian sedimentary rocks in the southern

extreme of Sierra de Taquetrén, Chubut, Argentina: *Actas de las Jornadas Geológicas Argentinas*, pp. 269–277.

Nesbitt, S.J., Smith, N.D., Irmis, R.B., Turner, A.H., Downs, A. and M.A. Norell. 2009. A complete skeleton of a Late Triassic saurischian and the early evolution of dinosaurs. *Science*, 326: 1530–1533.

Nopcsa, F.B. 1933. On the Histology of the Ribs in Immature and Half-grown Trachodont Dinosaurs. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 103: 221–226.

Norman, D.B. 1980. On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* from Belgium. *Memoires de L'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 178: 1–103.

Norman, D.B. 1984a. A systematic reappraisal of the reptile order Ornithischia; pp. 157–162, in Reif, W.-E., and Westphal, F. (eds.), *Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems*, Short Papers. Attempto Verlag, Tübingen.

Norman, D.B. 1984b. On the cranial morphology and evolution of ornithopod dinosaurs. *Symposia of the Zoological Society of London*, 52: 521–547.

Norman, D.B. 1984b. On the cranial morphology and evolution of ornithopod dinosaurs. *Symposia of the Zoological Society of London*, 52:521–547.

Norman, D.B. 2004. Basal Iguanodontia; pp 413–437, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds), *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

Norman, D.B., and D.B. Weishampel. 1985. Ornithopod feeding mechanisms: Their bearing on the evolution of herbivory. *American Naturalist*, 126: 151–164.

Norman, D.B., and P.M. Barrett. 2002. Ornithischian dinosaurs from the Lower Cretaceous (Berriasian) of England. *Special Papers in Palaeontology*, 68: 161–189.

Norman, D.B., Butler, R.J., and S.C. Maidment. 2007. Reconsidering the status and affinities of the ornithischian dinosaur *Tatisaurus oehleri* Simmons, 1965. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150: 865–874.

Norman, D.B., Crompton, A.W., Butler, R.J., Porro, L.B., and A.J. Charig. 2011. The Lower Jurassic ornithischian dinosaur *Heterodontosaurus tucki* Crompton and Charig 1962: cranial anatomy, functional morphology, taxonomy, and relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 162: 182–279.

Norman, D.B., Sues, H.-D., Witmer, L.M., and R.A. Coria. 2004c. Basal Ornithopoda; pp. 393–412, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds), *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

Norman, D.B., Witmer, L.M., and D.B. Weishampel. 2004a. Basal Ornithischia; pp. 325–334, in D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (eds), *The Dinosauria*, 2nd edn. University of California Press, Berkeley.

Norman, D.B., Witmer, L.M., and D.B. Weishampel. 2004b. Basal Thyreophora; pp. 335–342, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds), *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

Novas, F.E. 1986. Un probable terópodo (Saurischia) de la Formación Ischigualasto (Tráisico superior), San Juan, Argentina. *IV Congreso Argentino de Paleontología y Estratigrafía*. Mendoza, Argentina, 2: 1–6.

Novas, F.E. 1993. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13: 400–423.

O'Connor, J.K., Wang, M., Zheng, X.T., Wang, X.L., and Z.H. Zhou. 2014. The histology of two female Early Cretaceous birds. *Vertebrata Palasiatica*, 52: 112–128.

Olivera, D.E., Zavattieri, A.M., Quattrocchio, M., Escapa, I.H., y R. Cúneo. 2012. Paleoambiente y potencial generador de hidrocarburos de dos secciones jurásicas en el Depocentro Cerro Cóndor, Cuenca de Cañadón Asfalto, Provincia de Chubut. *XV Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología*, Resúmenes, Corrientes, pp. 99.

Olshevsky, G. 1991. *A revision of the Parainfraclass Archosauria Cope, 1869, excluding the advanced Crocodylia*. Mesozoic Meanderings, no 2. Publications Requiring Research, San Diego, 196 pp.

Organ, C.L., and J. Adams. 2005. The histology of ossified tendon in dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25: 602–613.

Osborn, H.F. 1923. Two Lower Cretaceous dinosaurs of Mongolia. *American Museum Novitates*, 95: 1–10.

Osborn, H.F. 1924. *Psittacosaurus* and *Protiguanodon:* Two Lower Cretaceous iguanodonts from Mongolia. *American Museum Novitates*, 127: 1–16.

Ősi, A., Prondvai, E., Butler, R., and D.B. Weishampel. 2012. Phylogeny, histology and inferred body size evolution in a new rhabdodontid dinosaur from the Late Cretaceous of Hungary. *PLoS One*, *7*(9), p.e44318.

Osmólska, H. 1981. Coossified tarsometatarsi in theropod dinosaurs and their bearing on the problem of bird origins. *Acta Paleontologica Polonica*, 42:79–95.

Ostrom, J.H. 1969. Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 30: 1–165.

Ostrom, J.H. 1974. *Archaeopteryx* and the origin of flight. *The Quarterly Review of Biology*, 49: 27–47.

Owen, R. 1842. Report on British fossil reptiles, part II. *Report for the British Association for the Advancement of Science, Plymouth*, 1841: 60–294.

Page, R., Ardolino, A., De Barrio, R.E., Franchi, M., Lizuain, A., Page, S., and D. Silva Nieto. 1999. Estratigrafía del jurásico y cretácico del Macizo de Somún Curá, Provincias de Río Negro y Chubut. *Geología argentina*, 29: 17–46.

Peng, G.-Z. 1990. [A new species of small ornithopod from Zigong, Sichuan]. *Journal of the Zigong Dinosaur Museum*, 2:19–27. [In Chinese].

Peng, G.-Z. 1992. [Jurassic ornithopod *Agilisaurus louderbacki* (Ornithopoda: Fabrosauridae) from Zigong, Sichuan, China]. *Vertebrata PalAsiatica*, 30: 39–51. [In Chinese with English summary].

Perle, A., Maryanska, T. and H. Osmólska. 1982. *Goyocephale lattimorei* gen. et sp. n., a new flat-headed pachycephalosaur (Ornithischia, Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 27: 1–4.

Pierce, R.J., 2006. A nearly complete dentary of the ornithopod dinosaur *Othnielia rex* from the Morrison Formation of Wyoming. *Paleontology and Geology of the Upper Jurassic Morrison Formation: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 36: 163–164.

Pike, A.V.L., and D.P. Maitland. 2004. Scaling of bird claws. *Journal of Zoology*, 262:73–81.

Pol, D., Garrido, A., and I.A. Cerda. 2011b. A new sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of Patagonia and the origin and evolution of the sauropod-type sacrum. *PloS One*, 6 (E14572).

Pol, D., Rauhut, O.W.M., 2012. A Middle Jurassic abelisaurid from Patagonia and the early diversification of theropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.0660.

Pol, D., Rauhut, O.W.M., and M.G. Becerra. 2010. Primer registro de dinosaurios ornitisquios del Jurásico de Argentina (Formación Cañadón Asfalto; Jurásico Medio). *IV Simposio Argentino del Jurásico.* Bahía Blanca, *Ameghiniana*, 48: R142

Pol, D., Rauhut, O.W.M., and M.G. Becerra. 2011a. A Middle Jurassic heterodontosaurid dinosaur from Patagonia and the evolution of heterodontosaurids. *Naturwissenschaften*, 98, 369–379.

Porro, L.B., Butler, R.J., Barrett, P.M., Moore-Fay, S., and R.L. Abel. 2011. New heterodontosaurids specimens from the Lower Jurassic of southern Africa and the early ornithischian dinosaur radiation. *Earth and Environmental Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 101: 351–366.

Proserpio, C.A. 1987. Descripción geológica de la Hoja 44e, Valle General Racedo, Provincia del Chubut; Carta geologico-economica de la Republica Argentina, escala 1:200.000. Geologic description of Sheet 44e, General Racedo Valley, Chubut; economic-geologic map of Argentina, 1:200,000 scale, Boletín 201 – Servicio Geologico Nacional, Buenos Aires, p. 102.

Rauhut, O.W.M. 2001. Herbivorous dinosaurs from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Guimarota, Portugal. *Proceedings of the Geologists' Association*, 112: 275–283.

Rauhut, O.W.M. 2002. Dinosaur teeth from the Barremian of Uña, Province of Cuenca, Spain. *Cretaceous Research*, 23: 255–263.

Rauhut, O.W.M. 2005. Osteology and relationships of a new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Patagonia. *Palaeontology*, 48: 87–110.

Rauhut, O.W.M., and A. López-Arbarello. 2008. Archosaur evolution during the Jurassic: a southern perspective. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 63: 557–585.

Rauhut, O.W.M., Martin, T., Ortiz-Jaureguizar, E., and P. Puerta. 2002. A Jurassic mammal from South America. *Nature (London)*, 416: 165–168.

Redelstorff, R., and P.M. Sander. 2009. Long and girdle bone histology of *Stegosaurus*: implications for growth and life history. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 1087–1099.

Redelstorff, R., Hübner, T.R., Chinsamy, A., and P.M. Sander. 2013. Bone histology of the stegosaur *Kentrosaurus aethiopicus* (Ornithischia: Thyreophora) from the Upper Jurassic of Tanzania. *The Anatomical Record*, 296: 933–952.

Reid, R.E.H. 1985. On Supposed Haversian Bone from the Hadrosaur *Anatosaurus*, and the Nature of Compact Bonein Dinosaurs. *Journal of Paleontology*, 59:140–148.

Reid, R.E.H. 1996. Bone histology of the Cleveland-Lloyd dinosaurs and of dinosaurs in general, Part I: Introduction: Introduction to bone tissues. *Brigham Young University Geology Studies*, 41: 25–72.

Reid, R.E.H. 1997. Histology of bones and teeth; pp.329–339, in Currie, P. J. and Padian, K. (eds.), *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego, California.

Reizner, J.A. 2010. *An ontogenetic series and population histology of the ceratopsid dinosaur Einiosaurus procurvicornis*. Doctoral dissertation, Montana State University-Bozeman, College of Letters & Science.

Rich, T.H., Galton, P.M., and P. Vickers-rich. 2010. The holotype individual of the ornithopod dinosaur *Leaellynasaura amicagraphica* Rich & Rich, 1989 (late Early Cretaceous, Victoria, Australia). *Alcheringa*, 34: 385–396.

Rogers R.R., Swisher C.C. III, Sereno P.C., Monetta A.M., Forster C.A., and R.N. Martinez. 1993. The lschigualasto tetrapod assemblage (Late Triassic, Argentina) and 40Ar/39Ar dating of dinosaurs origins, *Science*, 260: 794—797.

Romer, A.S. 1927. The pelvic musculature of ornithischian dinosaurs. *Acta Zoologica*, 8: 225–275.

Romer, A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago. 772 pp.

Romer, A.S. 1968. *Notes and Comments on Vertebrate Paleontology*. University of Chicago Press, Chicago. 304 pp

Rougier, G.W., Garrido, A., Gaetano, L., Puerta, P.F., Corbitt, C., and M.J. Novacek. 2007a. First Jurassic triconodont from South America. *American Museum Novitates*, 3580: 1–17.

Rougier, G.W., Martinelli, A.G., Forasiepi, A.M., and M.J. Novacek. 2007b. New Jurassic mammals from Patagonia, Argentina; a reappraisal of australosphenidan morphology and interrelationships. *American Museum Novitates*, 3566: 1–54.

Ruiz-Omeñaca, J.I., Pereda Suberbiola, X., and P.M. Galton 2007. *Callovosaurus leedsi*, the earliest dryosaurid dinosaur (Ornithischia: Euornithopoda) from the

Middle Jurassic of England; pp.3–16, in K. Carpenter (ed), *Horns and Beaks: Ceratopsian and Ornithopod Dinosaurs.* Indiana University Press, Bloomington.

Salani, F.M. 2007. Aporte a la edad de la Formación Cañadón Asfalto, Chubut, Argentina. *3er Simposio Argentino del Jurásico*, p. 71.

Salgado, L., Coria, R.A., and S.E. Heredia. 1997. New materials of *Gasparinisaura cincosaltensis* (Ornithischia, Ornithopoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Journal of Paleontology*, 71:933–940.

Sampson, S.D., and L.M. Witmer. 2007. Craniofacial anatomy of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 32–104.

Sander PM. 1999. The microstructure of reptilian tooth enamel: terminology, function, and phylogeny. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Palaontologie*, 38: 1–103.

Sander, P.M. 2000. Prismless enamel in amniotes: terminology, function, and evolution; pp.92–106, in Teaford, M.F., Smith, M.M. and Ferguson, M.W. (eds.), *Development, function and evolution of teeth*. Cambridge University Press.

Santa Luca, A.P. 1976. A complete skeleton of the Late Triassic ornithischian *Heterodontosaurus tucki*. *Nature*, 264: 324–328.

Santa Luca, A.P. 1980. The postcranial skeleton of *Heterodontosaurus tucki* (Reptilia, Ornithischia) from the Stormberg of South Africa. *Annals of the South African Museum*, 79: 159–211.

Scasso, R.A., Gaetano, L., Escapa, I., Pol, D. y Cuneo, R. 2013. ¿Por qué el sitio "Queso Rallado"?. *Ameghiniana*, 50: R52.

Scheetz, R.D. 1999. *Osteology of* Orodromeus makelai *and the phylogeny of basal ornithopod dinosaurs.* Ph. D. Dissertation, Montana State University, Bozeman. 186 pp.

Scheyer, T.M., and P.M. Sander. 2004. Histology of ankylosaur osteoderms: implications for systematics and function. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24: 874–893.

Schmidt, W.J., and A. Keil. 1971. *Polarizing microscopy of dental tissues.* Pergamon Press, Oxford.

Schneider, C.A., Rasband, W.S., and K.W. Eliceiri. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9: 671–675.

Seebacher, F. 2001. A new method to calculate allometric length-mass relationships of dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21: 51–60.

Seeley, H.G. 1887. On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London*, 43: 165–171.

Seeley, H.G. 1887. On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London*, 43: 165–171.

Sereno, P.C. 1984. The phylogeny of Ornithischia: A reappraisal; pp. 219–227, in Reif, W.-E., and Westphal, F. (eds.). *Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers*. Attempto Verlag, Tübingen.

Sereno, P.C. 1986. Phylogeny of the bird-hipped dinosaurs (Order Ornithischia). *National Geographic Research*, 2: 234–256.

Sereno, P.C. 1991. *Lesothosaurus*, "fabrosaurids," and the early evolution of Ornithischia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11: 168–197.

Sereno, P.C. 1994. The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13: 425–450.

Sereno, P.C. 1997. The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 25: 435–489.

Sereno, P.C. 1998. A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*, 210: 41–83.

Sereno, P.C. 1999a. The evolution of dinosaurs. *Science*, 284: 2137–2147.

Sereno, P.C. 1999b. A rationale for dinosaurian taxonomy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19: 788–790.

Sereno, P.C. 2010. Taxonomy, cranial morphology, and relationships of parrot-beaked dinosaurs (Ceratopsia: *Psittacosaurus*); pp. 21–58, in M.J. Ryan, B.J. Chinnery-Allgeier, and D.A. Eberth (eds), *New perspectives on horned dinosaurs: The Royal Tyrrell Museum ceratopsian symposium*. Bloomington: Indiana University Press.

Sereno, P.C. 2012. Taxonomy, morphology, masticatory function and phylogeny of heterodontosaurid dinosaurs. *ZooKeys*, 226: 1–225.

Sereno, P.C. and F.E. Novas. 1994. The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13: 451–476.

Sereno, P.C., and A.B. Arcucci. 1994. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Marasuchus lilloensis*, gen. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14: 53–73.

Sereno, P.C., and C. Rao. 1992. Early evolution of avian flight and perching: New evidence from the Lower Cretaceous of China. *Science*, 255: 845–848.

Sereno, P.C., Wilson, J.A., Witmer, L.M., Whitlock, J.A., Maga, A., Ide, O., and T.A. Rowe. 2007. Structural extremes in a Cretaceous dinosaur. *PLoS One*, *2*(11), p.e1230.

Shepherd, J.D., Galton, P.M., and J.A. Jensen. 1977. Additional specimens of the hypsilophodontid dinosaur *Dryosaurus altus* from the Upper Jurassic of Western North America. *Brigham Young University Geology Studies*, 24: 11–15.

Silva Nieto, D., Cabaleri, N.G., Armella, C., Volkheimer, W., Gallego, O.F., Zavattieri, A.M., Giambiagi, L.B., Moschetti, M.A., y A. Mancuso 2007. Hipótesis sobre la evolución tecto-sedimentaria de los depocentros de la cuenca de Cañadón Asfalto (Jurásico–Cretácico), provincia del Chubut (Hypothesis on the tectonosedimentary evolution of depocenters of the Jurassic–Cretaceous Cañadón Asfalto Formation basin, Chubut). *Ameghiniana*, 44: 67R (Suppl.).

Silva Nieto, D.G., Cabaleri, N., Salani, F., González Díaz, E., y F. Coluccia. 2002b. *Hoja Geológica 4369-27 Cerro Cóndor, Provincia del Chubut.* Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino. Boletín 328: 1–68. Buenos Aires.

Silva Nieto, D.G., Cabalieri, N., Salani, F., y A. Coluccia 2002a. Cañadón Asfalto, una cuenca de tipo “pull apart” en el área de Cerro Cóndor, Provincia de Chubut. *Actas del XV Congreso Geológico Argentino* vol. I: 238–243.

Smith, J.B., Currie, P.J., and K. Padian. 1997. Heterodontosauridae; pp.317–320, in Currie, P. J. and Padian, K. (eds.), *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego, California.

Smith, M.M. 1989. Distribution and variation in enamel structure in the oral teeth of sarcopterygians: its significance for the evolution of a protoprismatic enamel. *Historical Biology*, 3: 97–126.

Spencer, M.R. 2013. *Phylogenetic and biogeographic assessment of ornithischian diversity throughout the Mesozoic: a species-level analysis from origin to extintion.* Phd thesis, University of Iowa.

Stein, M., Hayashi, S., and P.M. Sander. 2013. Long bone histology and growth patterns in ankylosaurs: implications for life history and evolution. *PLoS One*, 8(7), p.e68590.

Sterli, J. 2008. A new, nearly complete stem turtle from the Jurassic of South America with implications for turtle evolution. *Biology Letters*, 4: 286–289.

Stipanicic, P., Rodrigo, F., Baulíes, O.L., y C.G. Martínez. 1968. Las formaciones presenonianas en el denominado Macizo Nordpatagónico y regiones adyacentes (The pre-Senonian formations in the north Patagonian shield and adjacent areas). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 23: 67–98.

Stipanicic, P.N., y M.I.R. Bonetti. 1970. Posiciones estratigráficas y edades de las principales floras jurásicas argentinas II. Floras doggerianas y málmicas. *Ameghiniana*, 7: 101–118.

Stokosa, K. 2005. Enamel microstructure variation within the Theropoda; pp. 163–178, in K. Carpenter (ed.) *The carnivorous dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington.

Sues, H.-D. 1980. Anatomy and relationships of a new hypsilophodontid dinosaur from the Lower Cretaceous of North America. *Palaeontographica, Abteilung A*, 169: 51–72.

Sues, H.-D., and P.M. Galton 1982. The systematic position of *Stenopelix valdensis* (Reptilia: Ornithischia) from the Wealden of north-western Germany. *Palaeontographica Abteilung A*, 178: 183–190.

Tang, F., Jing, X.-S., Kang, X.-M., and G.-J. Zhang. 2001. *Omeisaurus maoianus: A Complete Sauropoda from Jinyan, Sichuan*. China Ocean Press, Beijing.

Tasch, P., and W. Volkheimer. 1970. Jurassic conchostracans from Patagonia. *University of Kansas Paleontological Contributions*, 50, 1–23.

Thulborn, R.A. 1970a. The systematic position of the Triassic ornithischian dinosaur *Lycorhinus angustidens*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 49:235–245.

Thulborn, R.A. 1970b. The skull of *Fabrosaurus australis*, a Triassic ornithischian dinosaur. *Palaeontology*, 13: 414–432.

Thulborn, R.A. 1971a. Origins and evolution of ornithischian dinosaurs. *Nature*, 234: 75–78.

Thulborn, R.A. 1971b. Tooth wear and jaw action in the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus*. *Journal of Zoology, London*, 164:165–179.

Thulborn, R.A. 1972. The postcranial skeleton of the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus australis*. *Palaeontology*, 15: 29–60.

Thulborn, R.A. 1973. Teeth of ornithischian dinosaurs from the Upper Jurassic of Portugal, with description of a hypsilophodontid (*Phyllodon henkeli* gen. et sp. nov.) from the Guimarota Lignite. *Memoria, Serviços Geologicos de Portugal*, 22:89–134.

Thulborn, R.A. 1974. A new heterodontosaurid dinosaur (Reptilia: Ornithischia) from the Upper Triassic Red Beds of Lesotho. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 55: 151–175.

Thulborn, R.A. 1978. Aestivation among ornithopod dinosaurs of the African Trias. *Lethaia*, 11: 185–198.

Tumarkin-Deratzian, A.R. 2003. *Bone surface textures as ontogenetic indicators in extant and fossil archosaurs: macroscopic and histological evaluations.* Ph. D. Dissertation, University of Pennsylvania, Philadelphia, Pennsylvania, 348 p.

Tumarkin-Deratzian, A.R. 2009. Evaluation of Long Bone Surface Textures as Ontogenetic Indicators in Centrosaurine Ceratopsids. *The Anatomical Record*, 292: 1485–1500.

Tumarkin-Deratzian, A.R. 2010. Histological evaluation of ontogenetic bone surface texture changes in the frill of *Centrosaurus apertus*; pp. 251–263, in M.J. Ryan, B.J. Chinnery-Allgeier, and D.A. Eberth (eds), *New perspectives on horned dinosaurs: The Royal Tyrrell Museum ceratopsian symposium*. Bloomington: Indiana University Press.

Varricchio, D.J., Martin, A.J., and Y. Katsura. 2007. First trace and body fossil evidence of a burrowing, denning dinosaur. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274: 1361–1368.

Vickaryous, M. K., Maryańska, T., and D.B. Weishampel. 2004. Ankylosauria; pp. 363–392, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 2nd ed., University of California Press, Berkeley.

Volkheimer, W., Gallego, O.F., Cabaleri, N.G., Armella, C., Narvaez, P.L., Silva Nieto, D.G., and M.A. Paez. 2009. Stratigraphy, palynology, and conchostracans of a Lower Cretaceous sequence at the Canadón Calcareo locality, extra-Andean central Patagonia; age and palaeoenvironmental significance. *Cretaceous Research*, 30: 270–282.

Volkheimer, W., Quattrocchio, M., Cabaleri, N., and V. García. 2008. Palynology and paleoenvironment of the Jurassic lacustrine Cañadón Asfalto Formation at Cañadón Lahuincó locality, Chubut Province, Central Patagonia, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología*, 40: 77–96.

Weishampel D.B. 1984. The evolution of jaw mechanisms in ornithopod dinosaurs. *Advances in Anatomy, Embryology and Cell Biology*, 87: 1–110.

Weishampel, D.B. 1990. Ornithopoda; pp. 484–485, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 1st ed., University of California Press, Berkeley.

