



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Thyreophora en Gondwana: revisión del clado con énfasis en Sudamérica, búsqueda y análisis de nuevos restos del Cretácico sudamericano

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la
Universidad de Buenos Aires, área Ciencias Biológicas

Lic. Facundo Javier Riguetti

Director de Tesis: Dr. Sebastián Apesteguía

Co-Director de Tesis: Dr. Xabier Pereda-Suberbiola

Consejera de Estudios: Dra. Claudia Marsicano

Lugar de Trabajo: Fundación Azara-Universidad Maimónides

Fecha de Defensa: Buenos Aires, 27/7/2023

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	6
----------------	----------

ABSTRACT	7
-----------------	----------

AGRADECIMIENTOS/DEDICATORIA	8
------------------------------------	----------

CAPÍTULO 1 - LOS THYREOPHORA DE GONDWANA	9
---	----------

INTRODUCCIÓN	9
<u>Registro osteológico</u>	13
<u>Registro icnológico</u>	19
OBJETIVOS	24
HIPÓTESIS	25

CAPÍTULO 2 - HUELLAS TIREÓFORAS DE SUDAMÉRICA: REINTERPRETACIÓN DE UN YACIMIENTO Y NUEVOS RESTOS DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE BOLIVIA	26
---	-----------

INTRODUCCIÓN	26
MATERIALES Y MÉTODOS	28
<u>Sitios de estudio</u>	28
<u>Metodología de trabajo</u>	28
<u>Marco geológico de la localidad de Ruditayoj</u>	30
<u>Marco geológico de la localidad de Niñu-Mayu</u>	32
RESULTADOS	34
<u>Huellas de Ruditayoj</u>	34
Preservación de las huellas de Ruditayoj	34
Descripción e icnotaxonomía de las huellas de Ruditayoj	35
<u>Huellas de Niñu-Mayu</u>	41
Preservación de las huellas de Niñu-Mayu	41
Descripción e icnotaxonomía de las huellas de Niñu-Mayu	42
DISCUSIÓN	48
<u>Huellas de Icla</u>	48
Tunasniyoj y las huellas “tireóforas”	48
Productores de las huellas de Icla	49
Biocronología	52
<u>Huellas de Niñu Mayu</u>	52
Productor de Tetrapodosaurus	52
Formas grandes y pequeñas	54
Preservación y locomoción de los productores	55

CAPÍTULO 3 - TIREÓFOROS DEL CRETÁCICO INFERIOR DE NEUQUÉN **61**

INTRODUCCIÓN	61
<u>Contexto geológico</u>	63
MATERIALES Y MÉTODOS	65
RESULTADOS	67
<u>Preservación y rasgos tafonómicos</u>	67
<u>Elementos sacros</u>	70
Descripción	70
PCA	73
Comparaciones	76
<u>Costillas</u>	80
Descripción	80
Comparaciones	81
<u>Osteodermos</u>	83
Placas	83
Espinas	87
Escudos deprimidos	90
Escudos cónicos	92
Elementos irregulares	93
Patrones de distribución de osteodermos en estegosaurios no	
Stegosaurinae	94
DISCUSIÓN	96
<u>Morfometría e identificación de los elementos sacros</u>	96
<u>Estegosaurios sudamericanos</u>	97
<u>La comunidad fósil de Bajada Colorada</u>	99

CAPÍTULO 4 - ANATOMÍA DEL NUEVO TIREÓFORO JAKAPIL KANIUKURA DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE ARGENTINA QUE DESAFÍA LA VISIÓN TRADICIONAL DEL GRUPO EN SUDAMÉRICA **101**

INTRODUCCIÓN	101
<u>Historia del hallazgo</u>	102
<u>Contexto geológico y paleontológico del Área Paleontológica La Buitrera</u>	102
MATERIALES Y MÉTODOS	104
RESULTADOS	105
<u>Sistemática paleontológica</u>	105
<u>Comentarios tafonómicos</u>	106
<u>Descripción osteológica de Jakapil kaniukura</u>	107
Esqueleto craneal	107
Esqueleto axial	114
Esqueleto apendicular	116
Armadura dérmica	122
<u>Histología</u>	124
DISCUSIÓN	126
<u>Estadío ontogenético</u>	126
<u>Una anatomía tireófora novedosa</u>	128

<i>Bipedalismo en dinosaurios acorazados</i>	130
<i>La comunidad de tetrápodos del Área Paleontológica La Buitrera</i>	132

CAPÍTULO 5 - ANATOMÍA ÓSEA DEL PEQUEÑO ANQUILOSAURIO NODOSÁURIDO PATAGOPELTA CRISTATA DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE LA FORMACIÓN ALLEN EN RÍO NEGRO

134

INTRODUCCIÓN	134
<i>Contexto geológico</i>	135
MATERIALES Y MÉTODOS	137
RESULTADOS	139
<i>Sistemática paleontológica</i>	139
<i>Comentarios tafonómicos</i>	140
<i>Descripción y comparaciones</i>	141
<i>Esqueleto craneal</i>	141
<i>Esqueleto axial</i>	142
<i>Esqueleto apendicular</i>	148
<i>Armadura dérmica</i>	151
<i>Histología de los osteodermos</i>	159
<i>Morfometría femoral</i>	161
DISCUSIÓN	163
<i>Comentarios taxonómicos</i>	163
<i>Anquilosaurios pequeños</i>	165

CAPÍTULO 6 - REVISIÓN DEL HOLOTIPO DE ANTARCTOPELTA OLIVEROI, DESCRIPCIÓN DE NUEVOS MATERIALES CRANEALES Y POSTCRANEALES E IMPLICANCIAS PALEOBIOLÓGICAS

168

INTRODUCCIÓN	168
MATERIALES Y MÉTODOS	170
RESULTADOS	171
<i>Contexto geológico y tafonómico</i>	171
<i>Sistemática paleontológica</i>	173
<i>Reinterpretación de elementos previamente descriptos</i>	174
<i>Descripción de elementos nuevos</i>	176
<i>Esqueleto craneal</i>	176
<i>Mandíbula</i>	188
<i>Esqueleto axial</i>	191
<i>Esqueleto apendicular</i>	200
<i>Armadura dérmica</i>	213
DISCUSIÓN	221
<i>Revisión del holotipo de Antarctopelta oliveroi y nuevos materiales</i>	221
<i>Anatomía de los Parankylosauria</i>	222
<i>Combinando anatomía e icnología</i>	223

CAPÍTULO 7 - FILOGENIA Y BIOGEOGRAFÍA DE LOS THYREOPHORA SUDAMERICANOS	226
INTRODUCCIÓN	226
MATERIALES Y MÉTODOS	229
<u>Matrices de datos</u>	229
<u>Análisis de diversidad y propuesta de nuevo caracter</u>	231
<u>Caracteres ontogenéticos y codificación en Jakapil</u>	232
<u>Procedimiento del análisis filogenético</u>	234
<u>Enanismo en anquilosaurios</u>	235
RESULTADOS	235
<u>Análisis 1</u>	235
Matriz de Soto-Acuña et al. (2021*Han et al., 2017)	235
Matriz de Norman (2021)	237
Matriz de Wiersma e Irmis (2018)	239
<u>Análisis 2</u>	240
<u>Enanismo en anquilosaurios</u>	246
DISCUSIÓN	247
<u>Posición filogenética de Jakapil</u>	247
<u>Diversidad de anquilosaurios durante el Cretácico Superior de Sudamérica-Antártida</u>	249
<u>Anquilosaurios enanos</u>	251
<u>Paleobiogeografía de los primeros Thyreophora</u>	252
<u>Buenos vecinos: faunas nativas y migrantes de anquilosaurios durante el Cretácico Superior del cono sur</u>	253
CAPÍTULO 8 - DISCUSIÓN FINAL, CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS	257
CONCLUSIONES	264
BIBLIOGRAFÍA	267
APÉNDICE	303
CAPÍTULO 2	303
CAPÍTULO 3	305
<u>Resultados del primer análisis de componentes principales (PCA-MMCh-PV-294)</u>	305
<u>Resultados del segundo análisis de componentes principales (PCA-MMCh-PV-293)</u>	306
<u>Resultados análisis canónico del primer PCA (MMCh-PV-294)</u>	308
<u>Resultados análisis canónico del segundo PCA (MMCh-PV-293)</u>	310
<u>Muestreo utilizado para los PCA</u>	312
CAPÍTULO 5	313
<u>Resultados del análisis de componentes principales (PCA)</u>	313
<u>Resultados análisis canónico</u>	314

<u>Muestreo utilizado para el PCA</u>	315
CAPÍTULO 7	316
<u>Listado de taxones y bibliografía utilizada para la búsqueda de caracteres</u>	316
<u>Listado de caracteres analizados</u>	316
<u>Análisis filogenético</u>	318
<i>Análisis 1 con Soto-Acuña et al. (2021*Han et al., 2017)</i>	318
<i>Análisis 1 con Norman (2021)</i>	323
<i>Análisis 1 con Wiersma y Irmis (2018)</i>	324
<i>Análisis 2 con Soto-Acuña et al. (2021*Arbour et al., 2016)</i>	326
<i>Análisis filogenético bajo pesos implicados (Análisis 2)</i>	329
<i>Mapeo de la longitud femoral</i>	337

THYREOPHORA EN GONDWANA: REVISIÓN DEL CLADO CON ÉNFASIS EN SUDAMÉRICA, BÚSQUEDA Y ANÁLISIS DE NUEVOS RESTOS DEL CRETÁCICO SUDAMERICANO

RESUMEN

Thyreophora es un clado fósil de dinosaurios ornitisquios, conocidos desde el Jurásico Temprano hasta el Cretácico Tardío. Su historia evolutiva y paleobiología son muy conocidas principalmente en países del hemisferio norte debido a su rico registro fósil. Sin embargo, en el hemisferio sur sus restos son muy escasos y dan cuenta de unas pocas especies y materiales parciales e indeterminados. La presente tesis realiza una revisión de los materiales más significativos, haciendo énfasis en los registros sudamericanos y poniéndolos en el contexto global. Se estudia principalmente la paleobiología de los taxones *Antarctopelta oliveroi*, *Jakapil kaniukura* y *Patagopelta cristata* a través de análisis anatómicos, morfogeométricos e histológicos, considerando también otros taxones (ej., *Isaberrysaura*, *Stegouros*), huellas fósiles (ej., *Tetrapodosaurus*, *Metatetrapous*) y materiales indeterminados relevantes para el estudio del grupo en la región. Los resultados de esta tesis arrojan a la luz una gran diversidad de este grupo de dinosaurios durante el periodo Cretácico de Sudamérica que previamente se desconocía. Una fauna local de tireóforos evolucionó desde el Jurásico en al menos tres linajes (formas basales, estegosaurios y paranquilosaurios) que llegan hasta el Cretácico. A fines del Cretácico las faunas de tireóforos son mixtas, incluyendo taxones locales (paranquilosaurios) e inmigrantes (euanquilosaurios nodosaurinos).

Paleontología; Paleobiología; Thyreophora; Ankylosauria; Stegosauria; Sudamérica.

THYREOPHORA IN GONDWANA: REVIEW OF THE CLADE WITH EMPHASIS IN SOUTH AMERICA, SEARCHING AND ANALYSIS OF NEW REMAINS FROM THE SOUTH AMERICAN CRETACEOUS

ABSTRACT

Thyreophora is a fossil clade of ornithischian dinosaurs known from the Early Jurassic to the Late Cretaceous. Its evolutionary history and paleobiology are well known mainly in countries from the northern hemisphere due to its rich fossil record. However, in the southern hemisphere its remains are very scarce and include a few species and partial and indeterminate materials. This thesis reviews the most significant materials, emphasizing the South American records and placing them into a global context. The paleobiology of the main taxa *Antarctopelta oliveroi*, *Jakapil kaniukura* and *Patagopelta cristata* is studied through anatomical, geometric morphometrics and histological analyses, also considering other taxa (e.g., *Isaberrysaura*, *Stegouros*), fossil tracks (e.g., *Tetrapodosaurus*, *Metatetrapodus*) and indeterminate materials relevant to the study of this group in the region. The results of this thesis shed light on a great diversity of this group of dinosaurs during the Cretaceous period of South America that was previously unknown. Since the Jurassic, a local fauna of thyreophorans evolved in at least three lineages (basal forms, stegosaurs, and parankylosaurs) reaching through the Cretaceous. At the end of the Cretaceous, thyreophoran faunas were mixed, including both local (parankylosaurs) and immigrant (nodosaurine euankylosaurs) taxa.

Paleontology; Paleobiology; Thyreophora; Ankylosauria; Stegosauria; South America.

AGRADECIMIENTOS/DEDICATORIA

A quienes con amor acompañaron y aportaron a la realización de esta tesis y a mi formación, tanto profesional como personal.
Este trabajo también es suyo.

A ustedes, gracias.

CAPÍTULO 1

LOS THYREOPHORA DE GONDWANA

INTRODUCCIÓN

Los tireóforos son un grupo de dinosaurios ornitisquios bien conocidos desde el siglo XIX, principalmente a partir de unas pocas especies muy representativas (ej., *Stegosaurus armatus* y *Scelidosaurus harrisonii*), y varias otras que aportan menor información. Thyreophora deriva de los términos griegos “thyreos” que significa escudos, y “Phoros” portador (“portadores de escudos”). Si bien las agrupaciones de ornitisquios cuadrúpedos fueron variando desde fines del siglo XIX, Thyreophora fue acuñado por Nopcsa (1915) para agrupar a varias familias de ornitisquios, incluyendo anquilosaurios, estegosaurios y marginocéfalos. Posteriormente, Sereno (1986) ordenó el agrupamiento de los ornitisquios en general, y de los tireóforos en particular, a como lo conocemos hoy en día, incluyendo en este último a los anquilosaurios, los estegosaurios y los taxones *Scutellostaurus* y *Scelidosaurus*. Más tarde se establecería la definición formal de Thyreophora (Fig. 1) como “el grupo más inclusivo que contiene a los taxones más emparentados con *Ankylosaurus* que con *Triceratops*” (Sereno, 1998). Bajo esta definición, Thyreophora incluye un gran clado llamado Eurypoda (*Ankylosaurus* + *Stegosaurus*, su ancestro común y todos los descendientes) y una serie de taxones “basales” o tireóforos no eurípodos (ej., *Scutellostaurus*). Algunos estudios proponen una posición filogenética de los taxones basales más cercana a los anquilosaurios que a los estegosaurios, pero aún es materia de debate (Maidment et al., 2008; Arbour y Currie, 2016; Norman, 2021). Dentro de Eurypoda, los mayores clados son Stegosauria y Ankylosauria, con una definición de tipo troncal utilizando a *Stegosaurus* y *Ankylosaurus* como especificadores, respectivamente (Sereno, 1998).

Vulgarmente conocidos como “dinosaurios acorazados”, los tireóforos se caracterizan principalmente por presentar una gran variedad de osificaciones dérmicas, llamadas osteodermos, a lo largo del dorso del animal, desde el cuello hasta el extremo de la cola, en la mayoría de los casos también incluyendo ornamentaciones craneales. Las formas basales son pequeñas y gráciles en comparación con los eurípodos. Las formas más representativas y de las que se recuperó más material son *Scutellostaurus* (Colbert, 1981; Breeden et al., 2021) y *Scelidosaurus* (Owen, 1861; Norman, 2020a,b,c). Por su parte, los eurípodos son animales cuadrúpedos y de mayor tamaño, sobre todo a lo largo de la evolución de cada linaje interno. Stegosauria es un clado que incluye poco más de 20 especies, de las cuales solo unos pocos taxones están bien representados, como *Kentrosaurus* (Hennig, 1915; Galton, 1982a, 1988) y *Stegosaurus* (Marsh, 1877; Gilmore, 1914; Maidment et al., 2015). La sinapomorfía y característica más obvia de este grupo es la presencia de dos hileras de osteodermos en forma de placas y/o espinas a lo largo del dorso. Ankylosauria es un grupo más diverso (más de 60 especies) y con varios taxones bien representados, como *Euoplocephalus* (Arbour y Currie, 2013a; Penkalski, 2018) *Europelta* (Kirkland et al., 2013), *Edmontonia* (Sternberg, 1928; Gilmore, 1930; Russell, 1940; Carpenter, 1990; Burns, 2015), *Hungarosaurus* (Ősi, 2005; Ősi et al., 2019), *Pinacosaurus* (Gilmore, 1930; Maryańska, 1977; Godefroit et al., 1999; Burns et al., 2011), *Sauropelta* (Ostrom, 1970; Carpenter y Kirkland, 1998), *Scolosaurus* (Nopcsa, 1928; Arbour y Currie, 2013a; Penkalski y Blows, 2014) y *Zuul* (Arbour y Evans, 2017), entre otros. Estos animales continuaron con un patrón de abundantes escudos dorsales al igual que en los taxones basales, pero llevaron la diversidad al máximo, generando diferentes tipos de corazas y garrotes mediante la fusión de los osteodermos individuales.

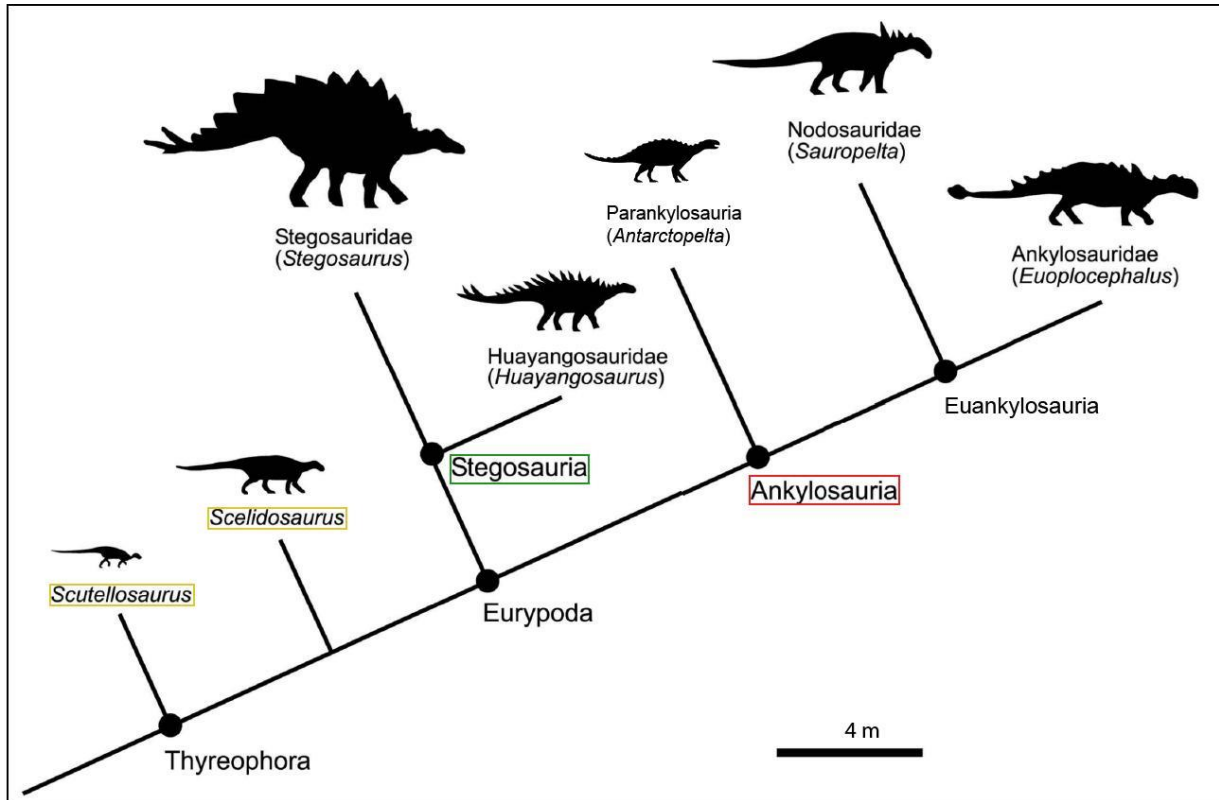


Figura 1. Filogenia generalizada de Thyreophora mostrando los grandes grupos y taxones representativos (modificado de Pereda-Suberbiola et al., 2015).

Restos fósiles de tireóforos han sido encontrados en rocas del Jurásico Inferior-Cretácico Superior de todos los continentes (Fig. 2). La gran mayoría fueron encontrados en el hemisferio norte, principalmente en Canadá, China, España, Estados Unidos, Francia, Inglaterra, Mongolia, Portugal y Rumania (ver Maidment, 2010; Arbour y Currie, 2016). Muchos de estos restos son conocidos desde el siglo XIX, como los holotipos de los taxones *Hylaeosaurus* (Mantell, 1833) y *Scelidosaurus* (Owen, 1859) de Inglaterra, dos de los primeros dinosaurios en ser nominados. Posteriormente, en la década de 1880, una gran cantidad de restos de *Stegosaurus* fueron encontrados en Estados Unidos producto de la “guerra de los huesos” (Marsh, 1877, 1880, 1881, 1887, 1892, 1896). Esta abundancia de materiales de *Stegosaurus* permitió a Gilmore (1914) armar la primer gran recopilación y descripción detallada de un dinosaurio tireóforo en un lenguaje científico apropiado, una referencia hasta nuestros días. Otros hallazgos relevantes para la época fueron el descubrimiento de *Ankylosaurus* en Estados Unidos (Brown, 1908), *Euoplocephalus* en Canadá (Lambe, 1902, 1910), *Omosaurus* (Owen, 1875; =*Dacentrurus*), *Pinacosaurus* en Mongolia (Gilmore, 1933), *Scolosaurus* (Nopcsa, 1928) y *Struthiosaurus* en Austria (Bunzel, 1870; Nopcsa, 1915, 1929), entre otros. Durante muchas décadas, los anquilosaurios fueron incorporados al grupo Stegosauria, con *Stegosaurus* como el taxón más representativo. No fue hasta la década de 1970 que Coombs (1971, 1978) realizó un ordenamiento detallado del conocimiento de la anatomía y relaciones de parentesco del grupo, sentando las bases actuales. A partir de la misma década, nuevos registros de estegosaurios procedentes de China permitieron un mejor entendimiento de los orígenes y la sistemática del grupo (Dong et al., 1977, 1982, 1983; Dong, 1990; Sereno y Dong, 1992). Actualmente, y con base

principalmente en los materiales del hemisferio norte, las revisiones de Norman (2020a,b,c), Maidment et al. (2008) y Arbour y Currie (2016) son las de referencia para los taxones “basales”, Stegosauria y Ankylosauria, respectivamente.