Weishampel, D.B. 2004. Ornithischia; pp. 323–324, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 2nd ed., *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

Weishampel, D.B., and D.B. Norman. 1989. Vertebrate herbivory in the Mesozoic: Jaws, plants, and evolutionary metrics. In: Farlow, J.O. (ed.). *Paleobiology of the Dinosaurs. Geological Society of America Special Paper*, 238:87–100.

Weishampel, D.B., and D.B. Norman. 1989. Vertebrate herbivory in the Mesozoic; jaws, plants, and evolutionary metrics. *Geological Society of America Special Papers*, 238: 87–101.

Weishampel, D.B., and L.M. Witmer. 1990. *Lesothosaurus*, *Pisanosaurus*, and *Technosaurus*; pp. 416–425, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 1st ed., University of California Press, Berkeley.

Weishampel, D.B., Dodson, P., and H. Osmólska. 2004. *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley. 776 p.

Weishampel, D.B., Jianu, C.-M., Csiki, Z., and D.B. Norman. 2003. Osteology and phylogeny of *Zalmoxes* (n. g.), an unusual euornithopod dinosaur from the latest Cretaceous of Romania. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1:1–56.

Werning, S. 2012. The ontogenetic osteohistology of *Tenontosaurus tilletti*. *PLoS One*, 7(3):e33539.

Whitlock, J.A. 2011. Inferences of diplodocoid (Sauropoda: Dinosauria) feeding behavior from snout shape and microwear analyses. *PLoS One*, 6(4):e18304.

Wilker, D.A., Murry, P.A., and L.L. Jacobs. 1997. A New Species of *Tenontosaurus* (Dinosauria: Ornithopoda) from the Early Cretaceous of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17: 330–348.

Witmer, L.M. 1990. The craniofacial air sac system of Mesozoic birds (Aves). *Zoological Journal of the linnean Society*, 100: 327–378.

Witmer, L.M., 1997. Craniofacial air sinus systems; pp. 151–159, in P.J. Currie and K. Padian (eds.), *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego, USA.

Witmer, L.M., and R.C. Ridgely. 2008. The paranasal air sinuses of predatory and armoured dinosaurs (Archosauria: Theropoda and Ankylosauria) and their contribution to cephalic structure. *The Anatomical Record*, 291: 1329–1388.

Witmer, L.M., and R.C. Ridgely. 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.

Woodward, H.N., Horner, J.R., and J.O. Farlow. 2011. Osteohistological evidence for determinate growth in the American alligator. *Journal of Herpetology*, 45: 339–342.

Woodward, H.N., Rich, T.H., Chinsamy, A., and P. Vickers-Rich. 2011. Growth dynamics of Australia's Polar dinosaurs. *PLoS One*, 6(8):e23339. doi: 10. 1371/journal. pone. 002339.

Xu, X., Forster, C.A., Clark, J.M., and J. Mo. 2006. A basal ceratopsian with transitional features from the Late Jurassic of northwestern China. *Proceedings of the Royal Society B*, 273: 2135–2140.

Xu, X., Zhou, Z. and X.-L. Wang. 2000. The smallest known non-avian theropod dinosaur. *Nature*, 408: 705–708.

Yates, A.M. 2003. The species taxonomy of the sauropodomorph dinosaurs from the Löwenstein Formation (Norian, Late Triassic) of Germany. *Palaeontology*, 46: 317–337.

You, H.-L., and P. Dodson. 2003. Redescription of neoceratopsian dinosaur *Archaeoceratops* and early evolution of Neoceratopsia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 48: 261–272.

You, H.-L., and P. Dodson. 2004. Basal Ceratopsia; p. 478–493, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

You, H.-L., Xu, X., and X.-L. Wang. 2003. A new genus of Psittacosauridae (Dinosauria: Ornithopoda) and the origin and early evolution of marginocephalian dinosaurs. *Acta Geologica Sinica*, 77: 15–20.

Zhang, F., Zhou, Z., Xu, X., and X. Wang. 2002. A juvenile coelurosaurian theropod from China indicates arboreal habits. *Naturwissenschaften*, 89: 394–398.

Zhao, X., Zhengwu, C., and X. Xu. 1999. The earliest ceratopsian from the Tuchengzi Formation of Liaoning, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19: 681–691.

Zheng, X.-T., You, H.-L., Xu, X., and Z.-M. Dong. 2009. An Early Cretaceous heterodontosaurid dinosaur with integumentary structures. *Nature*, 458: 333–336.

Zhou, C.F., Gao, K.Q., and R.C. Fox. 2010. Morphology and histology of lattice-like ossified epaxial tendons in *Psittacosaurus* (Dinosauria: Ceratopsia). *Acta Geologica Sinica (English edition)*, 84: 463–471.

Zhou, Z., and J.O. Farlow. 2001. Flight capability and habits of *Confuciusornis*; pp. 237–254, in J. Gauthier and L.F. Gall (eds.), *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. Special publication of the Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, N. J.

Zhou, Z., and L. Hou. 1998. *Confuciusornis* and the early evolution of birds. *Vertebrata PalAsiatica*, 36: 136–146.

Material suplementario.

12.1- ANÁLISIS DE AGRUPAMIENTO

12.1.1- Medidas utilizadas para la realización del análisis de agrupamiento:

MS. TABLA 1- Medidas utilizadas para el análisis de agrupamiento (clusters)

Genero especie (espécimen)	M1	M2	M3	M4
Heterodontosauridae sp. (MPEF-PV 3826)	18.71	28.76	33.12	32.00
Heterodontosaurus tucki (SAM-PK-K1332)	38.00	59.00	68.00	61.00
Tianyulong confuciusi (IVPP V17090)	25.00	39*	43*	40*
Abrictosaurus consors (NHMUK RU B54)	31.00	47.00	53.00	48*
Lesothosaurus diagnosticus (BMNH-RUB17)	30.00	58.00	67.00	56.00
Stormbergia dangershoeki (SAM-PK-K1105)	56.00	92.50	111.00	97.00
Othnieliosaurus consors (BYU ESM-163R)	43.00	75.00	87.00	74.50
Agilisaurus louderbackii (ZDM 6011)	55.00	92.00	103.50	88.50
Thescelosaurus neglectus (USNM 7757)	65.00	112.00	127.00	106.00
Parksosaurus warreni (ROM 804)	88.00	135.00	151.00	119.00
Hypsilophodon foxii (BMNH-R196)	46.00	66.00	84.00	69.00
Hypsilophodon foxii (BMNH-R200)	56*	83*	106.00	90*
Dryosaurus altus (YMP 1884; CM 21786)	19.00	150.00	180.00	162.00
Dysalotosaurus lettowvorbecki (HMN dy V)	14.00	63.00	70.00	61.00
Dysalotosaurus lettowvorbecki (HMN dy IV)	15.12	67.20	75.60	66.70
Gasparinisaura cincosaltensis (MCSPv 002)	24*	48.50	51.00	47.00
Gasparinisaura cincosaltensis (MCSPv111)	30.00	60.00	63.00	59.00
Anabisetia saldiviai (MCF-PVPH-75)	71*	125.00	145.00	135.00
Genero especie (espécimen)	M1%	M2%	M3%	M4%
Heterodontosauridae sp. (MPEF-PV 3826)	56.50	86.85	100.00	96.63
Heterodontosaurus tucki (SAM-PK-K1332)	55.88	86.76	100.00	89.71
Tianyulong confuciusi (IVPP V17090)	58.14	90.70	100.00	93.02
Abrictosaurus consors (NHMUK RU B54)	58.49	88.68	100.00	90.57
Lesothosaurus diagnosticus (BMNH-RUB17)	44.78	86.57	100.00	83.58
Stormbergia dangershoeki (SAM-PK-K1105)	50.45	83.33	100.00	87.39
Othnieliosaurus consors (BYU ESM-163R)	49.43	86.21	100.00	85.63
Agilisaurus louderbackii (ZDM 6011)	53.14	88.89	100.00	85.51
Thescelosaurus neglectus (USNM 7757)	51.18	88.19	100.00	83.46
Parksosaurus warreni (ROM 804)	58.28	89.40	100.00	78.81
Hypsilophodon foxii (BMNH-R196)	54.76	78.57	100.00	82.14
Hypsilophodon foxii (BMNH-R200)	52.83	78.30	100.00	84.91
Dryosaurus altus (YMP 1884; CM 21786)	10.56	83.33	100.00	90.00
Dysalotosaurus lettowvorbecki (HMN dy V)	20.00	90.00	100.00	87.14
Dysalotosaurus lettowvorbecki (HMN dy IV)	20.00	88.89	100.00	88.23
Gasparinisaura cincosaltensis (MCSPv 002)	47.06	95.10	100.00	92.16
Gasparinisaura cincosaltensis (MCSPv111)	47.62	95.24	100.00	93.65
Anabisetia saldiviai (MCF-PVPH-75)	48.97	86.21	100.00	93.10

[Tabla 1- Largo de los elementos del metatarso y proporciones con respecto al metatarsal III utilizados para la realización del análisis de agrupamiento (clusters). Medidas presentadas en mm; * señala mediciones estimadas; M1-M4 indica metatarsal I-IV; y M1%-M4% indica proporciones en largo de los metatarsales I-IV con el metatarsal III. Referencias: Thulborn, 1972; Galton y Jensen, 1973; Galton, 1974a, 1974b, 1981; Butler 2005; Sereno, 2012. Las medidas de *Gasparinisaura* y *Anabisetia* por gentileza de I. Cerda y R. Coria. Para las abreviaturas de los números de colección consultar la bibliografía citada.]

12.1.2- Resultados del análisis de agrupamiento:

12.1.2.1- Matriz de distancias euclídeas.

MS. TABLA 2- Distancias euclídeas resultantes del análisis de agrupamientos

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	0.00																	
2	6.96	0.00																
3	5.53	5.62	0.00															
4	6.64	3.35	3.20	0.00														
5	17.55	12.68	16.88	15.53	0.00													
6	11.59	6.83	12.05	10.16	7.56	0.00												
7	13.10	7.66	12.28	10.61	5.09	3.52	0.00											
8	11.80	5.45	9.21	7.37	8.89	6.45	4.58	0.00										
9	14.27	7.94	12.09	10.20	6.61	6.28	3.42	2.92	0.00									
10	18.09	11.47	14.27	11.78	14.60	13.10	11.63	8.46	8.57	0.00								
11	16.78	11.21	16.64	13.68	12.87	8.29	9.95	10.97	10.35	11.87	0.00							
12	14.97	10.20	15.74	13.11	11.62	6.09	8.64	10.61	10.13	13.79	3.38	0.00						
13	46.55	45.46	48.25	48.24	34.97	39.98	39.98	43.18	41.43	49.39	45.15	42.88	0.00					
14	37.85	36.12	38.60	38.60	25.26	31.17	29.71	33.20	31.45	39.18	36.93	34.92	11.91	0.00				
15	37.51	35.98	38.48	38.48	25.31	30.96	29.66	33.25	31.55	39.42	36.77	34.65	11.10	1.55	0.00			
16	13.31	12.38	11.95	11.95	12.31	13.14	11.28	10.94	11.84	18.34	20.80	19.18	38.41	27.99	28.04	0.00		
17	12.58	12.48	11.48	11.48	13.59	13.75	12.21	11.71	12.89	19.18	21.48	19.76	39.10	28.85	28.85	1.60	0.00	
18	8.35	7.73	10.21	10.21	10.41	6.57	7.49	9.07	10.09	17.36	14.56	12.03	38.64	29.49	29.49	9.14	9.15	0.00

[Tabla 12.2- Distancias euclídeas entre los taxones utilizados, los valores numéricos siguen el orden presentado en la tabla 12.1, con MPEF-PV 3826=1, *Anabisetia*= 18, y el resto de los taxones tomando los valores intermedios.]

12.1.2.2- Matriz de distancias ultramétricas.

MS. TABLA 3- Distancias ultramétricas resultantes del realizado análisis de arupamientos

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	0.00																	
2	6.37	0.00																
3	6.37	4.48	0.00															
4	6.37	4.48	3.20	0.00														
5	11.69	11.69	11.69	11.69	0.00													
6	11.69	11.69	11.69	11.69	7.04	0.00												
7	11.69	11.69	11.69	11.69	7.04	3.52	0.00											
8	11.69	11.69	11.69	11.69	7.04	5.19	5.19	0.00										
9	11.69	11.69	11.69	11.69	7.04	5.19	5.19	2.92	0.00									
10	12.92	12.92	12.92	12.92	12.92	12.92	12.92	12.92	12.92	0.00								
11	11.69	11.69	11.69	11.69	10.51	10.51	10.51	10.51	10.51	19.92	0.00							
12	11.69	11.69	11.69	11.69	10.51	10.51	10.51	10.51	10.51	19.92	3.38	0.00						
13	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	0.00					
14	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	11.50	0.00				
15	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	36.42	11.50	1.55	0.00			
16	13.89	13.89	13.89	13.89	13.89	13.89	13.89	13.89	13.89	13.89	13.89	13.89	36.42	36.42	36.42	0.00		
17	13.89	13.89	13.89	13.89	13.89	13.89	13.89	13.89	13.89	13.89	13.89	13.89	36.42	36.42	36.42	1.60	0.00	
18	11.69	11.69	11.69	11.69	8.72	8.72	8.72	8.72	8.72	12.92	10.51	10.51	36.42	36.42	36.42	13.89	13.89	0.00

[Tabla 12.3—Matriz de distancias ultramétricas entre los taxones utilizados en el análisis de agrupamiento, los valores 1-18 equivalen a los taxones, como fuera mencionado en la Tabla 12.2.]

12.2- GRÁFICO DE TRES EJES

12.2.1- Tabla de medidas de proporciones:

[Tabla 12.4- Valores de proporciones agregados a la lista de datos compilada por Hopson (2001), utilizada para realizar una versión extendida del diagrama de tres ejes, incluyendo nuevos datos de terópodos avianos, terópodos no avianos y ornitisquios. Fg para falange. Las medidas son expresadas en largo proporcional dentro del largo del dígito III y excluyendo la contribución a esta medida de la falange ungueal. Para las abreviaturas de los números de colección consultar la bibliografía citada.]

MS. TABLA 4- Medidas de proporciones de falanges utilizadas para el gráfico comparativo de tres ejes

Genero especie (espécimen)	clasificación	Fg 3%	Fg 2%	Fg 1%	Referencia
Rahonavis ostromi (holotype)	Avialae basal	24.5	29.97	45.53	Forster et al., 1998
Confuciusornis sanctus (GMV-2130)	Avialae basal	29.63	32.95	37.43	Chiappe et al., 1999
Confuciusornis sanctus (GMV-2141)	Avialae basal	31.18	30.37	38.45	Chiappe et al., 1999
Confuciusornis sanctus (GMV-2133)	Avialae basal	39.94	31.09	37.97	Chiappe et al., 1999
Changchengornis hengdaoziensis (GMV-2129b)	Avialae basal	30.07	31.8	38.65	Chiappe et al., 1999
Sinornis santensis (BNHM BPV538a)	Avialae basal	34.39	31.38	34.23	Sereno and Rao, 1992
Archaeopteryx siemensii (thermopolis)	archaeopterigido	27.66	34.04	38.3	Mayr et al., 2007
Archaeopteryx siemensii (munich)	archaeopterigido	30.32	30.96	38.99	Mayr et al., 2007
Archaeopteryx siemensii (berlin)	archaeopterigido	30.6	33.58	35.82	Mayr et al., 2007
Archaeopteryx lithographica (london)	archaeopterigido	30.16	34.92	34.92	Mayr et al., 2007
Archaeopteryx grandis (solnhofen)	archaeopterigido	30.17	33.91	35.92	Mayr et al., 2007
Archaeopterigidae sp. (eichstatt)	archaeopterigido	31.82	36.36	31.82	Mayr et al., 2007
Epidendrosaurus ningchengensis	terópodo arboreo	35.78	24.41	40.26	Zhang et al., 2002
Microraptor zhaoianus (CAGS 20-7-004)	terópodo arboreo	25.73	32.49	41.77	Hwang et al., 2002
Microraptor zhaoianus (CAGS 20-8-001)	terópodo arboreo	31.11	31.5	37.4	Hwang et al., 2002
Sinornithosaurus millenii (holotype)	terópodo	26.54	30.69	43.06	Xu et al., 2009
Troodon formosus (MOR 563)	terópodo	27.42	29.58	43.01	Kambic 2008
Deinonichus antirrhopus (MOR 747)	terópodo	25.91	29.09	45	Kambic 2008
Albertosaurus sp. (MOR 657)	terópodo	23.7	29.6	46.7	Kambic 2008
Elmisaurus elegans (MOR 752)	terópodo	29.03	26.75	44.21	Kambic 2008
Allosaurus sp. (MOR 697)	terópodo	23.66	32.15	44.19	Kambic 2008
Tyrannosaurus rex (MOR 555)	terópodo	27.5	32.11	49.3	Kambic 2008
Herrerasaurus ischigualastensis (PVSJ 373)	saurisquio	26.77	29.92	43.31	Novas, 1994
Lesothosaurus diagnosticus (BMNH RUB17)	ornitisquio	28.28	31.31	40.4	Thulborn, 1972
Dysalotosaurus lettowvorbecki (MBR 1541)	ornitisquio	23.68	32.65	43.66	I. Diaz Martinez, Mat. Fot.
Anabisetia saldiviai (MCF-PVPH-74)	ornitisquio	21.91	30.93	47.16	Obs. Pers.
Anabisetia saldiviai (MCF-PVPH-75)	ornitisquio	22.91	29.39	47.69	Obs. Pers.
Mantellisaurus atherfieldensis	ornitisquio	15.51	24.68	59.81	I. Diaz Martinez, Mat. Fot.
Othnieliosaurus consors (YMP 1882)	ornitisquio	25.5	31.26	43.23	I. Diaz Martinez, Mat. Fot.
Pisanosaurus mertii (holotype)	ornitisquio	23.6	30.53	46.72	Obs. Pers., Mat. Fot.
Scelidosaurus harrisonii (BMNH R 1111)	ornitisquio	20.16	29.52	50.88	I. Diaz Martinez, Mat. Fot.
Iguanodon bernasiensis	ornitisquio	12.5	24.21	63.28	I. Diaz Martinez, Mat. Fot.
Gasparinisaura cincosaltensis (MCS-111)	ornitisquio	21.88	30.99	47.13	Obs. Pers.
Changchunsaurus parvus (JLUM L0403-j-Zn2)	ornitisquio	28.28	31.31	40.4	Butler et al., 2011
Othnieliosaurus consors (BYU ESM-163R)	ornitisquio	28.36	29.85	40.58	Galton and Jensen, 1973
Monoclonius nasocornis (BMNH 5351)	ornitisquio	26.51	28.03	45.45	Brown, 1917
Brachilophosaurus canadensis (MOR 794)	ornitisquio	16.8	22.64	60.54	Kambic 2008
Lambeosaurid sp. (MOR 471)	ornitisquio	14.34	18.82	66.84	Kambic 2008
Jeholosaurus shangyuanensis (V15939)	ornitisquio	25.05	36.2	38.75	Han et al., 2012
Jeholosaurus shangyuanensis (V15929)	ornitisquio	24.45	31.33	44.42	Han et al., 2012
Camptosaurus dispar (USNM 4277)	ornitisquio	23.12	31.18	45.7	Gilmore, 1909
Camptosaurus amplus (YMP 1879)	ornitisquio	22.14	32.1	45.76	Gilmore, 1909
Hypsilophodon foxii (R2466)	ornitisquio	26.67	31.67	41.67	Galton 1974b
Leptoceratops gracilis (PU18133)	ornitisquio	26.32	35.09	38.6	Ostrom, 1978
Microceratops gobiensis (ZPAL MgD-I/156)	ornitisquio	29.27	29.27	41.46	Maryánska y Osmólska, 1975
Heterodontosaurus tucki (SAM 1332)	heterodontosáurido	26.92	30.77	42.31	Sereno, 2012
Tianyulong confuciusi (STMN 26-3)	heterodontosáurido	27.59	31.03	41.38	Zheng et al., 2009
Heterodontosaurido sp. (MPEF-PV3826)	heterodontosáurido	33.54	31.64	35.72	Obs. Pers.

12.2.2- Resultados del análisis de componentes principales:

MS. TABLA 5- Resultados del Análisis de Componentes Principales

Eigenvalues			Cargas de los Componentes			
CP	Eigenvalue	% varianza	0	Eje 1	Eje 2	Eje 3
1	93.5798	81.129	Phx 3	-0.9682	0.2471	0.03835
2	21.5375	18.672	Phx 2	0.07936	-0.9942	0.07321
3	0.229619	0.19907	Phx 1	0.9564	0.2895	0.03937

[Tabla 12.5- Eigenvalues y cargas de los componentes resultantes del realizado análisis de componentes principales.]

12.3- ANÁLISIS DE CURVATURA DE LAS FALANGES

12.3.1- Datos de curvatura agregados al listado presentado por Birn-Jeffery *et al*. (2012):

MS. TABLA 6- Medidas de curvatura en Ornithischia agregados a los datos de Birn-Jeffery et al. (2012)

Genero especie (espécimen)	curv. externa	curv. interna	gr. relativo	Referencia
Othnielosaurus consors (YPM 1882)	62°	42°	0.29	I. Diaz Martinez, Mat. Fot.
Gasparinisaura cincosaltensis (MCS-2)	66°	35°	0.23	Obs. Pers.
Anabisetia saldiviai (MCF-PvPh-75)	45°	8°	0.057	Obs. Pers.
Hadrosaurinae sp. (AMNH 5299)	29°	4°	0.024	I. Diaz Martinez, Mat. Fot.
Scelidosaurus harrisonii (BMNH R 1111)	67°	38°	0.19	I. Diaz Martinez, Mat. Fot.
Tianyulong confuciusi (IVPP V17090)	44°	54°	0.46	Pers. obs.
Heterodontosaurus tucki (SAM-PK-K 1332)	34°	23°	0.24	Pers. obs.
Heterodontosauridae sp. (MPEF-PV 3826)	72°	52°	0.33	Pers. obs.

[Tabla 12.5- Datos de curvatura y grosor relativo agregados a los datos compilados por Birn-Jeffery *et al*. (2012), después de Feduccia (1993), utilizados para realizar los gráficos de cajas y diagramas bivariados incluyendo nuevos datos que representan brevemente la diversidad de Ornithischia. Los valores de espesor relativo carecen de unidades. Para el listado completo de aves y lagartos utilizados en este estudio referirse a los citados autores. Los datos utilizados para cada gráfico excluyen a aquellos taxones que no poseen los datos completos, para el grafico bivariado de curvatura.externa/grosor.relativo se incluyeron los taxones a los que se les midió estas características, lo mismo para la curvatura interna.]

12.4- GROSOR DEL ESMALTE

12.4.1- Grosor del esmalte en *Manidens condorensis*:

Especie	medida (µm)	lugar	corte	cara de la corona
Manidens c.	2191.406	adelgazamiento base labial	MPEF-PV 10862	
Manidens c.	191.406	adelgazamiento base lingual	MPEF-PV 10862	
Manidens c.	39.437	ápice denticulo	MPEF-PV 10862	
Manidens c.	26.355	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	27.044	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	27.734	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	27.980	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	28.079	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	20.000	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	20.542	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	19.064	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	18.374	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	20.345	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	20.887	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	22.985	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	22.090	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	23.234	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	22.736	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	21.343	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	22.338	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	26.626	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	27.362	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	28.834	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	26.135	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	27.239	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	25.153	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	25.521	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	23.483	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	23.433	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	20.100	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	22.245	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	23.622	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	24.184	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	25.255	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	23.469	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	25.867	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	24.643	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	24.541	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	23.776	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	23.267	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	24.950	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	24.158	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	24.257	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	26.040	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	25.743	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	24.059	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	23.861	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	22.079	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	22.277	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	26.667	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	26.667	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	27.255	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	26.275	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	28.333	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	25.098	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	24.314	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	24.314	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	25.882	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	26.927	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	25.000	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	25.208	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	25.469	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	25.156	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	26.667	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	26.927	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	23.900	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	24.700	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	25.200	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	24.100	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	25.900	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	25.200	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	26.100	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	25.700	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual
Manidens c.	25.200	esmalte	MPEF-PV 10863	lingual

[Tabla 12.6a- Valores medidos de grosor del esmalte en la cara lingual del corte longitudinal de la corona referida a *Manidens condorensis.*]

Especie	medida (µm)	lugar	corte	cara de la corona
Manidens c.	29.602	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	28.607	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	28.507	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	28.706	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	20.995	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	20.995	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	18.955	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	19.801	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	19.104	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	25.123	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	24.680	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	23.596	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	24.778	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	23.941	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	27.100	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	27.300	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	29.150	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	29.700	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	31.300	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	31.350	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	25.300	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	22.750	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	24.150	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	25.350	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	24.450	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	24.900	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	23.950	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	22.030	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	22.673	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	26.485	esmalte	MPEF-PV 10863	labial
Manidens c.	27.178	esmalte	MPEF-PV 10863	labial

[Tabla 12.6b- Valores medidos del grosor del esmalte en la cara labial del corte longitudinal de la corona referida a *Manidens condorensis.*]

Especie	medida (µm)	lugar	corte	cara de la corona
Manidens c.	19.048	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	18.651	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	18.254	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	17.857	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	14.683	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	14.484	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	12.103	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	12.500	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	14.881	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	16.270	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	18.056	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	19.643	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	22.024	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	23.810	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	25.595	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	26.389	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	26.190	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	19.048	limite cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	19.650	entre denticulos esmalte	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	21.600	entre denticulos esmalte	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	24.050	entre denticulos esmalte	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	26.650	entre denticulos esmalte	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	30.350	entre denticulos esmalte	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	36.650	entre denticulos esmalte	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	23.069	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	22.525	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	22.970	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	22.871	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	22.079	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	22.079	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	22.871	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	21.010	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	20.758	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	20.707	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	20.960	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	21.061	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	22.172	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	21.921	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	21.675	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	21.724	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	22.118	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	23.005	cavidad mesial	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	27.000	esmalte	MPEF-PV 10863	--
Manidens c.	37.500	esmalte	MPEF-PV 10863	--

[Tabla 12.6c- Valores medidos del grosor del esmalte en otras regiones del corte longitudinal de la corona referida a *Manidens condorensis.*]

Especie	medida (µm)	lugar	corte	cara de la corona
Manidens c.	32.741	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	32.589	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	32.081	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	31.624	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	33.452	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	34.264	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	30.457	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	30.400	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	28.900	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	27.750	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	28.850	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	27.650	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	29.600	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	30.700	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	31.300	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	20.558	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	20.812	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	21.371	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	21.726	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	22.690	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	22.640	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	24.721	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	26.193	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	26.599	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	28.985	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	26.802	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	27.919	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	20.739	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	20.936	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	20.148	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	20.296	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	19.803	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	18.818	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	19.507	esmalte	MPEF-PV 10862	no oclusal
Manidens c.	24.900	esmalte	MPEF-PV 10862	oclusal
Manidens c.	26.700	esmalte	MPEF-PV 10862	oclusal
Manidens c.	29.500	esmalte	MPEF-PV 10862	oclusal
Manidens c.	28.800	esmalte	MPEF-PV 10862	oclusal
Manidens c.	28.000	esmalte	MPEF-PV 10862	oclusal
Manidens c.	25.900	esmalte	MPEF-PV 10862	oclusal
Manidens c.	24.800	esmalte	MPEF-PV 10862	oclusal
Manidens c.	20.099	ápice	MPEF-PV 10862	oclusal
Manidens c.	22.857	ápice	MPEF-PV 10862	oclusal
Manidens c.	25.665	ápice	MPEF-PV 10862	oclusal
Manidens c.	29.409	ápice	MPEF-PV 10862	oclusal
Manidens c.	36.059	ápice	MPEF-PV 10862	oclusal
Manidens c.	38.177	ápice	MPEF-PV 10862	oclusal
Manidens c.	37.980	ápice	MPEF-PV 10862	oclusal
Manidens c.	33.054	ápice	MPEF-PV 10862	oclusal

[Tabla 12.6d- Valores medidos del grosor del esmalte en las caras oclusal y no oclusa del corte transversal de la corona referida a *Manidens condorensis.*]

12.4.2- Grosor del esmalte en Cerapoda n. tax.:

Especie	medida (µm)	lugar	corte	cara de la corona
Cerapoda n. tax.	13.416	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.515	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.812	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.861	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.515	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	12.970	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.069	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.614	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	14.059	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.762	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.762	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.020	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	12.178	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	11.881	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	11.634	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	11.881	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	10.842	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	12.525	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	12.376	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.267	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.366	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.317	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.268	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.512	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.756	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	14.098	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	14.293	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	14.244	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	14.537	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	15.122	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.478	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	13.602	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	15.342	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	14.596	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	12.671	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	16.398	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	16.522	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	15.776	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	15.342	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	10.796	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	10.050	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	11.095	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	10.697	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	10.448	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	10.199	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	10.995	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal
Cerapoda n. tax.	12.438	esmalte	MPEF-PV 10823	no oclusal

[Tabla 12.6e- Valores medidos del grosor del esmalte en la cara no oclusal del corte longitudinal de la corona referida a Cerapoda n. tax.]

Especie	medida (µm)	lugar	corte	cara de la corona
Cerapoda n. tax.	12.308	ápice	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	12.115	ápice	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	11.827	ápice	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	10.769	ápice	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	10.577	ápice	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	10.865	ápice	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	12.019	ápice	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	12.019	ápice	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	10.673	ápice	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	10.192	ápice	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	10.385	ápice	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	10.192	ápice	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	8.416	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	7.738	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	7.602	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	7.647	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	7.149	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	6.697	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	6.290	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	6.516	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	6.561	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.457	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.457	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.276	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.683	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.226	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.226	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.231	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	8.688	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	8.552	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	8.235	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.367	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.198	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.278	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.119	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.802	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.079	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.484	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.437	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.040	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.683	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.365	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	8.849	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	8.452	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.000	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.365	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.745	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.307	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.000	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.891	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.745	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.182	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.927	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.599	esmalte	MPEF-PV 10823	oclusal

[Tabla 12.6f- Valores medidos del grosor del esmalte en la cara oclusal del corte longitudinal de la corona referida a Cerapoda n. tax.]

Especie	medida (µm)	lugar	corte	cara de la corona
Cerapoda n. tax.	9.455	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.109	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	8.267	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	8.861	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.050	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.604	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.653	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	11.287	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.901	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.307	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.455	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.356	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.901	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.109	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.250	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.850	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	11.300	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	11.750	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.500	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	10.100	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.300	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.650	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	9.350	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	11.550	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	8.950	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	8.950	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	8.700	cerca del cingulo margen opuesto	MPEF-PV 10823	oclusal
Cerapoda n. tax.	8.440	cerca del cingulo base	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	8.028	cerca del cingulo base	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	8.257	cerca del cingulo base	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	11.942	margen cingular	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	11.439	margen cingular	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	10.791	margen cingular	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	11.583	margen cingular	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	10.144	margen cingular	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	9.496	margen cingular	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	7.222	esmalte bajo cingulo	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	7.500	esmalte bajo cingulo	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	9.286	esmalte bajo cingulo	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	9.167	esmalte bajo cingulo	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	8.413	esmalte bajo cingulo	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	7.302	esmalte bajo cingulo	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	7.302	esmalte bajo cingulo	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	10.748	esmalte bajo cingulo	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	11.063	esmalte bajo cingulo	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	10.945	esmalte bajo cingulo	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	10.591	esmalte bajo cingulo	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	9.606	esmalte bajo cingulo	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	9.016	esmalte bajo cingulo	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	11.181	esmalte bajo cingulo	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	11.024	esmalte bajo cingulo	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	11.024	esmalte bajo cingulo	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	11.366	adelgazamiento base oclusal	MPEF-PV 10823	--
Cerapoda n. tax.	544.248	adelgazamiento base no oclusal	MPEF-PV 10823	--

[Tabla 12.6g- Valores medidos del grosor del esmalte en la cara oclusal y otras regiones del corte longitudinal de la corona referida a Cerapoda n. tax.]

Especie	medida (µm)	lugar	corte	cara de la corona
Cerapoda n. tax.	25.000	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	26.515	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	28.030	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	28.788	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	28.030	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	29.545	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	28.030	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	28.030	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	27.273	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	28.030	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	29.545	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	27.273	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	28.030	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	27.273	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	27.273	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	24.242	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	27.273	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	26.515	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	27.273	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	27.273	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	25.000	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	26.515	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	27.273	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	27.273	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	25.758	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	26.515	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	25.758	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	26.515	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	26.515	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	26.515	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	26.515	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	27.273	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	25.000	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	23.485	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	25.758	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	25.000	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	26.515	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	25.758	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	26.515	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	27.273	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	28.030	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	27.273	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	28.030	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	29.545	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	29.545	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	28.788	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	29.545	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	27.273	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	27.273	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	25.758	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	27.273	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	27.273	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal mesial

[Tabla 12.6h- Valores medidos del grosor del esmalte en la región mesial de la cara no oclusal del corte transversal de la corona referida a Cerapoda n. tax.]

Especie	medida (µm)	lugar	corte	cara de la corona
Cerapoda n. tax.	32.331	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	30.827	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	31.579	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	32.331	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	34.586	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	31.579	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	28.571	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	30.827	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	31.579	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	31.579	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	34.586	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	33.083	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	32.331	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	30.827	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	30.827	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	32.331	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	27.820	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	34.586	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	27.068	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	26.316	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal
Cerapoda n. tax.	25.564	esmalte	MPEF-PV 3821	no oclusal distal

[Tabla 12.6i- Valores medidos del grosor del esmalte en la región distal de la cara no oclusal del corte transversal de la corona referida a Cerapoda n. tax.]

Especie	medida (µm)	lugar	corte	cara de la corona
Cerapoda n. tax.	21.053	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.053	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	24.812	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	22.556	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	19.549	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.805	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.053	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	22.556	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.053	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.805	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	24.812	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.805	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	20.301	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	16.541	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	19.549	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.053	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.805	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	24.060	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.805	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.053	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	20.301	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	23.308	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.053	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	20.301	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.805	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.053	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	22.556	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	24.812	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	27.068	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	24.812	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	20.301	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	22.556	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	22.556	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.053	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	20.301	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.805	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	20.301	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	19.549	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	17.293	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	18.797	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	18.797	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.805	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.053	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	22.556	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.053	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	24.060	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	24.060	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	22.556	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.805	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.053	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.805	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	23.308	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	24.060	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	24.812	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	23.308	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	25.564	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	25.564	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	15.789	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.053	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	24.060	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	24.812	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.053	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	24.060	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	21.053	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	22.556	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal
Cerapoda n. tax.	24.812	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal distal

[Tabla 12.6j- Valores medidos del grosor del esmalte en la región distal de la cara oclusal del corte transversal de la corona referida a Cerapoda n. tax.]

Especie	medida (µm)	lugar	corte	cara de la corona
Cerapoda n. tax.	14.592	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	15.236	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	13.519	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	13.519	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	12.232	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	12.876	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	14.592	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	12.876	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	18.026	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	17.811	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	17.597	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	16.953	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	17.167	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	16.309	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	17.167	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	16.524	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	17.167	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	18.240	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	17.382	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	16.309	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	18.884	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	20.601	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	19.313	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	21.888	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	22.318	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	22.103	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	18.026	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	13.519	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	15.236	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	13.519	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	13.734	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	16.094	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	15.451	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	13.948	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	10.730	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	16.738	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	13.090	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	13.305	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	12.017	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	12.232	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	11.588	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	12.446	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	12.876	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial
Cerapoda n. tax.	14.163	esmalte	MPEF-PV 3821	oclusal mesial

[Tabla 12.6k- Valores medidos del grosor del esmalte en la región mesial de la cara oclusal del corte transversal de la corona referida a Cerapoda n. tax.]

Especie	medida (µm)	lugar	corte	cara de la corona
Cerapoda n. tax.	27.039	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	25.966	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	23.820	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	23.176	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	22.532	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	26.180	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	30.901	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	24.249	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	23.820	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	24.893	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	26.180	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	27.253	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	34.549	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	35.408	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	35.837	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	30.901	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	32.403	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	35.408	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	31.330	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	29.399	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	31.330	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	30.043	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	27.039	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	25.966	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	25.322	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	27.253	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	25.751	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	26.609	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	28.970	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	28.755	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial
Cerapoda n. tax.	29.399	esmalte	MPEF-PV 3821	cavidad mesial

[Tabla 12.6l- Valores medidos del grosor del esmalte en la cavidad mesial del corte transversal de la corona referida a Cerapoda n. tax.]

12.5- DESCRIPCIÓN DE CARACTERES

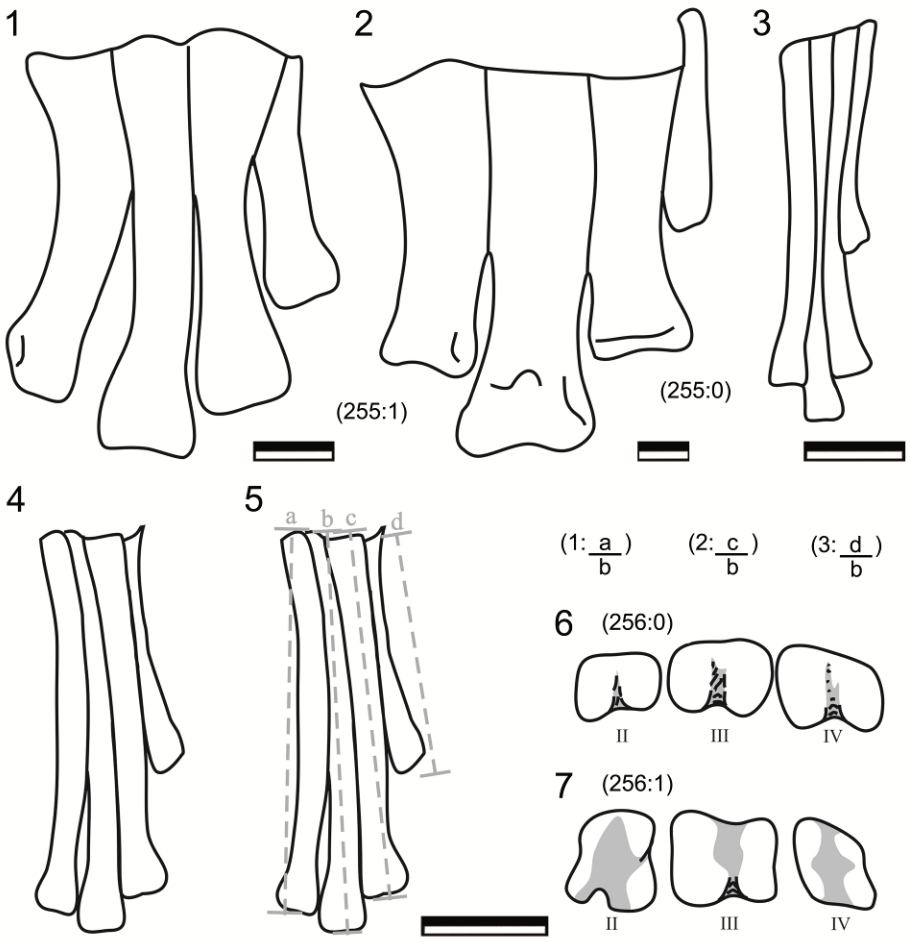
12.5.1- Caracteres continuos:

El resultado del análisis de agrupamientos presentado en la caracterización de los metatarsos del espécimen MPEF-PV 3826 (Ver Capítulo 4) permitió concluir que las diferencias en las proporciones dentro del metapodio con respecto al metatarsal III, agrupaban por separado a los heterodontosáuridos de las otras especies consideradas. La caracterización en proporción del largo de los metatarsos con respecto al metatarsal III es aquí resumida en tres caracteres, para ser analizados en un contexto filogenético. Los

siguientes caracteres son proporciones lineales morfométricas entre los metatarsos con respecto al metatarsal III. Estos caracteres carecen de una separación bien definida en su distribución y muestran una variación continua entre los taxones considerados, por lo que fueron tratados como caracteres continuos en el análisis filogenético (Fig. 12.1), y fueron normalizados para tomar valores entre 0 y 1.

Carácter 1- Proporción entre el largo del Metatarsal I / Metatarsal III.

La importancia de los dígitos laterales tiende a disminuir a lo largo de la evolución de los Ornithopoda, incluyendo la reducción y completa perdida de los metatarsos I y V. Varias especies de ornitópodos basales carecen de falanges en el reducido digito V, pero solo *Gasparinisaura* y *Orodromeus* también carecen de falanges en el dígito I entre los ornitópodos basales (Norman *et al*., 2004a). La completa perdida de las falanges en los dígitos I y V también fue documentada para varios iguanodóntidos basales (*e.g*., *Dryosaurus altus*, *Iguanodon bernissartensis* e *Iguanodon atherfieldensis* [Norman, 2004]), y hadrosaurios, quienes también carecen de metatarsos I y V (Horner *et al*., 2004). En ornitisquios basales y ornitópodos no iguanodóntidos, el metatarso I está presente y su largo proporcional con el metatarso III varía marcadamente, entre 0.10 y 0.68. Esta proporción, sin embargo, es relativamente homogénea entre los heterodontosáuridos (0.55–0.58). Independientemente de la ventaja morfofuncional relacionada a la perdida de los dígitos laterales para mejorar la locomoción cursorial, mientras que la reducción progresiva de los metatarsos I y V a lo largo de la evolución de Ornithopoda es representada por un intervalo amplio de medidas de proporciones, los heterodontosáuridos parecen ser anatómicamente conservativos (Fig. 12.1).



[Figura 12.1- Dibujos esquemáticos representando los nuevos caracteres descriptos. *1-4*, condición subarctometatarsiana de los metatarsos (255). 1, *Tenontosaurus tilletti*, modificado de Galton (1974a); *2*, *Camptosaurus dispar*, modificado de Galton (1974a); *3*, *Tianyulong confuciusi*, basado en Zheng *et al*. (2009; *supplementary material*); *4*, MPEF-PV 3826, metatarsales del pie derecho; *5*, medidas tomadas para calcular las proporciones para los caracteres continuos (1-3); *6-7*, dibujos esquemáticos de los cóndilos distales de los metatarsales II-IV en vista distal, mostrando la relación entre el mediolateral y el alto anteroventral del cóndilo distal; 6, MPEF-PV 3826; 7, *Hypsilophodon foxii* (modificado de Galton, 1974b). Los números entre paréntesis representan a los caracteres y estados (car:est). Escalas equivalen a 1 cm.]

Carácter 2- Proporción entre el largo del Metatarsal II / Metatarsal III.

Esta proporción varía dentro de los heterodontosáuridos en valores entre 0.86 y 0.9. En relación a las otras especies, se observan dos patrones distintos. Mientras que la mayoría

de los ornitópodos basales de cuerpo pequeño (*i.e.*, *Hypsilophodon*, *Anabisetia*, dryosáuridos), tienen valores de proporción relativamente bajos, otras especies de ornitisquios de mayor tamaño muestran valores de proporción relativamente altos. La adquisición de miembros columnares en los tireóforos de cuerpo pesado y la retención de varias adaptaciones a una locomoción subcursorial en cerápodos de gran tamaño (Coombs, 1978), resulta en la subecualización en largo de los elementos metatarsianos y la fuerte simetría de los dígitos a ambos lados del dígito III. En estos grupos, la disminución en largo de todos los dígitos y la reducción de los dígitos laterales forman un pie robusto con una amplia superficie de soporte en relación al largo del metapodio. La diferencia en las medidas de proporción entre ornitisquios pequeños y grandes se debe seguramente al incremento en tamaño corporal (Coombs, 1978), y con esto a la subecualización en largo de los elementos del metapodio, en donde un largo similar entre el metatarsal II y el metatarsal III otorga valores altos para este carácter en ornitisquios más grandes (Fig. 12.1).

Carácter 3- Proporción entre el largo del Metatarsal IV / Metatarsal III.

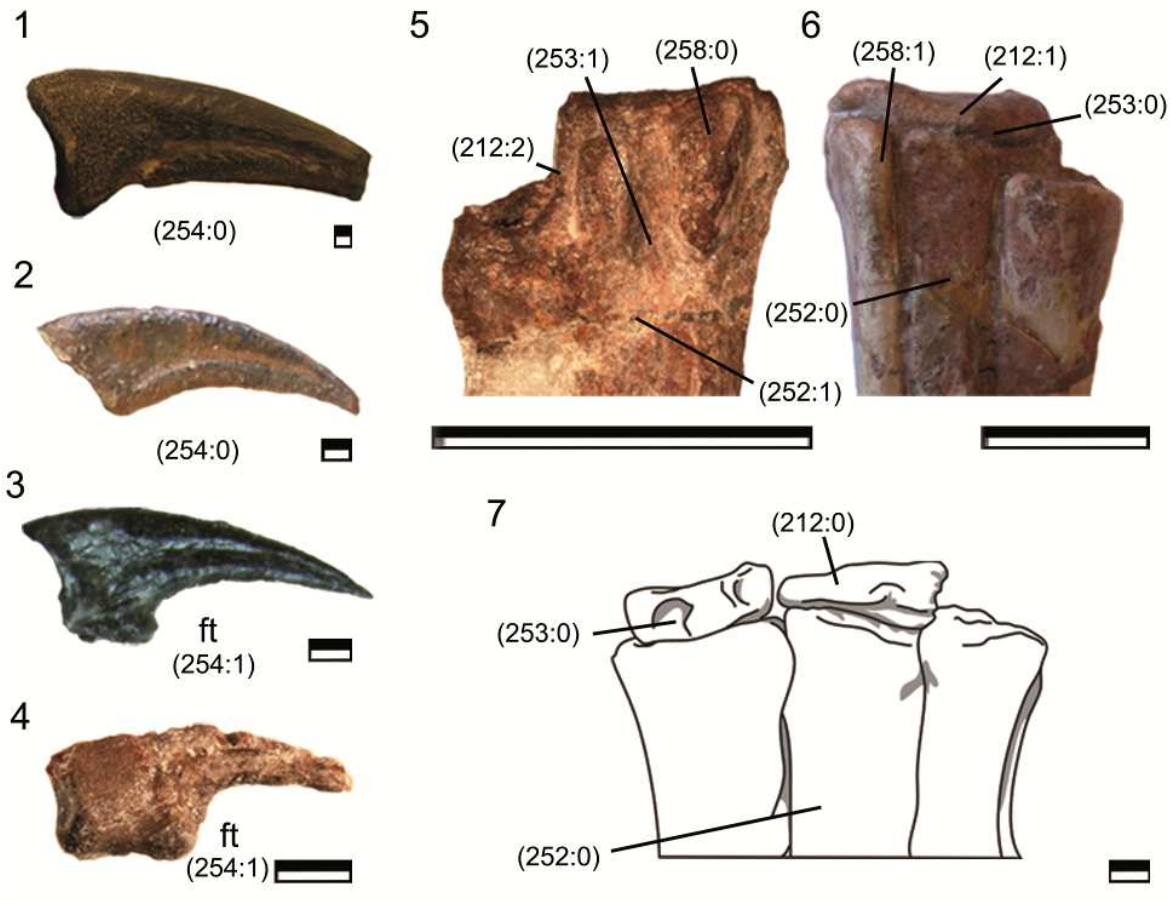
Como en el carácter anterior, los ornitisquios bípedos cursoriales poseen valores de proporción menores que aquellas especies de mayor tamaño. Sin embargo, el metatarso IV levemente más corto que el metatarso II en los ornitisquios más grandes en tamaño, mientras que es similar o mayor en largo que el metatarso II en ornitisquios de pequeño tamaño, una tendencia también observada en la codificación de este carácter (Fig. 12.1).