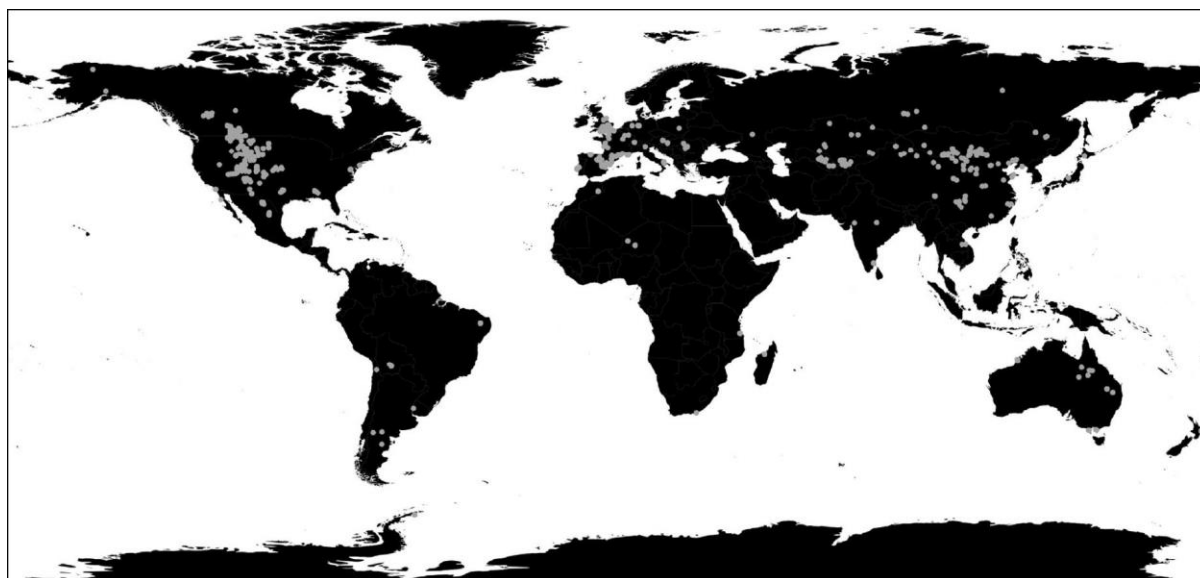


Figura 2. Distribución geográfica de los restos fósiles identificados como tireóforos (modificado de Maidment et al., 2020).

Los restos de tireóforos del hemisferio sur son bastante menos abundantes que los conocidos para el hemisferio norte (Fig. 2; Pereda-Suberbiola et al., 2015). Los primeros registros datan de comienzos del siglo XX, y comprenden tan sólo dos casos. El primero corresponde al estegosaurio *Kentrosaurus* de Tanzania, descubierto y descrito por Hennig (1915). Un gran número de materiales de este taxón fueron colectados de la Formación Tendaguru (Jurásico Superior) con los que se han realizado varios estudios y un gran corpus de conocimiento de este estegosaurio, siendo el mejor conocido del hemisferio sur y el estegosaurio basal de referencia por mucho tiempo hasta el descubrimiento de *Huayangosaurus* en 1982 (Dong et al., 1982). Posteriormente, von Huene (1929; 1931) describe materiales colectados en rocas del Cretácico Tardío de Argentina y erróneamente los asignó al anquilosaurio “*Loricosaurus scutatus*”. Sin embargo, recientes revisiones del material reasignaron la mayor parte del mismo a osteodermos de saurópodos titanosaurios (Salgado, 2003).

No fue hasta la década de 1980 que comenzó a incrementarse lentamente el registro fósil de tireóforos en los continentes gondwánicos. Uno de los primeros registros de esta época es el problemático “*Dravidosaurus*” del Cretácico Superior de India (hoy en el hemisferio norte, pero otrora formando parte de Gondwana), descrito inicialmente como un estegosaurio (Yadagiri y Ayyasami, 1979) pero revisado varias veces sin una identificación definida (Chatterjee y Rudra, 1996; Maidment et al., 2008; Galton, 2012). Posteriormente fueron descubiertos en India varios restos de tireóforos indeterminados, probablemente incluyendo anquilosaurios y estegosaurios (Nath et al., 2002; Galton, 2012; Galton, 2019). En 1980, Molnar (1980) publica el anquilosaurio *Minmi* del Cretácico Inferior de Australia, incluyendo un ejemplar parcial (ver también Molnar, 1987) y un ejemplar articulado casi completo (Molnar, 1996). Posteriormente, el material más completo sería diagnosticado como un nuevo taxón, *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015), hoy considerado un Parankylosauria.

Desde su publicación, estos materiales han sido recuperados como anquilosaurios basales en los análisis filogenéticos y llevado a la propuesta de un linaje de anquilosaurios propio del hemisferio sur (Gasparini et al., 1996). También a comienzos de la década, fue descubierto el estegosaurio *Paranthodon* en Sudáfrica, aunque el material solo consta de un fragmento correspondiente al hocico y una vértebra dorsal (Galton y Coombs, 1981; Raven y Maidment, 2018). Varios materiales indeterminados han sido también encontrados en varias regiones de África y Oceanía (Pereda-Suberbiola et al., 2015 y referencias allí citadas). Es importante destacar entre estos últimos, la presencia de un tireóforo basal del Jurásico (¿Medio?; ver Rauhut y López Arbarello, 2009) de Níger (Ridgwell y Sereno, 2010; Ridgwell, 2011).

Sudamérica aumentó su aporte al registro de tireóforos también desde la década de 1980. Bonaparte en 1986 presentó los primeros restos de un posible estegosaurio de Argentina. Estos materiales de la Formación La Amarga (Cretácico Inferior) fueron revisados posteriormente por Pereda-Suberbiola et al. (2013), quienes sustentaron la asignación original y encontraron posibles afinidades con *Kentrosaurus*. En cuanto a los anquilosaurios, Salgado y Coria (1984) presentaron los primeros restos definitivos de un anquilosaurio en Argentina, colectados en la Formación Allen (Cretácico Superior). Sus características afines a los Nodosauridae llevó a los autores a proponer que estos anquilosaurios arribaron a nuestro país durante el Cretácico Tardío, como parte del Primer Intercambio Biótico Americano (FABI por sus siglas en inglés; Coria y Salgado, 2001). Al poco tiempo, Gasparini et al. (1987) publican los escasos restos de un nuevo anquilosaurio del Cretácico Superior de la Antártida, el primer dinosaurio descrito para ese continente. Tras sucesivas campañas al sitio se ha colectado una gran cantidad de material (ver también Olivero et al., 1991 y Gasparini et al., 1996), y una revisión del mismo en 2006 permitió diagnosticar el taxón *Antarctopelta* (Salgado y Gasparini, 2006). Si bien su anatomía y posición filogenética fue muy discutida, esta tesis buscará resolver la problemática. Sucesivos trabajos fueron dando cuenta de más restos de tireóforos en el país, incluyendo restos aislados de anquilosaurios del Cretácico Superior (Coria y Salgado, 2001; de Valais et al., 2003; Gasparini et al., 2015; Murray et al., 2019; Rozadilla et al., 2021), el estegosaurio basal *Isaberrysaura* del Jurásico Medio (Salgado et al., 2017; ver también Han et al., 2017 y Maidment et al., 2020), y restos aislados de posibles estegosaurios del Jurásico Superior (Rauhut et al., 2020) y del Cretácico Inferior (Apesteguía et al., 2017).

La década de 2020 ha comenzado con la publicación de varias nuevas especies (dos de ellas como resultado de esta tesis) que permiten poner en un contexto global a los tireóforos de Gondwana. Tras los hallazgos de *Kentrosaurus* y *Paranthodon*, un gran número de restos incompletos de África han demostrado ser problemáticos (Maidment et al., 2008; Pereda-Suberbiola et al., 2015) hasta el hallazgo de *Adratiklit* (Maidment et al., 2020), el tercer taxón africano de estegosaurio. Este estegosáurido del Jurásico Medio de Marruecos muestra que para esa época el grupo ya se había diversificado en regiones distantes del planeta, no solo en el hemisferio norte. Registros más recientes también procedentes del Jurásico Medio de Marruecos van en línea con esta diversificación temprana, e incluyen a *Spicomellus* (Maidment et al., 2021), el primer registro de anquilosaurio africano, y un tireóforo indeterminado con características anquilosaurianas y estegosaurianas (Zafaty et al., 2022). En rocas del Cretácico Superior de Chile fue encontrado el anquilosaurio *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021), que aportó en establecer formal y filogenéticamente la hipótesis originalmente propuesta por Gasparini et al. (1987) de un clado de anquilosaurios gondwánicos. Finalmente, el estudio de un nuevo tireóforo recientemente hallado por el equipo de la Fundación Azara en los afloramientos Cretácicos del Área Paleontológica La Buitrera en la Provincia de Río Negro será abordado en uno de los capítulos de esta tesis. De

esta forma, los últimos años de estudio en afloramientos gondwánicos han arrojado mucha información relativa a los tireóforos, dando cuenta de un potencial sesgo de búsqueda más que de un patrón de distribución geográfica del grupo (Maidment et al., 2020).

El registro icnológico no suele ser tenido en cuenta en las revisiones de los diferentes grupos taxonómicos por diversos motivos, como los problemas que conlleva su identificación/preservación, entre otros. Sin embargo, en la presente tesis se tendrán en cuenta algunos registros ya que una precisa interpretación del mismo permite no solo expandir el conocimiento relativo a la distribución de los grupos, sino también aporta valiosa información paleobiológica y paleoecológica. A continuación se listan los taxones de tireóforos de Gondwana y las icnoespecies y materiales relevantes asignados a productores tireóforos.

Abreviaturas institucionales utilizadas en la tesis

AMNH, Museo Americano de Historia Natural, Nueva York, USA; BRSMG: Museo de Bristol City, Bristol, Inglaterra; CV, Museo de Historia Natural de Chongqing, China; MACN-Pv, Colección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; MfN, Museo de Historia Natural, Berlín, Alemania; MNA: Museo de Arizona Norte, Flagstaff, Estados Unidos; MPC, Instituto de Geología, Academia Mongola de Ciencias; MMCh, Museo Municipal El Chocón, Neuquén, Argentina; MS, página de internet de la colección del Museo Smithsonian; MPC, Instituto de Geología, Academia Mongola de Ciencias; MPCA-PV: Colección de Paleovertebrados, Museo Provincial Carlos Ameghino, Cipolletti, Argentina; NHM, Museo de Historia Natural, Londres, Inglaterra; YPM, Museo Peabody de la Universidad de Yale, Estados Unidos; ZMNH: Museo de Historia Natural de Zhejiang, Hangzhou, China.

Registro Osteológico

Ankylosauria

Antarctopelta oliveroi (Fig. 3A; Salgado y Gasparini, 2006): el holotipo (MLP 86-X-28-1) está alojado en el Museo de La Plata comprende muchos elementos pero fragmentarios, incluyendo un fragmento del dentario izquierdo con un diente in situ, tres dientes aislados, fragmentos de osificaciones craneales, dos vértebras cervicales y un calco de otras tres, aproximadamente ocho fragmentos de costillas dorsales, dos centros dorsales del “rod presacral”, un sacro parcial compuesto por tres vértebras, ocho vértebras caudales incompletas, la región glenoidea de la escápula izquierda, un fragmento del ilion derecho, un fragmento distal de fémur, cinco metapodiales, dos falanges, y una colección de seis morfotipos diferentes de osteodermos. Al holotipo se incorpora un gran número de nuevos restos preparados recientemente y estudiados en esta tesis. El ejemplar holotipo fue colectado en el Miembro Gamma de la Formación Snow Hill Island (Campaniano superior), aflorante próximo a la ensenada homónima en la Isla James Ross, Antártida. Según la diagnosis original, este anquilosaurio se caracteriza por presentar centros cervicales cortos (longitud de ~70% de la altura del centro) y con caras articulares anteriores ubicadas más altas que las posteriores, vértebras caudales anteriores con procesos transversos delgados, centros caudales posteriores muy deprimidos con caras articulares lateralmente expandidas e inclinadas anteriormente, procesos transversos caudales posteriores bien desarrollados, deprimidos y ubicados en la mitad anterior del centro, y seis morfotipos diferentes de osteodermos incluyendo i) delgados y en forma de espina, ii)

ovalados, en forma de placa y rugosos, iii) en forma de placa y lisos, iv) poligonales y rugosos, v) escudos con quilla dorsal, y vi) osículos pequeños (menos 5 mm de diámetro). Arbour y Currie (2016) consideraron a la especie como nomen dubium, ya que los materiales que presentan las autapomorfías no pertenecerían a un anquilosaurio sino a plesiosaurios y mosasaurios. Posteriormente, Rozadilla et al. (2021) argumentaron en favor de que estos elementos sí pertenecen a un anquilosaurio. En esta tesis se reinterpretan varios elementos respecto de lo considerado por Salgado y Gasparini (2006) y Arbour y Currie (2016), y se establece una nueva diagnosis para la especie a la luz de los nuevos materiales.

Kunbarrasaurus ieversi (Fig. 3B; Leahey et al., 2015): el holotipo está compuesto por un esqueleto casi completo, articulado y con preservación del contenido estomacal (QM F18101) alojado en el Museo de Queensland. Este material fue inicialmente reconocido como *Minmi* sp. por Molnar (1996), pero una revisión del mismo realizada por Leahey et al. (2015) arrojó caracteres diagnósticos de un nuevo taxón. Así, *Kunbarrasaurus* se diferencia de *Minmi* en la ausencia de elementos paravertebrales, y del resto de los anquilosaurios en presentar un techo craneano plano (excepto por suaves elevaciones sobre el postorbital y el nasal), la superficie dorsal del prefrontal, supraorbital y postorbital aproximadamente a unos 90° respecto de la superficie lateral, el supraorbital compuesto por un único elemento, el prefrontal excluido de la órbita y visible solo dorsalmente, el nasal no contribuye a la superficie lateral del cráneo (restringido a la porción craneal dorsal y nasal vestibular), el vestíbulo nasal proporcionalmente mayor al rostro maxilar, el maxilar extendido dorsoventralmente por toda la altura de la superficie lateral del cráneo, y contacta al prefrontal en el techo craneano, el extremo caudal de la hilera dentaria termina ventral al margen posterior de la órbita, el lagrimal se orienta verticalmente, los pterigoides no se contactan entre sí posteriormente y se separan por el basiesfenoides, el eje mayor del cuadrado se orienta verticalmente, el proceso coronoides es muy pronunciado, las paredes laterales de la caja craneana están pobremente osificadas, el oído interno es extremadamente grande comparado con el cráneo y la región vestibular no está separada de la cavidad endocraneana por hueso, la región coclear ventral está poco osificada, la región ventricular está muy expandida respecto de los canales semicirculares, la ornamentación craneana dérmica es plana o con una muy suave quilla, no presenta cuernos cuadradoyugal o escamoso. Este material fue colectado de la Lutita de Allaru (Albiano superior-¿Cenomaniano inferior?) en Australia.

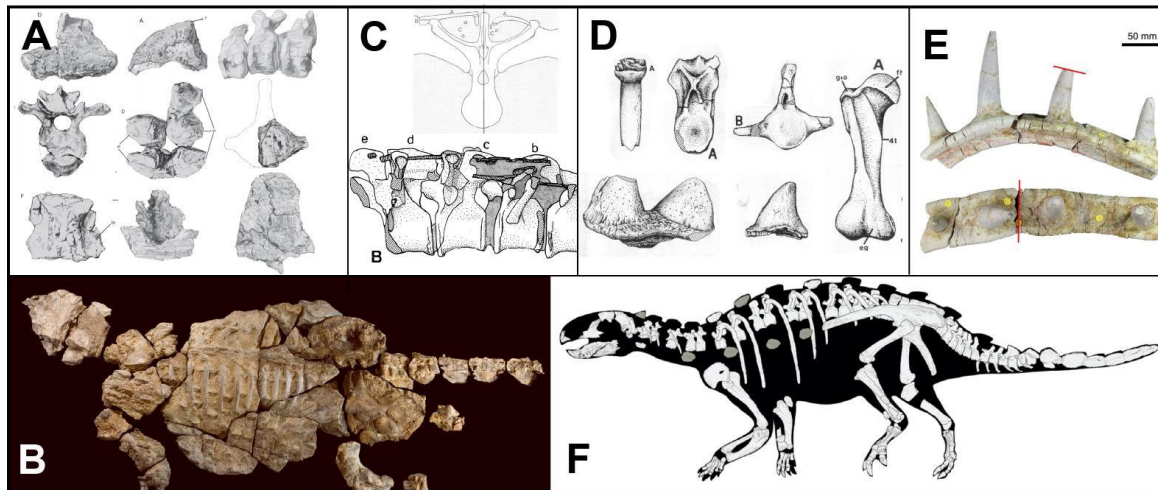


Figura 3. Registro osteológico de anquilosaurios de Gondwana. A) *Antarctopelta oliveroi* (modificado de Salgado y Gasparini, 2006); B) *Kunbarrasaurus ieversi*; C) *Minmi paravertebra* (modificado de Molnar, 1987); D) *Patagopelta cristata* (modificado de Coria y Salgado, 2001); E) *Spicomellus afer* (modificado de Maidment et al., 2021); F) *Stegouros elengassen* (modificado de Soto-Acuña et al., 2021). Las figuras no están a escala.

Minmi paravertebra (Fig. 3C; Molnar, 1980): el holotipo se encuentra alojado en la colección del Museo de Queensland bajo el número de colección QM F10329, y según la descripción original este consta de once vértebras dorsales con las bases asociadas de once costillas y tres paravértebras, cinco costillas incompletas, un pie incompleto, armadura ventral y dos elementos no identificados. Estos fueron colectados en la Formación Bungil (Valanginiano-Aptiano, ver Arbour y Currie, 2016) en Australia. Este anquilosaurio se caracteriza por la presencia de elementos paravertebrales (ver también Molnar, 1987), armadura ventral formada por un pavimento de osículos pequeños, vértebras dorsales anfiplanas sin relictos notocordales, procesos transversos delgados y de sección triangular (no en forma de T), un canal neural ancho y una muesca intervertebral posterior poco profunda. En su revisión anatómica y estudio sistemático de los anquilosaurios, Arbour y Currie (2016) concluyen que las características diagnósticas listadas por Molnar (1980) para *Minmi paravertebra* en realidad no lo son. Estas características están distribuidas ampliamente en Ankylosauria, y los elementos paravertebrales han sido descritos también en *Hungarosaurus*. Por lo tanto, lo consideran un nomen dubium. A su vez, reconocen que los elementos pedales son en realidad manuales.

Patagopelta cristata (Fig. 3D; Coria y Salgado, 2001; Riguetti et al., 2022b): si bien este ejemplar no fue asignado a un taxón específico previo a la realización de esta tesis, merece una mención en el listado taxonómico debido a su reciente asignación a la especie *Patagopelta cristata* (Riguetti et al., 2022b). El material publicado antes de la revisión realizada en esta tesis incluía un diente (MPCA-Pv 77), tres vértebras dorsales (MPCA-Pv 68, 69 y 70), tres vértebras caudales (MPCA-Pv 71, 72 y 73), un fémur derecho (MPCA-SM 1), un medio anillo cervical parcial (MPCA-Pv 78) y otros osteodermos (MPCA-Pv 41-43 y 74-76). Estos restos fueron colectados en los afloramientos del Miembro Inferior de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano) en Salitral Moreno, Provincia de Río Negro, Argentina. Arbour y Currie

(2016) reconocieron algunas características potencialmente diagnósticas del material, pero no realizaron una diagnosis formal de una especie.

Spicomelluis afer (Fig. 3E; Maidment et al., 2021): el holotipo NHMUK PV R37412 es un fragmento de costilla dorsal con cuatro espinas co-osificadas, alojado en el Museo de Historia Natural de Londres. El material fue descubierto en la Formación El Mers III (Batoniano superior-Calloviano), Marruecos. Esta especie se caracteriza por presentar costillas dorsales con una sección en forma de T fusionadas a un osteodermo en forma de barra que se extiende sobre la superficie dorsal de la misma y del cual se proyectan espinas cónicas co-osificadas.

Stegouros elengassen (Fig. 3F; Soto-Acuña et al., 2021): el holotipo consta de un ejemplar compuesto por un esqueleto casi completo hallado en la Formación Dorotea (Campaniano superior–Maastrichtiano inferior) de Chile. Este es un pequeño y esbelto anquilosaurio que difiere del resto de los anquilosaurios en presentar una cola corta con no más de 26 vértebras cubierta por 7 pares de grandes osteodermos distal a la caudal 14, y las últimas 5 caudales fusionadas en una estructura aplanada.

Stegosauria

Stegosauria indeterminado (Fig. 4A; Bonaparte, 1996; Pereda-Suberbiola et al., 2013): si bien no se ha definido un taxón con este material, es un estegosaurio relevante de Sudamérica. El material (MACN-Pv-N-85) incluye un supraorbital anterior, dos vértebras cervicales (un centro con su respectivo arco neural y postzigapófisis, y un centro parcial), un centro caudal y dos osteodermos. Estos restos fueron encontrados en la Formación La Amarga (Barremiano-Aptiano temprano, Leanza y Hugo 2011), Provincia de Neuquén, Argentina. El supraorbital anterior presenta ornamentación en la cara dorsal, las vértebras cervicales posteriores presentan centros ligeramente más anchos que largos, de base aplanada, con marcadas fosas en sus caras laterales y con un canal neural redondeado y grande (mayor a la mitad del diámetro del centro), las vértebras caudales anteriores presentan un centro corto y los osteodermos son comprimidos lateralmente, con una porción anterior ensanchada a modo de espina. Según Maidment et al. (2008) se trata de un *Ornithischia* indeterminado argumentando la falta de autapomorfías para incluirlo en Stegosauria. Pereda-Suberbiola et al. (2013) revisan el material y lo asignan a Stegosauria argumentando la presencia de una combinación de caracteres propios de los Stegosauria, como la presencia de osteodermos comprimidos lateromedialmente y de un gran canal neural en las cervicales posteriores. Riguetti (2017a,b) realiza una aproximación filogenética del mismo a Stegosauridae. Maidment et al. (2020) lo consideran en su revisión de Stegosauria.

Adratiklit boulahfa (Fig. 4B; Maidment et al., 2020): el holotipo corresponde a una vértebra dorsal (NHMUK PV R37366) y los materiales referidos incluyen tres vértebras cervicales (NHMUK PV R37367 y R37368), una vértebra dorsal (NHMUK PV R37365), y un húmero izquierdo (NHMUK PV R37007). Estos fueron colectados en el Grupo El Mers, probablemente en la Formación El Mers II Formation (Batoniano) de Marruecos. Esta especie de estegosaurio se distingue del resto porque sus vértebras dorsales presentan i) una protuberancia pequeña, triangular y rugosa ubicada dorsalmente sobre las prezigapófisis, posterior a las facetas articulares, y ii) las láminas

(modificado de Yadagiri y Ayyasami, 1979); D) *Isaberrysaura mollensis* (modificado de Salgado et al., 2017); E) *Kentrosaurus aethiopicus* (lectotipo y paralectotipos exhibidos en el MfN); F) *Paranthodon africanus* (modificado de Raven y Maidment, 2018). Las figuras no están a escala.

Isaberrysaura mollensis (Fig. 4D; Salgado et al., 2017): el holotipo consiste de un cráneo casi completo y elementos postcraneales, incluyendo seis vértebras cervicales, quince vértebras dorsales y costillas, sacro, nueve vértebras caudales, una escápula parcial, un ilion parcial, un pubis, elementos no identificados y contenido del tracto digestivo. Estos materiales fueron colectados en la Formación Los Molles (Toarciano-Bajociano; la presencia del amonite *Sonninia altecostata* sugiere una edad Bajociano temprano para el nivel portador) de la localidad homónima en la Provincia de Neuquén, Argentina. Esta especie se caracteriza por presentar un premaxilar con un proceso posterolateral que no contacta el lagrimal, un maxilar elongado y el proceso posterior del yugal tan largo como el anterior. Inicialmente descrito como un neornitisquio por Salgado et al. (2017), aunque mencionando fuertes similitudes con los estegosaurios, trabajos posteriores recuperan el material como un tireóforo estegosaurio basal (Han et al., 2018; Maidment et al., 2020).

Kentrosaurus aethiopicus (Fig. 4E; Hennig, 1915): dos vértebras dorsales (MB R. 1930 y 1931) alojadas en el Museo de Historia Natural de Berlín han sido propuestas inicialmente como holotipo (ver Maidment et al., 2008), aunque una posterior revisión del gran número de restos pertenecientes a muchos individuos ha arrojado como resultado la definición de un ejemplar parcial como el lectotipo de la especie, y varios paralectotipos asociados y materiales referidos (Mallison, 2011). Esta especie fue descrita y revisada por Hennig (1915, 1916, 1925 y 1936), Janensch (1925) y Galton (1982a y 1988). Sus restos fueron hallados en la Formación Tendaguru ("Middle Reptile Beds", Kimmeridgiano superior-Titoniano) de Tanzania. Es un estegosaurio de tamaño mediano (aproximadamente 4,7 m) que presenta osteodermos dispuestos en seis pares de placas verticales sobre la mitad anterior del cuerpo, donde la sexta es una placa-espina (ver Janensch, 1925), tres pares de espinas planas sobre el resto del lomo y cinco pares de grandes espinas sobre la cola, además de grandes espinas parasacrales (actualmente paraescapular, ubicada sobre la escápula). Según Maidment et al. 2008, las autapomorfías de esta especie son: vértebras dorsales con arcos neurales mayores al doble de la altura del centro y que están enteramente ocupados por un canal neural extremadamente espacioso, vértebras caudales medias con espinas neurales en forma de gancho cuyos extremos se proyectan anteriormente, y con una fuerte cresta y tubérculo en la superficie lateral de las prezigapófisis, y el ilion con un proceso anterior que se ensancha anteriormente en vista lateral.

Paranthodon africanus (Fig. 4F; Broom, 1910): el holotipo de esta especie (NHMUK R47338) fue hallado en la Formación "Upper Kirkwood" (Jurásico Superior-Valanginiano inferior) de Sudáfrica y está alojado en el Museo de Historia Natural de Londres, y consta de un fragmento de cráneo que incluye el maxilar, el premaxilar y el nasal izquierdos parciales, descritos y figurados por Galton y Coombs (1981). Posteriormente, Raven y Maidment (2018) revisan el material, incorporan al holotipo

un fragmento de vértebra dorsal y remueven de *Paranthodon africanus* dos dientes aislados referidos a la especie. Esta especie difiere del resto de los estegosaurios en poseer un paladar secundario parcial en el maxilar (autapomorfía de la especie, Maidment et al. 2008; Raven y Maidment, 2018).

Registro Icnológico

La identificación de huellas realizadas por productores tireóforos es en general problemática debido a varios factores, como la escasez de elementos autopodiales en tireóforos, las convergencias anatómicas de estos elementos entre los grandes grupos de ornitisquios, y las relaciones estratigráficas superpuestas entre los mismos (ver McCrea et al., 2001; Gierliński y Sabath, 2008; Milán y Chiappe 2009).

A diferencia del registro osteológico de tireóforos del hemisferio sur, el registro icnológico asignado a productores tireóforos es un poco más diverso y abundante en algunos yacimientos particulares. Los icnotaxones se ilustran en la Figura 5 y los materiales indeterminados pero relevantes se muestran en la Figura 6. En las rocas del Cretácico Inferior de la Broome Sandstone de Australia han sido documentadas un gran número de huellas y rastrilladas asignadas a varios tipos de productores dinosaurianos. Entre ellas se han descrito los icnotaxones *Luluichnus* y *Garbina*, propuestos como producidos por tireóforos (Salisbury et al., 2016; ver también McCrea et al., 2011). También en Marruecos hay numerosos registros de huellas posiblemente tireóforas. Rastrilladas del Jurásico Inferior en dos sitios cercanos a Ansous y Goulmima en el Alto Atlas Central, respectivamente, han sido asignadas a tireóforos indeterminados (Hadri et al., 2007; Boutakiout et al., 2014). Una rastrillada del Jurásico Medio de Imilchil en el Alto Atlas Central fue referida a *Stegopodus* (Gierliński et al., 2009), y dos huellas aisladas del Jurásico Superior de la Formación Iouaridne en las cercanías de Demnat asignadas a *Deltapodus* (Belvedere y Mietto, 2009), ambos icnogéneros propuestos para productores estegosaurianos (Whyte y Romero, 2001; Gierliński y Sabath, 2008). En Sudamérica, una gran cantidad de huellas tireóforas fueron documentadas, especialmente en Bolivia. Aunque para la región de Icla, Apesteguía y Gallina (2011) reconocieron cuatro morfotipos de huellas tireóforas en rocas del límite Jurásico-Cretácico, estas resultaron no ser tales. Estas huellas son estudiadas y reinterpretadas en la presente tesis. En la región de Sucre, en los afloramientos del Cretácico Superior en el farallón de Cal Orck'o se han descrito un gran número de huellas de saurópodos, terópodos, ornitópodos y anquilosaurios (Leonardi, 1994; McCrea et al., 2001; Meyer et al., 2018). En la Formación Toro Toro del Grupo Potosí (Cretácico Superior) aflorante en la región de Toro Toro, Leonardi (1984) erigió el icnotaxón *Ligabueichnium*, primeramente asignado a productores ornitisquios, pero luego reinterpretadas como producidas por anquilosaurios (McCrea et al., 2001). En Brasil, Francischini et al. (2018) reconocieron huellas anquilosaurianas en sedimentos del Jurásico Superior en Río Grande do Sul y que refieren al icnotaxón *Metatetrapous*. Otros registros de posibles huellas anquilosaurianas de Brasil y Chile fueron mencionados en la literatura pero no están detalladamente descritas ni figuradas (von Huene, 1931; Leonardi y Carvalho, 2002; Pereda-Suberbiola et al., 2015 y referencias allí citadas). En Argentina, Cónsole Gonella et al. (2017) identificaron posibles huellas anquilosaurianas en el Cretácico Superior de la localidad de Maimará, y Pazos et al. (2019) reconocieron una posible huella de *Deltapodus* en el Jurásico Inferior de Los Molles.

Para productores tireóforos se han definido algunos icnotaxones que se listan a continuación. Si bien algunos fueron definidos y hallados en diversos sitios del hemisferio norte, se los incluye en la lista por presentar algún registro asignado al mismo también en los continentes gondwánicos.

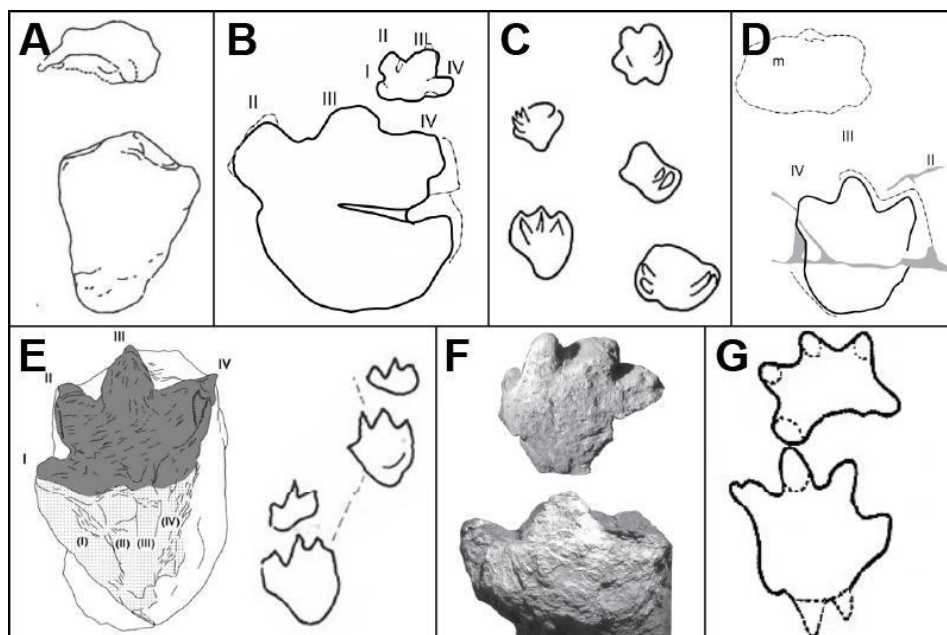


Figura 5. Icnotaxones referidos a productores tireóforos. A) *Deltapodus brodricki* (modificado de Whyte y Romano, 2001); B) *Garbina roeorum* (modificado de Salisbury et al., 2016); C) *Ligabueichnium bolivianum* (modificado de Leonardi, 1984); D) *Luluichnus mueckeii* (modificado de Salisbury et al., 2016); E) *Metatetrapous valdensis*, huella pedal y fragmento de rastrillada (modificado de Hornung y Reich, 2014); F) *Stegopodus czercasi* (modificado de Gierliński y Sabath 2008); G) *Tetrapodosaurus borealis* (modificado de Sternberg, 1932). Las figuras no están a escala.

Deltapodus brodricki (Fig. 5A; Whyte y Romano, 1994 y 2001): encontrada en la Formación Saltwick (Aaleniano) de Inglaterra. También se han reconocido huellas de *Deltapodus* en el Jurásico Medio de Cleveland (Whyte et al., 2007) y Yorkshire (*D. brodricki*, Whyte y Romano 1994 y 2001) y en el Jurásico Superior de Portugal (Mateus y Milán, 2008, 2010; Mateus et al., 2011), Estados Unidos (Milán y Chiappe, 2009), Marruecos (Belvedere y Mietto, 2010), España (Lires et al., 2002, García-Ramos et al., 2008, Piñuela et al., 2009; Pascual-Arribas y Hernández-Medrano, 2015; Gascón y Pérez-Lorente, 2017; *D. ibericus* en Teruel, Cobos et al., 2010) y China (*D. curriei*, Xing et al., 2013). Las huellas de los autopodios anteriores son entaxónicas, en forma de media luna y aproximadamente del doble de ancho que de largo. La huella del autopodio posterior es de contorno triangular, con el ancho mayor hacia la impresión de los dígitos laterales, pero ligeramente más larga que ancha. Son mesaxónicas, con tres impresiones de dígitos cortos con puntas redondeadas. En la descripción original de Whyte y Romano (1994) *Deltapodus* fue propuesto como producido por un saurópodo. Posteriormente, Whyte y Romano (2001), reasignan al hacedor de la huella como un estegosaurio, basados en la ubicación estratigráfica, la morfología

general de las huellas, y su comparación con el material osteológico y con otros icnotaxones.

Garbina roeorum (Fig. 5B; Salisbury et al., 2016): este icnotipo consiste en réplicas de poliuretano rígido de una huella de mano izquierda y una de pie izquierdo (WAM 12.1.19 y WAM 12.1.20). El topoicnotipo consiste de una rastrillada de unos 5 metros de longitud compuesta por al menos 17 huellas consecutivas conservadas como moldes naturales. Estos materiales fueron hallados en la Arenisca de Broome (Valanginiano-Barremiano) de Australia, junto con varias otras rastrilladas referidas (ver Salisbury et al., 2016). La diagnosis de esta icnoespecie presenta un gran número de caracteres anatómicos entre los que se destacan una huella manual relativamente chica, tetradáctila, paraxónica, más ancha que larga, con impresiones digitales cortas, anchas y romas, impresiones de los dedos II y III más largas, dígito I delgado y más distalmente ubicado que el dígito IV, divaricación total de unos 137–170°, almohadilla metacarpo falangeal puede o no estar presente, ausencia de marcas de garras y almohadillas digitales, y huellas de manos que pueden estar ausentes; las huellas pedales son tridáctilas, mesaxónicas (impresión del dígito III más larga), más anchas que largas, con una gran y ancha impresión metatarso falangeal (no siempre impresa), impresiones digitales cortas, anchas y redondeadas, divaricación total de 57–93°, almohadillas digitales y marcas de garras ausentes; en la rastrillada cuadrúpeda, paso manual 2 a 6 veces la longitud de la huella manual y zancada de 3 a 5 veces la longitud manual, huellas manuales dirigidas anterior o medialmente, impresión de la almohadilla metatarsal, ángulo de paso pedal de 129–142°, longitud de paso pedal de tres veces la longitud de la huella pedal y zancada de 3 a 5 veces la longitud pedal; en la rastrillada bípeda no hay impresión del metatarso, el paso es de dos veces el largo de la huella pedal, huellas pedales rotadas medialmente y la rastrillada es angosta (con las huellas pedales pudiendo cruzar la línea media medialmente).

Ligabueichnium bolivianum (Fig. 5C; Leonardi, 1984 y 1994): el icnotipo se encuentra en el afloramiento de la Formación El Molino (Maastrichtiano-Daniano) en la región de Toro-Toro, Bolivia. Este consta de una rastrillada de 34 huellas. Una rastrillada próxima fue designada como el paraicnotipo. Esta icnoespecie se caracteriza por mostrar una rastrillada cuadrúpeda con superposición total de las huellas de manos y pies, dando apariencia de ser bípeda, ángulo de paso bajo (44–95°), índice de zancada/longitud de huella bajo (~2), rastrillada relativamente ancha (120–170 cm), ancho interno siempre positivo (25–55 cm), huellas pedales ligeramente más anchas que largas de contorno subredondeado, con el márgen anterior algo cóncavo y una impresión de talón posterior, huella pedal tetradáctila o pentadáctila, uñas planas ventralmente y redondeadas distalmente, planta pequeña.

Luluichnus mueckeï (Fig. 5D; Salisbury et al., 2016): el icnotipo (WAM 15.12.701), hallado en la Arenisca de Broome (Valanginiano-Barremiano) de Australia, es una réplica de poliuretano rígido de un par mano-pie izquierdos. El topoicnotipo está compuesto por una rastrillada discontinua (UQL-DP45-6) de 2,6 metros de longitud compuesta por cinco huellas conservadas como moldes naturales. Varias huellas en el sitio han sido referidas a esta icnoespecie (ver Salisbury et al., 2016). La diagnosis de esta icnoespecie presenta un gran número de caracteres anatómicos entre los que se destacan una huella manual relativamente grande, más ancha que larga,

mayormente ovalada sin impresiones ni almohadillas digitales distinguibles; las huellas pedales son tridáctilas, mesaxónicas, más largas que anchas, con impresiones digitales cortas y anchas, divaricación total de 30–55°; la rastrillada es cuadrúpeda, presenta un ángulo de paso de 129–142°, zancada pedal de 5,8 veces la longitud pedal, el largo del paso es de 3,3 veces la longitud pedal, huellas manuales rotadas lateralmente y huellas pedales rotadas lateral o medialmente.

Metatetrapous valdensis (Fig. 5E; Nopcsa, 1923; Hornung y Reich, 2014): el icnotipo consistía de una rastrillada de 10,70 metros de longitud compuesta de 15 huellas manuales y 16 pedales, actualmente destruidas, halladas en la Formación Bückeberg (Berriasiano superior) de Alemania. Una copia de una huella manual actualmente está perdida. Sólo se conserva un esquema de la misma (ver Hornung y Reich, 2014). Según la diagnosis original de Nopcsa (1923), se trata de una rastrillada cuadrúpeda con huellas manuales tetradáctilas sin impresión palmar, huellas pedales algo mayores, tetradáctilas y con presencia de talón, impresiones digitales del pie de similares dimensiones y con pobres marcas de garras. Posteriormente, Hornung y Reich (2014) modificaron esta diagnosis considerando las notas de Nopcsa, los esquemas originales y dos huellas nuevas que describen en su trabajo. La icnoespecie quedaría entonces caracterizada por ser una rastrillada cuadrúpeda con huellas manuales y pedales tetradáctilas, huellas manuales cortas y anchas (~80% del ancho de las pedales), arqueadas, digitígradas, mesaxónicas o ligeramente entaxónicas, rotadas lateralmente, con impresiones digitales cortas y triangulares, el dígito I dirigido posteromedialmente; huellas pedales semiplantígradas, mesaxónicas, rotadas lateralmente, con impresiones digitales bien desarrolladas, la del dígito I más pequeña y desplazada proximalmente, ausencia de almohadillas digitales y presencia de marcas de garras delgadas y agudas. Debido a la falta de un icnotipo conservado, Hornung y Reich (2014) describen e incluyen como material de referencia dos moldes naturales de huellas pedales (GZG.BA.0049, GZG.BA.0050) que argumentan que provienen de la misma localidad y horizonte que el icnotipo.

Stegopodus czerkasi (Fig. 5F; Lockley y Hunt, 1998): esta icnoespecie fue definida en el Miembro “Basal Salt Wash” de la Formación Morrison (Kimmeridgiano) de Estados Unidos. También se han identificado huellas de *Stegopodus* en el Jurásico Medio de Marruecos (Gierliński et al., 2009) y el Jurásico Superior de Polonia (Gierliński y Sabath, 2002), Asturias (Gierliński y Sabath, 2008) y Utah (*S. czerkasi*, Lockley y Hunt 1998; Gierliński y Sabath, 2008). Esta icnoespecie se caracteriza por presentar huellas manuales entaxónicas, más anchas que largas, de contorno subtriangular con el ápice posterior, y tetradáctilas con impresiones digitales cortas y romas; las huellas pedales son tridáctilas y digitígradas, con impresiones digitales cortas, anchas, romas y ampliamente divergentes, y son huellas asimétricas con la almohadilla proximal ubicada posterolateralmente. En su descripción inicial, Lockley y Hunt (1998) consideraron principalmente la huella manual izquierda para la descripción de la nueva icnoespecie, asignándola a un productor estegosauriano principalmente debido a la similitud con la reconstrucción propuesta por Thulborn (1990) para los estegosaurios. Aproximadamente a 2 metros de esta huella manual se encontraba una huella pedal derecha, por lo que los autores no consideraron apropiado asignarlas con toda seguridad a la misma entidad productora. Posteriormente, Gierliński y Sabath (2008) incluyeron definitivamente en el material tipo la huella pedal, argumentando la

procedencia del mismo nivel, la ausencia de otro tipo de huellas en el área, y la abundancia de huellas pedales del mismo tipo en otras regiones para el Jurásico Superior, y por comparación con materiales osteológicos y otros icnogéneros.