12.7.2- Caracteres discretos:

Los únicos caracteres que serán aquí descriptos corresponden a aquellos modificados de la matriz original de Butler *et al*. (2011: carácter 209 de la matriz de los mencionados autores, carácter 212 en la presente matriz), y aquellos caracteres que fueron definidos agregados a la matriz como resultado de este trabajo doctoral. Para una explicación de aquellos caracteres agregados a la matriz a partir de las definiciones de Sereno (2012), por favor remitirse a la mencionada publicación.

Carácter 212. — Tarsal distal medial: (0) articula únicamente con el metatarso III; (1) articula con los metatarsos II y III; (2) articula distalmente con los metatarsales I, II y III. (Modificado del carácter 209 de Butler *et al*. [2008] y sucesivos trabajos por el agregado del estado de carácter 2).

Los tarsales distales de *Heterodontosaurus tucki* fueron descriptos originalmente como tres elementos fusionados, una condición inusual entre los ornitópodos, quienes comúnmente retienen solo dos elementos (los heterodontosáuridos eran considerados como ornitópodos al momento de esta descripción [Santa Luca 1980; Norman *et al*., 2004a]). En su descripción, Santa Luca (1980) interpreta que el tarsal distal 1 contactaría con los metatarsos I y II, el tarsal distal 2 contactaría con el metatarso III, y el tarsal distal 3 estaría en articulación con el metatarsal IV (también considerado de esta forma por Norman *et al*., 2004a). En su codificación, Butler *et al*. (2008) consideraron a *Heterodontosaurus* como portador de una articulación entre el tarsal distal medial y el metatarsal III únicamente, y Zheng *et al*. (2009) consideraron el mismo estado de carácter para el heterodontosáurido *Tianyulong* (Zheng *et al*., 2009). Sin embargo, Sereno (2012) interpretó que en el pie derecho de *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K1332), solo existen dos tarsales distales, y que el contacto tentativo entre los tarsales distales 1 y 2 interpretados en la primera descripción del postcráneo de



[Figura 12.2- Imágenes fotográficas y esquema ilustrando nuevos caracteres descriptos: 1-4 vista lateral de falanges ungueales; 5-7 articulación proximal de los metatarsales con los tarsales distales. 1, ungueal del dígito I de *Othnielosaurus consors* (YMP 1882, cortesía de Dr. I. Díaz Martínez); 2, ungueal del dígito IV de *Heterodontosaurus tucki* (SAM 1332); 3, ungueal del dígito III de *Tianyulong confuciusi* (STMN 26-3; Zheng *et al*., 2009, *supplementary material*); 4, ungueal más completa de MPEF-PV 3826; 5, vista proximoplantar del metapodio izquierdo de MPEF-PV 3826; 6, vista proximoplantar del metapodio derecho de *Gasparinisaura cincosaltensis* (MUCPv-208); 7, esquema de la vista anteroproximal del metapodio de *Camptosaurus dispar*, modificado de Gilmore (1909). Abreviaturas: ft, tubérculo flexor. Los números entre paréntesis representan a los caracteres y estados (car:est). Escalas equivalen a 1 mm en 1–4, y 1 cm en 5–7.]

Heterodontosaurus (Santa Luca, 1980), era en realidad una fractura que dividía en dos a un único elemento. Por consiguiente, el autor concluye en que este taxón posee la condición común entre los ornitópodos de portar solo dos tarsales distales (así como en *Tianyulong*). Siguiendo esta interpretación, se considera en esta descripción que las especies *Heterodontosaurus* y *Tianyulong* poseen dos elementos en la región de los

tarsales distales, en donde el tarsal distal medial agrandado articula con los metatarsales I, II y III. Este estado de carácter también esta presente en el espécimen MPEF-PV 3826, y podría ser una característica común entre los heterodontosáuridos (Fig. 12.2).

Carácter 252. — Metatarsos proximalmente coosificados uno con el otro (en especímenes subadultos a adultos): (0) ausente; (1) presente.

Santa Luca (1980) consideró a los metatarsos en *Heterodontosaurus* como cercanamente empaquetados entre si (una condición común entre ornitisquios cursoriales [Norman *et al*., 2004a, 2004b]). Sereno (2012) concluyó que los metatarsos estaban en realidad fusionados entre si, siendo una característica no solo observada en *Heterodontosaurus*, sino que también en *Tianyulong*. Además, éste autor interpretó la ausencia de un tarsometatarso coosificado (y con ello la ausencia de metatarsianos proximalmente fusionados entre si) en *Abrictosaurus* (NHMUK RU B54), como dependiente del estado ontogenético juvenil en este espécimen. En MPEF-PV 3826, los metatarsos se encuentran proximalmente coosificados entre si (Fig. 12.2).

Carácter 253. — Presencia de tarsometatarso, al menos los metatarsos I-III parcial o totalmente fusionados con el tarsal distal medial (en especímenes subadultos a adultos): (0) ausente; (1) presente.

La presencia de un tarsometatarso (tarsales distales y metatarsales cosificados o fusionados entre si, funcionando mecánicamente como un único elemento) en *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980) fue considerado como una característica distintiva entre los dinosaurios ornitisquios. Aunque el tarsal lateral no se encuentra preservado en *Tianyulong*, el tarsal distal medial está completamente fusionado con los metatarsales con los que articula (Sereno, 2012). Como en *Tianyulong*, el tarsal distal

lateral tampoco está preservado en MPEF-PV 3826, pero el tarsal distal medial está fusionado con los metatarsos I-III. Aunque la coosificación del tarsal distal lateral con el metatarso IV es altamente probable en MPEF-PV 3826 (ver Capítulo 4), la definición del carácter es restringida al tarsal distal medial, debido a que es el único elemento preservado en articulación en *Tianyulong* y MPEF-PV 3826. El estadío ontogenético juvenil del espécimen tipo de la especie *Abrictosaurus* anteriormente notado lleva a considerar a este carácter como incierto para esta especie. La presencia de un tarsometatarso también es descripta en algunos terópodos (algunos ceratosaurios [Tikoski y Rowe, 2004], oviraptóridos [Olmólska *et al*., 2004], troodóntidos [Makovicki y Norell, 2004], dromaeosáuridos [Norell y Makovicky, 2004] y aves [Padian, 2004]), aunque la condición observada en heterodontosáuridos no alcanza un grado de coosificación tan avanzado como el presente en algunos de estos linajes (Fig. 12.2).

Carácter 254. — Tubérculo flexor ventral en falanges ungueales de los dígitos del pie: (0) ausente o levemente desarrollado cerca de la superficie articular de la falange ungueal; (1) presente, proceso protuberante bien desarrollado y anteriormente desplazado, formando un ventralmente plano entre éste y la superficie articular.

Aunque la presencia de un tubérculo flexor en las falanges ungueales pedales es una característica ampliamente distribuida dentro de Theropoda, la presencia de esta característica no fue reportada dentro de Ornithischia. Sin embargo, esta característica está presente tanto en el espécimen MPEF-PV 3826 como en *Tianyulong* (IVPP V17090, Sereno 2012, fig. 28–29; STMN 26-3, Zheng *et al*., 2009, *supplementary information*), pero no ha sido descripta hasta el momento en otros Ornithischia. Como en algunas aves actuales, MPEF-PV 3826 posee un prominente tubérculo flexor, el cual está presente pero menos desarrollado en *Tianyulong*. En la mencionada especie, el

tubérculo flexor muestra ser menos globoso y está menos distanciado de la cara articular proximal en relación al largo total de la falange. Este carácter podría ser informativo en un punto de vida paleoecológico si es interpretado como una adquisición para asistir la función de raspar y agarrar en los miembros posteriores de ornitisquios bípedos cursoriales (Sereno, 2012), pero al ser compartido entre dos especies que pertenecen al mismo linaje, también podría tener su componente filogenética.

Carácter 255. — Condición subarctometatarsiana incipiente en los metatarsos (*sensu* White, 2009): (0) ausente, no hay un solapamiento proximal de los metatarsos II y IV sobre el metatarsal III, y el metatarsal III es anteriormente más amplio lateromedialmente que los otros metatarsos (representando más del 30% de la amplitud lateromedial del metapodio en su sección media y en vista dorsal); (1) condición subarctometatarsiana incipiente presente, la región proximal del metatarso III está parcialmente cubierta por los metatarsos II y IV, y el ancho lateromedial del metatarso III es menor al de los otros metatarsos en vista anterior (menor al 30% del ancho total del metapodio en su sección media y en vista dorsal).

La condición subarctometatarsiana se caracteriza por poseer al extremo proximal del metatarso III igualmente visible tanto en vista anterior como plantar, en vez de estar completamente cubierto por los metatarsales II y IV como se observa en la condición arctomentatarsiana completa. En esta condición, el metatarsal III está lateromedialmente comprimido entre los metatarsales II y IV, desde la región proximal y a lo largo de toda la región media del eje del metatarsal III, donde el mismo se vuelve más amplio (White, 2009). En vista plantar, el metatarso III puede verse a lo largo de toda su extensión. La condición subarctometatarsiana fue descripta para el tyrannosáurido basal *Dilong paradoxus* (IVPP V11579, Xu *et al*., 2004; White, 2009). El espécimen MPEF-PV 3826

posee una condición subarctometatarsiana incipiente, la cual es marcadamente distinta del resto de los ornitisquios. En el mencionado, los metatarsales están fuertemente empaquetados, y el metatarso III está parcialmente cubierto a lo largo de toda su mitad proximal por los metatarsos II y IV, tanto en vista anterior como plantar. El metatarsal III tiene una sección transversal de forma trapezoidal (con la sección más angosta dirigida plantarmente, en vez de ser en forma de cuña como en *Dilong* [White, 2009]). Esta condición también está presente en *Heterodontosaurus* (SAM-PK-K 1332), y se estima presente en *Tianyulong* (espécimen STMN 26-3), el cual está expuesto solo plantarmente pero posee un metapodio fuertemente empaquetado (Zheng *et al*., 2009, *supplementary material*). La condición de *Abrictosaurus* es dudosa debido al estadío ontogenético inferido para el espécimen holotipo de la especie, en donde el metapodio parece no estar fuertemente empaquetado ni coosificado (Sereno, 2012). La condición subarctometatarsiana solo es compartida por MPEF-PV 3826 con los heterodontosáuridos, mientras que el resto de los ornitisquios bípedos muestran un arreglo empaquetado del metapodio pero no alcanzan la condición subarctometatarsiana. En estos ornitópodos, la sección transversal del metatarsal III es más bien subcilíndrica (*e.g*., *Lesothosaurus*, *Stormbergia*, *Scutellosaurus*, Ornithopoda basales). El grado de empaquetamiento se vuelve menor en ornitópodos más derivados, los cuales están proximalmente empaquetados pero pierden esta configuración a la mitad del metapodio. Finalmente, esta condición está pobremente desarrollada en el metapodio más bien corto y con metatarsales subiguales en largo presente en tireóforos y ceratópsidos, adaptados a una locomoción más pesada (Fig. 12.1).

Carácter 256. — Metatarsales II y IV, amplitud mediolateral de los cóndilos articulares en vista distal: (0) mayor que el alto dorsoplantar; (1) igual a o menor que el alto dorsoplantar.

El ancho lateromedial es mayor que el alto dorsoplantar en los cóndilos distales de los metatarsos II y IV de varios grupos de dinosaurios basales (*e.g.*, sauropodomorfos basales, saurisquios, heterodontosáuridos), presente también en ornitisquios de mayor tamaño (ceratópsidos, tireóforos). Esta condición contrasta con los proporcionalmente más angostos cóndilos distales de los metatarsales II y IV de ornitópodos basales y euornitópodos (*i.e.*, *Dysalotosaurus*, *Hypsilophodon*, *Othnielosaurus*, *Parksosaurus*, *Lesothosaurus*, *Gasparinisaura*, *Anabisetia*), como en ornitópodos de mayor tamaño, iguanodóntidos y hadrosaurios (*e.g.*, Galton, 1973, 1974a, 1974b; Norman *et al*., 2004a). Estas especies poseen un alto dorsoplantar mayor al ancho lateromedial en los metatarsos II y IV. La presencia de superficies condilares lateromedialmente más amplias en heterodontosáuridos compartida con otros grupos basales dentro de Dinosauria podría ser considerada como una condición plesiomórfica que se mantuvo en el linaje de los heterodontosáuridos sin cambio a lo largo de gran parte del Mesozoico (Fig. 12.1).

Carácter 257. — Fosas extensoras dorsales en los extremos distales de las falanges proximales de los dígitos del pie II–IV: (0) ausente; (1) presente.

Este carácter es discutido por Sereno (1986) y usado como una sinapomorfía diagnostica de Heterodontosauridae y brevemente mencionada por Butler *et al*. (2012), pero no fue incluida en los análisis filogenéticos que los mencionados autores presentaron. Esta característica fue incluida en la matriz como carácter y analizada en

un contexto filogenético (ver en figuras del Capítulo 4 y su resolución filogenética en Capítulo 8).

Carácter 258. — Proceso "tipo hipotarsal" proximodistalmente orientado en la cara plantar del tarsal distal medial, por encima del metatarsal II: (0) ausente; (1) presente.

Santa Luca (1980: fig. 10C) describió un proceso o flanco proximodistalmente orientado de posición plantar en el tarsal 1 en *Heterodontosaurus* (tarsal distal medial *sensu* Sereno, 2012). Este proceso ha sido relacionado a la zona de anclaje de tendones flexores de los dígitos del pie, como en la cresta hipotarsal de las aves actuales (*e.g.*, *Gallus* sp. [MPEF 0052], *Phalacrocorax* sp. [MPEF 0005], *Columba* sp. [MPEF 0047] *Milvago chimango* [MPEF 0037]; Santa Luca, 1980; Norman *et al*., 2004a). En *Tianyulong* (STMN 26-3), ambos metapodios están plantarmente expuestos, mostrando a este proceso plantar proximodistalmente orientado en el tarsal distal medial por encima del metatarsal II (Zheng *et al*., 2009, *supplementary material*). Finalmente, el espécimen MPEF-PV 3826 también muestra este proceso tipo hipotarsal (Fig. 2.3–2.6, 3.1–3.2). Esta característica no puede ser codificada en las especies *Fruitadens* y *Abrictosaurus* debido a sus respectivas limitaciones preservacionales, y tampoco es mencionado en ningún otro ornitisquio. Una posible excepción fue notada por Han *et al*. (2012), quienes describieron un tarsal distal medial con forma de "L" en vista articular en *Jeholosaurus shangyuanensis* (porción horizontal y vertical de la "L" correspondiéndose con los tarsales 1 y 2, respectivamente), con un proceso ubicado dorsalmente formando parte de la línea de sutura entre los tarsales fusionados. Una condición similar podría también estar presente en *Orodromeus makelai*, como es descripto por Scheetz (1999). En estas dos especies, el tarsal distal medial expone

plantarmente una estructura de forma protuberante (*i.e.*, Han *et al*., 2012: fig. 12), dándole esta característica forma de "L" al tarsal distal medial en vista proximal, aunque existe poco detalle en esta descripción. La condición de *Orodromeus* y *Jeholosaurus* podría ser convergente con en proceso tipo hipotarsal del tarsal distal medial en heterodontosáuridos. Sin embargo, la ausencia de una descripción más detallada que incluya la orientación y el desarrollo de este proceso imposibilita la codificación de este carácter con certeza en las mencionadas especies, y por ello fueron codificadas como ambiguos dentro de la matriz de datos (Fig. 12.2).

Carácter 259. — Proceso extensor localizado dorsalmente en el extremo proximal de la primera falange del digito pedal III: (0) ausente; (1) presente.

La presencia de un proceso extensor por encima de la superficie articular proximal en la falange pedal III.1 ha sido descripta para *Heterodontosaurus* (Santa Luca, 1980). Este proceso puede ser reconocido en MPEF-PV 3826 (ver Capítulo 4, Fig. 4.7, 4.9), y esta sutilmente desarrollado en *Abrictosaurus* (NHMUK RU B54; Sereno 2012: fig. 37). La presencia de este proceso no puede ser determinada en *Tianyulong* (espécimen IVPP V17090, Sereno 2012: fig. 28) y *Fruitadens* (Butler *et al*., 2012) debido a que la falange no está preservada. Este proceso está ausente en las falanges pedales de *Pisanosaurus* (PVL 2577, observación personal; Bonaparte, 1976), una característica que contradice afinidad de esta especie a Heterodontosauridae sugerida originalmente por Casamiquela (1967) y Bonaparte (1976).

Carácter 260. — Cíngulo/cíngulos más desarrollados en los dientes de la mejilla (dientes del maxilar y/o dentario), margen: (0) solo un leve abultamiento, a veces formando un leve y afinado margen en la base de los dentículos más mesial y/o más distal, que transicionalmente desaparece hacia la base de la corona; (1) cíngulo formado

completamente como un abultamiento en la base; (2) margen distinguido y apicalmente orientado.

Entre los ornitisquios, la expansión labiolingual de la región basal de los dientes de la mejilla, comúnmente relacionada a la presencia de un cíngulo en la dentición en Ornithischia, es una característica ausente en Dinosauria basales (dientes comúnmente zifodontes), y reducida en linajes con un aparato masticatorio especializado a la herbivoría como los heterodontosáuridos más derivados (*Heterodontosaurus*, Norman *et al*., 2011) y ornitópodos derivados (Rabdodontidae, Dryosauridae, Ankylopollexia). Por otro lado, esta característica es altamente variable en otros linajes de Ornithischia, y la consideración de esta variación y su cambio estructural entre las especies de ornitisquios podría poner en evidencia algunas tendencias evolutivas.

Carácter 261. — Cíngulo/cíngulos en los dientes de la mejilla (dientes del maxilar y/o dentario): (0) todos los cíngulos carecen de ornamentaciones marginales; (1) cuando presentes, se observan pequeñas aserraciones y/o dentículos a lo largo del margen cingular.

Como fuera mencionado, la presencia de un cíngulo ornamentado es una característica observada en especies de ornitópodos basales como *Orodromeus*, *Nanosaurus*, *Othnielosaurus* y *Drinker*, entre otros (Horner y Weishampel, 1988; Galton, 1983, 1995, 2006; Bakker *et al*., 1990). También, los cíngulos ornamentados se observan en especies de ankylosáuridos (*e.g*., Carpenter *et al*., 1995; Godefroit *et al*., 2009; Leahey y Salisbury, 2013; Barrett *et al*., 2010), estegosáuridos (*e.g*., Galton, 1980) y algunos paquicefalosáuridos (*e.g*., Brown y Schlaikjer, 1943; Galton, 1996). Aunque esta característica es más frecuentemente mencionada en descripciones detalladas de dientes aislados referidos a determinados taxones y no es exclusiva a nivel

de familia, si se combina con otras características de la dentición y restos del cráneo y postcráneo, podría expandir el conocimiento de un determinado espécimen y ser informativo como una convergencia estructural de la morfología dentaria en varios linajes.

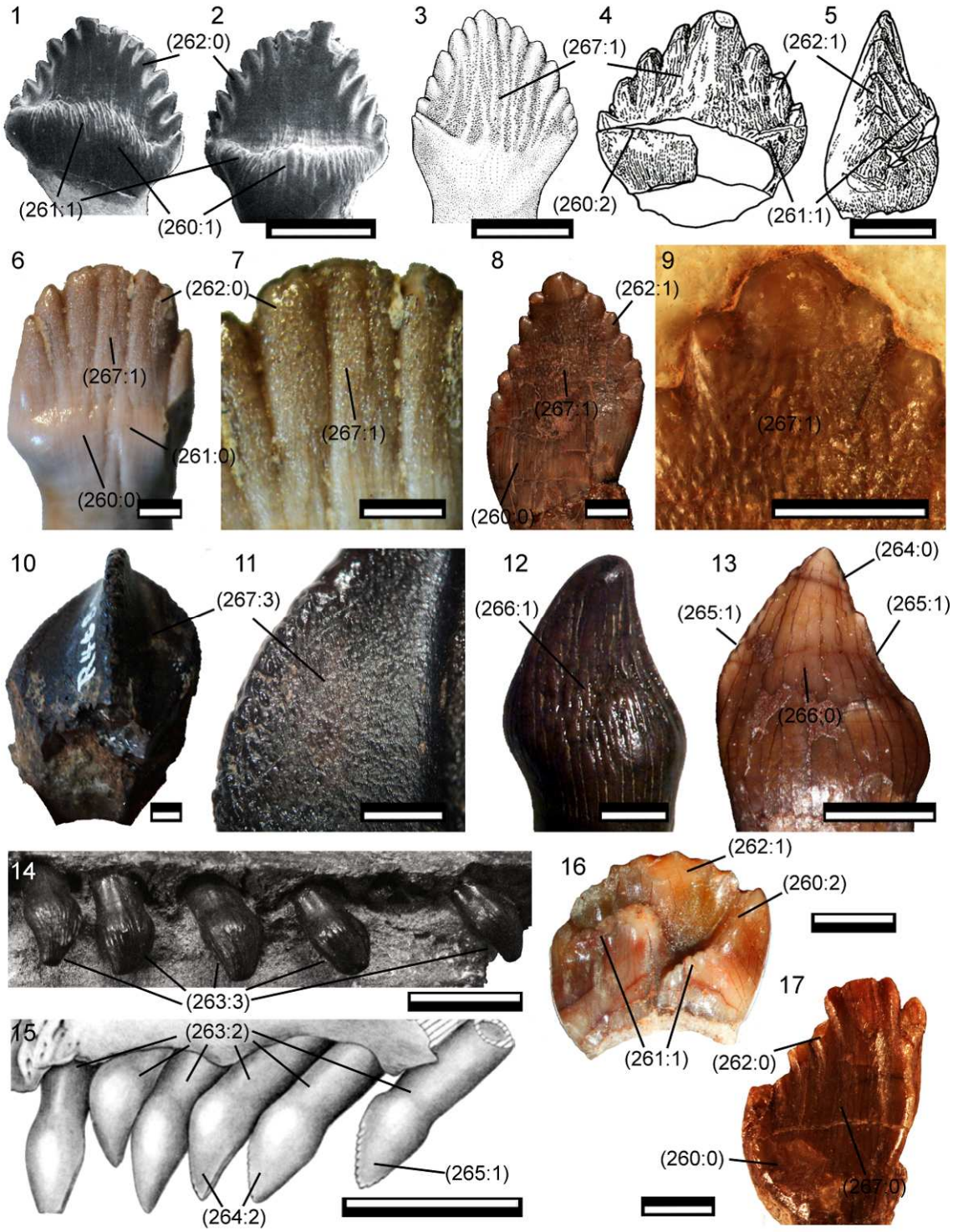
Carácter 262. — Dentículos a lo largo del margen en las coronas de las mejillas, variación en tamaño: (0) Dentículos subiguales en tamaño; (1) Dentículo apical al menos el doble el tamaño de los dentículos más mesial y más distal (incluyendo una considerable variación en tamaño entre los dentículos encontrados de por medio), mostrando una variación en donde mientras más alejado del ápice, más pequeño es el dentículo.