Tetrapodosaurus borealis (Fig. 5G; Sternberg, 1932; McCrea et al., 2001): el icnotipo de esta especie (CMN 8556) consiste en un molde y réplica de una rastrillada con tres huellas manuales y tres pedales alojados en el Museo Canadiense de la Naturaleza. En su definición original, Sternberg (1932) dio una diagnosis no solo para la icnoespecie, sino también para el icnogénero monoespecífico y la icnofamilia Tetrapodosauridae. Esta última se caracteriza por ser una rastrillada cuadrúpeda de tamaño mediano, con marcas de “pezuñas” ligeramente puntiagudas, rastrillada ancha, zancada corta, sin marca de arrastre de la cola. La diagnosis original del icnogénero incluye una rastrillada cuadrúpeda, con dígitos inmersos en una membrana o almohadilla, huella manual corta y ancha, pentadáctila y digitigrada, y huella pedal tetradáctila y semiplantigrada. La modificación posterior de McCrea (2001) añade que los dígitos manuales y pedales no están inmersos en una membrana o almohadilla (su apariencia en algunos casos es un carácter extramorfológico por deformación del sustrato), el margen posterior de las huellas manuales es cóncavo y las mismas muestran $\frac{2}{3}$ la superficie de las huellas pedales, que además son más largas que anchas. La diagnosis de la icnoespecie realizada por Sternberg (1932) y luego modificada por McCrea (2001) son en realidad descripciones que se superponen casi totalmente con las diagnosis del icnogénero, por lo que se resumen a continuación las características más relevantes de la icnoespecie: las huellas manuales presentan una pequeña palma central a las impresiones digitales, la divaricación de los dígitos manuales es mucho mayor que la de los dígitos pedales (mayor a 180° según Sternberg y de 100° a más de 200° según McCrea; en ambos casos mucho mayor que los $\sim 70^\circ$ pedales), de modo tal que los dígitos II-IV se orientan anteriormente y I y V lo hacen en dirección posteromedial y posterolateral respectivamente, la impresión del dígito manual I es delgada y perpendicular a la línea media, la impresión de los dígitos pedales presenta ápices redondeados y están ligeramente impresas más profundas distalmente que la marca del talón, la parte posterior de las huellas pedales no está bien definida, la impresión de los dígitos pedales son más alargadas que las manuales, la impresión del dígito I es más corta y dirigida medialmente. Esta icnoespecie fue definida en niveles de la Formación Gething (Aptiano-Albiano) en Canadá, la cual contiene un gran número de rastrilladas asignadas a esta icnoespecie (McCrea et al., 2001). Muchos registros de *Tetrapodosaurus* han sido descritos alrededor del mundo, incluyendo muchos sitios en Norteamérica (Sternberg, 1932; Currie, 1989; Lockley et al., 1999, 2006 - erróneamente redactado como *Tetrasauropus*-, 2014a,b, 2018, 2021; Kurtz et al., 2001; McCrea et al., 2001, 2014; Gangloff et al., 2004, 2012; Harington et al., 2005; Fanti et al., 2013; Loewen et al., 2013; Lockley y Gierliński, 2014; Weems y Bachman, 2015; McCrea, 2016; Rodríguez et al., 2018; Fiorillo et al., 2019) y unos pocos sitios de China (Xing y Lockley, 2016), Japón (Fujita et al., 2003), Mongolia (Ishigaki et al., 2009), Gran Bretaña (Pond et al., 2014; Shillito y Davies, 2019), España (Herrero et al., 2017) y Australia (McCrea et al., 2011). Estas últimas huellas de Australia fueron reinterpretadas por Salisbury et al. (2016), quienes reconocieron parte del material como el icnogénero *Garbina* o bajo nomenclatura abierta, por lo que la presencia de *Tetrapodosaurus* en el hemisferio sur es dudosa (ver Pereda-Suberbiola et al., 2015).

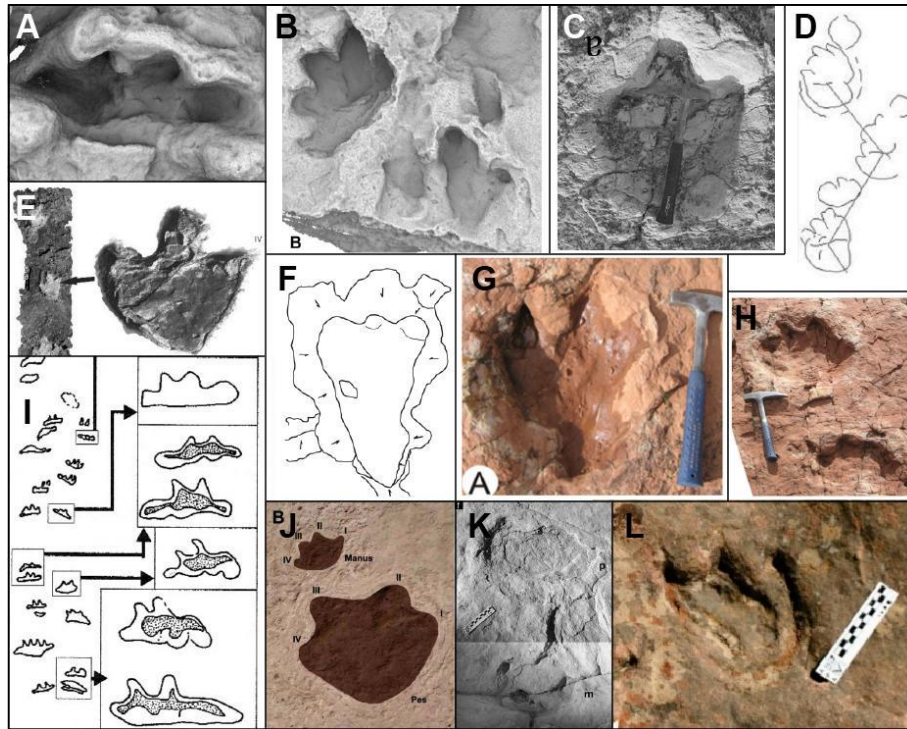


Figura 6. Registro icnológico de Gondwana referido a tireóforos. A) Huella manual de tireóforo indeterminado del Cretácico Inferior de Australia (modificado de Salisbury et al. 2016); B) Par mano-pie de tireóforo indeterminado del Cretácico Inferior de Australia (modificado de Salisbury et al. 2016); C) Huella pedal de tireóforo indeterminado del Jurásico Inferior de Marruecos (modificado de Hadri et al. 2007); D) Rastrillada de tireóforo indeterminado del Jurásico Medio de Marruecos (modificado de Boutakiout et al. 2014); E) *Stegopodus* del Jurásico Medio de Marruecos (modificado de Whyte y Romano, 2001); F) *Deltapodus* del Jurásico Superior de Marruecos (modificado de Belvedere y Mietto, 2010); G) Huella pedal previamente asignada a un probable estegosaurio basal del Jurásico-Cretácico de Bolivia (modificado de Apesteguía y Gallina, 2011); H) Huellas previamente asignadas a un anquilosaurio del Jurásico-Cretácico de Bolivia (modificado de Apesteguía y Gallina, 2011); I) Rastrilladas de anquilosaurio del Cretácico Superior de Bolivia (modificado de McCrea et al., 2001); J) *Metatetrapous* del Jurásico Superior de Brasil (modificado de Francischini et al., 2018); K) Par mano-pie de tireóforo, posible anquilosaurio, del Cretácico Superior de Argentina (modificado de Cónsole Gonella et al., 2017); L) *Deltapodus* del Jurásico Inferior de Argentina (Pazos et al., 2019). Las figuras no están a escala.

OBJETIVOS

Planteado el estado de situación de los tireóforos en Gondwana como contexto general, la presente tesis buscará abordar diferentes problemáticas que atañen principalmente a los tireóforos de Sudamérica a lo largo de 7 ejes fundamentales separados en equivalentes capítulos. Estas problemáticas se abordarán desde diversos puntos de vista y metodologías, buscando explorar líneas de investigación que aporten tanto a la formación profesional del tesista como a evidencias independientes que den mayor sustento a los resultados obtenidos. Los capítulos versarán sobre diferentes metodologías en estudios icnológicos y osteológicos de los tireóforos y su ambiente depositacional, buscando comprender mejor aspectos de su sistemática y paleobiología. Finalmente, un capítulo de

discusión general y conclusiones buscará resumir el conocimiento generado y describir el nuevo marco planteado para el grupo.

Así se plantean:

Objetivo general: incrementar el conocimiento sobre la anatomía, la diversidad y la historia evolutiva de los tireóforos sudamericanos mediante la revisión del registro ya documentado, el análisis de huellas y restos óseos inéditos, y la búsqueda exhaustiva y estudio de nuevos materiales.

Los objetivos específicos incluyen:

- *Objetivo específico 1:* realizar un estudio detallado de las numerosas huellas de tireóforos registradas en el Cretácico Inferior y Superior de Bolivia, las cuales fueron sucintamente estudiadas.
- *Objetivo específico 2:* analizar los restos óseos de especímenes publicados de las colecciones nacionales y del exterior para aumentar el conocimiento anatómico de los tireóforos del hemisferio sur.
- *Objetivo específico 3:* describir en detalle restos de tireóforos (anquilosaurios?) sin publicar de Salitral Moreno, Río Negro, y los restos de tireóforos (estegosaurios?) procedentes de Bajada Colorada, Neuquén.
- *Objetivo específico 4:* establecer relaciones de parentesco entre los taxones de Thyreophora de Gondwana mediante un análisis cladístico lo más inclusivo posible.
- *Objetivo específico 5:* contrastar resultados filogenéticos con las evidencias paleogeográficas utilizando metodologías filogenéticas de análisis biogeográficos.

HIPÓTESIS

Asociadas a cada uno de los objetivos específicos se plantean las siguientes hipótesis a testear:

H1: Los productores de las huellas registradas en el Cretácico de Bolivia, atribuidas a tireóforos, corresponden a una diversidad de formas basales de tireóforos, estegosaurios y anquilosaurios.

H2: Los estegosaurios de la Formación La Amarga son los únicos reconocidos para el Cretácico Inferior sudamericano.

H3: El nuevo ejemplar del Cretácico Superior de Argentina es asignable a Thyreophora.

H4: Los tireóforos del Cretácico Superior sudamericano y antártico constituyen un clado monofilético dentro de Nodosauridae.

H5: Los anquilosaurios del Cretácico Superior sudamericano y antártico pertenecen a linajes laurásicos que migraron al hemisferio sur en el Campaniano-Maastrichtiano (Coria y Salgado, 2001).

CAPÍTULO 2

HUELLAS TIREÓFORAS DE SUDAMÉRICA: REINTERPRETACIÓN DE UN YACIMIENTO Y NUEVOS RESTOS DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE BOLIVIA

Los resultados de este capítulo fueron publicados por el tesista (ver Apesteguía et al., 2020; Riguetti et al., 2021).

INTRODUCCIÓN

El estudio de las huellas fósiles de vertebrados ha tenido un gran desarrollo en Sudamérica, sobre todo a partir de los extensos y completos trabajos de Giuseppe Leonardi. El inventario de huellas de Leonardi (1994) lista todos los registros icnológicos de Sudamérica y provee las herramientas básicas para el estudio de las mismas. Entre los lugares con más registros estudiados se encuentran la Patagonia Argentina, el Sur de Brasil, y varias regiones de Bolivia (Leonardi, 1994). En Bolivia, Leonardi reconoce la presencia de huellas anquilosaurianas en sedimentos de la Formación Toro Toro (ver McCrea et al., 2001; primeramente fue reconocida como Formación El Molino por Leonardi, 1984), del Cretácico Superior (Campaniano) en la localidad de Toro Toro. Leonardi (1984) las nominó como *Ligabueichnium bolivianum*. Primeramente las asignó a un posible productor anquilosauriano o ceratopsio, pero luego aceptó la asignación a un productor anquilosaurio (Leonardi, 1994; McCrea et al., 2001). Más huellas de anquilosaurios en Bolivia fueron reconocidas por McCrea et al. (2001) en la región de Sucre. Allí aflora el farallón de Cal Orck'o, un extenso afloramiento de depósitos costeros pertenecientes a la Formación El Molino (Maastrichtiano-Daniano). Sobre la pared vertical que forma el farallón (correspondiente al Maastrichtiano medio; Meyer et al., 2001), se han identificado un gran número de rastrilladas de diversos vertebrados (Meyer et al., 2018, 2020). Las huellas anquilosaurianas se han preservado de diferentes maneras, incluyendo una rastrillada cuadrúpeda de un ejemplar caminando, rastrilladas con huellas de manos y pies superpuestas, rastrilladas con huellas de pies pero manos ausentes, y una rastrillada de un ejemplar presuntamente corriendo (McCrea et al., 2001). Tanto las formaciones Toro Toro como El Molino reflejan una icnoasociación que es característica del Cretácico Superior de varias partes del mundo, que incluye huellas de ornitópodos, saurópodos y terópodos, aunque presentando las huellas anquilosaurianas como un raro componente de las mismas (ej., icnofacies *Brontopodus*, ver Hunt y Lucas, 2006). Por el contrario, un gran número de huellas de anquilosaurio fueron descubiertas recientemente en las proximidades de la ciudad boliviana de Sucre, en la localidad de Niñu-Mayu, cuyo estudio se desarrolla en este capítulo.

Un tipo de asociación muy diferente es el presentado por Apesteguía y Gallina (2011), también de Bolivia. Al sur de la localidad de Icla, en la ladera este del sinclinal de Incapampa-Icla, se encuentra la localidad de Tunasniyoj, donde afloran niveles portadores de una gran cantidad de rastrilladas. Estos niveles, formados por areniscas rojizas, fueron identificados como la Formación La Puerta (Lohmann and Branisa, 1962), y están interrumpidos hacia el techo de la sección aflorante en el sitio por una intrusión ígnea inicialmente datada como Cretácico Temprano (Oliveira Almeida et al., 1996). Allí, Apesteguía y Gallina (2011) reconocieron cinco morfotipos de huellas de vertebrados, cuatro fueron asignadas a productores tireóforos y el restante a un terópodo. Sin embargo, nuevos estudios y dataciones en el área permitieron reasignar como Formación Ipaguzú (Padula and Reyes, 1958) a las rocas previamente identificadas como Formación La Puerta (Sempere et al., 2004; Bertrand et al., 2014), y con una nueva antigüedad para los afloramientos. El estudio realizado por Bertrand et al. (2014) comprende la datación radiométrica de los basaltos continentales de la

región centro de Bolivia en las localidades de Camiri, Entre Ríos y Tarabuco, en el contexto de la Provincia Magmática del Atlántico Central (“CAMP” por sus siglas en inglés). Estimaron en 201 Ma la antigüedad de la intrusión basáltica en la Formación Ipaguazú, la cual yace por encima de los niveles portadores de huellas. A su vez, un probable origen del rift en el sur de Bolivia datado como posterior a los 240 Ma de antigüedad (Sempere et al., 2002; Spikings et al., 2016), y la ubicación de la Formación Ipaguazú sobre los depósitos de la permo-triásica Formación Vitiacua (Sempere et al., 2002), soportan una edad Triásico Medio-Tardío para los niveles portadores de huellas (Bertrand et al., 2014). En este contexto, cambia drásticamente la interpretación posible de las huellas en estos niveles.

Cerca de los niveles estudiados por Apesteguía y Gallina (2011), en la localidad de Estancia Uyuni (o Uyuni del Pilcomayo), fueron identificadas huellas de *Chirotherium* (Sempere et al., 2003). Las huellas de la icnofamilia Chirotheriidae son atribuidas a productores arcosaumorfos y se caracterizan por presentar rastrilladas cuadrúpedas angostas con huellas de manos y pies pentadáctilas semiplantígradas, con una clara heteropodía dimensional (pies más grandes que las manos) y el dígito V pedal lateralmente desplazado, dando la apariencia de una huella de mano humana invertida (Haubold, 1971; King et al., 2005). Huellas quirotéridas han sido registradas en todo el mundo (ej. Baird, 1957; Demathieu, 1970; Haubold, 1971; King et al., 2005; Hunt y Lucas, 2007; Klein y Lucas, 2010a, 2010b; Díaz-Martínez y Pérez-García, 2012; Xing et al., 2013; Fichter y Kunz, 2015; Santi et al., 2015; Klein et al., 2015, 2016; Hminna et al., 2019; y referencias allí citadas). En Sudamérica han sido reportadas en Argentina, Perú y Bolivia (ej. Leonardi, 1994; Melchor y de Valais, 2006; Klein y Lucas, 2014). Precisamente el único registro de Chirotheriidae en Bolivia es el mencionado para Uyuni del Pilcomayo (Sempere et al., 2004), unos 10-15 km al noroeste del sitio de huellas de Tunasniyoj, pero en niveles equivalentes lateralmente. Este registro fue inicialmente identificado como *Chirotherium* cf. *barthii* (Sempere et al. 2004; Bertrand et al. 2014). Posteriormente, Fichter and Kunz (2015) reinterpretaron las huellas como *Protochirotherium* a partir de las impresiones del dígito V pedal muy grande y del dígito IV pedal alargada.

En este capítulo, se analizan y reinterpretan las huellas tireóforas del sitio Tunasniyoj estudiadas por Apesteguía y Gallina (2011), teniendo en cuenta la morfología de las mismas, las nuevas dataciones, y las huellas presentes en los mismos niveles en las localidades de Uyuni del Pilcomayo y Ruditayoj (esta última, una nueva localidad con muchas rastrilladas). A su vez, se estudian las nuevas rastrilladas anquilosaurianas de la localidad de Niñu-Mayu, su icnotaxonomía y la información morfológica y paleoecológica que nos pueden aportar para el entendimiento de la paleobiología de los anquilosaurios sudamericanos.

En este capítulo se buscará cumplir con el *Objetivo específico 1*: realizar un estudio detallado de las numerosas huellas de tireóforos registradas en el Cretácico Inferior y Superior de Bolivia, las cuales fueron sucintamente estudiadas.

Hipótesis: en este capítulo se testea la hipótesis:

H1: Los productores de las huellas registradas en el Cretácico de Bolivia, atribuidas a tireóforos, corresponden a una diversidad de formas basales de tireóforos, estegosaurios y anquilosaurios.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio

El sinclinal de Incapampa-Icla ($19^{\circ}30'38''$ S; $64^{\circ}50'51''$ O) se ubica en el Departamento de Chuquisaca, al sur de la localidad de Icla. Los sitios con huellas de Tunasniyoj y Ruditayoj se sitúan en la cara este del sinclinal, a unos 5 km una de otra, y 20 km al sur de Icla. Ambas localidades portadoras se ubican en la misma unidad estratigráfica (Formación Ipaguzú) y son lateralmente continuas también en su contenido icnológico. En la nueva localidad de Ruditayoj se estudiaron dos sitios (R1 y R2), ambos separados por aproximadamente 500 m.

El sitio con huellas de Niñu-Mayu ($19^{\circ}03'58.3''$ S; $65^{\circ}28'44.0''$ O) se ubica en el territorio Quila Quila, unos 3 km al sudoeste de la localidad de Maragua, y 60 km al oeste de Sucre, también en el Departamento de Chuquisaca, Bolivia. La superficie portadora tiene alrededor de 1.500 m² y presenta una gran cantidad de huellas de dinosaurios en lo que es un sitio explotado turísticamente.

Metodología de trabajo

Para ambos sitios (Ruditayoj y Niñu-Mayu) se utilizaron las mismas metodologías para el estudio de las huellas. Las particularidades de cada uno son especificadas. Las superficies fueron limpiadas con escoba y cepillos, removiendo las rocas y el sedimento sobre las huellas. La extensión de los yacimientos y las dificultades de recorrerlos en tiempo y forma impidieron que el número total de huellas pueda ser determinado. Una aproximación grosera rondaría las 200 rastrilladas tanto en Tunasniyoj como en Ruditayoj, algunas con más de 20 huellas por rastrillada. Rastrillada se considera al conjunto de tres o más huellas (en rastrilladas bípedas) o pares mano-pie (en rastrilladas cuadrúpedas) continuas realizadas por un mismo individuo (Leonardi, 1987; Thulborn, 1990). Todas las huellas y rastrilladas estudiadas fueron fotografiadas con una cámara Réflex de 24 megapíxeles con lente AF-S DX NIKKOR 18–105 mm F3.5–5.6 G ED VR bajo luz natural y dibujos interpretativos de las huellas con más detalles preservados fueron realizados en láminas de acetato. Modelos tridimensionales digitales fueron armados para las mejores rastrilladas con el objeto de tener una representación objetiva de la morfología tridimensional de las huellas. Para ello se utilizaron técnicas fotogramétricas digitales de alta resolución (ver Mallison y Wings, 2014; Falkingham et al., 2018). Un gran número de fotografías (~50 fotos por rastrillada en Niñu Mayu y ~150 en Ruditayoj, debido al tamaño relativo de las impresiones en ambos sitios) se utilizaron para aumentar la superposición de las mismas al generar los modelos tridimensionales utilizando el software Agisoft Metashape Pro (versión 1.6.2, Licencia Educativa). Para escalar correctamente los modelos se utilizaron marcadores métricos de referencia. Los modelos tridimensionales fueron convertidos a mapas topográficos de color usando el software Paraview (versión 5.4.1). Mediciones en las huellas y rastrilladas se realizaron en el campo (siguiendo a Leonardi, 1987; Thulborn, 1990) y, en caso de ser necesario, se tomaron de los modelos tridimensionales (cuya precisión lo permite; Falkingham et al., 2018). En el caso de las huellas de Niñu-Mayu, debido a la gran variación en la longitud de las huellas pedales, se utilizó el hypex entre los dedos II y III como punto de referencia para las mediciones; en el resto de los casos se utilizaron los puntos centrales de las huellas. Para las mediciones del ancho de rastrillada se sigue la metodología de Romano et al. (2007) y Marty et al. (2010), y se utilizó el software GIMP Portable software (versión 2.1.2.0). Para las asignaciones icnotaxonómicas se siguen los criterios de Sternberg (1932), McCrea et al. (2000), Haubold (1971), Karl y Haubold (1998), y King et al. (2005). Para la identificación del productor de las huellas de Niñu-Mayu se siguieron los criterios de McCrea et al. (2001) y las descripciones

anatómicas de autopodios anquilosaurianos (Maryańska, 1977; Carpenter, 1984; Pereda-Suberbiola et al., 2005; Carpenter et al., 2008; Currie et al., 2011; Senter, 2011; Sissons, 2011; Herrero et al., 2017). La terminología sobre la preservación de las huellas fue tomada de Thulborn (1990) y Marty et al. (2016). El acrónimo R2-tx es utilizado para las rastrilladas del sitio de Ruditayoj R2, con x para rastrilladas 1 a 10. Para las huellas de Niñu-Mayu se utiliza otro acrónimo, NM-x-M/Pz, que considera el número (z) y tipo (M/P) de huella dentro de una rastrillada (x). Como ejemplo, NM-1-M1 hace referencia a la primer huella de mano (M1) de la rastrillada 1 (x=1) del sitio de Niñu-Mayu (NM). Los términos huella e impresión se utilizan como sinónimos en un sentido general (Marty et al., 2016).

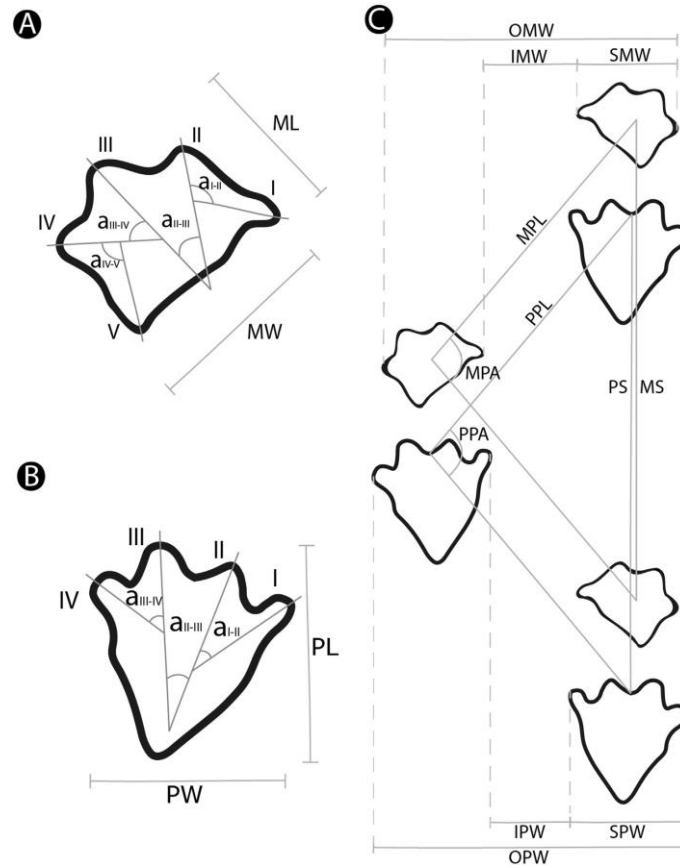


Figura 1. Mediciones de huellas y rastrilladas. A) mediciones estándar de la huella manual (Leonardi, 1987); B) mediciones estándar de la huella pedal (Leonardi, 1987); C) mediciones estándar de la rastrillada (Leonardi, 1987) incluyendo mediciones del ancho de rastrillada ("trackway ratio", Romano et al., 2007). Las impresiones digitales están representadas por números romanos. Abreviaturas: ax1-x2, ángulo o divergiación entre los dígitos x1 y x2; IMW, ancho interno de la rastrillada manual; IPW, ancho interno de la rastrillada pedal; ML, longitud manual; MPA, ángulo de paso manual; MPL, longitud del paso manual; MS, paso doble o zancada manual; MW, ancho manual; OMW, ancho externo de la rastrillada manual; OPW, ancho externo de la rastrillada pedal; PL, longitud pedal; PPA, ángulo de paso pedal; PPL, longitud del paso pedal; PS, paso doble o zancada pedal; PW, ancho pedal; SMW, ancho de los lados de la mano; SPW, ancho de los lados del pie. Tomado de Rigueti et al. (2021).

Marco geológico de la localidad de Ruditayoj

La Formación Ipaguazú está compuesta de un gran intervalo de areniscas, donde se ubican los sitios con huellas en Ruditayoj y Tunasniyoj, y está superpuesto por lutitas y limolitas rojas (intruídas por un filón capa o “sill” máfico), y un miembro evaporítico superior (Sempere et al., 2003). En el sinclinal de Incapampa-Uyuni, la Formación Ipaguazú alcanza más de 400 m de potencia (Sempere et al., 1998). Hacia el dominio Andino, esta formación geológica es también conocida como la Formación Sayari (Sempere, 1986).

En el sitio Ruditayoj (Fig. 2), el miembro basal de arenisca es de unos 140 m de espesor y se separa de un basamento devónico de areniscas verdosas por un intervalo de lutitas rojas y finos niveles conglomerádicos de 16 m de espesor. Este miembro de la Formación Ipaguazú es de arenisca fina mayormente, y dominado por estratos de 1 m de espesor, con estratificación entrecruzada de gran escala que muestra láminas de caída de grano/flujo de grano y laminación ondulítica por depositación eólica. La superposición de estos paquetes entrecruzados puede alcanzar los 40 m en la base de la unidad y se adelgazan hacia arriba en la sucesión. Estos depósitos son interpretados como el resultado del desarrollo y migración de dunas eólicas en un ambiente árido. Los depósitos eólicos se intercalan entre paquetes tabulares heterolíticos de hasta 7 m de espesor, compuestos de areniscas masivas y laminadas (horizontalmente, aunque pueden contener laminación ondulítica), de grano fino, y lutitas rojas también masivas, y con desarrollo esporádico de bancos angulares y superficies pulidas (“slickensides”). Estos niveles heterolíticos se interpretan como el resultado de flujos fluviales de vida corta no confinados asociados con condiciones áridas. La ausencia de intercalaciones entre los depósitos eólicos y fluviales, así como la naturaleza relativamente aplanada y horizontal del límite superior de los depósitos eólicos, sugiere que las facies subácueas representan depósitos de inundación asociados con condiciones más húmedas puntuales en lugar de facies de interdunas contemporáneas (Langford y Chan, 1989; Veiga et al., 2002; Priddy y Clarke, 2020).

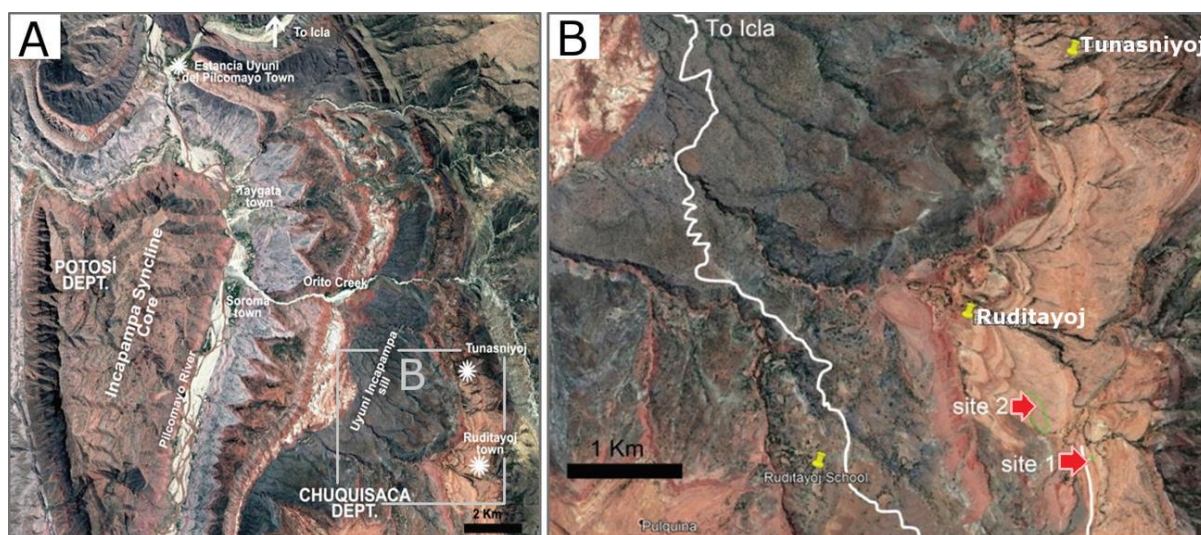


Figura 2. Ubicación geográfica de los sitios con huellas en Ruditayoj. A) Vista general de la ladera este y centro del Sinclinal de Incapampa (el recuadro gris se detalla en B); B) detalle del sitio Tunasniyoj-Ruditayoj. Las flechas rojas señalan los sitios con huellas R1 y R2. Imagen modificada de Google Earth. Tomado de Apesteguía et al. (2020).

Ambos sitios con huellas en Ruditayoj (R1 y R2) se ubican en el tope de uno de los intervalos eólicos y por debajo de un nivel de lutitas rojas de origen fluvial (Fig. 3). La preservación de estas huellas puede estar relacionada con la naturaleza no erosiva de los flujos distales de baja energía, a diferencia de otros intervalos inferiores en la sucesión donde depósitos fluviales arenosos de grano grueso, con bases erosivas y clastos arenosos intraformacionales, sugiere un alto grado de retrabajo en el techo de las facies eólicas que impiden la preservación de huellas. El sepultamiento no erosivo y de baja energía de las huellas permitió la preservación de algunos detalles en las mismas, como la individualización de las impresiones digitales, algunas almohadillas (“pads”) digitales y marcas de garras.

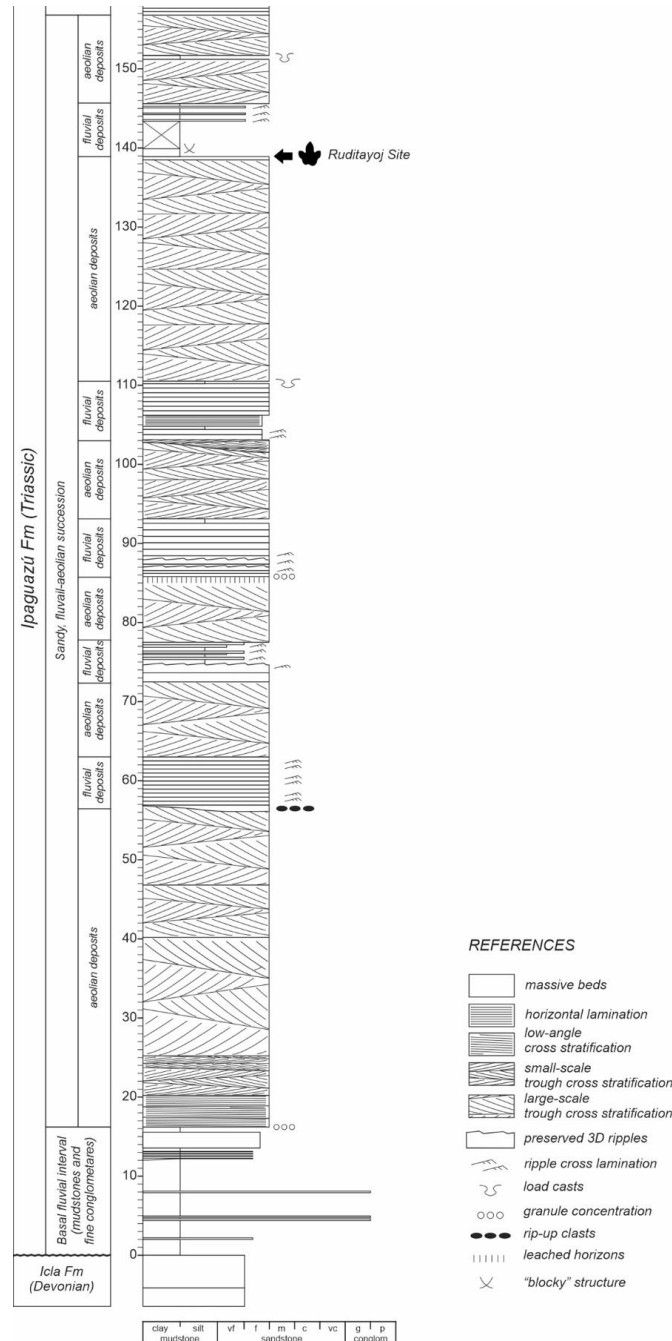


Figura 3. Columna estratigráfica de la Formación Ipaguazú en el sitio de Ruditayoj. Tomado de Apesteguía et al. (2020).

En cuanto a la antigüedad de la Formación Ipaguazú, los flujos de lava de Entre Ríos, Tarabuco y Camiri (correlativos al filón capa que intruye los niveles de Tunasniyoj-Ruditayoj), que alcanzan un total de 150 m de espesor, fueron datados en varias ocasiones. En la década de 1960, una datación K-Ar realizada por la Bolivian Gulf Oil Company resultó en edades discrepantes entre los 105 Ma medidos en flujos de lava de Entre Ríos y los 233 Ma de un filón capa en Camiri (Saavedra et al., 1986). Sempere et al. (1998 y 2004) estimaron con K-Ar la antigüedad de la roca total de los flujos de lava de Tarabuco en $171 \pm 4,2$ Ma. Finalmente, Bertrand et al. (2014) realizaron dataciones radiométricas basados en los basaltos de las tres localidades. Las mejores estimaciones rondan los 198-199 Ma, consistente con otros basaltos en la provincia. Más aún, Bertrand et al. (2014) vieron una notable homogeneidad en la composición rocosa de las lavas, y a su vez con los basaltos de la Provincia Magmática del Atlántico Central (CAMP) en el sudoeste de Brasil.

Marco geológico de la localidad de Niñu-Mayu

La Formación El Molino (Fig. 4) aflora extensivamente en Bolivia y los Andes centrales (ver Sempere, 1994; Sempere et al., 1997). La unidad está incluida en el Grupo Puca (Kimmeridgiano-Paleógeno) de la Cuenca Potosí (Fink, 2002). El Grupo Puca suprayace en disconformidad a las rocas sedimentarias paleozoicas, e incluye varias formaciones geológicas que abarcan desde el Jurásico-Cretácico Inferior hasta el Paleógeno: La Puerta, Tarapaya, Miraflores, Aroifilla, Chaunaca, El Molino y Santa Lucía (Sempere et al., 1997; Fink, 2002; Meyer et al., 2020).

La Formación El Molino varía mayormente entre 100 y 500 m de espesor, alcanzando localmente los 900 m, y está caracterizada por diferentes facies, predominantemente lutitas negras, púrpuras o rojizas, y margas, intercaladas con calizas de grano fino a grueso y areniscas finas (Sempere et al., 1997). El ambiente depositacional y el grado de influencia marina son frecuentemente discutidos para esta unidad (Sempere et al., 1997; Deconinck et al., 2000 y referencias allí citadas; Meyer et al., 2018). Basado en trabajos previos y un análisis de facies detallado, Fink (2002) ha interpretado la Formación El Molino como un sistema lacustre perenne y predominantemente cerrado hidrológicamente, aunque algunas condiciones efímeras ocurren periódicamente. El registro fósil muestra una mixtura de grupos marinos y de agua dulce (incluyendo charáceas, dinoflagelados, foraminíferos, moluscos, ostrácodos, actinopterigios, selacios, amonites, vertebrados continentales, etc.), indicando que la cuenca experimentó una mezcla de ambientes, ya sea incursiones marinas o periodos de sistema lacustre salobre e hidrológicamente abierto (Sempere et al., 1997; Deconinck et al., 2000; Hippler, 2000; Fink, 2002; Meyer et al., 2020).

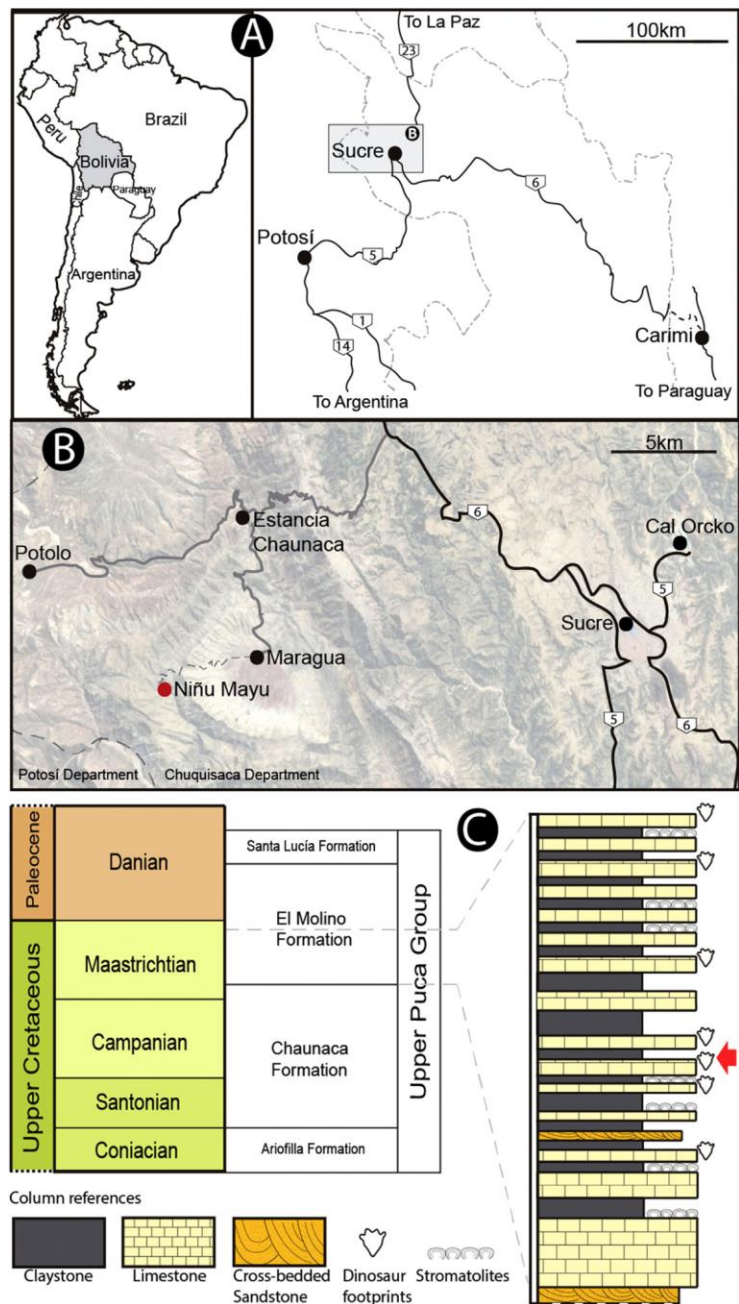


Figura 4. Ubicación geográfica y estratigrafía del sitio de huellas de Niñu-Mayu. A) Mapa de Sudamérica (izquierda) y detalle de la región circundante a la ciudad de Sucre (el recuadro gris se detalla en B; las líneas negras representan rutas y las líneas punteadas grises los límites entre departamentos); B) Detalle del recuadro gris en A con el sitio de huellas de Niñu-Mayu tracksite ubicado en la ladera oeste del Sinclinal de Maragua (las líneas negras representan rutas pavimentadas, y las grises y punteadas rutas no pavimentadas); C) Cuadro estratigráfico de las rocas del Cretácico Tardío de Bolivia y columna estratigráfica ilustrativa del miembro inferior de la Formación El Molino (no está a escala; modificado de Meyer et al., 2018). La flecha roja muestra la ubicación estratigráfica aproximada del sitio con huellas de Niñu-Mayu. Tomado de Riguetti et al. (2021).

El nivel portador de huellas estudiado en este capítulo pertenece a la porción basal de la Formación El Molino (T. Sempere, com. pers.), atribuida al Maastrichtiano inferior (Sempere

et al., 1997; Meyer et al., 2018). La porción basal de la Formación El Molino está caracterizada por facies con influencia de transgresiones marinas, que están representadas por areniscas y calizas oolíticas, calizas estromatolíticas y areniscas calcáreas de grano fino a medio (Sempere et al., 1997; Deconinck et al., 2000; Fink, 2002). Las huellas están impresas sobre el techo de un nivel de arenisca calcárea de grano medio a grueso, de menos de 1 m de espesor (Fig. 4).

RESULTADOS

Huellas de *Ruditayoj*

*Preservación de las huellas de *Ruditayoj**

El sitio R1 presenta varias huellas aisladas, y una rastrillada compuesta por tres huellas de manos y tres huellas de pies, pero dispuestas en dos pares mano-pie (huellas #2-3 and #4-5 en la Fig. 5) y una huella de mano y una de pie no pareadas al comienzo y final de la rastrillada, respectivamente (huellas #1 and #6, Fig. 5). En general, las huellas están casi completamente cubiertas por los sedimentos suprayacentes, formando una superficie convexa que resultó ligeramente erosionada. Los sedimentos de relleno (calco natural; Meyer et al., 2016) no están laminados, sugiriendo que las huellas fueron cubiertas por un rápido evento de sedimentación. La única huella de la rastrillada que no presenta relleno es la manual del primer par (huella #3). Esta huella es poco profunda y retiene información sobre el contorno, número y posición de las impresiones de los dígitos. Las paredes de la huella están levemente inclinadas, y los anillos de expulsión o desplazamiento son angostos y poco elevados. En conjunto, la poca profundidad de las huellas y las características de los anillos de desplazamiento sugieren una superficie pisada no muy inclinada, poco cohesiva, y moderadamente húmeda en el momento en que se produjeron las pisadas, como ocurre en superficies sobre niveles ya endurecidos que previenen impresiones profundas (ver Marty et al., 2009).