El similar tamaño de los dentículos a lo largo de los márgenes mesiales y distales es una condición común entre los ornitisquios, pero existen algunos casos en donde se observa lo opuesto. Esta variación en el tamaño de los dentículos es más bien poco común, pero observada en taxones como *Alocodon*, *Kulidadromeus* y *Othnielosaurus* (Thulborn, 1973; Galton, 1996, 2006; Godefroit *et al*., 2014). Aunque este carácter es importante en la descripción del presentado taxón Cerapoda n. tax., la caracterización de la variación en tamaño de los dentículos a lo largo de los márgenes de la corona podría ser importante en la descripción y codificación de futuros hallazgos.

Carácter 263. — Coronas premaxilares, ornamentaciones marginales: (0) ornamentaciones presentes, pero los dientes no muestran un arreglo anteroposterior claro en cuanto a la ornamentación dentro de la hilera de dientes del premaxilar; (1) pequeñas aserraciones o dentículos en todas las coronas premaxilares; (2) pequeñas aserraciones o dentículos solo en las coronas posteriores de la hilera de dientes del

premaxilar, mientras que las coronas anteriores carecen de ornamentaciones marginales; (3) todas las coronas premaxilares carecen de ornamentaciones marginales. (Considerado como ordenado).

En general, la tendencia evolutiva de los linajes más importantes de ornitiquios es la perdida de la dentición del premaxilar (*e.g*., Weishampel *et al*., 2004). Las coronas del premaxilar se fueron perdiendo a lo largo de la evolución de los linajes de ornitiquios más derivados (ceratópsidos, ornitópodos avanzados, tireóforos avanzados), pero la presencia de las mismas en número y características es variable en las especies basales a los mencionados grupos filogenéticos. Una mirada más detallada podría revelar que en la hilera de dientes del premaxilar ocurre una simplificación transicional en las carenas de las coronas y en la ornamentación de la superficie previa a la perdida completa de estas coronas. La tendencia de simplificación de las coronas del premaxilar y su progresiva reducción en el numero de coronas en la hilera de dientes del premaxilar podrían estar siguiendo la misma dirección. Varios ejemplos muestran que el número (*i.e*., seis en *Jeholosaurus* y *Thescelosaurus* [Barrett y Han, 2009; Boyd, 2014]; cinco en *Hypsilophodon*, *Orodromeus* [Norman *et al*., 2004a]; tres en *Heterodontosaurus*, *Lycorhinus*, *Echinodon* [Sereno, 2012]; dos en *Tianyulong* [Sereno, 2012]; y una en *Archaoeceratops* [You y Dodson, 2003]) y la ornamentación de las carenas (*Lesothosaurus* [Thulborn, 1971], *Alocodon* y *Phyllodon* [Thulborn, 1973]) varían en sentido anteroposterior. Esta variación podría indicar que las coronas se van perdiendo en la porción anterior del maxilar primero, con la completa perdida en grupos más derivados. Considerar el cambio de esta característica en la dentición premaxilar podría dar como resultado algunas tendencias evolutivas que podrían relacionarse a la completa perdida del las coronas del premaxilar en ornitisquios más derivados.



[Figura 12.3- Esquemas y caracteres relacionados a la dentición. 1-2 *Antactopelta oliveroi*, modificado de Gasparini y Salgado (2006); 3, *Othnielosaurus consors*, modificado de Galton (1983); 4-5, *Alocodon kuehnei*, modificado de Thulborn (1973); 6-7, *Kentrosaurus aethiopicus*, MB R 3287, MGB observación personal; 8-9, MPEF-PV 10860, Sauropodomorpha, MGB observación personal; 10-11, *Triceratops prorsus*, SMF R 4689 d, MGB, observación personal; 12, *Thescelosaurus* sp., colección privada; 13, MPEF-PV 3819, presente trabajo doctoral; 14, *Thescelosaurus neglectus*, dentición premaxilar,

modificado de Boyd (2014); 15, *Lesothosaurus diagnosticus*, dentición premaxilar, modificado de Sereno (1991); 16, Cerapoda n. tax, espécimen MPEF-PV 3825; 17, *Manidens condorensis*, espécimen MPEF-PV 1819. Escala equivale a 5mm en 1-3 y 15, 1mm en 4-13, 16-17 y 1cm en 16.]

Carácter 264. — Coronas premaxilares, arreglo de la ornamentación en el margen de la corona más ornamentada: (0) tanto la carena mesial como la distal se encuentran ornamentadas, (1) solo distalmente ornamentada; 2, solo mesialmente ornamentada.

Entre los ornitisquios, la presencia de carenas denticuladas o aserradas en coronas del premaxilar es siempre descripta y muchas veces utilizada para comparaciones taxonómicas (como en heterodontosáuridos; *e.g.*, Sereno, 2012), pero no fue considerado como un carácter informativo a nivel filogenético. También, esta característica puede ser una herramienta útil mientras se trabaja con cráneos fragmentarios y para taxonómicamente caracterizar dientes aislados del premaxilar y la mejilla de especies pobremente representadas (como *Phyllodon* y *Alocodon*; Thulborn, 1973).

Carácter 265. — Coronas premaxilares, ornamentaciones del margen de la corona: (0) ornamentaciones mesiales y distales subiguales en tamaño y/o numero; (1) ornamentaciones de la carena distal mayores en tamaño y/o más abundantes ornamentaciones en el margen mesial que en el distal; (2) ornamentaciones mesiales más grandes en tamaño que las distales y/o ornamentaciones distales más abundantes que las mesiales.

El tamaño subigual de los dentículos o aserraciones en los márgenes mesial y distal en las coronas del premaxilar es una característica comúnmente observada en aquellas especies que presentan ambos márgenes de las coronas del premaxilar

ornamentados (*e.g.*, *Hypsilophodon* [Galton, 1974b], *Bugenasaura* [Galton, 1999], *Drinker* [Bakker *et al*., 1990]). Asimismo, en coronas premaxilares de otras especies de ornitisquios, los márgenes varían en el tamaño y número de dentículos (como en la sexta corona premaxilar de *Lesothosaurus* [Thulborn, 1971; Sereno, 1991], *Emausaurus ernstii* [Norman *et al*., 2004c: fig. 15.3]). Esta diferencia entre las carenas de una misma corona podría relacionarse a la curvatura de la misma, o incluso a adaptaciones funcionales del margen de corte de la corona premaxilar. De la misma forma, esta característica podría estar relacionada a la mencionada simplificación y desaparición transicional de la ornamentación marginal. Este progresivo cambio desde un estado de subigual tamaño de la ornamentación entre márgenes a la completa ausencia de aserraciones en un margen, haría referencia la hipotética simplificación de la corona premaxilar previo a su completa desaparición.

Carácter 266. — Superficie del esmalte en la cara labial y/o lingual de las coronas premaxilares finamente ornamentada: 0, superficies suaves y continuas, carecen de ornamentación; 1, pequeñas crestas longitudinales y/o pústulas en una o ambas caras de la corona.

Contrario a la pequeña ornamentación en pústulas o crestas en las coronas del maxilar y dentario, la presencia de ornamentación en las caras de la corona del premaxilar es más común dentro de Ornithischia. La presencia de esta característica se corrobora en taxones relacionados a Ornithopoda basales, incluyendo a *Thescelosaurus Bugenasaura*, *Orodromeus*, *Othnielosaurus Hypsilophodon*, *Drinker*, *Alocodon* (Galton, 1973; Thulborn, 1973; Bakker *et al*., 1990; Boyd, 2014), así como *Emausaurus ernstii* dentro de los tireóforos (Haubold, 1990), *Archaeoceratops yujingziensis* y *Yinlong downsi* dentro de los ceratópsidos (Xu *et al*., 2006; You *et al*., 2010). La

ausencia de este carácter se corrobora también en otros taxones como por ejemplo *Changchunsaurus*, *Jeholosaurus* y *Zephyrosaurus* (Boyd, 2014). Dado la variable presencia de coronas del premaxilar en Ornithischia, así como también la presencia independiente de ornamentación en coronas del premaxilar y ausente en coronas de la mejilla (*e.g.*, *Emausaurus*, *Thescelosaurus*), este carácter fue considerado de forma independiente a aquella relevante para las coronas del maxilar y dentario.

Carácter 267. — Superficie del esmalte en la cara labial y/o lingual de coronas del maxilar/dentario finamente ornamentada: (0) superficies suaves y continuas, carecen de ornamentación; (1) esmalte finamente texturado por una ornamentación superficial de pústulas o mamelones y/o finas crestas verticales; (2) fuerte ornamentación de prominentes abultamientos o estrías a lo largo de la cara de la corona; (3) ornamentación en las caras de esmalte compuesta, combinando micro-ornamentación con rasgos ornamentales microscópicos.

La descripción de este carácter intenta incluir aquellas variaciones estructurales en la ornamentación del esmalte observadas entre las especies conocidas de Ornithischia. En este carácter se intenta abarcar desde la ausencia completa de estructuras ornamentales en las caras de la corona (*e.g.*, *Lesothosaurus*, *Scutellosaurus*, *Manidens*, *Orodromeus*), una ornamentación leve (*e.g.*, *Alocodon*, *Othnielosaurus*, *Drinker*), y aquellas ornamentación más prominente en el esmalte de las coronas maxilares y del dentario en leptoceratópsidos, estegosáuridos y ankylosáuridos (*e.g.*, Ryan *et al*., 2012; Billon-Bruyat *et al*., 2010; Galton, 2006). También, la consideración de una microornamentación combinada con rasgos ornamentales mayores del esmalte presente en hadrosauriformes y neoceratópsidos es aquí proyectada (*e.g.*, Bocherens *et al*., 1994; Sander, 1999; Hwang, 2005, 2011). Este carácter no considera como

ornamentación del esmalte a aquellas crestas secundarias confluentes con los dentículos ni a las crestas primarias de las caras de las coronas, las cuales fueron incluidas en otros caracteres.

12.6- MATRIZ FILOGENÉTICA

12.6.1- Cambios en la matriz de caracteres:

Con la revisión y redescripción de *Jeholosaurus* y varios taxones dentro de Heterodontosauridae realizada por Norman *et al*. (2011), Butler *et al*. (2011, 2012), Han *et al* (2012) y Sereno (2012), muchas de las características previamente codificadas fueron reinterpretadas. Estas características fueron codificadas en la matriz de datos aquí presentada. Los taxones (caracteres) modificados corresponden a los siguientes para: *Abrictosaurus* (56, 110, 117, 120, 136, 138, 219); NHMUK RU A100 (12, 39, 41, 44, 45, 47, 48, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 118, 120, 121, 122, 124); *Echinodon* (9, 11, 13, 17, 18, 98, 99, 104, 105, 115, 116, 117, 121, 122, 127, 128); *Fruitadens* (104, 105, 111, 122, 145, 159); *Heterodontosaurus* (49, 56, 80, 121, 128, 212), *Lycorhinus* (121, 125, 127), *Tianyulong* (11, 32, 33, 34, 35, 36, 41, 99, 115, 117, 152, 154, 155, 158, 159, 160, 162, 163, 165, 166, 212, 215, 216, 217, 226, 228, 229, 230, 231), *Manidens* (11, 17, 22, 35, 36, 49, 56, 57, 58, 59, 64, 67, 80, 107, 108, 137, 155, 181, 234, 235), *Gasparinisaura* (4, 40, 53, 54, 67, 69, 72, 73, 93, 100, 118, 125, 126, 129, 136, 139, 145, 152, 153, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 174, 175, 181, 207, 225, 232, 233), *Anabisetia* (82, 83, 106, 111, 124, 126, 129, 136, 137, 139, 144, 163, 164, 174, 175, 181, 183, 184, 198, 207, 208, 212, 215, 228, 230), *Orodromeus* (37, 64, 65, 87), *Micropachycephalosaurus* (61, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 113, 120, 121, 124, 127, 128, 129, 133, 169, 181, 207, 209, 227), *Stenopelix* (143, 149, 153, 155,

172, 182, 183, 190, 191, 196, 198, 202), *Othnielosaurus* (29, 62, 93, 101, 102, 104, 105, 106, 114, 116, 121, 127, 129, 131, 133, 225) y *Jeholosaurus* (216, 217). Notar que la numeración de los estados de carácter cambiados en los enumerados taxones sigue el orden previamente planteado, por lo que también incluyen los primeros tres caracteres continuos, explicando así las diferencias en orden con los caracteres listados en otros trabajos.

12.6.2- Listado de Caracteres:

12.8.2.1- Caracteres continuos.-

1. (nuevo carácter)- Proporción entre el largo del Metatarsal I / Metatarsal III.
2. (nuevo carácter)- Proporción entre el largo del Metatarsal II / Metatarsal III.
3. (nuevo carácter)- Proporción entre el largo del Metatarsal IV / Metatarsal III.

12.8.2.1- Caracteres discretos.-

4. Proporciones del cráneo: 0. Largo preorbital del cráneo mayor al 45% del largo basal del cráneo; 1. Largo Preorbital del cráneo menor al 40% del largo basal del cráneo.
5. Largo del cráneo (rostral–cuadrado): 0. 10% o menos del largo corporal; 1. 13% o más del largo corporal (modificado siguiendo a Xu *et al*., 2006).
6. Hueso rostral neomórfico, anterior al premaxilar: 0. Ausente; 1. Presente.
7. Hueso rostral, anteriormente quillado y ventralmente orientado: 0. Ausente; 1. Presente.
8. Hueso rostral, procesos ventrolaterales: 0. Rudimentarios; 1. Bien desarrollados.
9. Premaxilar, región anterior edentada: 0. Ausente, primer diente premaxilar está posicionado adyacente a la sínfisis; 1. Presente, primer diente premaxilar se encuentra posteriormente desplazado, habiendo un espacio entre la sínfisis y la primera corona del ancho de una o más coronas.
10. Premaxilar, largo del proceso posterolateral: 0. no contacta al lacrimal; 1. Contacta el lacrimal, excluyendo el contacto maxilar–nasal.

11. Margen oral de la premaxilar: 0. Porción nasal del cuerpo de la premaxilar se inclina abruptamente desde la narina externa al margen oral; 1. Porción ventral del premaxilar se desvía lateralmente para formar un piso parcial en la fosa narina.
12. Posición del margen ventral (oral) del premaxilar: 0. Al mismo nivel que la hilera dentaria maxilar; 1. Ventralmente desplazada en comparación a la hilera dentaria maxilar.
13. Foramen premaxilar: 0. Ausente; 1. Presente.
14. Paladar premaxilar: 0. Fuertemente arqueado, formando un paladar cóncavo y profundo; 1. Plano o solo levemente arqueado.
15. Superposición del proceso dorsal de la premaxilar sobre el nasal: 0. Presente; 1. Ausente.
16. Depresión con forma de fosa posicionada en el límite premaxilar–maxilar: 0. Ausente; 1. Presente.
17. Diastema en límite premaxilar–maxilar: 0. Ausente, dientes maxilares contiguos al extremo anterior del maxilar; 1. Presente, diastema notoria de al menos una corona de ancho entre los dientes maxilares y premaxilares.
18. Forma del diastema; 0. plana; 1. espacio subnarinal arqueado entre el premaxilar y la maxilar.
19. Fosa nasal rodeando la narina externa en la superficie lateral del premaxilar, posición del margen ventral de la fosa en relación al margen ventral del premaxilar: 0. El margen ventral de la fosa nasal está cercano al margen ventral del premaxilar; 1. Separado por un borde ancho y plano del margen ventral del premaxilar.
20. Narinas externas, posición del margen ventral: 0. Por debajo del margen ventral de la orbita; 1. Por encima del margen ventral de la orbita.
21. Tamaño de las narinas externas: 0. Pequeño, ubicado sobre el premaxilar; 1. Alargado, se extiende posteriormente para ubicarse también sobre parte del maxilar.
22. Fosa elíptica profunda, presente a lo largo de la línea de sutura de los nasales: 0. Ausente; 1. Presente.
23. Fenestra antorbital interna, tamaño: 0. Alargada, generalmente desde un 15% del largo del cráneo; 1. Muy reducida, menor al 10% del largo del cráneo, o ausente.

24. Fenestra antorbital externa: 0. Presente; 1. Ausente.
25. Fenestra antorbital externa, forma: 0. Triangular; 1. Oval o circular.
26. Abertura adicional(es) anteriormente dentro de la fosa antorbital: 0. Ausente; 1. Presente.
27. Maxilar, engrosamiento anterolateral prominente articula medialmente con el premaxilar: 0. Ausente; 1. Presente.
28. Maxilar, proceso accesorio anterior: 0. Ausente; 1. Presente.
29. Maxilar, emarginación bucal: 0. Ausente; 1. Presente.
30. Eminencia en el borde de la emarginación bucal del maxilar cercano a la articulación con el yugal: 0. Ausente; 1. Presente.
31. Concavidad en el maxilar para el lacrimal: 0. Ausente; 1. Presente.
32. Osificación(es) accesoria en la orbita (palpebral/supraorbital): 0. Ausente; 1. Presente.
33. Palpebral/supraorbital: 0. libre, se proyecta dentro de la orbita desde el contacto con el lacrimal/prefrontal; 1. Incorporado al margen orbital.
34. Palpebral, forma en vista dorsal: 0. Con forma de vara; 1. Con forma de placa y con una base amplia.
35. Palpebral/supraorbital, número: 0. Uno; 1. Dos; 2. Tres.
36. Palpebral libre, largo relativo al ancho anteroposterior de la orbita: 0. No atraviesa el ancho completo de la orbita; 1. Atraviesa el ancho completo de la orbita.
37. Exclusión del yugal del margen posteroventral de la fenestra antorbital externa por el contacto lacrimal–maxilar: 0. Ausente; 1. Presente.
38. Rama anterior del yugal, proporciones: 0. Más profunda que amplia, pero no tan profunda como la rama posterior del yugal; 1. más amplia que profunda; 2. Más profunda que la rama posterior del yugal.
39. Ensanchamiento del cráneo a través de los yugales, la línea trazada desde el margen frontal de la órbita al extremo del yugal es mayor a la amplitud interorbital mínima: 0. Ausente; 1. Presente, el cráneo posee una forma triangular en vista dorsal.
40. Posición de la amplitud máxima del cráneo: 0. Por debajo de la barra yugal-postobital; 1. Posteriormente, por debajo de la fenestra infratemporal.
41. Cresta yugal (o yugal–epiyugal) dividendo la superficie lateral del yugal en dos planos: 0. Ausente; 1. Presente.

42. Epiyugal: 0. Ausente; 1. Presente.
43. Proceso lateral del yugal: 0. Ausente; 1. Presente.
44. Ornamentación con forma de nodos en el yugal, la mayoría sobre, o ventral a la barra yugal–postorbital: 0. Ausente; 1. Presente.
45. Barra yugal–postorbital, amplitud más ancha que la fenestra laterotemporal: 0. Ausente; 1. Presente.
46. Sutura yugal–postorbital: 0. Sutura biselada elongada; 1. Sutura en tope corta.
47. Yugal, forma del proceso postorbital: 0. No expandido dorsalmente; 1. Porción dorsal del proceso postorbital está expandida posteriormente.
48. Contacto yugal–escamosal por encima de la fenestra infratemporal: 0. Ausente; 1. Presente.
49. Rama posterior del yugal: 0. no bifurcada; 1. bifurcada, incisión entre procesos pequeña; 2. bifurcada, incisión entre procesos amplia, formando un ángulo mayor a 45°. (modificado de Butler *et al*., 2008)
50. Yugal, rama posterior: 0. Forma el margen anterior y ventral de la fenestra infratemporal; 1. Forma parte del margen posterior de la fenestra infratemporal, expandiéndose hacia el escamosal.
51. Contacto yugal–cuadradoyugal: 0. Superpuesto; 1. Contacto en forma de lengüeta y surco.
52. Proceso anterolateral en el margen orbital posterodorsal en el postorbital: Ausente(0); Presente (1) (modificado de Butler *et al*., 2008)
53. Postorbital: 0. Con forma de “T”; 1. Con forma de placa triangular.
54. Contacto postorbital–parietal: 0. Ausente, o angosto; 1. Amplio.
55. Contacto entre el proceso dorsal del cuadradoyugal y el proceso descendente del escamosal: 0. Presente; 1. Ausente.
56. Cuadradoyugal, forma: 0. Forma de “L”, con el proceso anterior elongado; 1. Subrectangular con el eje mayor dispuesto verticalmente, y un proceso anterior corto y profundo; 2. Con forma de “T”. (modificado de Butler *et al*., 2008).
57. Cuadradoyugal, margen ventral: 0. Contacta con el cóndilo mandibular del cuadrado; 1. Bien alejado del cóndilo mandibular del cuadrado
58. Cuadradoyugal, orientación: 0. Orientado lateralmente; 1. Orientado posterolateralmente.
59. Cuadradoyugal, ancho transversal: 0. Aplanado mediolateralmente; 1. Expandido transversalmente y triangular en sección transversal.

60. Fosa oval prominente en la rama pterigoidea del cuadrado: 0. Ausente; 1. Presente.
61. Rama lateral del cuadrado: 0. Presente; 1. Ausente.
62. Diáfisis del cuadrado: 0. Anteriormente convexa en vista lateral; 1. Ancho anteroposterior reducido y diáfisis recta en vista lateral.
63. Foramen paracuádratico, tamaño: 0. Ausente o pequeño, abriéndose entre el cuadradoyugal y el cuadrado; 1. Amplio.
64. Foramen paracuádratico, orientación: 0. Abierto posterolateralmente según la diáfisis del cuadrado; 1. Abierto lateralmente según el cuadrado o cuadradoyugal.
65. Foramen paracuádratico, posición: 0. En el contacto cuadrado-cuadradoyugal; 1. Localizado en el cuadradoyugal.
66. Cuadrado, articulación mandibular: 0. Cóndilos del cuadrado de tamaño subigual; 1. Cóndilo medial mayor al cóndilo lateral; 2. Cóndilo lateral mayor al cóndilo medial.
67. Frontales pareados: 0. Cortos y anchos; 1. Estrechos y alargados (más de doble de ancho que de largo).
68. Fenestra supratemporal: 0. Abierta; 1. Cerrada.
69. Fenestra supratemporal, anteroposteriormente elongada: 0. Ausente, las fenestras son subcirculares a ovales en forma; 1. Presente.
70. Septo parietal, forma: 0. Estrecho y liso; 1. Amplio y rugoso.
71. Cresta parietoescamosal: 0. Ausente; 1. Presente.
72. Cresta parietoescamosal, extendida posteriormente como una cresta distinguida: 0. Ausente; 1. Presente.
73. Composición del margen posterior de la cresta parietoescamosal: 0. El parietal contribuye solo en una pequeña porción del margen posterior; 1. El parietal contribuye con al menos un 50% del margen posterior.
74. Barra postorbital–escamosal: 0. Con forma de barra; 1. Amplia y aplanado.
75. Hilera de tubérculos en el postorbital–escamosal: 0. Ausente; 1. Presente.
76. Hilera de tubérculos prominente en la porción posterior del escamosal: 0. Ausente; 1. Presente.
77. Grosor dorsoventral del frontal y parietal: 0. Fino; 1. Grueso.
78. Procesos paroccipitales: 0. Se extienden lateralmente y están distalmente expandidos levemente; 1. Porción distal se extiende ventralmente y como

colgante.

79. Procesos paroccipitales, proporciones: 0. Cortos y profundos (altura ≥ 1/2 longitud); 1. Elongados y estrechos.
80. Posición del foramen o fosa post-temporal: 0. Entre el proceso paroccipital y el escamosal; 1. Incluido en el proceso paroccipital, pero muy cercano a su margen dorsal; 2. Encerrado dentro del proceso paroccipital, desplazado al menos un cuarto del alto del margen dorsal (modificado de Butler *et al*., 2008)
81. Supraoccipital, contribución al margen dorsal del foramen magnum: 0. Forma completamente el margen dorsal del foramen magnum; 1. Exoccipitales con un proceso medial que restringe la contribución del supraoccipital.
82. Basioccipital, contribución al borde del foramen magnum: 0. Presente; 1. Ausente, excluido por los exoccipitales.
83. Basiesfenoides: 0. Más largo que, o subigual en largo al basioccipital; 1. Más corto que el basioccipital.
84. Placa proótica–basiesfenoides: 0. Ausente; 1. Presente.
85. Túbera basal, forma: 0. Con forma de abultamiento; 1. Con forma de placa.
86. Procesos del basipterigoides, orientación: 0. Anteroventral; 1. Ventral; 2. Posteroventral.
87. Contacto premaxilar–vomer: 0. Presente; 1. Ausente, excluido por el contacto en la línea media entre ambos maxilares.
88. Quilla palatal medial formada por vomers, pterigoides y palatinos dorsoventralmente profunda (mayor al 50% de la profundidad del hocico): 0. Ausente; 1. Presente.
89. Quilla pterigovomeriana, longitud: 0. menor al 50% del largo del paladar; 1. Mayor al 50% del largo del paladar.
90. Contacto pterigoides–maxilar en el extremo posterior de la hilera dentaria: 0. Ausente; 1. Presente.
91. Rama pterigocuadrada, proyección posterior del margen ventral: 0. Débil; 1. Pronunciada.
92. Remodelamiento de la corteza en la superficie de los huesos dermales del cráneo: 0. Ausente; 1. Presente.
93. Predentario: 0. Ausente; 1. Presente.
94. Tamaño del predentario: 0. Corto, dientes premaxilares posteriores están opuestos a los dientes anteriores del dentario; 1. De largo igual al premaxilar,

los dientes premaxilares solo están opuestos al predentario.

95. Predentario, extremo rostral en vista dorsal: 0. Redondeado; 1. Puntiagudo.
96. Predentario, margen oral: 0. Relativamente liso; 1. Denticulado.
97. Punta del predentario en vista lateral: 0. No se proyecta por encima del cuerpo principal del predentario; 1. Fuertemente hacia arriba en relación con el cuerpo principal del predentario.
98. Predentario, proceso ventral: 0. Simple; 1. Bilobulado.
99. Predentario, proceso ventral: 0. Presente, bien desarrollado; 1. Muy reducido o ausente.
100. Sínfisis del dentario: 0. Con forma de "V"; 1. Con forma de canalón.
101. Hilera de dientes del dentario (y porción anterior edentada) en vista lateral: 0. Recta; 1. Extremo anterior desviado hacia abajo.
102. Márgenes dorsal y ventral del dentario: 0. Convergen anteriormente; 1. Subparalelos.
103. Reborde ventral en el dentario: 0. Ausente; 1. Presente.
104. Proceso coronoideo: 0. Ausente o pobremente desarrollado, oblicuo posterodorsalmente, profundidad de la mandíbula en el proceso coronoideo menor al 150% de la profundidad de la mandíbula por debajo de la hilera dentaria; 1. Bien desarrollado, distinguidamente elevado, la profundidad de la mandíbula en el proceso coronoideo es mayor al 150% de la profundidad de la mandíbula por debajo de la hilera dentaria. (modificado de Butler *et al*., 2008)
105. Margen anterodorsal del proceso coronoideo formado por el proceso posterodorsal del dentario: 0. Ausente; 1. Presente.
106. Proceso coronoideo, posición: 0. Posterior a la dentición; 1. Lateral a la dentición.
107. Fenestra mandibular externa, situada en el contacto dentario-surangular-angular, o contacto dentario-angular : 0. Presente; 1. Ausente. (modificado de Butler *et al*., 2008)
108. Pequeña fenestra posicionada dorsalmente en el contacto surangular-dentario: 0. Ausente; 1. Presente.
109. Cresta o proceso en la superficie lateral del surangular, anterior a la sutura de la mandíbula: 0. Ausente; 1. Presente, cresta extendida anteroposteriormente; 2. Presente, proceso con forma de dedo dirigido dorsalmente.
110. Proceso retroarticular en la mandíbula: 0. más largo que la faceta glenoidea

mandibular; 1. más corto que la faceta glenoidea mandibular; 2. Rudimentario o ausente (ordenado) (modificado de Butler *et al*., 2008).

111. Ornamentación con forma de nodos en el dentario y el angular: 0. Ausente; 1. Presente.
112. Nivel de la articulación mandibular: 0. Al mismo nivel que la hilera dentaria, o levemente deprimida ventralmente; 1. Fuertemente deprimida ventralmente, más del 40% del alto del cuadrado esta por debajo del nivel del maxilar.
113. Osteodermos mandibulares: 0. Ausentes; 1. Presentes.
114. Dientes premaxilares: 0. Presentes; 1. Ausentes, premaxilar edentado.
115. Dientes premaxilares, número: 0. Seis; 1. Cinco; 2. Cuatro; 3. Tres; 4. Dos; 5. Uno.
116. Dientes premaxilares, corona expandida por encima de la raíz: 0. La corona no se encuentra expandida mesiodistalmente por encima de la raíz, no hay distinción entre la raíz y la corona observable; 1. La corona se encuentra al menos moderadamente expandida por encima de la raíz.
117. Dientes premaxilares incrementan su tamaño posteriormente: 0. Ausente, todos los dientes premaxilares son subiguales en tamaño; 1. Presente, los dientes premaxilares posteriores son significantemente mayores en tamaño que los dientes anteriores.
118. Coronas dentarias y maxilares, forma: 0. Con forma de daga; 1. subtriangulares; 2. Con forma de diamante. (modificado de Butler *et al*., 2008)
119. Dientes del maxilar/dentario, ornamentaciones marginales: 0. Aserramientos finos dispuestos en ángulo recto al margen del diente; 1. Dentículos conspicuos en un ángulo mayor a 45% con respecto al margen del diente.
120. Disposición del esmalte en los dientes del maxilar/dentario: 0. Simétrica; 1. Asimétrica.
121. Crestas de orientación apicobasal en los dientes maxilares/dentarios: 0. Ausente; 1. Presente, desarrolladas como débiles relieves. 2. Presente, desarrollados como crestas distinguidas. (ordenado) (modificado de Butler *et al*., 2008)
122. Crestas de orientación apicobasal en la superficie labial/lingual de los dientes maxilares/dentarios, confluentes con los dentículos marginales: 0. Ausente; 1. Presente.
123. Cresta primaria prominente en la cara labial de las coronas del maxilar: 0.

Ausente; 1. Presente.

124. Cresta primaria prominente en la cara lingual de las coronas del dentario: 0. Ausente; 1. Presente.
125. Posición de la cresta primaria en las coronas del maxilar/dentario: 0. Centro de la superficie de la corona, dando a la corona una forma simétrica en vista lingual/labial; 1. Descentrada, dando a la corona una apariencia asimétrica.
126. Al menos una expansión labiolingual moderadamente desarrollada en los dientes maxilares/dentarios: 0. Presente; 1. Ausente.
127. Dentición del dentario del tipo heterodonta: 0. No se observa una heterodoncia substancial en la dentición del dentario; 1. Caniniforme simple y alargado anterior a la hilera de coronas del dentario, con la corona sin estar mesiodistalmente expandida por encima de la raíz; 2. Dientes anteriores del dentario están fuertemente recurvados y caniniformes, siendo coronas expandidas mesiodistalmente por encima de sus raíces y no están relativamente alargadas con respecto a otras coronas del dentario.
128. Diente pequeño y morfológicamente simple localizado anteriormente en el dentario, carente de dentículos y fuertemente reducido en tamaño: 0. Ausente; 1. Presente.
129. Forámenes alveolares (“forámenes especiales”) mediales a las hileras dentarias del maxilar/dentario: 0. Presente; 1. Ausente.
130. Curvatura en dientes maxilares y dentarios: 0. Presente; 1. Ausente.
131. Coronas adyacentes del maxilar/dentario: 0. Separadas; 1. Cercanamente empaquetadas o imbricadas (modificado de Butler *et al*., 2008).
132. Coronas mesiodistalmente expandidas por encima de la raíz en los dientes de la mejilla: 0. Ausente; 1. Presente.
133. Posición de la máxima altura apicobasal en la hilera dentaria del maxilar/dentario: 0. Porción anterior de la hilera dentaria; 1. Porción central de la hilera dentaria; 2. Porción posterior de la hilera dentaria.
134. El cercano empaquetamiento y rápido reemplazo elimina los espacios entre el borde alveolar y las coronas de dientes funcionales adyacentes: 0. Ausente; 1. Presente.
135. Fusión entre el intercentro del atlas y los arcos neurales: 0. Ausente; 1. Presente.
136. Epipófisis en vértebras cervicales anteriores (postaxiales): 0. Presente; 1.

Ausente.

137. Cervicales 4-9, forma de las superficies articulares intercentrales: 0. Anficélicas; 1. Al menos levemente opistocélicas.
138. Numero de vértebras cervicales: 0. Siete/ocho; 1. Nueve; 2. Diez o más.
139. Articulación entre las zigapófisis de las vértebras dorsales: 0. Plana; 1. Con forma de lengüeta y surco.
140. Vértebras dorsales, número: 0. 12–13; 1. 15; 2. 16 o más.
141. Vértebras sacras, número: 0. Dos; 1. Tres; 2. Cuatro/cinco; 3. Seis o más.
142. Sacro, articulación accesoria con el pubis: 0. Ausente; 1. Presente.
143. Costillas sacras posteriores considerablemente más largas que las costillas sacras anteriores: 0. Ausente; 1. Presente.
144. Vértebras caudales anteriores, largo de los procesos transversos en relación al largo de las espinas neurales: 0. Subiguales; 1. Más largos que las espinas neurales.
145. Espinas neurales en vértebras caudales proximales: 0. Alto similar o hasta un 50% que el alto del centro vertebral; 1. Altura mayor al 50% de la altura del centro vertebral.
146. Cola elongada (59 o más vértebras caudales): 0. Ausente; 1. Presente.
147. Forma de los arcos hemales o chevrones: 0. con forma de vara, a menudo con una leve expansión distal; 1. Fuertemente expandidas distalmente de manera asimétrica, ancho mayor al largo en los arcos hemales de las vértebras caudales medias.
148. Segmentos esternales de las costillas dorsales anteriores: 0. Sin osificar; 1. Osificadas.
149. Gastralias: 0. Presente; 1. Ausente.
150. Clavículas osificadas: 0. Ausente; 1. Presente.
151. Placas esternales, forma: 0. Ausentes; 1. Con forma arriñonada; 2. Con forma de eje o hacha (proceso posterolateral con forma de vara y con el extremo anterior expandido).
152. Proporciones del humero y la escápula: 0. Escápula más larga o subigual al humero; 1. Humero substancialmente más largo que la escápula.
153. Hoja escapular, largo relativo al ancho mínimo: 0. Relativamente corto y amplio, el largo es 5-8 veces el ancho mínimo; 1. Elongada y con forma de vara, el largo es al menos 9 veces el ancho mínimo.

154. Acromion escapular, forma: 0. Pobremente desarrollado o ausente; 1. Bien desarrollado y con forma de espina.
155. Escápula, forma de la hoja escapular: 0. Fuertemente expandida distalmente; 1. Débilmente expandida, lados cercanamente paralelos.
156. Largo del humero: 0. Mayor al 60% del largo del fémur; 1. Menor al 60% del largo del fémur.
157. Desarrollo de la cresta deltopectoral: 0. Bien desarrollada, proyectada anteriormente como un flanco distinguido; 1. Rudimentaria, es como mucho un engrosamiento en el margen anterolateral del humero.
158. Forma de la diáfisis del humero, en vista anterior o posterior: 0. Relativamente recta; 1. Fuertemente arqueada lateralmente a lo largo del humero.
159. Falange manual más larga como un porcentaje del largo del humero: 0. Menor al 10%; 1. Mayor al 15%.
160. Metacarpales con extremos proximales de forma subcradrada: 0. Ausente; 1. Presente.
161. Metacarpales 1 y 5: 0. Substancialmente más cortos en largo que el metacarpal 3; 1. Subiguales en largo que el metacarpal 3.
162. Penúltima falange de los dígitos 2 y 3: 0. más corta que la primera falange; 1. Más larga que la primera falange.
163. Dígito manual 3, número de falanges: 0. Cuatro; 1. Tres o menos.
164. Dígitos manuales 2–4: 0. Primera falange relativamente corta comparado con la segunda falange; 1. Primera falange mayor al doble del largo de la segunda falange.
165. Fosa extensora en la superficie dorsal del extremo distal de los metacarpales y falanges: 0. Ausente o pobremente desarrollado; 1. Profunda, bien desarrollada.
166. Falanges ungueales manuales fuertemente recurvadas y con un tubérculo flexor prominente: 0. Ausente; 1. Presente.
167. Acetábulo: 0. Al menos una pequeña perforación; 1. Completamente cerrado.
168. Proceso preacetabular, forma/largo: 0. Corto, con forma de lengüeta, extremo distal posterior al pedúnculo púbico; 1. Elongado, con forma de vara, terminación distal anterior al pedúnculo púbico.
169. Proceso preacetabular, largo: 0. Menor al 50% del largo del ilion; 1. Mayor al 50% del largo del ilion.
170. Proceso preacetabular, desviación lateral: 0. 10–20 grados de la línea media; 1.

Mayor a 30 grados.

171. Margen dorsal del proceso preacetabular y margen dorsal del ilion por encima del acetábulo: 0. angosto, no expandido transversalmente; 1. El margen dorsal se encuentra transversalmente expandido para formar una plataforma angosta.
172. En vista dorsal, el proceso preacetabular del ilion se expande mediolateralmente hacia su extremo distal: 0. Ausente; 1. Presente.
173. Margen dorsal del ilion en vista lateral: 0. Relativamente recto o levemente convexo; 1. Sinuoso, el proceso postacetabular está fuertemente orientado hacia arriba.
174. Proceso subtriangular extendiéndose medialmente del margen dorsal de la hoja ilíaca: 0. Ausente; 1. Presente.
175. Proceso subtriangular, forma y posición: 0. Corto y con forma de lengüeta, por encima del acetábulo; 1. Elongado y con forma de flanco, en el proceso postacetabular.
176. Estante breve y fosa (*Brevis shelf*): 0. La fosa encara ventrolateralmente y el estante es cercanamente vertical y visible lateralmente en toda su extensión, creando una región postacetabular profunda; 1. La fosa encara ventralmente y la porción posterior del estante no puede verse en vista lateral.
177. Largo del proceso postacetabular como un porcentaje del largo total del ilion: 0. 20% o menos; 1. 25-35%; 2. Mayor al 35%.
178. Flanco acetabular medioventral del ilion, cierra parcialmente el acetábulo: 0. Presente; 1. Ausente.
179. Flanco o cresta supra-acetabular: 0. Presente; 1. Ausente.
180. Pedúnculo isquiático del ilion: 0. Se proyecta ventralmente; 1. Ampliamente engrosado, proyectado ventrolateralmente.
181. Pedúnculo púbico del ilion: 0. Grande, elongado, robusto; 1. Tamaño reducido, más corto que el pedúnculo isquiático.
182. Proceso púbico del isquión, forma: 0. Transversalmente comprimido; 1. Dorsoventralmente comprimido.
183. Isquión, forma de la diáfisis: 0. Relativamente recta; 1. Gentilmente curvada a lo largo del eje; 2, Distinguidamente curvada en la sección media del eje.
184. Diáfisis isquiática, corte transversal: 0. Mediolateralmente comprimida; 1. Subcircular y con forma de vara.
185. Diáfisis isquiática: 0. Levemente expandida, o con lados paralelos distalmente;

1. Distalmente expandida tomando forma de “pie” distinguido; 2. Disminuye gradualmente su amplitud distalmente.

186. Surco en el margen dorsal del isquion: 0. Ausente; 1. Presente.
187. Proceso obturador del isquión con forma de abultamiento: 0. Ausente; 1. Presente.
188. Sínfisis isquiática, largo: 0. El isquión forma una sínfisis medial con la rama opuesta que se extiende al menos un 50% de su largo; 1. Sínfisis isquiática presente solo distalmente.
189. Pubis, orientación: 0. Anteroventral; 1. Rotado posteroventralmente para ubicarse a lo largo del isquión (opistopúbico).
190. Diáfisis del pubis (postpubis), forma en corte transversal: 0. Con forma de daga; 1. Con forma de vara.
191. Diáfisis del pubis (postpubis), largo: 0. Aproximadamente igual en largo que el largo del isquion; 1. Reducida, se extiende por la mitad o menos del largo del isquión.
192. Reducción de la diáfisis postpúbica: 0. Diáfisis postpúbica se extiende alrededor de la mitad del largo del isquion; 1. Diáfisis postpúbica es muy pequeña o ausente.
193. Cuerpo del pubis, tamaño: 0. Relativamente grande, haciendo una contribución substancial al margen del acetábulo; 1. Tamaño reducido, rudimentario, casi excluido del acetábulo.
194. Cuerpo del pubis, masivo y dorsolateralmente rotado de manera tal que el foramen obturador es ocluido en vista lateral: 0. Ausente; 1. Presente.
195. Proceso prepúbico: 0. Ausente; 1. Presente.
196. Proceso prepúbico: 0. Mediolateralmente comprimido, el alto dorsoventral excede el ancho mediolateral; 1. Con forma de vara, el ancho mediolaterial excede el alto dorsoventral.
197. Proceso prepúbico, largo: 0. Con forma de taco y pobremente desarrollado, se extiende una leve distancia anteriormente al pedúnculo púbico del ilion; 1. Elongado formando un distinguido proceso anterior.
198. Proceso prepúbico, se extiende más allá que el extremo distal del proceso preacetabular del ilion: 0. Ausente; 1. Presente.
199. Extensión de la sínfisis púbica: 0. Elongada; 1. Restringida a la porción distal del pubis, o ausente.

200. Forma del fémur en vista medial/lateral: 0. Arqueado anteriormente a lo largo de toda la diáfisis; 1. Recto.
201. Cabeza femoral: 0. Confluente con el trocánter mayor, *fossa trochanteris* posee una forma de surco; 1. *Fossa trochanteris* está modificada en una constricción distinguida que separa a la cabeza del fémur del trocánter mayor.
202. Trocánter menor (o anterior), morfología: 0. Ausente; 1. Cresta trocantérica finalizando en una espina pequeña y puntiaguda; 2. Ensanchada, prominente, con forma de ala o daga, ancho anteroposterior subigual al trocánter mayor; 3. Ancho anteroposterior reducido, cercanamente dispuesto al trocánter mayor expandido.
203. Nivel del punto más proximal del trocánter menor (o anterior) en relación al nivel de la porción proximal de la cabeza del fémur: 0. trocánter anterior posicionado distalmente en la diáfisis, y separado del trocánter mayor por una profunda muesca visible en vista medial; 1. trocánter anterior posicionado proximalmente, aproximándose en nivel a la superficie proximal de la cabeza femoral, cercanamente dispuesto al trocánter mayor (la muesca no es visible en vista medial).
204. Cuarto trocánter del fémur, forma: 0. Eminencia baja, o ausente; 1. Cresta prominente; 2. Pendiente o recumbente.
205. Cuarto trocánter, posición: 0. Localizado enteramente en la mitad proximal del fémur; 1. Posicionado a la mitad de la longitud del fémur, o en la mitad distal.
206. Fosa intercondilar anterior (extensora) en la epífisis distal del fémur: 0. Ausente; 1. Presente.
207. Fosa intercondilar posterior (flexora) del fémur: 0. Completamente abierta; 1. cóndilo medial desarrollado lateralmente, cubriendo parcialmente la apertura de la fosa flexora.
208. Cóndilo lateral del extremo distal del fémur, posición y tamaño en vista ventral: 0. Posicionado relativamente lateral, y un poco más angosto en ancho que el cóndilo medial; 1. Fuertemente insertado medialmente, reducido en ancho en relación con el cóndilo medial.
209. Extremo distal de la tibia: 0. Subcuadrado, proceso posterolateral no esta substancialmente desarrollado; 1. Proceso posterolateral elongado, por detrás de la fíbula.
210. Faceta fibular en el margen lateral de la superficie proximal del astrágalo: 0.

Amplia; 1. Reducida a una pequeña articulación.