En el sitio R2, alrededor de 90 huellas fueron impresas en un área de unos 20 m² (Fig. 6). La mayoría están dispuestas en 10 rastrilladas que cruzan la superficie en dos direcciones principales casi ortogonales, aproximadamente en dirección S-N y O-E. Las rastrilladas más largas son R2-t1 (constituida por ocho huellas de manos y seis de pies) y R2-t5 (compuesta por once pares mano-pie). Las rastrilladas cruzadas muestran el tiempo relativo de producción por superposición de las mismas (ej., R2-t4 se produjo después de R2-t1, y R2-t5 después de R2-t4). Las impresiones de las manos están preservadas casi continuamente en las rastrilladas R2-t1 y R2-t5, y ausentes en la rastrillada R2-t3. A diferencia del sitio R1, en R2 las huellas se preservan mayormente como epi-relieves cóncavos profundos. Las paredes internas de las huellas son verticales en las huellas de las rastrilladas R2-t1-3, R2-t8, R2-t9, e incluso, en menor grado, en las últimas huellas de la rastrillada R2-t5. Las rastrilladas R2-t6, R2-t7, R2-t10 y la parte central de R2-t5 muestran paredes más suavemente inclinadas. Los anillos de desplazamiento en huellas con paredes elevadas a verticales son angostos y bien desarrollados, en particular los asociados con la porción distal de las huellas; en otros casos, los anillos de desplazamiento son menos prominentes. Considerando los experimentos neoicnológicos (Falk et al., 2017), la morfología de las paredes y las características asociadas a las huellas sugieren que el pisoteo ocurrió en un sustrato húmedo a mojado con cohesión media a alta. En su conjunto, estas huellas muestran las características de huellas profundas sin colapsar, y pueden considerarse como subhuellas ó

“underprints” (sensu Marty et al., 2016 y referencias allí citadas). En este sentido, se interpreta que el pie penetró profundamente dentro del sedimento.

Descripción e icnotaxonomía de las huellas de Ruditayoj

Las huellas de las manos son pentadáctilas y digitígradas. La serie digital I–IV se dirige anteriormente, con las impresiones de los dígitos I y IV orientadas ligeramente medial y lateral, respectivamente. Los dígitos centrales pueden presentar una leve rotación hacia afuera. El dígito V es abducto (muy rotado hacia afuera) y puede estar orientado posteriormente. Todas las marcas de dígitos presentan impresión de garras romas. La impresión del dígito III es la más larga, las de los dígitos II, IV y V son similares (aunque el V es más robusto), y la del dígito I es la más corta. En manos y pies, el dígito V está representado por una gran almohadilla ovalada basal que ocupa una posición posterolateral respecto del resto de la huella, y resulta oblicuo respecto de los dígitos I–IV. En las huellas manuales, la impresión de la almohadilla falangeal (incluyendo los dígitos I–IV) es continua con la impresión de la almohadilla metatarso-falangeal (la asociada al dígito V).

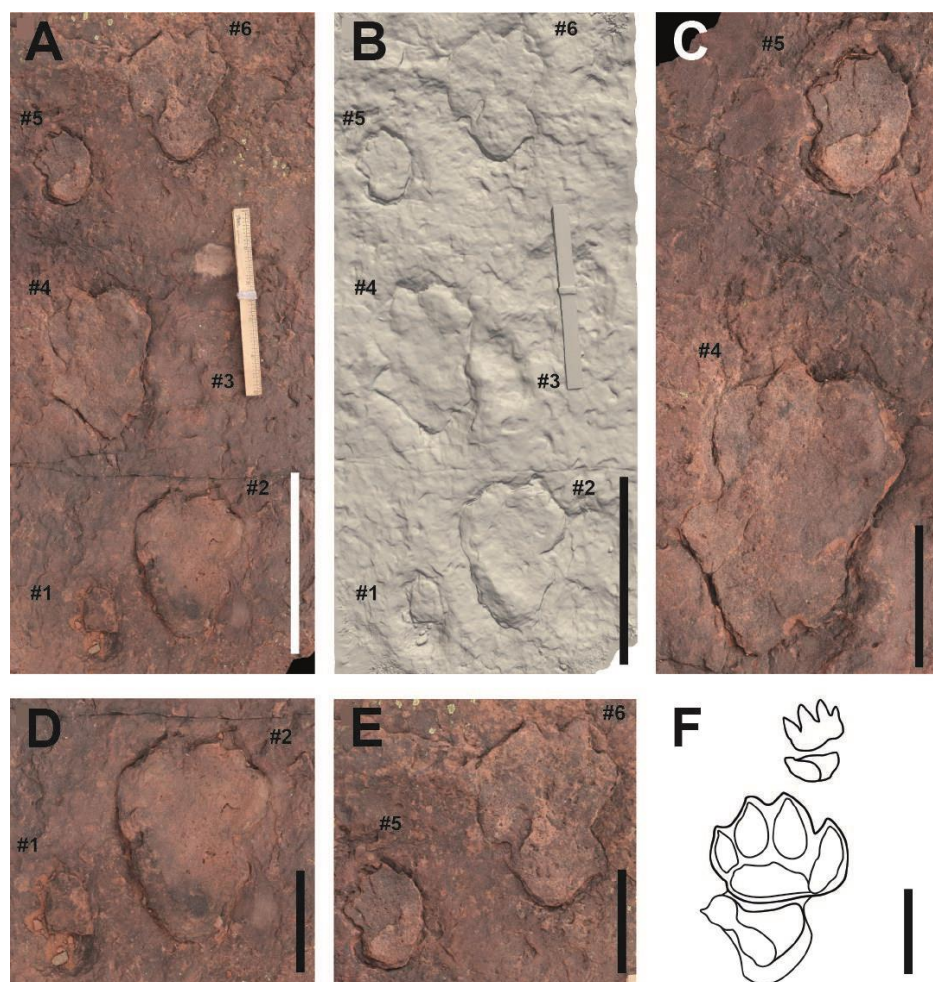


Figura 5. Huellas del sitio R1. A) Ortofoto del modelo 3D de la rastrillada de R1; B) modelo 3D de la rastrillada de R1; C) par mano-pie, huellas #4 y #5; D) detalle de huellas de mano y pie, huellas #1 y #2; E) detalle de huellas de mano y pie, huellas #5 y #6; F) contorno del par mano-pie en C mostrando las impresiones digitales (la distancia mano-pie no está a escala). Escalas= 50 cm (A, B) y 20 cm (C-F). Tomado de Apesteguía et al. (2020).

Las huellas de los pies son pentadáctilas, digitígradas y más largas que anchas. A diferencia de las huellas manuales, en los pies la porción proximal (almohadilla metatarsofalangeal asociada al dígito V) está separada de la porción media y distal, compuesta por los dígitos I–IV. Las impresiones de los dígitos I–IV se dirigen anteriormente, aproximadamente alineadas con la línea media, mientras que el dígito V es abducto (muy rotado hacia afuera). La impresión del conjunto de dígitos I–IV es ligeramente más ancha que larga. La impresión del dígito III es la más larga, seguida por la del dígito II, y ambas son las más anchas de la serie. La impresión del dígito IV es más ancha y ligeramente más larga que la del dígito I. La impresión del dígito V es la más corta. Todas las impresiones digitales presentan marcas de garras romas.

Las mediciones de la rastrillada de R1 (y de las huellas que la componen) se proveen en la Tabla 1 del apéndice, aunque las más importantes se resumen aquí. La media del ancho de la rastrillada es de 55 cm, mientras que el ancho interno es negativo en un caso (-5 cm) y positivo en el otro (5,2 cm). El PTR (ver Romano et al., 2007) es de 0,54–0,55, una rastrillada angosta según Romano et al. (2007). Para las huellas de los pies, el promedio del ángulo de paso es de 142°, y el promedio de zancada (o paso doble) es 133 cm. Para las huellas de las manos los valores son 132° y 129 cm, respectivamente. La impresión de la mano se posiciona enfrente a la porción central de la impresión pedal, y está alineada lateralmente con el límite proximal de la huella pedal opuesta. Teniendo en cuenta el dígito III respecto de la línea media, las impresiones de manos y pies están rotadas hacia afuera (lateralmente) entre 26–37°, y 10–20°, respectivamente. La heteropodía dimensional es grande, con la impresión de la mano de menos de la mitad de las dimensiones generales que la del pie (media de la relación de longitudes mano/pie = 0,47).

Las huellas de la superficie R2 se caracterizan por una gran variabilidad con respecto a las dimensiones generales. Las huellas de los pies varían entre 11–42 cm de longitud y 5–30 cm de ancho (ver Tabla 1 en el apéndice), sugiriendo diferentes estadíos ontogenéticos de los productores, como también propusieron Apesteguía y Gallina (2011). Las huellas de manos y pies son fuertemente heteropódicas en cuanto a sus dimensiones, pero morfológicamente homopódicas (la longitud de las huellas de manos/pies varía entre 0.47–0.53). El ángulo de paso es alto (aproximadamente 170–180°) en las rastrilladas R2-t5 y R2-t9, pero es menor en R2-t1, similar a la rastrillada de R1.

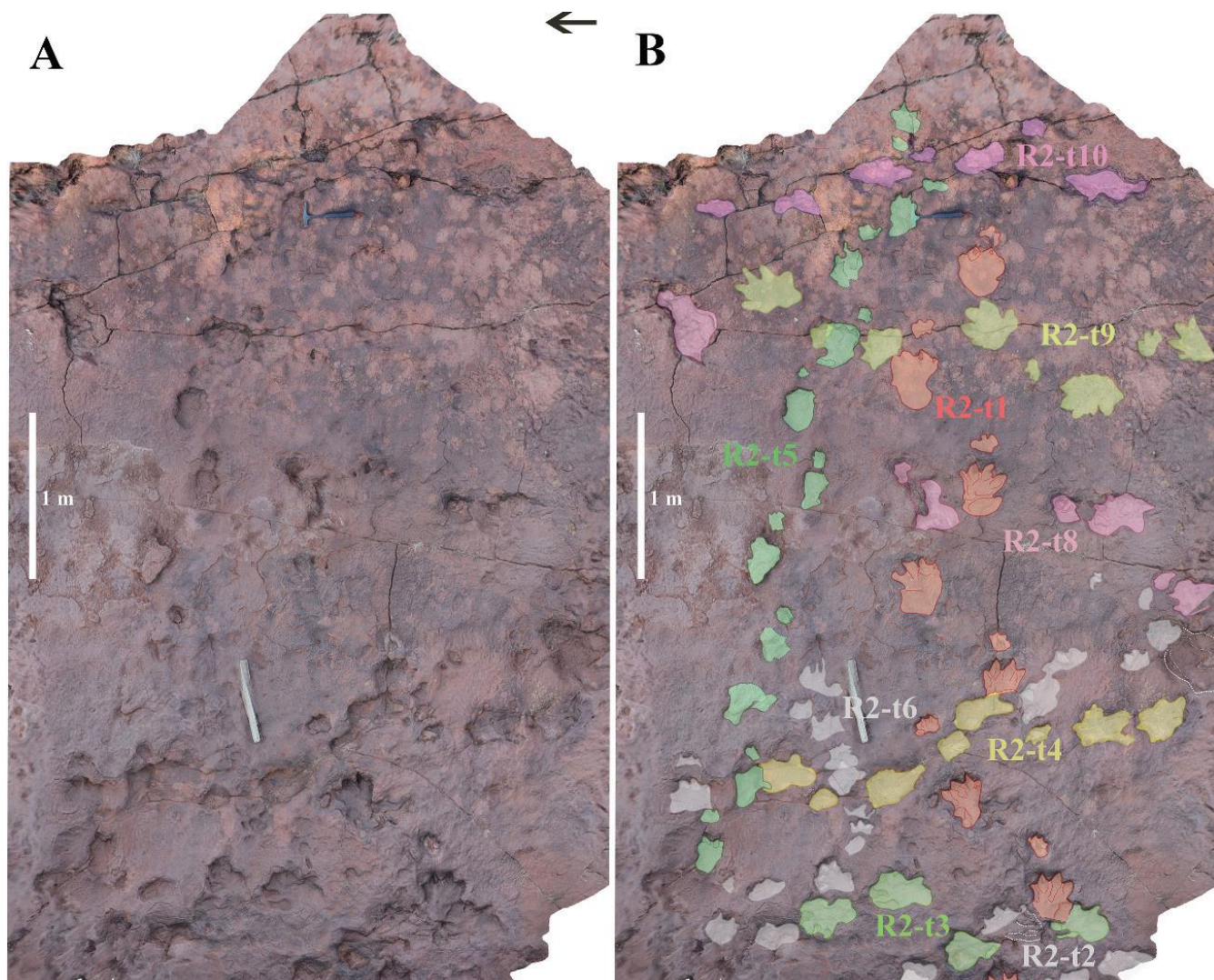


Figura 6. Huellas del sitio R2. A) Ortofoto del modelo 3D del sitio R2; B) La misma, con las rastrilladas individuales visualizadas con un color diferente. Las huellas grises no han sido reconocidas dentro de una rastrillada. La flecha negra señala al norte. Tomado de Apesteguía et al. (2020).

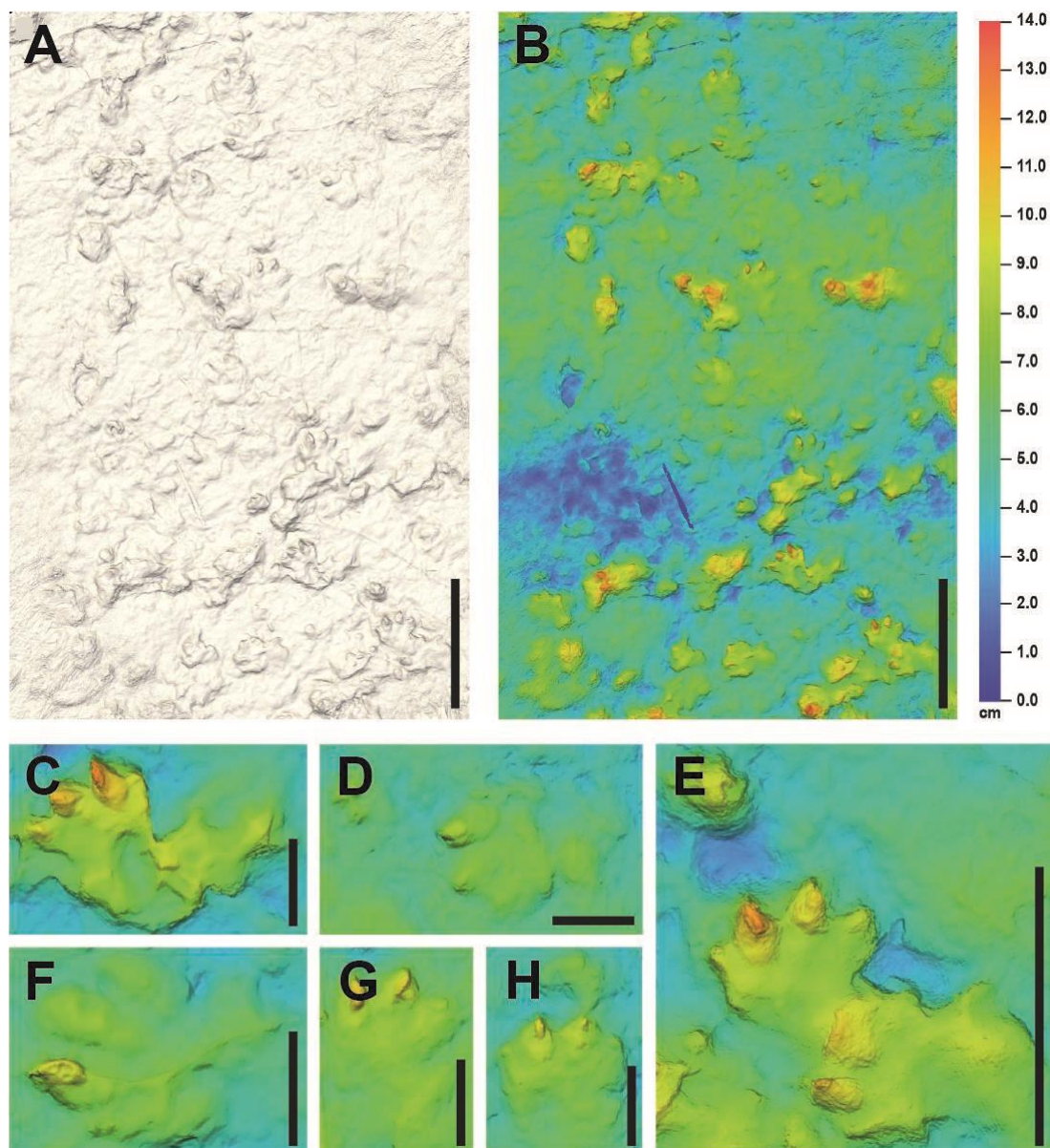


Figura 7. Modelo 3D del sitio R2. A) Modelo crudo; B) Mapa de relieve con falso color; C) huella de pie con los dígitos II–IV profundamente marcados; D) par mano-pie poco profundo con impresiones de los dígitos pedales II y III profundos; E) interferencia de huellas de pies de diferentes rastrilladas, ambos con profundas marcas de los dígitos II y III; F) huella de pie poco profunda, con la impresión del dígito II profunda; G) huella de pie con impresiones de los dígitos pedales II y III profundos; H) par mano-pie con impresiones de los dígitos pedales II y III profundos. Escalas= 1 m (A, B), 50 cm (E) y 20 cm (C, D, F-H). Tomado de Apesteguía et al. (2020).

Varias huellas de mano de la superficie R2 se preservan incompletas, como tridáctilas y tetradáctilas. La impresión de los dígitos I–IV puede estar separada de la parte proximal de la huella o conectada por una suave impresión. La divaricación de los dígitos I–IV varía entre 40°–80° en huellas de las rastrilladas R2-t1 y R2-t9. La impresión de los dígitos pedales II y III son más largos y robustos que los otros. Estos, a su vez, son los más profundamente impresos, seguidos por la impresión del dígito IV (ej., Fig. 6C-E, G-H; Fig. 7A, C-E). La impresión del dígito IV es siempre más larga que la del dígito I. Los extremos digitales son

siempre los elementos más profundamente impresos, indicando un hundimiento multifacético de los dígitos durante las fases de carga (“weight-bearing”) y empuje (“kick-off”).

Algunas de estas rastrilladas muestran variaciones a lo largo de la misma. Las primeras impresiones de la rastrillada R2-t1 están profundamente impresas y muestran algunos detalles internos; hacia la sección media de la rastrillada las huellas se vuelven más someras pero conservan detalles; y la última parte está representada por huellas casi planas con impresiones de dígitos muy someras y sin anillos de desplazamiento, sugiriendo condiciones del sustrato menos cohesivas y con mayor carga de agua localmente. La rastrillada R2-t5 es subparalela a R2-t1 y muestra un patrón similar de somerización de las huellas, aunque los detalles internos no son visibles.

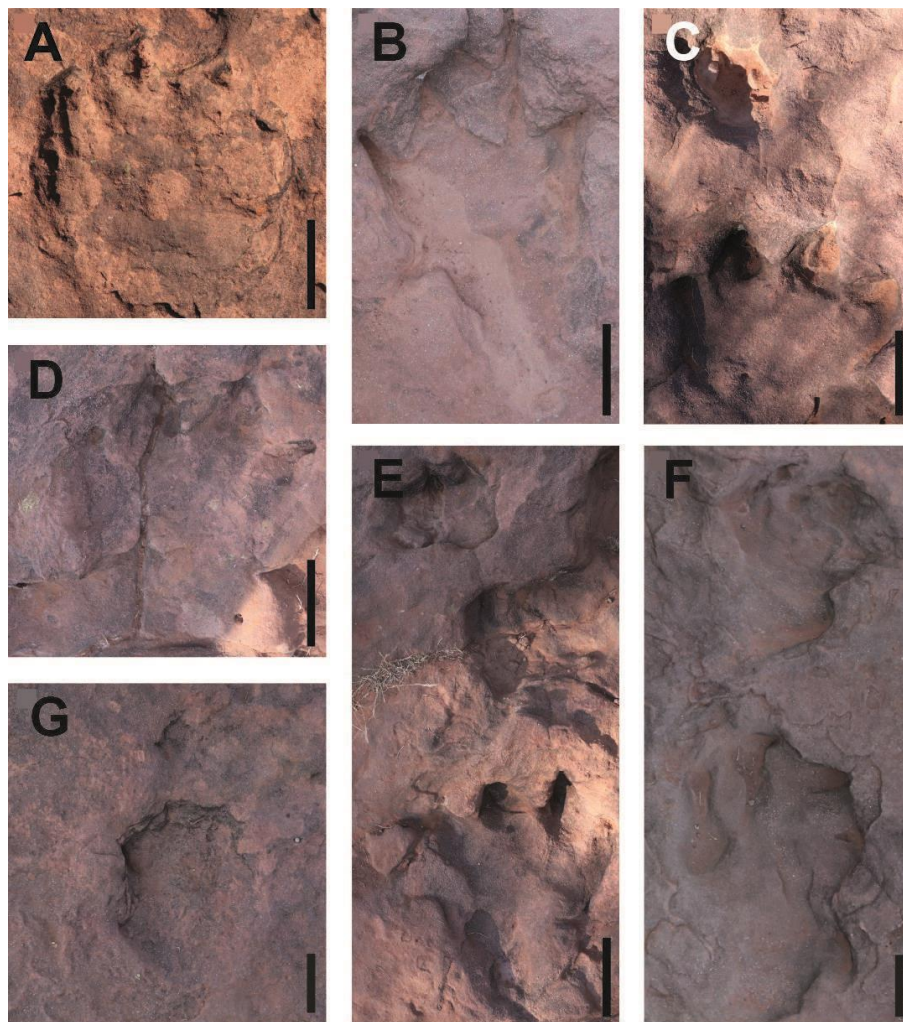


Figura 8. Caracteres preservacionales en las rastrilladas R2-t1 (A-E), R2-t3 (F) y R2-t5 (G). A) Huella pedal somera e incompleta con impresión sólo de los dígitos I–IV; B) Huella pedal profunda con impresión de dígitos someros; C) Par mano-pie con huella de pie incompleta e impresiones profundas de dígitos pedales y mano; D) Huella de pie parcialmente completa sin la impresión más proximal; E) Par mano-pie profundo con impresión profunda de los dígitos II–IV pedales; F) Par mano-pie ligeramente deformado con impresión profunda de los dígitos II–IV pedales; G) Par mano-pie somero con detalles pobres. Escalas= 10 cm. Tomado de Apesteguía et al. (2020).