211. Calcáneo, superficie proximal: 0. Faceta para la tibia ausente; 1. Faceta para la tibia presente y bien desarrollada.
212. Tarsal distal medial: 0. Articula distalmente con el metatarsal III solamente; 1. Articula distalmente con los metatarsales II y III; 2, articula distalmente con los metatarsales I, II y III. (Modificado de Butler *et al*., 2008; estado 2 agregado).
213. Arreglo de los metatarsales: 0. Compacto, cercanamente dispuestos a lo largo de un 70% de su largo, separándose distalmente; 1. Contactan entre si solo proximalmente, separándose hacia el exterior fuertemente en la porción distal.
214. Digito 1: 0. Metatarsal I robusto y bien desarrollado, el extremo distal de la falange 1-1 se proyecta más allá de la terminación distal del metatarsal II; 1. Metatarsal I reducido y proximalmente con forma de tablilla, la terminación de la falange 1-1 no se extiende más allá de la terminación del metatarsal II; 2. Metatarsal I reducido a un pequeño hueso vestigial o ausente, no porta dígitos.
215. Digito 4 en el pie, numero de falanges: 0. Cinco; 1. Cuatro o menos.
216. Metatarsal 5, largo: 0. Mayor al 50% del metatarsal 3; 1. Menor al 25% del metatarsal 3.
217. Metatarsal 5: 0. Porta dígitos; 1. Carece de dígitos.
218. Falanges ungueales pedales, forma: 0. Se afina distalmente, de punta angosta y con forma de garra; 1. Amplias, romas y con forma de casco.
219. Tendones osificados epiaxiales presentes a lo largo de la columna vertebral: 0. Ausente; 1. Presente.
220. Tendones hipoaxiales osificados, presentes en las vértebras caudales: 0. Ausente; 1. Presente.
221. Tendones osificados, disposición: 0. Dispuestos longitudinalmente; 1. Tendones fusiformes dispuestos de manera entretejida en la región caudal; 2. Matriz entretejida conformando una doble capa.
222. Hilera de osteodermos parasagitales en el dorso del cuerpo: 0. Ausente; 1. Presente.
223. Hilera lateral de osteodermos con forma de quilla en el dorso del cuerpo: 0. Ausente; 1. Presente.
224. Osteodermos con forma de quilla dispuestos contiguos formando collares en forma de U en la región cervical-pectoral: 0. Ausente; 1. Presente.
225. Facetas de desgaste en los dientes: 0. Ausentes o esporádicamente

desarrolladas; 1. Facetas de desgaste desarrolladas de forma sistemática a lo largo de toda la hilera dentaria.

226. La cabeza del humero se encuentra separada del prominente tubérculo medial en la superficie proximal por una muesca: 0. Ausente; 1. Presente.
227. Cuarto trocánter pendiente, con forma de vara y superficies anterior y posterior subparalelas: 0. Ausente; 1. Presente.
228. Fíbula, terminación distal fuertemente reducida y con forma de tablilla: 0. Ausente; 1. Presente.
229. Astrágalo y calcáneo se encuentran indistinguiblemente fusionados: 0. Ausente; 1. Presente
230. Expansión máxima del extremo distal de la tibia en relación con la proximal: 0. Porción distal de la tibia es considerablemente menos expandida que la proximal; 1. Expansión máxima de la porción distal de la tibia es subigual a la porción proximal de la tibia.
231. Coronas dentarias de la dentición media del maxilar y dentario, extensión apicobasal: 0. Alta, relación del alto/máximo ancho mesiodistal ≥ 1.5; 1. Bajo, relación < 1.5. (Carácter agregado por Pol *et al*., 2011).
232. Depresión en la superficie lateral del postorbital, localizada posterior al proceso lateral del postorbital: 0. Ausente; 1. Presente. (Carácter agregado por Pol *et al*., 2011).
233. Extensión dorsoventral del angular al nivel del proceso coronoideo: 0. Formando menos de la mitad del alto dorsoventral de la rama mandibular; 1. Formando más de la mitad del alto de la rama mandibular. (Carácter agregado por Pol *et al*., 2011).
234. Diastema distal al diente caniniforme del dentario: 0. Ausente; 1. Presente. (Tomado de Sereno, 2012).
235. Dientes de la mejilla, número: 0. 14 o más; 1. 12 o menos. (Tomado de Sereno, 2012).
236. Dientes de la mejilla, tamaño de las coronas diferencial a lo largo de la hilera de dientes: 0. Subigual; 1. Coronas del centro mayores al doble del tamaño de las coronas mesiales y distales. (Tomado de Sereno, 2012).
237. Dientes de la mejilla, margen cingular lateral separando al cíngulo de la cara labial de la corona: 0. Ausente; 1. Presente. (Tomado de Sereno, 2012).
238. Margen alveolar de las mejillas, curvatura dorsoventral: 0. Recto; 1. Arqueado

dorsal (maxilar) y ventralmente (dentario). (Tomado de Sereno, 2012).

239. Fosa nasal, dorsomedial, subtriangular y con márgenes laterales redondeados: 0. Ausente; 1. Presente. (Tomado de Sereno, 2012).
240. Flanco del yugal (proyectándose ventralmente de la rama posterior del yugal): 0. Ausente; 1. Presente. (Tomado de Sereno, 2012).
241. Rama posterior del postorbital, amplitud dorsoventral (en vista lateral): 0. Afinada, amplitud basal aproximadamente 1/3 del largo; 1. Amplia, amplitud basal aproximadamente 1/2 del largo. (Tomado de Sereno, 2012).
242. Cabeza del cuadrado, relación con la fosa en la esquina dorsolateral de la fenestra infratemporal: 0. Excluida; 1. Incluida. (Tomado de Sereno, 2012).
243. Cóndilo del cuadrado, inclinación de la superficie articular ventral (en vista anterior): 0. Horizontal; 1. Ventrolateralmente inclinados aproximadamente 30°. (Tomado de Sereno, 2012).
244. Superficie articular del predentario en el dentario, forma: 0. Plana; 1. Con forma de silla de montar.
245. Extremo anterior del dentario, forma (en vista lateral): 0. Afinada, subtriangular; 1. Dorsoventralmente expandida, redondeada. (Tomado de Sereno, 2012).
246. Profundidad del dentario en la mitad y en relación al largo del hueso: 0. Menor al 25%; 1. 25% o más. (Tomado de Sereno, 2012).
247. Tracto vascular del foramen anterior del dentario, forma: 0. Fosa superficial; 1. Canal incidido. (Tomado de Sereno, 2012).
248. Foramen surangular anterior, tamaño/forma: 0. pequeño o ausente, fosa superficial en el lado anterior del surangular; 1. Grande, canal incidido en el lado posterior del surangular. (Tomado de Sereno, 2012).
249. Fosa mandibular externa: 0. Ausente; 1. Presente. (Tomado de Sereno, 2012).
250. Proceso postacetabular del ilion, proporciones relativo al largo y a la profundidad mínima del proceso preacetabular: 0. Profundidad minima 40% o más del largo, mayor a la profundidad mínima del proceso preacetabular; 1. profundidad mínima un 30% del largo, subigual a la profundidad mínima del proceso preacetabular. (Tomado de Sereno, 2012).
251. Región media del eje y extremo distal de la fíbula, diámetro transversal en relación a un diámetro comparable en la tibia: 0. 25% o más; 1. menor al 25%. (Tomado de Sereno, 2012).

252. Metatarsos proximalmente coosificados uno con el otro (en especímenes subadultos a adultos): 0. Ausente; 1. Presente. (Nuevo carácter).
253. Presencia de tarsometatarso, al menos los metatarsos I-III parcial o totalmente fusionados con el tarsal distal medial (en especímenes subadultos a adultos): 0. Ausente; 1. Presente. (Nuevo carácter).
254. Tubérculo flexor ventral en falanges ungueales de los dígitos del pie: 0. Ausente o levemente desarrollado cerca de la superficie articular de la falange ungueal; 1. Presente, proceso protuberante bien desarrollado y anteriormente desplazado, formando un ventralmente plano entre éste y la superficie articular. (Nuevo carácter).
255. Condición subarctometatarsiana incipiente en los metatarsos (*sensu* White, 2009): 0. Ausente, no hay un solapamiento proximal de los metatarsos II y IV sobre el metatarsal III, y el metatarsal III es anteriormente más amplio lateromedialmente que los otros metatarsos (representando más del 30% de la amplitud lateromedial del metapodio en su sección media y en vista dorsal); 1. Condición subarctometatarsiana incipiente presente, la región proximal del metatarso III está parcialmente cubierta por los metatarsos II y IV, y el ancho lateromedial del metatarso III es menor al de los otros metatarsos en vista anterior (menor al 30% del ancho total del metapodio en su sección media y en vista dorsal). (Nuevo carácter).
256. Metatarsales II y IV, amplitud mediolateral de los cóndilos articulares en vista distal: 0. Mayor que el alto dorsoplantar; 1. Igual a o menor que el alto dorsoplantar. (Nuevo carácter).
257. Fosas extensoras dorsales en los extremos distales de las falanges proximales de los dígitos del pie II–IV: 0. Ausente; 1. Presente. (Nuevo carácter).
258. Proceso “tipo hipotarsal” proximodistalmente orientado en la cara plantar del tarsal distal medial, por encima del metatarsal II: 0. Ausente; 1. Presente. (Nuevo carácter).
259. Proceso extensor localizado dorsalmente en el extremo proximal de la primera falange del digito pedal III: 0. Ausente; 1. Presente. (Nuevo carácter).
260. Cíngulo/cíngulos más desarrollados en los dientes de la mejilla (dientes del maxilar y/o dentario), margen: 0. Solo un leve abultamiento, a veces formando un leve y afinado margen en la base de los dentículos más mesial y/o más distal, que transicionalmente desaparece hacia la base de la corona; 1. Cíngulo

formado completamente como un abultamiento en la base; 2. Margen distinguido y apicalmente orientado. (Nuevo carácter).

261. Cíngulo/cíngulos en los dientes de la mejilla (dientes del maxilar y/o dentario): 0. Todos los cíngulos carecen de ornamentaciones marginales; 1. Cuando presentes, se observan pequeñas aserraciones y/o dentículos a lo largo del margen cingular. (Nuevo carácter).
262. Dentículos a lo largo del margen en las coronas de las mejillas, variación en tamaño: 0. Dentículos subiguales en tamaño; 1. Dentículo apical al menos el doble el tamaño de los dentículos más mesial y más distal (incluyendo una considerable variación en tamaño entre los dentículos encontrados de por medio), mostrando una variación en donde mientras más alejado del ápice, más pequeño es el dentículo. (Nuevo carácter).
263. Coronas premaxilares, ornamentaciones marginales: 0. Ornamentaciones presentes, pero los dientes no muestran un arreglo anteroposterior claro en cuanto a la ornamentación dentro de la hilera de dientes del premaxilar; 1. Pequeñas aserraciones o dentículos en todas las coronas premaxilares; 2. Pequeñas aserraciones o dentículos solo en las coronas posteriores de la hilera de dientes del premaxilar, mientras que las coronas anteriores carecen de ornamentaciones marginales; 3. Todas las coronas premaxilares carecen de ornamentaciones marginales. (considerado como ordenado). (Nuevo carácter).
264. Coronas premaxilares, arreglo de la ornamentación en el margen de la corona más ornamentada: 0. Tanto la carena mesial como la distal se encuentran ornamentadas, 1. Solo distalmente ornamentada; 2. Solo mesialmente ornamentada. (Nuevo carácter).
265. Coronas premaxilares, ornamentaciones del margen de la corona: 0. Ornamentaciones mesiales y distales subiguales en tamaño y/o numero; 1. Ornamentaciones de la carena distal mayores en tamaño y/o más abundantes ornamentaciones en el margen mesial que en el distal; 2. Ornamentaciones mesiales más grandes en tamaño que las distales y/o ornamentaciones distales más abundantes que las mesiales. (Nuevo carácter).
266. Superficie del esmalte en la cara labial y/o lingual de las coronas premaxilares finamente ornamentada: 0. Superficies suaves y continuas, carecen de ornamentación; 1. Pequeñas crestas longitudinales y/o pústulas en una o ambas caras de la corona. (Nuevo carácter).

267. Superficie del esmalte en la cara labial y/o lingual de coronas del maxilar/dentario finamente ornamentada: 0. Superficies suaves y continuas, carecen de ornamentación; 1. Esmalte finamente texturado por una ornamentación superficial de pústulas o mamelones y/o finas crestas verticales; 2. Fuerte ornamentación de prominentes abultamientos o estrías a lo largo de la cara de la corona; 3. Ornamentación en las caras de esmalte compuesta, combinando micro-ornamentación con rasgos ornamentales microscópicos. (Nuevo carácter).

12.6.3- Caracteres codificados:

12.6.3.1- Caracteres continuos

Euparkeria_capensis ? ? ?
Marasuchus_liloensis ? ? ?
Herrerasaurus ? ? ?
Pisanosaurus_mertii ? ? ?
Abrictosaurus_consors 0.5849 0.8868 0.9057
NHMUK_RU_A100 ? ? ?
Echinodon_becklessi ? ? ?
Fruitadens_haagarorum ? ? ?
Tianyulong_confuciusi 0.5814 0.9070 0.9302
Manidens_condorensis ? ? ?
Heterodontosaurus_tucki 0.5588 0.8676 0.8971
Lycorhinus_angustidens ? ? ?
Lanasaurus_scalpridens ? ? ?
Pegomastax_africanus ? ? ?
Eocursor_parvus ? ? ?
Lesothosaurus_diagnosticus 0.4478 0.8657 0.8358
Stormbergia_dangershoeki 0.5045 0.8333 0.8739
Scutellosaurus_lawleri ? ? ?
Emausaurus_ernstii ? ? ?
Scelidosaurus_harrisonii ? ? ?
Stegosauria ? ? ?

Ankylosauria ? ? ?

Agilisaurus_louderbacki 0.5314 0.8889 0.8551

Hexinlusaurus_multidens ? ? ?

Othnielosaurus_consors 0.4942 0.8621 0.8563

Anabisetia_saldiviai 0.4896 0.8621 0.9310

Bugenasaura_infernalis ? ? ?

Gasparinisaura_cincosaltensis 0.4762 0.9524 0.9365

Hypsilophodon_foxii 0.5476 0.7857 0.8214

Jeholosaurus_shangyuanensis ? ? ?

Orodromeus_makelai ? ? ?

Parksosaurus_warreni 0.5828 0.8940 0.7881

Thescelosaurus_neglectus 0.5118 0.8819 0.8346

Yandusaurus_hongheensis ? ? ?

Zephyrosaurus_schaffi ? ? ?

Tenontosaurus_tilleti 0.6512 0.8605 0.8372

Tenontosaurus_dossi 0.6460 0.9336 0.8274

Talenkauen_santacrucensis ? ? ?

Rhabdodontidae ? ? ?

Dryosauridae 0.1685 0.8741 0.8846

Ankylopollexia ? ? ?

Micropachycephalosaurus_hongtuyanensis ? ? ?

Stenopelix_valdensis ? ? ?

Wannanosaurus_yansiensis ? ? ?

Goyocephale_lattimorei ? ? ?

Homalocephale_calathocercos ? ? ?

Pachycephalosauridae ? ? ?

Chaoyangosaurus_youngi ? ? ?

Psittacosauridae ? ? ?

Liaoceratops_yanzigouensis ? ? ?

Archaeoceratops_oshimai ? ? ?

Unnamed_taxon_(Coronosauria_+_Leptoceratopsidae) ? ? ?

Yinlong_downsi ? ? ?

MPEF_PV_3826 0.5650 0.8685 0.9663

Cerapoda n. tax._ ? ? ?

Drinker_nisti ? ? ?

Phyllodon_henkeli ? ? ?

Alocodon_kuehnei ? ? ?

Kulindadromeus_zabaikalicus ? ? ?

Manidens_condorensis+MPEF-PV_3826 0.5650 0.8685 0.9663

12.6.3.1- Caracteres discretos

Euparkeria_capensis
000--000000000-00000000000000----000-000000000000000000000000100000--
000000100000000-0000------00000000000000002000000-00-
100100000010001000000000?100011000?00???0?10000000--201000000000000-000---
0000-00000000000000000-1?000-00000000?0000000?00000??000000?0---01-00

Marasuchus_liloensis
?0??
00?0???010?0?00000?0????????000?
???????10000010--200000000000000-000---000101000000101001000-0?000-
000??????00??????????0100?00000????????

Herrerasaurus
000--000000000-11010010000000----000-000000001001000000000000100000--
000000000?000?0-0000------00000000000000002000000-00-
100100000000201000000000????111000110100110000000-0100000010000000-000--
-000101000000000000000-00001-00000000100000000?00?00?000000000---???00

Pisanosaurus_mertii
?0??????????????????????????1???
??????????????????????000?10?001000????1??[0 1]-00-
?00?11110??0???0??????????
?????0?0?0????0???0001??0001?0?0000???????0??1?1??0?00?0????????

Abrictosaurus_consors

000--10011??011000?100??0100100000?0-
????????????????2?0??????????????????????????????????011000-
1000011000??0?0030021?1-
0??001?11110?1?1????0????????0?10000?10??01?01000000-
11?100?????????????????0?2?200??1???0101101??0001?11??0??00101?????1110??1
1??0?01??0003--00

NHMUK_RU_A100
??0--1?01?1?01100??100?00100????????-
??00001100?0?0?00301
211[0
1]000?011111110??
????????????????????????????????1????????10000??????01?11??????????00021-00

Echinodon_becklessi
??0--
1?1?11??110????????01???
??????1????010000110????0??03111101000-
011011110???
????????????????????????????????1??010[0 1]0?????0011????????????0003--00

Fruitadens_haagarorum
??0--
1?0??1??11?????0??001???
????????????????0000110????0??03101100000-
011011110??0???3???0??????????000???002
120000111????????????????0111101??01010??????011???1????0???0003--00

Heterodontosaurus_tucki
000--110111101100011001001001000000-00100100000000020000000000200000--
000000200000000-00011000-100001100000010030111120 11[0
1]110111011?001?03?00000010?01100001101001101000000-111100000000?110-
00100010021200001??2010110100000111110111111111101111101111110101 11---[1
2][0 1][0 1]00

Lycorhinus_angustidens
????????????11??
????????????????????0?????????0??????21?10???01??11110????????????????????????????
??1?????0??1000[0
1]?????????????????????000????0

Lanasaurus_scalpridens
???????????011????1000?01??
??21?1?0?[0
1]0??111110??
????????????????????????1?????0???[0 1]000????????????????????000????0

Tianyulong_confuciusi
000--
1111??0011000?1000??10?1000000??0?00????????????0????????2?????????????????????
????????11?00?0?010110000?00004011-?0-0?-
010?10120?????????????????010100011-
10?11?????????????????00010?1110??????10?????1001??201011011000000?1101?00?
0101????001?00?11111011?00021-00

Manidens_condorensis
???????1?????1????1100?0?1??10010?0??0010000000010002000000110200?0???000
0000100?0?????00???????00001100021010????1101[0 1]00?[0
1]11101110?01?0?3?0???????????1?????????????01100000?1111000?0???011??001000
1?????????????????????????0?????011[0 1]1100?1[0 1]11??1?110?????????000????0

Pegomastax_africanus
??0?????????????????????0????????
??????????1?000?10010110????0??????21010?00110101120?????????????????????????
??0?????0??1110
0??1??1110????????????000????0

Eocursor_parvus

?0??0000--
??????????00?????????????10000100010000????11?0-
?0?00?01?110??0?0?2??????????0010000??01?01?01?00000-1110000000100110-
0010001002020000 1???0?????1??0000000?11?00??00?????000?010000??1??????????
0

Lesothosaurus_diagnosticus
000--100011000-000?10000010110000000-0000000010010001000000000000000--
0000000000000?0-000100000010000100010000001011000 00-
000011110000?0?20?????????00101000000?00001000000-0100000000100110-
0010001002020000111001?110100000000001100000000000000000000000010??0002
0100

Stormbergia_dangershoeki
??
??0?0?0120000??????0010??0??
??????01000000-0100000000[0 1]11110-
0010001002020000111?01?1101??000??0001?????????????????0?00?0[0
1]??????????0

Scutellosaurus_lawleri
?00--??0?11????00????????10???????10-
00000000100??????0??0????1100?????????????????????1????????0000????1?0?000?
01100-00-0?00111100?01012??0?1???????1?000?00??00001000000-
?1?0??0000000110-
0010??10020200001???0????01??1100000011??00000?0??0?000??00000??1??0003--
?0

Emausaurus_ernstii
0?0--?000?1000-000?10000010010100010-0000000010000001000?00000?00000--
0000????00?00?????1?0?????1100010001[0 1]00001101101-00-
000011110?????????????????????????01???
?????????????0???11?0?????1??00000000??100000????0?????00000?10

Scelidosaurus_harrisonii
000--100???0?0-???010100010011-2-010-000010001000000100000000100000--
000000?001001?10001?0?????110001010100010110110 0-00-
00001111000000220000000 10?0010000????????01001000-0000000000001110-
011000100202100011100001111001110000011???0000?0000??0?0001000000000002
0000

Stegosauria
000--1000110[0 1]0-000010000010011-2-010-000000000000001100011000010000 0--
0000[0 1]0000100001?000100000011001100001000[0 1]?101100-00-000011110110[0
2]0[0 2]2000100010?0011000?010100001111000-0000000002001110-0[0 1]1010110--
01000111-121111[0 1]0011000-0011??000000001110[0 1]00000000000?0[0 1][0 1]0--
--[0 2]

Ankylosauria
000--100011000-000011-00010011-2--10-00001100000000?1?10010000101-10--
100000?00100001100110000-1110001010000010?101100-00-00001111011000?[1
2]000000010100?1000?010100011111000-000000100[0 2]001111[0 1]111000110--
01000111-121111100111[0 1]0-0?11??00?0000--0001000-000000000[0 1][0 1]0----[0
2]

Agilisaurus_louderbacki
000--100011000-00011000?010?10111000-00000000000000?1000100000100000--
000010?00000??0-00010?000010001101001000011011000 00-
02001111001010120000000 10?1010100????????01000000-0100010000110110-
00101010020200001110010110100000000000011??000000011?110?00010000[0
1]?0?00021-00

Hexinlusaurus_multidens
?00--?0??????????011000??10?10000100-00000000000100?1000?00000?00000--
00001?????????????0???????1000110????000????1101000-
0?00111100101012000000010?1010000000000000001000000-1101010000011110-
00111110020200001111010110100000000000010??000001001?000???0100001100000?
???0

Othnielosaurus_consors
????????????????????????1?????????????????????????????????0?????????????????????
??????????1???????010010????0?00?1?1110100-
00?011120??0?013?000?011010010000????????01000000-1111110000011110-
0011111013120000111101011 01?00000000011??00000??????00???0100001100[0
2]00?0011

Anabisetia_saldiviai
????????????????????????1???0
0?????????????????0101?1????0?0????11?2100?1??1111???01?0????0???????0010010
0000110001100001111111 00[0
1]11011110?0010101013120110111201011 01?0000?00001??????0?????????????01000
01110---????0

Bugenasaura_infernalis
??0--0?0??1????0000101000100100001 00-0000000000?00011000?000-0000000--
0000?????????????0????????00011011200?0011011121010000011110?????????????
???0?????????????????
???1???0000?0???????0?0100?010?0[0 1]0[0 1]10010

Gasparinisaura_cincosaltensis
10???????????10????1010??1001000010000000000000001001100?000?0?201?001000
000200?????????00??????00001101101010????211211?1100011110000?0?31000?1?1
0?0100?0000001100010000111111110000001111 0?0011111013120010111102011011
0000000001100010 00?0100000000010000111 0000????0

Hypsilophodon_foxii
000--1001110110000110010010010000100-0000000000000011000000111010000--
000010100000100-0001110000100011011010100110111 2[0
1]0100000111100101013100000110100100000000000001000000-
1211110000011110-
0011111013120000111100011011000010000 11??0100000111000000010000100000010
010

Jeholosaurus_shangyuanensis
0?0--110011010-00011000??10?10000100-000[0 1]00001000001100000011101000 0--
0000101?00?001???00111000010001101000000001011?1100-
0000111100001??30000?0?1??1001000????????01000000-1110110000110110-
?01???101312000011110101001?0000??000110000000[0 1]001110000001000010[0
1]00003--00