Las huellas del sitio R1 y las de las rastrilladas R2-t1, R2-t5 y R2-t9 del sitio R2 fueron identificadas como cf. *Brachychirotherium* isp. a partir de la diagnosis de Karl y Haubold (1998) para el icnogénero. Estas son huellas quirotéridas que se caracterizan por la presencia de impresiones digitales del pie robustas y unidas por una única almohadilla, la gran divaricación de los dígitos I–IV, dígitos pedales II y III más largos que los otros, y la impresión del dígito V indistinguible de la gran y oblicua almohadilla metatarsiana en manos y pies. Teniendo en cuenta la diagnosis de King et al. (2005) se pueden considerar también las características: impresión del dígito III manual como la más larga e impresión del dígito IV pedal más larga que la del I. Además, Zouheir et al. (2018) reconocen la longitud relativa de los dígitos $III > II > IV > I > V$ (como se ve en el material de Ruditayoj) como diagnóstico para *Brachychirotherium*. De todas formas, considerando la calidad de la preservación, no es posible establecer una asignación icnotaxonómica con mayor confianza. La rotación de las huellas de manos y pies respecto de la línea media no fueron tenidas en cuenta para la asignación icnotaxonómica porque no son consideradas una icnotaxobase (Díaz Martínez et al., 2015). Esta característica se considera mayormente dependiente del sustrato y no es confiable si se tiene en cuenta el registro fósil de *Brachychirotherium* (ver Demathieu y Wright, 1988; Lockley y Hunt, 1995).

Por otra parte, la mayoría de las huellas de R2, como las rastrilladas R2-t2, R2-t3, R2-t4, R2-t6, R2-t8 y R2-t10 fueron asignadas a *Chirotheriidae* indeterminadas según la diagnosis de Haubold (1971). Si bien presentan caracteres diagnósticos de *Chirotheriidae* (huellas pedales con forma de mano humana invertida con el dígito V ubicado proximal al resto y divergente, huellas manuales mucho más pequeñas que las pedales, rastrillada angosta con gran ángulo de paso), las mismas carecen de detalles morfológicos (probablemente debido a la consistencia del sedimento durante el pisoteo) por lo que no se puede hacer una aproximación icnotaxonómica más precisa.

La icnofamilia *Chirotheriidae* (Abel, 1935) está compuesta por seis icnogéneros: *Chirotherium* (Kaup, 1835), *Synaptichnium* (Nopcsa, 1923), *Brachychirotherium* (Beurlen, 1950), *Isochirotherium* (Haubold, 1971), *Protochirotherium* (Fichter y Kunz, 2004), y *Palaeochirotherium* (Fichter y Kunz, 2011) (sensu King et al. 2005; Fichter y Kunz 2011; y referencias allí citadas). El icnogénero *Brachychirotherium* aquí estudiado difiere de *Chirotherium* en que el último presenta las impresiones del dígito III manual y pedal como las más largas, la impresión del dígito IV pedal más larga que la del II, y la impresión del dígito V pedal recurvada. *Brachychirotherium* también difiere de *Isochirotherium* (ver Haubold, 1971) porque el último presenta impresiones de los dígitos manuales II y III más largas que las otras, impresión del dígito pedal III subigual o más larga que la del II, la del I más larga que la del IV, y la del I más corta que la del V (solo constituida por una gran almohadilla metatarsofalangeal), una pequeña relación de largo de huella mano/pie (menor a 0,35), presencia de almohadillas falangeales y marcas de garras triangulares. *Brachychirotherium* difiere claramente de *Synaptichnium* por presentar este último la huella de la mano relativamente mayor, la huella del pie ectaxónica con relaciones de longitud $IV > III > II > I$ de las impresiones digitales, y la impresión del dígito V anteriormente dirigida. También, *Brachychirotherium* difiere de *Protochirotherium* (Fichter y Kunz, 2004) por la presencia de una impresión de dígito V larga con una gran almohadilla basal y una impresión de dígito IV más larga que la del II en el último. Finalmente, *Palaeochirotherium* (Fichter y Kunz, 2015) difiere de *Brachychirotherium* en presentar una impresión de la almohadilla proximal del dígito V extremadamente grande y un dígito IV que parece recurvado.

Huellas de Niñu-Mayu

Preservación de las huellas de Niñu-Mayu

El sitio de Niñu-Mayu presenta varias rastrilladas de al menos tres morfologías diferentes y principalmente orientadas en dirección E-O (Fig. 9). Una gran rastrillada asignada a un probable productor saurópodo cruza por el centro de la superficie. Estas huellas están impresas de manera profunda y con anillos de desplazamiento altos (algunos colapsados dentro de la huella). Las mismas conservan sólo la morfología grosera del contorno de la pisada, sin detalles anatómicos. Dispersas por toda la superficie hay una gran cantidad de rastrilladas asignadas aquí a productores anquilosaurianos y descriptas más abajo. Estas son algo variables en cuanto a la orientación. Las huellas anquilosaurianas están impresas profundas en el sedimento y carecen de detalles anatómicos finos. Ambos tipos de huellas podrían ser clasificados como los grados 1 o 2 de preservación en la escala de Marchetti et al. (2019; ver también Belvedere y Farlow, 2016). Sin embargo, considero más preciso realizar una descripción de las características preservacionales debido a la dificultad de cuantificar de modo sencillo una gran diversidad de variables que afectan la preservación (para una discusión sobre la escala preservacional ver Falkingham y Gatesy, 2020; Marchetti et al., 2020). El tercer morfotipo de huellas sobre esta superficie es una rastrillada tridáctila y bípeda, también impresa profundamente, y que se extiende por el límite norte de la superficie pisada casi la misma orientación que la rastrillada saurópoda. Las impresiones de los dígitos de estas huellas están mejor preservadas que en las otras, sin estructuras de colapso o deformación. Tanto las características extramorfológicas como el grado de detalles morfológicos preservados de los distintos tipos de huellas indican que los productores pisaron la superficie en diferentes tiempos y bajo condiciones de sustrato distintas (ej., consistencia del sedimento).

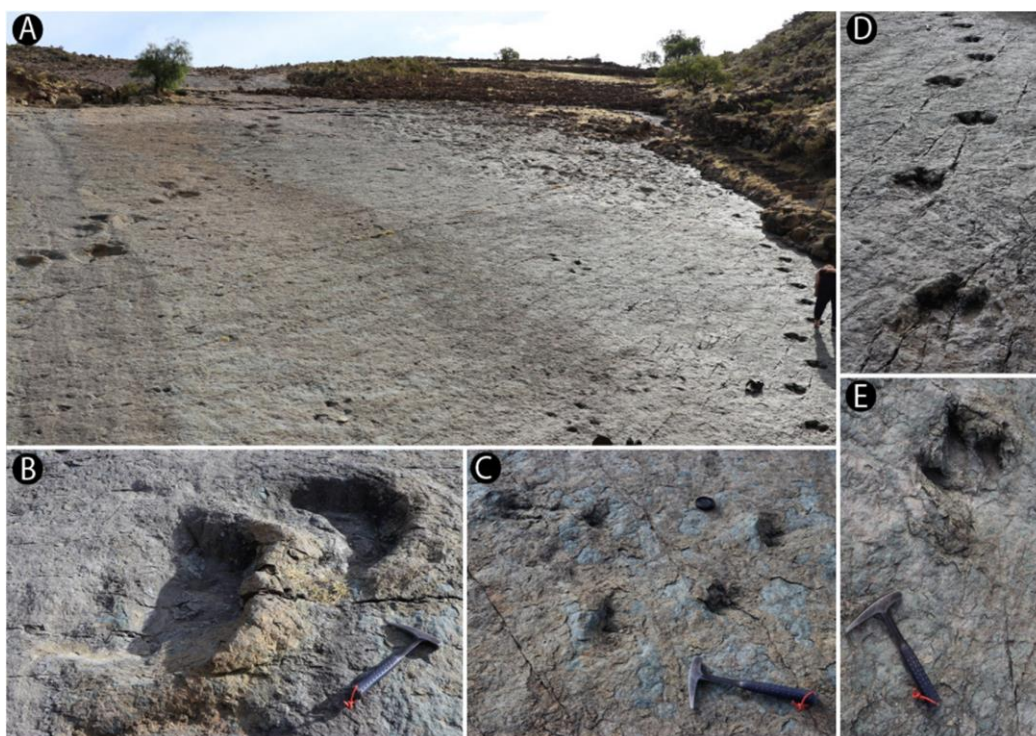


Figura 9. Sitio de huellas de Niñu-Mayu. A) Vista general de la superficie pisada, foto sacada hacia el oeste (la rastrillada saurópoda es visible a la izquierda, la tridáctila a la derecha abajo,

ylas pequeñas rastrilladas anquilosaurianas se distribuyen en toda la superficie); B) Par mano-pie de la rastrillada saurópoda; C) Rastrillada anquilosauriana; D) Rastrillada tridáctila; E) Detalle de una huella tridáctila. Escala (piqueta)= 32.6 cm (B, C y E). Tomado de Riguetti et al. (2021).

El nivel portador tiene unos 70 cm de espesor y no presenta estructuras sedimentarias (ej., óndulas). El sustrato original al imprimirse las huellas anquilosaurianas y saurópodas era blando y muy plástico lo que permitió la impresión de huellas profundas con preservación de paredes altas. Sin embargo, algún comportamiento elástico del sedimento se puede observar en varias impresiones de dígitos delgados, como formados en un sustrato muy saturado de agua (Milan, 2006; Jackson et al., 2010). Condiciones deposicionales similares se sustentan en el colapso de los grandes anillos de desplazamiento en varias de las huellas saurópodas. Muchas huellas muestran marcas de arrastre, y ocasionalmente se observan marcas de arrastre y deslizamiento largas entre dos huellas consecutivas. Más aún, las huellas son más profundas en la zona proximal a la impresión de los dígitos y somerizan de forma gradual distalmente, sugiriendo un rebote del sedimento por saturación de agua (Jackson et al., 2010). En conjunto, estas características tafonómicas sugieren un sustrato cargado de agua al momento de producción de las huellas.

La superficie portadora presenta algún grado de erosión superficial y algunas huellas están rotas. A pesar de la profundidad de las huellas y el gran número de caracteres extramorfológicos (marcas de arrastre y deslizamiento que llegan a niveles inferiores), no se preservan detalles anatómicos precisos en las huellas como para asegurar que la superficie aflorante sea la caminada. Lo más probable es que las huellas estudiadas hayan sido producidas por autopodios penetrando dentro de un sustrato sobresaturado de agua y cortando a través del sedimento (no deformando). Así, el material podría ser clasificado como subhuellas ó “underprints” (según Marty et al., 2009, 2016) y como la huellas penetrantes (“penetrative tracks”), categoría recientemente introducida por Falkingham y Gatesy (2020). Aunque la mayoría de las huellas están meteorizadas, la morfología de algunas permite su estudio con cierta confianza.

Descripción e icnotaxonomía de las huellas de Niñu-Mayu

Mediciones de las huellas y rastrilladas más largas se presentan en las Tablas 2 y 3 respectivamente (incluyen el rango de valores y media para cada medida).

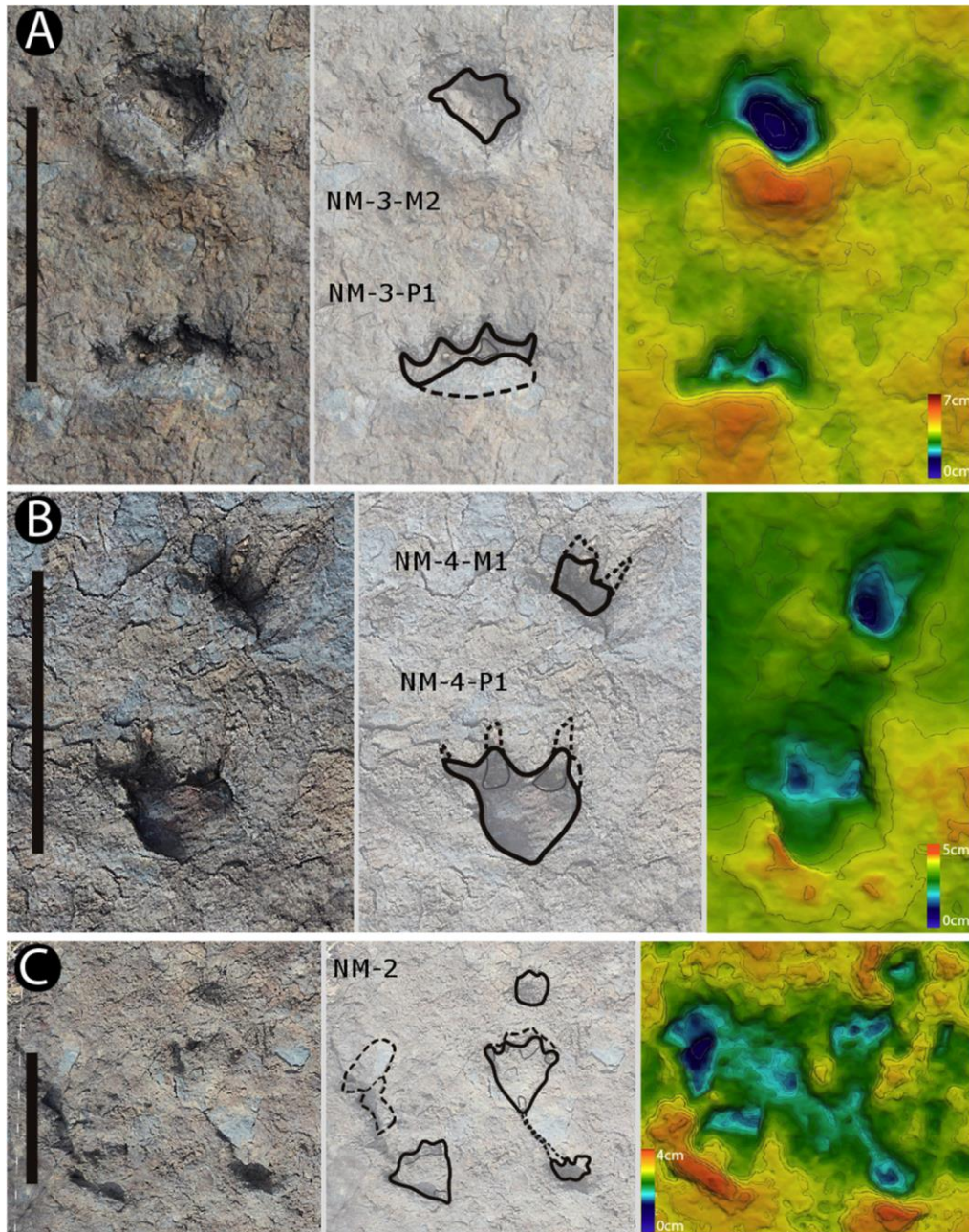


Figura 10. Morfología de las huellas manuales y pedales de Niñu-Mayu. Las figuras se presentan como: ortofoto del modelo 3D (izquierda), contornos interpretativos (centro), y mapa de profundidad en falso color y con líneas de contorno (derecha; las tonalidades violáceas son topográficamente más profundas, las rojizas más altas). A) par mano-pie de la mano mejor conservada (NM-3-M2) y una huella de pie que carece por completo la impresión de la almohadilla del talón (NM-3-P1; la línea punteada representa la suave impresión del talón sobre la elevación posterior a la impresión digital); B) par mano-pie con una huella manual (NM-4-M1) y una huella de pie con la impresión del talón (NM-4-P1; las líneas punteadas representan marcas de arrastre); C) superficie moderadamente bioturbada mostrando dos huellas de pie completas con una impresión triangular del talón (rastrillada NM-2 parcial; las líneas punteadas representan caracteres extramorfológicos como arrastre de las manos). Escalas= 30 cm (A, B, C). Tomado de Rigueti et al. (2021).

Las huellas de las manos son pentadáctilas y más anchas que largas, entre 5–9 cm de ancho, y 4–7 cm de largo. Estas son generalmente muy profundas y de forma subcuadrangular a ovalada. Son grandes, alrededor de la mitad del tamaño de la huella pedal. Las impresiones de los dígitos son muy cortas, con extremos redondeados, y están dispuestas en arco. La impresión del dígito I es generalmente la más delgada. La impresión del dígito III es la más larga, seguida por la de los dígitos II, IV, I y V, siendo la silueta de la mano muy simétrica. Los dígitos están muy divaricados (dígitos separados por ángulos grandes formando un amplio arco), con un ángulo total que varía entre 250–300° entre los dígitos I–V. Los dígitos I y V están orientados posteromedial (aducto) y posterolateralmente (abducto), respectivamente. El borde posterior de la huella manual es recto a ligeramente cóncavo. Las impresiones manuales están rotadas lateralmente a 35–50° de la línea media. No hay marcas de garras, ni impresiones de almohadillas palmares o digitales distinguibles. Las impresiones de los dígitos II y III (rara vez la del I) usualmente están asociadas a marcas de arrastre que se proyectan anteriormente desde el extremo de los dígitos. La impresión manual mejor preservada está representada en la Figura 10A.

Las huellas pedales son tetradáctilas, simétricas y ligeramente más largas que anchas, de 13–17 cm de largo y 12–16 cm de ancho. Las impresiones digitales son cortas (no tan cortas como las manuales) y de contorno ligeramente triangular. Las impresiones digitales son subiguales en longitud, siendo el dígito III el más largo seguido del II. La divaricación de las impresiones digitales es menor que la de la mano (divaricación total = 60–150°). Las impresiones de los dígitos centrales (II y III) se dirigen anteriormente, mientras los dígitos I y IV se dirigen en sentido anteromedial y lateromedial, respectivamente. Las huellas de los pies se orientan subparalelas a la línea media. Pocas huellas pedales están completas y muestran una gran almohadilla plantar triangular. La huella pedal más grande y completa (NM-2-P3, Figs. 10C y 11A) mide 16,96 cm de largo y 14,93 cm de ancho. Las impresiones digitales están más profundamente impresas comparadas con la impresión plantar. Sin embargo, la gran mayoría de las huellas pedales preservan sólo las impresiones digitales sin la impresión plantar, alcanzando longitudes de 5–6 cm. En estos casos, el borde posterior de las huellas se corta abruptamente por una pared vertical. En ocasiones, el borde posterior es una superficie inclinada impresa por la región distal del talón (estas huellas alcanzan 6–12 cm de longitud). Todas las huellas pedales incompletas presentan una elevación inmediatamente posterior al borde posterior de la huella. Estos diversos grados de completitud en las huellas pedales se encuentran presentes en la misma rastrillada y alternando aleatoriamente. Las impresiones de los dígitos II y III usualmente se asocian con marcas de arrastre que se proyectan anteriormente desde el extremo de los dígitos.

Las rastrilladas son muy variables en cuanto al número de huellas conservadas, variando entre 6 y 20 huellas. Las rastrilladas más largas se ilustran en la Figura 11. En general, las huellas están ordenadas en pares mano-pie alternados. La distancia mano-pie es de 20–30 cm, aunque a veces las huellas manuales pueden estar aisladas o no ordenadas en pares mano-pie (ej., Fig. 11A, NM-2-M2). Raramente, en algunas rastrilladas con una secuencia regular de pares mano-pie se da un par invertido, en el que la huella pedal se ubica anterior a la manual (Fig. 14). En algunos casos, huellas manuales o pedales pueden repetirse en dos impresiones consecutivas del mismo autopodio (Fig. 14).

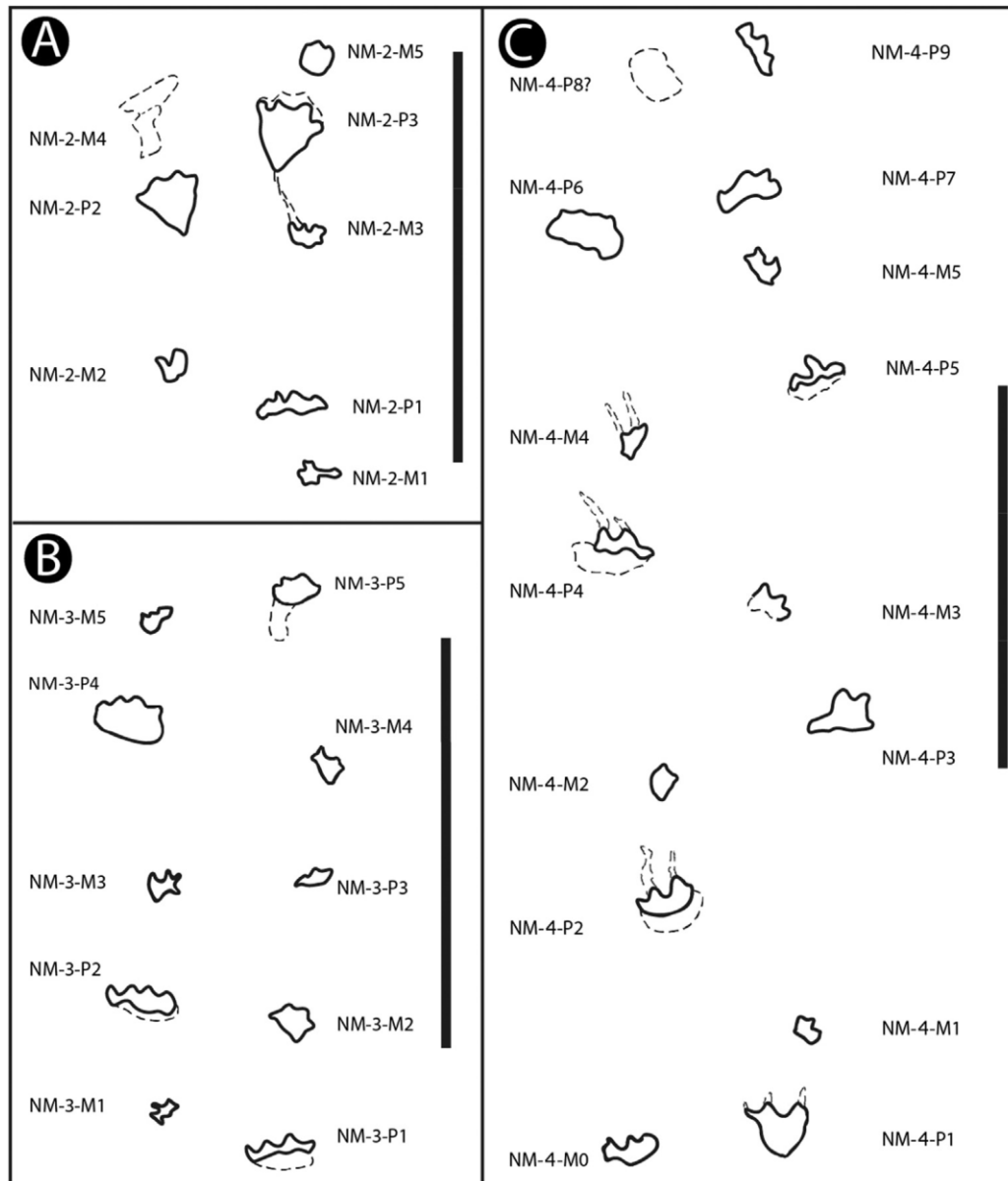


Figura 11. Contornos interpretativos de rastrilladas de Niñu-Mayu. A) rastrillada NM-2; B) rastrillada NM-3; C) rastrillada NM-4 (notar el desplazamiento lateral de las huellas P3 y P5; NM-4-P8 es una huella pedal dudosa); las líneas punteadas representan huellas deformadas y caracteres extramorfológicos como marcas de arrastre de dígitos o autopodios (en A y C), y posibles impresiones del talón (en B, C). Escalas= 1 m (A, B, C). Tomado de Riguetti et al. (2021).