Orodromeus_makelai
000--100011?10-00011010101001000010 0-00100000000100110000000--010000--
000010[1 2]0000000????01???0?01000110110100001101 10[0 1]-00-
00001111001010131000?0?1010010?000000000001000000-1211110000011110-
001111101312000[0 1]11110001101?000010001??00010000100[0 1]0000?0[0
1]1000?11[0 1]0[0 2]1000110

Parksosaurus_warreni
00????0??????10???01010??10010?0?100-0000001?00?000?1100?000-00?0000--
??00???????0??????0????????000110???[0 1]010????111?100-
000011110????023?00?0111?10000000????????01000000-
???1??000001111??001111101312100?1??10001101100001?0001?00?0000?0?1???0??
00100001000000????0

Thescelosaurus_neglectus
?0???????????10????????001??10000?00-0000000000?000?????????????00000--
0000?00100001?????01??????100011011210?00?1?110210100000111????0?0231001?
0110?00100000000000001000010-1111010000011110-
00111110131210001111000110110000100001110000000[0
1]110000010100001000[0 2][0 1][0 1]3--10

Yandusaurus_hongheensis
?????????????????????100000100??????00-
0000000000??????????0?????????????????????????????????0?????????????????????????????1
11?10??0???11110??0?0?????????????0010?00???
?????????000?????????0??????10????????0000?0?????????????0?????000????0

Zephyrosaurus_schaffi
??0--1?01110?10000?10??1010?10100?00-00100000?0?100??0??100???010000--
00?010[1 2]000001?????0?????????????????????01101111100-
00?011110???
?????????????????????1?????10??0000?0010?????????????????[0 2][0 1]03--00

Tenontosaurus_tilleti
000--11110100--00101010011001000010 0-000000000010001110000011100000 0--
0000100100001?0-00011010001010111112[0 1]0001---
2112001010001111000120231001100101000000000001100010000 10-
1111110001011111000101111131211111111000110110000100001000010000011000
1?000000001000000----0

Tenontosaurus_dossi
000--?1110100100010101001100100001 00-000000000010001110000011100000 0--
000010010??0??0-
0?011010001010111???10000???2112001010001111 0?0120?3?00110?1010000000000
???0001000010-1111110001011110-
0010111?13121111111?00011011000010000 1?000100000110000??10000001000????
???0

Talenkauen_santacrucensis
?00--
101??1?010000?10???0100???
?????01110?10100011?????0?001???1?210???0??11110?00102????????10?0010010?
???????01000010-
1111?1???????11??0010111?1312????111?000?101?0000??00?????0?000?????01????
11?????0000003--00

Rhabdodontidae
000--10010100--0000101000100?????100-0000000001100011100000 0-0200000--
0000100000?01?????011000101010111??000001---
2112101010001111 0?11?0?3?001?0?10??000?00????????01001000-

?111011010001??????????11312111?111??????11?0001000011??0100000111001??
?0100??1???000----0

Dryosauridae
000--11110110--0010101001101100001000-0000000001000011100000011?000000--
000010110000100-0001101010100011110010001---
21120110100011110?1110131001000101000000????????01000010-
1111111011011110-
0010111013120111111102011010000010000100001000000100000?000100001000--0--
--0

Ankylopollexia
000--11110100--0010101001100100000000-0000000001000011100000[0 1]10000000--
000010010000200-0001101010101011111010101---21120110100011111011[1 2]02[2
3]?00100010[1 2]00[0 1]000000001100010000[0 1]0-
1111111011011111100010111111[2 3]1211111110000110102000100001 0??0000000[0
1]110000000000001000--0----[0 3]

Micropachycephalosaurus_hongtuyanensis
??00???2????????????????
??11?0-
???0???111?0????????????0?????????????????????01?000??????1?1?????????????????0
131?0?0?????????????????0?????????????0?????????????????????000????0

Stenopelix_valdensis
??
??3?00??0???????1??????
?????01001100-
1111010200001111?00121?10131?????1???000110100000???001?????????????????
11?????1?0????????

Wannanosaurus_yansiensis
????????????????????????????11-?-?00-000101000000-
?????????????0001001101?????????????0???????00001001000000????11?0-?0-

0???11110??0??????????????????111?????????1?111??????1?????????????????????0??
??01??1?????????????????0001?01???1000?011??00?01?0????????000????0

Goyocephale_lattimorei
??0--?001?1001100001????010011-1-?00-000111000000-
1?1?00???????00001001111110?????1?1??0?0?0?????000011010?01000311110[1 2][0
1]00-
01??111?00???1?2?1???????2????111????????0101110101211?????????????????????
???????1??1?????011100010????1??00000?01?0000?011?000?10000001--00

Homalocephale_calathocercos
?00--??????????????11--??10011-1--00-000111000000-
111000000000000011001111110?000110?0-
?10?????????????????????0?????11?210??0???11110????1?3111??0???2?????????????????
01011101112111111000011111101111101311 0?0?11?10?????1110001?010?10??0000
?0110??????0?????????000????0

Pachycephalosauridae
000--100111001[0 1]000011--?010011-1--00-000111000000-111000000000001-
1100111110?[0 1]0011010-[0 1]10???????0000110100[0 1]10003[0 1][0 1]11?[1 2][0
1]00-0[1 2]?0[0
1]1110????1?3?11??0???20110111????????0101110111211111100001111110111110 1
3110?0????1??????1110001001?11??0000000[0 1][0 1]0000?000100??10??--[0 1]21-
00

Chaoyangosaurus_youngi
1?1001?00?0?000110?1????011???????2100001????000????1000?000002????????????
???0??0??0-0?011101?01000110100210004 10111[0 1]-00-
000011110??0?????????????????1???
?????????????????????1???????001000?0??0000?00??????????0003--00

Psittacosauridae
1110011001000--
11001??00011010100?2101000000010000011000000000200001010000 0[0 1][1

2]00000010-10011[0 1]00001001111[0 1][0 1]000001---11121110000011110010[0 1]003100?0001110[0 1]10000000000001000000-1211[0 1]10000001111100111010[0 1]3120100111000011010000010000110001000001100001?001100000000000----0

Liaoceratops_yanzigouensis
0?111110010001010011000?0110?????02111000101100001011000001000200101110 00001?010001?0-
000110010010011111002100031011121111000011110?????????????????????????????
??1?????10001000001 10001?01??????????0003--00

Archaeoceratops_oshimai
011111000100010000001000?010010100021111011011000010?1011?01000200101110 00001?01??01?0-
??011101101000111101210003101 1???1?1000011111????103100??0????????????????01000000-
1211110?00001111100111 01?131?????111200011010000 01???0?1010100000110001?001?00001[0 1]000003--00

Unnamed_taxon_(Coronosauria_+_Leptoceratopsidae)
011111000?000101000101000100101000211110010110000101101100100020010111 000001?01000[1 2]10-10011101101 0?01111012000[0 1]41011121111000011111-102?03?00?000111011000000000100010 00010-
121111000000111110010001013120100111100011[0 1]100000100001[0 1]00000000[0 1]1[0 1]0000?00[0 1]100000000000----[0 3]

Yinlong_downsi
111011?0010??0-
00011010??10?10000021010010000000000011000?0000020010101011010[1 2]?00112????00101001010001100102100031011?2-0?-
000?11110?????????????????????????????????001001100-
1?110????????1110001?1010?2120????????????0???000??0???1000000010010000?00 11????0???0003--10

MPEF_PV_3826
??
??0??????????????
??2010110??????????????????????
???????????????11110111????????

Cerapoda n. tax._
??????????1?0???????0000011?1000???
??210110?00??011110?????????????????????????
??

0??110??0000?011???0?0011???????000-3????

Manidens_condorensis+MPEF-PV_3826
???????1?????1????1100?0?1??10010?0??001000000001000200000011020 0?0???000
0000100?0?????00???????00001100021010????1101[0 1]00?[0
1]11101110?01?0?3?0???0???????1??????????01100000?1111000?0???011??001000
1?????????????2010110??????0?????011[0 1]1100?1[0
1]11??1?110?11110111000????0

12.7- REFERENCIAS DEL MATERIAL SUPLEMENTARIO

Bakker, R.T., Galton, P.M., Siegwarth, J., and J. Filla. 1990. A new latest Jurassic vertebrate fauna from the highest levels of the Morrison Formation at Como Bluff, Wyoming. Part 4. The dinosaurs: A new *Othnielia*-like hypsilophodontoid. *Hunteria*, 2: 8–13.

Barrett, P.M, Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Tumanova, T.A., Inglis, M., Pickering, D., Kool, L., and B.P. Kear. 2010. Ankylosaurian dinosaur remains from the Lower Cretaceous of southeastern Australia. *Alcheringa*, 34: 205–217,

Barrett, P.M., and F.-L. Han. 2009. Cranial anatomy of *Jeholosaurus shangyuanensis* (Dinosauria: Ornithischia) from the Early Cretaceous of China. *Zootaxa*, 2072: 31–55.

Billon-Bruyat, J.P., Mazin, J.M., and J. Pouech. 2010. A stegosaur tooth (Dinosauria, Ornithischia) from the Early Cretaceous of southwestern France. *Swiss Journal of Geosciences*, 103: 143–153.

Birn-Jeffery, A.V., Miller, C. E., Naish, D., Rayfield, E. J., and D.W.E. Hone. 2012. Pedal Claw Curvature in Birds, Lizards and Mesozoic Dinosaurs – Complicated

Categories and Compensating for Mass-Specific and Phylogenetic Control. *PLoS One*, 7(12): e50555. doi:10. 1371/journal. pone. 0050555.

Bocherens, H., Brinkman, D.B., Dauphin, Y., and A. Mariotti. 1994. Microstructural and geochemical investigations on Late Cretaceous archosaur teeth from Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 31: 783–792.

Bonaparte, J.F. 1976. *Pisanosaurus mertii* Casamiquela and the origin of the Ornithischia. *Journal of Paleontololgy*, 50: 808–820.

Boyd, C.A. 2014. The cranial anatomy of the neornithischian dinosaur *Thescelosaurus neglectus*. *PeerJ*, 2, p.e669.

Brown, B. 1917. A complete skeleton of the horned dinosaur *Monoclonius*, and description of a second skeleton showing skin impressions. *Bulletin of The American Museum of Natural History*, 37: 281–306.

Brown, D.B., and D.E.M. Schlaikjer. 1940. The structure and relationships of Protoceratops. *Transactions of the New York Academy of Sciences*, 2: 99–100.

Butler, R.J. 2005. The 'fabrosaurid' ornithischian dinosaurs of the Upper Elliot Formation (Lower Jurassic) of South Africa and Lesotho. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 145: 175–218.

Butler, R.J., L.B. Porro, P.M. Galton And L.M. Chiappe. 2012. Anatomy and cranial functional morphology of the small-bodied dinosaur *Fruitadens haagarorum* from the Upper Jurassic of the USA. PLoS ONE, 7(4):e31556. doi: 10.1371/journal.pone.0031556

Butler, R.J., Liyong, J., Jun, C., and P. Godefroit. 2011. The postcranial osteology and phylogenetic position of the small ornithischian dinosaur *Changchunsaurus parvus* from the Quantou Formation (Cretaceous: Aptian–Cenomanian) of Jilin province, north-eastern China. *Palaeontology*, 54: 667–683.

Butler, R.J., Upchurch, P., and D.B. Norman. 2008. The phylogeny of the ornithischian dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology*, 6: 1–40.

Carpenter, K., Dilkes, D., and D.B. Weishampel. 1995. The dinosaurs of the Niobrara Chalk Formation (Upper Cretaceous, Kansas). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15: 275–297.

Casamiquela, R.M. 1967. Un nuevo dinosaurio ornitischio Triásico (*Pisanosaurus mertii*: Ornithopoda) de la Formación Ischigualasto, Argentina. *Ameghiniana*, 4: 47–64.

Chiappe, L. M., Ji, S.-A., Ji, Q., and M. A. Norell. 1999. Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the late Mesozoic of northeastern China. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 242: 1–89.

Coombs, W.P.Jr. 1978. Theoretical aspects of cursorial adaptations in dinosaurs. *The Quarterly Review of Biology*, 53: 393–418.

Feduccia, A. 1993. Evidence from Claw Geometry Indicating Arboreal Habits of *Archaeopteryx*. *Science*, 259:790–793.

Forster, C.A., Sampson, S.D., Chiappe, and D.W. Krause. 1998. The theropod ancestry of birds: New evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. *Science*, 279: 1915–1919.

Galton, P.M. 1973. Redescription of the skull and mandible of *Parksosaurus* from the Late Cretaceous with comments on the family Hypsilophodontidae (Ornithischia). *Royal Ontario Museum Life Sciences Contributions*, 89: 1–21.

Galton, P.M. 1974a. Notes on *Thescelosaurus*, a conservative ornithopod dinosaur from the Upper Cretaceous of North America, with comments on ornithopod classification. *Journal of Paleontololgy*, 48: 1048–1067.

Galton, P.M. 1974b. The ornithischian dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealden of the Isle of Wight. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, 25: 1–152.

Galton, P.M. 1980. *Priodontognathus phillipsii* (Seeley), an ankylosaurian dinosaur from the Upper Jurassic (or possibly Lower Cretaceous) of England. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1980: 477–489.

Galton, P.M. 1981. *Dryosaurus*, a hypsilophodontid dinosaur from the Upper Jurassic of North America and Africa: Postcranial skeleton. *Paläontologische Zeitschrift*, 55: 271–312.

Galton, P.M. 1983. The cranial anatomy of *Dryosaurus*, a hypsilophodontid dinosaur from the Upper Jurassic of North America and East Africa, with a review of the hypsilophodontids from the Upper Jurassic of North America. *Geologica et Palaeontologica*, 17: 207–243.

Galton, P.M. 1995. The species of the basal hypsilophodontid dinosaur *Thescelosaurus* Gilmore (Ornithischia: Ornithopoda) from the Late Cretaceous of North America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 198: 297–311.

Galton, P.M. 1996. Notes on Dinosauria from the Upper Cretaceous of Portugal. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*. 1996: 83–90.

Galton, P.M. 1999. Cranial anatomy of the hypsilophodontid dinosaur *Bugenasaura infernalis* (Ornithischia: Ornithopoda) from the Upper Cretaceous of North America. *Revue de Paléobiologie* 18:517–534.

Galton, P.M. 2006. Teeth of ornithischian dinosaurs (mostly Ornithopoda) from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Western United States; pp. 17–47, in K.

Carpenter (ed.), *Horns and Beaks. Ceratopsian and Ornithopod Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington.

Galton, P.M., and J.A. Jensen. 1973. Skeleton of a hypsilophodontid dinosaur (*Nanosaurus* (?) *rex*) from the Upper Jurassic of Utah. *Brigham Young University Geology Studies*, 20: 137–157.

Gilmore, C.W. 1909. Osteology of the Jurassic reptile *Camptosaurus*, with a revision of the species of the genus and a description of two new species. *Proceedings of the U.S. National Museum*, 36: 197–332.

Godefroit, P., Golovneva, L., Shchepetov, S., Garcia, G., and P. Alekseev, 2009. The last polar dinosaurs: high diversity of latest Cretaceous arctic dinosaurs in Russia. *Naturwissenschaften*, 96: 495–501.

Godefroit, P., Sinitsa, S.M., Dhouailly, D., Bolotsky, Y.L., Sizov, A.V., McNamara, M.E., Benton, M.J., and P. Spagna. 2014. A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales. *Science*, 345:451–455.

Han, F.L., Barrett, P.M., Butler, R.J., and X. Xu. 2012. Postcranial anatomy of *Jeholosaurus shangyuanensis* (Dinosauria, Ornithischia) from the Lower Cretaceous Yixian Formation of China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32: 1370–1395.

Haubold, H. 1990. Ein neuer Dinosaurier (Ornithischia, Thyreophora) aus dem unteren Jura des nördlichen Mitteleuropa. *Revue de Paléobiologie*, 9: 149–177.

Hopson, J.A. 2001. Ecomorphology of avian and theropod phalangeal proportions: implications for the arboreal versus terrestrial origin of bird flight; p. 211–235, in J. Gauthier and L.F. Gall (eds.), *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. Special Publication of the Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, Connecticut, USA.

Horner, J.R. and D.B. Weishampel. 1988. A comparative embryological study of two ornithischian dinosaurs. *Nature*, 332: 256–257.

Horner, J.R., Weishampel, D.B., and C.A. Forster. 2004. Hadrosauridae; pp. 438–463, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 2nd ed., University of California Press, Berkeley.

Hwang, S.H. 2005. Phylogenetic patterns of enamel microstructure in dinosaur teeth. *Journal of Morphology*, 266: 208–240.

Hwang, S.H. 2011. The evolution of dinosaur tooth enamel microstructure. *Biological Reviews*, 86: 183–216.

Hwang, S.H., Norell, M.A., Ji, Q., and K. Gao. 2002. New specimens of *Microraptor zhaoianus* (Theropoda: Dromaeosauridae) from northeastern China. *American Museum Novitates*, 3381: 1–44.

Kambic, R.E. 2008. *Multivariate analysis of avian and non-avian theropod pedal phalanges*. Unpublished Ph.D. dissertation. Montana State University, Bozeman, Montana, 90 p.

Leahey, L.G. and Salisbury, S.W., 2013. First evidence of ankylosaurian dinosaurs (Ornithischia: Thyreophora) from the mid-Cretaceous (late Albian–Cenomanian) Winton Formation of Queensland, Australia. *Alcheringa*, 37: 249–257.

Makovicky, P.J., and M.A. Norell. 2004. Troodontidae; p. 184–195, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

Maryánska, T., and H. Osmólska. 1975. Protoceratopsidae (Dinosauria) of Asia. *Palaeontologia Polonica*, 33: 133–182.

Mayr, G., Pohl, B., Hartman, S., and D.S. Peters. 2007. The tenth skeletal specimen of Archaeopteryx. *Zoological Journal of Linnean Society*, 149:97–116.

Norell, M.A., and P.J. Makovicky. 2004. Dromaeosauridae; pp. 196–209, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

Norman, D.B. 2004. Basal Iguanodontia; pp 413–437, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds), *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

Norman, D.B., Crompton, A.W., Butler, R.J., Porro, L.B., and A.J. Charig. 2011. The Lower Jurassic ornithischian dinosaur *Heterodontosaurus tucki* Crompton and Charig 1962: cranial anatomy, functional morphology, taxonomy, and relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 162: 182–279.

Norman, D.B., Sues, H.-D., Witmer, L.M., and R.A. Coria. 2004a. Basal Ornithopoda; pp. 393–412, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds), *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

Norman, D.B., Witmer, L.M., and D.B. Weishampel. 2004b. Basal Ornithischia; pp. 325–334, in D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (eds), *The Dinosauria*, 2nd edn. University of California Press, Berkeley.

Norman, D.B., Witmer, L.M., and D.B. Weishampel. 2004c. Basal Thyreophora; pp. 335–342, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds), *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

Osmólska, H., Currie, P.J., and R. Barsbold. 2004. Oviraptorosauria; pp. 165–183, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

Ostrom, J.H. 1978. *Leptoceratops gracilis* from the "Lance" Formation of Wyoming. *Journal of Paleontology*, 52: 697–704.

Padian, K. 2004. Basal Avialae; pp. 196–209, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

Pol, D., Rauhut, O.W.M., and M.G. Becerra. 2011. A Middle Jurassic heterodontosaurid dinosaur from Patagonia and the evolution of heterodontosaurids. *Naturwissenschaften*, 98: 369–379.

Ryan, M.J., Evans, D.C., Currie, P.J., Brown, C.M., and D. Brinkman. 2012. New leptoceratopsids from the Upper Cretaceous of Alberta, Canada. *Cretaceous Research*, 35: 69–80.

Salgado L. and Z. Gasparini. 2006. Reappraisal of an ankylosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of James Ross Island (Antarctica). *Geodiversitas*, 28: 119–135.

Sander PM. 1999. The microstructure of reptilian tooth enamel: terminology, function, and phylogeny. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Palaontologie*, 38: 1–103.

Santa Luca, A.P. 1980. The postcranial skeleton of *Heterodontosaurus tucki* (Reptilia, Ornithischia) from the Stormberg of South Africa. *Annals of the South African Museum*, 79: 159–211.

Scheetz, R.D. 1999. *Osteology of* Orodromeus makelai *and the phylogeny of basal ornithopod dinosaurs.* Ph. D. Dissertation, Montana State University, Bozeman. 186 pp.

Sereno, P.C. 1986. Phylogeny of the bird-hipped dinosaurs (Order Ornithischia). *National Geographic Research*, 2: 234–256.

Sereno, P.C. 2012. Taxonomy, morphology, masticatory function and phylogeny of heterodontosaurid dinosaurs. *ZooKeys*, 226:1–225.

Sereno, P.C. and C. Rao. 1992. Early evolution of avian flight and perching: New evidence from the Lower Cretaceous of China. *Science*, 255: 845–848.

Thulborn, R.A. 1971. Tooth wear and jaw action in the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus*. *Journal of Zoology, London*, 164: 165–179.

Thulborn, R.A. 1972. The postcranial skeleton of the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus australis*. *Palaeontology*, 15: 29–60.

Thulborn, R.A. 1973. Teeth of ornithischian dinosaurs from the Upper Jurassic of Portugal, with description of a hypsilophodontid (*Phyllodon henkeli* gen. et sp. nov.) from the Guimarota Lignite. *Memoria, Serviços Geologicos de Portugal*, 22: 89–134.

Tykoski, R.S. and T. Rowe. 2004. Ceratosauria; pp. 47–70, in D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

Weishampel, D.B., Dodson, P., and H. Osmólska. 2004. *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley. 776 p.

White, M.A. 2009. The subarctometatarsus: intermediate metatarsus architecture demonstrating the evolution of the arctometatarsus and advanced agility in theropod dinosaurs. *Alcheringa*,33: 1–21.

Xu X., Forster, C.A., Clark, J.M., and J. Mo. 2006. A basal ceratopsian with transitional features from the Late Jurassic of northwestern China. *Proceedings of the Royal Society B*, 273: 2135–2140.

Xu, X., Norrel, M.A., Kuang, X., Wang, X., Zhao, Q., and C. Jia. 2004. Basal tyrannosaurids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. *Nature*, 431:680–684.

You, H. and P. Dodson. 2003. Redescription of neoceratopsian dinosaur *Archaeoceratops* and early evolution of Neoceratopsia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 48: 261–272.

You, H.L., Tanoue, K., and P. Dodson. 2010. A new species of *Archaeoceratops* (Dinosauria: Neoceratopsia) from the Early Cretaceous of the Mazongshan area, northwestern China; pp. 59–67, in R.J. Ryan, B.J. Chinnery-Allgeier and D.A. Eberth (eds.), *New Perspectives on Horned Dinosaurs: The Royal Tyrrell Museum Ceratopsian Symposium*. Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis.

Zhang, F., Zhou, Z., Xu, X., and X. Wang. 2002. A juvenile coelurosaurian theropod from China indicates arboreal habits. *Naturwissenschaften*, 89: 394–398.

Zheng, X.-T., You, H.-L., Xu, X., and Z.-M. Dong. 2009. An Early Cretaceous heterodontosaurid dinosaur with integumentary structures. *Nature*, 458: 333–336.