En general, los parámetros de las rastrilladas conservadas son muy variables (Tablas 2 y 3, apéndice). El ángulo de paso varía entre 80–115° en las huellas manuales y entre 70–105° en las pedales. La zancada manual varía entre 55–105 cm y la pedal 50–100 cm. El largo de paso en las huellas manuales es de 40–70 cm y de 50–75 cm en las pedales. Las rastrilladas más regulares (ej., Fig. 11B, NM-3) permiten estimar una distancia glenoacetabular del productor de aproximadamente 60–70 cm.

El ancho externo manual de la rastrillada (“Outer Manus Width”, OMW) varía entre 50–60 cm, y el pedal (“Outer Pes Width”, OPW) varía mayormente entre 50–60 cm (unas pocas huellas pedales están fuertemente desplazadas lateralmente de la línea media,

alcanzando un ancho externo de rastrillada de 70 cm; Fig. 11C). El mínimo ancho interno de la rastrillada es equivalente al ancho de una huella y media aproximadamente, por lo que las rastrilladas son anchas. El parámetro MTR ("Manus Trackway Ratio") varía entre 14–20 %, con la única excepción de la huella manual más completa (Fig. 11B) que alcanza el 26 % (lógicamente la variación en la completitud de las huellas controla estos valores). El parámetro PTR ("Pes Trackway Ratio") varía entre 26–32 % (hasta 17% en las huellas muy desplazadas lateralmente). Todos estos valores indican una rastrillada de tipo ancha según Romano et al. (2007).

Los caracteres descriptos en las huellas estudiadas permiten la comparación con el icnogénero *Tetrapodosaurus*. este icnogénero fue definido a partir de huellas halladas en la Formación Gething (Aptiano-Albiano) de la Columbia Británica (Canadá) (Sternberg, 1932; McCrea et al., 2001). Según diagnosis proporcionada por Sternberg (1932), la icnofamilia Tetrapodosauridae incluye huellas de un animal habitualmente cuadrúpedo, de tamaño mediano y ungueales puntiagudas, asociadas en rastrilladas anchas, de paso corto y sin traza caudal. Según el mismo autor, el icnogénero *Tetrapodosaurus* incluye huellas de un productor cuadrúpedo cuyos dedos están encerrados en una almohadilla o membrana. La huella manual se encuentra delante de la pedal y es corta, ancha, pentadáctila y digitígrada. La huella del pie es de longitud mediana, tetradáctila y semiplantígrada. McCrea (2000) modificó la diagnosis del icnogénero, y expone que los dedos de los pies no están encerrados en una almohadilla o membrana (contra Sternberg, 1932), el margen manual posterior cóncavo, la impresión manual alcanza dos tercios del tamaño de la de los pies, y una huella de pie algo más larga que ancha. El material tipo de *Tetrapodosaurus borealis* (Sternberg, 1932) tiene una divaricación de dígitos manual alta (~200); los dígitos pedales se extienden un poco más allá del hípex y tienen extremos redondeados; los dedos del pedal están más profundamente impresos que la almohadilla metatarso-falangeal (ver también McCrea, 2016, figs. 2.31 y 2.47); el margen pedal posterior pobremente definido. McCrea (2000) también mencionó que la icnoespecie *Tetrapodosaurus borealis* presenta los dígitos manuales I y V dirigidos lateral o posteriormente; dígito manual I generalmente largo y delgado, casi perpendicular a la línea media del recorrido; dígitos pedales bastante alargados y delgados; dígito pedal I corto y dirigido medialmente; dígitos pedales II-IV más largos que el I y dirigidos anteriormente; divaricación de los dígitos pedales mucho más baja que la de la mano (alrededor de 70-80°). Sobre la base de estos caracteres, las huellas de Niñu-Mayu (Fig. 12A,B) son aquí asignadas al icnogénero *Tetrapodosaurus* isp. (Fig. 12C,D). Las huellas de Niñu-Mayu comparten también muchas características preservacionales con los morfotipos C-D de *Tetrapodosaurus* de McCrea (2000), incluidas huellas manuales profundas y bien definida y huellas de pie con impresiones digitales claras que generalmente carecen de un contorno posterior claro. Además, Weems y Bachman (2015, fig. 9) y McCrea (2016, fig. 2.68) ilustraron huellas pedales de *Tetrapodosaurus* con dígitos simétricos e impresiones del talón cortas. Por lo tanto, la preservación de las huellas pedales de *Tetrapodosaurus* pueden ser muy variables.

Estas nuevas rastrilladas de Niñu-Mayu son el primer registro de *Tetrapodosaurus* de Sudamérica y el oeste de Gondwana. McCrea et al. (2001) mencionan la posibilidad de que algunas huellas de Cal Orck'o, Bolivia, puedan ser asignadas a *Tetrapodosaurus*, *Ligabueichnium*, o algún otro icnotaxón similar, pero que requieren mayor estudio. En el hemisferio sur, este icnogénero sólo había sido reportado en Australia (McCrea et al., 2011; ver también Pereda-Suberbiola et al., 2015). McCrea et al. (2011) reconocieron unas pocas huellas de *Tetrapodosaurus* en la Formación Broome Sandstone (Valanginian-Barremian) de Australia, aunque en una detallada revisión del mismo sitio Salisbury et al. (2016) no

identificaron huellas del icnotaxón. Por el contrario, el sitio de Niñu-Mayu presenta dominancia numérica de *Tetrapodosaurus*.

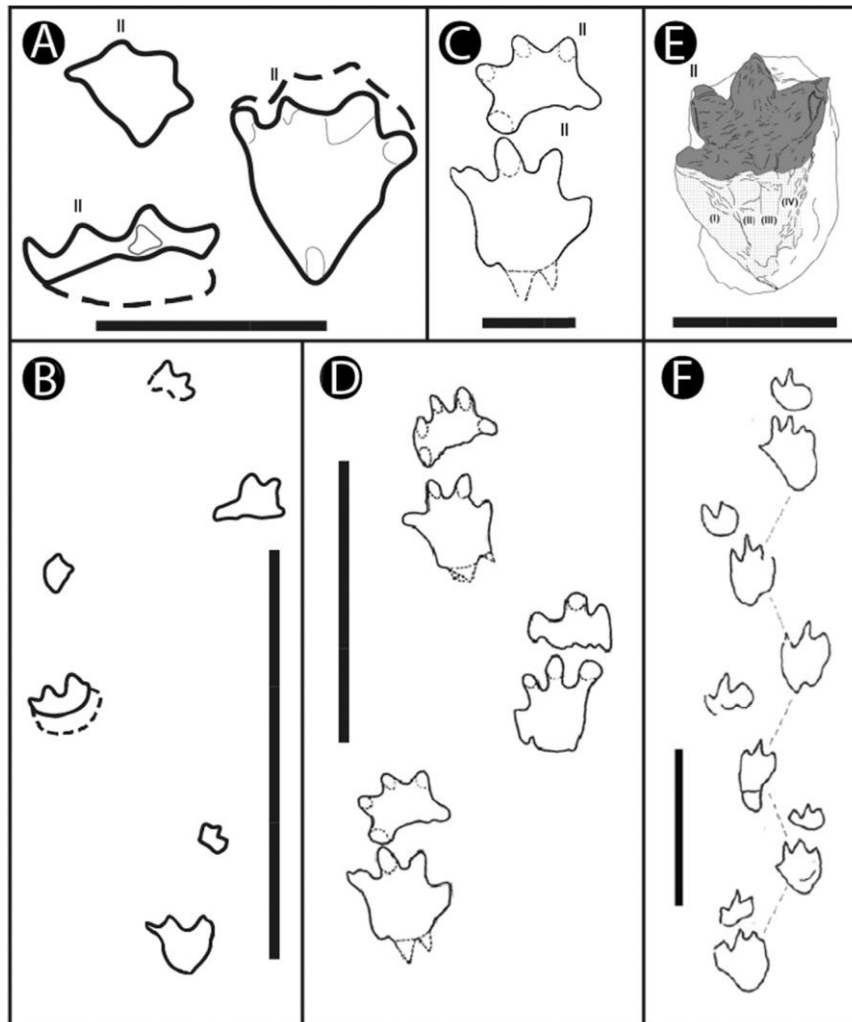


Figura 12. Comparación de las huellas de Niñu-Mayu (A,B) con *Tetrapodosaurus borealis* (C,D; modificados de Sternberg, 1932) y *Metatetrapous valdensis* (E,F; modificados de Hornung and Reich, 2014): A) huella manual derecha MN-3-M2 (arriba a la izquierda) y huella pedal NM-3-P1 sin impresión del talón (abajo a la izquierda), y huella pedal completa MN-2-P3 (abajo a la derecha); B) fracción de la rastrillada NM-4 de Niñu-Mayu; C) par mano-pie izquierdo de *Tetrapodosaurus*; D) rastrillada de *Tetrapodosaurus*; E) calco de pie derecho de *Metatetrapous*; F) rastrillada de *Metatetrapous*. Escalas= 20 cm (A, C, E) y 100 cm (B, D, F). Tomado de Riguetti et al. (2021).

Ichnogéneros similares a *Tetrapodosaurus* se describieron previamente en Sudamérica. *Ligabueichnium*, de la Formación Toro Toro (Campaniano; McCrea et al., 2001) de Bolivia, muestra huellas pedales tetradáctilas o pentadáctilas con una impresión de talón muy reducida, fuerte superposición de las huellas manuales y pedales, y carece de características diagnósticas de las huellas manuales (Leonardi, 1984). Estas características no son compatibles con las huellas de Niñu-Mayu. Otro ichnogénero similar es *Metatetrapous*, cuyo icnotipo fue hallado en Alemania (Hornung y Reich, 2014; Nopcsa 1923, Fig. 12E, F), pero recientemente se registró en la Formación Guara (Jurásico Superior) de Brasil

(Francischini et al., 2018). *Tetrapodosaurus* y las huellas de Niñu-Mayu difieren de *Metatetrapous* tanto en el alto grado de heteropodia dimensional (huellas manuales mucho menores que las pedales) como en la probable presencia de solo cuatro dígitos manuales. El icnogénero *Ceratopsipes* (Lockley y Hunt, 1995) se discutió previamente en sus similitudes con *Tetrapodosaurus* (McCrea et al., 2001), y también comparte algunas características con las huellas de Niñu-Mayu (ej., huellas pedales tetradáctilas con dígitos cortos y redondeados, y una marca de talón grande, y huellas manuales pentadáctilas más pequeñas que las huellas pedales). Sin embargo, las huellas de Niñu-Mayu difieren de las de *Ceratopsipes* en que estas últimas muestran huellas manuales más reducidas y que carecen tanto de impresiones digitales individuales como del dígito I aducto (ver McCrea et al., 2001). Por lo tanto, *Ligabueichnium*, *Metatetrapous* y *Ceratopsipes* se descartan como icnotaxones para las huellas aquí estudiadas.

DISCUSIÓN

Huellas de Icla

Tunasniyoj y las huellas “tireóforas”

Ambos sitios, Tunasniyoj y Ruditayoj, se ubican en capas estratigráficamente cercanas dentro de la Formación Ipaguazú. En Tunasniyoj, Apesteguía y Gallina (2011) describieron varios morfotipos de huellas y los asignaron a productores tireóforos. Sin embargo, este estudio muestra una nueva interpretación para todo el complejo geológico Ruditayoj-Tunasniyoj.

Las huellas de Ruditayoj conservan una amplia variedad de formas preservadas. Sin embargo, todas las huellas pueden incluirse dentro de la variación morfológica de la icnofamilia Chirotheriidae. Analizando la variabilidad de completitud presente en Ruditayoj, y teniendo en cuenta las nuevas dataciones (Bertrand et al., 2014), todos los morfotipos cuadrúpedos propuestos por Apesteguía y Gallina (2011) se pueden incluir dentro de esa icnofamilia. Estos autores propusieron a los icnotaxones A y B hallados en Tunasniyoj como dos variaciones ontogenéticas de huellas producidas por un estegosaurio basal, teniendo en cuenta su gran heteropodia dimensional con una huella de mano pentadáctila y pequeña y una de pie tetradáctilo, más grande y con una gran “impresión de talón” separada de los dígitos. Estas huellas comparten las mismas características que se observan en las huellas de Ruditayoj mejor conservadas. En consecuencia, las mismas son reasignadas a cf. *Brachychirotherium*, reinterpretando la impresión del talón como la almohadilla metatarsofalangeal proximal de la impresión del dígito V. Las huellas e icnotaxones asignados a estegosaurios conservan un pie tridáctilo, dígitos muy cortos característicos y ungueales redondeadas, y no muestran una heteropodia dimensional tan marcada (Whyte y Romano, 2001; Gierliński y Sabath, 2008; Mateus et al., 2011), distando del patrón observado en las huellas del área de Icla. Considerando que el autopodio posterior en *Scelidosaurus* y los anquilosaurios basales presenta cuatro dígitos (aunque el dígito I está reducido en el taxón basal; Maleev, 1956; Sissons, 2011; Norman, 2020b; Soto-Acuña et al., 2021), es probable que los estegosaurios más basales hayan tenido también cuatro dígitos, pero por el momento no hay evidencia de ello.

Por otra parte, los icnotaxones C y D hallados en Tunasniyoj han sido propuestos como huellas producidas por anquilosaurios (Apesteguía y Gallina, 2011). Si bien la morfología de estos morfotipos no dista tanto de las huellas atribuidas a anquilosaurios como lo hacen las huellas propuestas para estegosaurios arriba mencionadas, las mismas carecen del típico patrón anquilosauriano de rastrillada ancha y de una gran impresión del talón en las

huellas del pie (McCrea et al., 2001; Hornung y Reich, 2014; Lockley et al., 2018). En este sentido, la variedad de morfotipos observados en las rastrilladas del sitio R2 ha sido muy útil. Allí se han identificado rastrilladas cuya preservación varía a lo largo de la misma, con huellas más completas en sustratos más cohesivos y más incompletas en sustratos menos cohesivos (ej., la rastrilladas R2-t1 y R2-t5). Estas huellas incompletas lo están en distinto grado, y en las más incompletas no se conserva el dígito V ni su almohadilla metatarso-falangeal, quedando preservados sólo los dígitos I-IV, y dando la apariencia de un pie tetradáctilo (Fig. 8A-D). A su vez, las huellas más incompletas pueden carecer de impresiones manuales asociadas (en general más someras y susceptibles a la erosión que las pedales), con lo que se observaría sólo una progresión de huellas tetradáctilas, lo que explica la confusión. En este contexto, los icnotaxones C y D de Tunasniyoj también se reinterpretan aquí como especímenes incompletos o pobremente preservados de cf. *Brachychirotherium*. Esta nueva asignación se explica por la preservación de grado variable de las huellas de quirotéridos bajo sedimentos húmedos o secos.

A pesar de su proximidad y similitudes, las icnoasociaciones de Ruditayoj y Tunasniyoj tienen algunas diferencias. En Tunasniyoj se han descrito huellas tridáctilas, pero las mismas no se han encontrado en Ruditayoj. Si bien estas huellas fueron asignadas a un productor terópodo, los autores fueron cautelosos en su asignación debido a sus dígitos inusuales, extremadamente anchos y dispuestos en forma de pétalo, recordando más a las huellas asignadas a los ornitópodos (Apesteguía y Gallina, 2011). Su morfología tampoco es consistente con las variantes preservacionales observadas en las huellas quirotéridas. De todas maneras, su asignación tentativa a un productor terópodo junto con las huellas de *Brachychirotherium* son consistentes con las asociaciones de huellas de tetrápodos reconocidas en el Triásico Superior (Klein y Lucas, 2010a).

Las huellas de Uyuni del Pilcomayo, identificadas como *Chirotherium* cf. *barthii* por Sempere et al. (2003; ver también Bertrand et al., 2014) y reinterpretadas como *Protochirotherium* por Fichter y Kunz (2015), también parecen ser asignables a cf. *Brachychirotherium* isp. considerando sus características generales (ver arriba). Sin embargo, el sitio no fue visitado y la calidad de la imagen de la publicación no permite la interpretación precisa de algunas características (ej., longitud de los dígitos pedales), impidiendo así una comparación detallada.

Productores de las huellas de Icla

En general, las huellas bien conservadas ofrecen una herramienta útil para obtener una vista parcial de las asociaciones, a veces consistente con el registro osteológico (Olsen et al., 2002). La nueva asignación de la mayoría de las pistas de Icla a cf. *Brachychirotherium* isp. y Chirotheriidae indet. lleva a una interpretación del productor diferente a la propuesta originalmente (Apesteguía y Gallina, 2011). Tradicionalmente, las huellas de quirotéridos en su conjunto se consideran producidas por arcosaurios basales y pseudosuquios. En particular, *Brachychirotherium* ha sido asignado a formas “crurotarsales” (Karl y Haubold, 1998), aetosaurios (Haubold, 1971, 1986; Lockley y Hunt, 1995; Hunt y Lucas, 2007; Heckert et al., 2010; Lucas y Heckert, 2011), crocodilomorfos (Avanzini et al., 2010) y “rauisúquios” (Olsen et al., 2002; Hminna et al., 2013).

Sudamérica, principalmente Argentina y Brasil, ha proporcionado una amplia diversidad de restos óseos de pseudosuquios del Triásico (ej., Nesbitt et al., 2013). Algunos especímenes de este grupo son muy grandes, alcanzando hasta 10 m de longitud corporal (Nesbitt et al., 2013), y el tamaño de sus autopodios coincide razonablemente bien con el

gran tamaño de las huellas de Icla. Por lo tanto, un origen pseudosuquio es muy posible para estas huellas.

Por un lado, las rastrilladas angostas y la posición relativa de manos y pies con respecto a la línea media de la rastrillada sugieren que el productor mantenía una postura erguida, diferente de la postura esparrancada esperada para los primeros linajes divergentes de arcosaurios, como los alcodonosaurios, rincosaurios, prolacértidos, proterosúquidos e incluso los grandes eritrosúquidos (Gauthier et al., 2011 y referencias allí citadas). Además, varios de ellos muestran húmeros y ulnas robustos, sugerentes de grandes autopodios manuales no mucho más pequeños que los pedales. En este contexto, el productor se incluiría dentro de Eucrocopoda (Ezcurra, 2016).

Por otro lado, entre los grandes eucrocopodanos con heteropodia dimensional que alcanzan una longitud del pie de alrededor de 35 cm, buenos candidatos son los “rauisúquios” (Loricata no crocodilomorfos), depredadores superiores de los ecosistemas terrestres del Triásico Medio-Tardío con un importante correlato osteológico en América del Sur (Nesbitt et al., 2013). Algunos ejemplos son *Prestosuchus chiniquensis* de 5-7 m de longitud (Barberena, 1978; Roberto-da-Silva et al., 2018; Desojo et al., 2020), *Luperosuchus fractus* de 3,7-4,4 m (Romer, 1971), *Saurosuchus galilei* de 6-9 m (Sill, 1974), y *Fasolasuchus tenax* de 8-10 m de longitud (Bonaparte, 1984). Un productor “rauisúquio” para *Brachychirotherium parvum* ha sido propuesto por Olsen et al. (2002, tabla, p. 1).

Dos especímenes bien conservados con autopodios bastante completos para comparar aquí son los de *Ticinosuchus* de Suiza (Krebs, 1965), y *Postosuchus* de EE. UU. (Weinbaum, 2013). Estos taxones representan un “rauisúquio” más basal y uno de los más derivados respectivamente. Ambos muestran una mano pequeña en comparación con los pies. *Ticinosuchus*, al igual que los poposaurios, tienen pies gráciles con un tercer dedo muy largo, y el dedo IV más largo que el II. Esta anatomía es más compatible con las huellas pedales de *Chirotherium* (Diedrich, 2012; Farlow et al., 2014) que con *Brachychirotherium*. Los ‘rauisúquios’ más grandes (Loricata no crocodilomorfos sensu Nesbitt, 2011), como *Postosuchus* (Peyer et al., 2008; Weinbaum, 2013), *Prestosuchus* (Desojo et al., 2020) y posiblemente *Saurosuchus* (ver Sill, 1974), presentan los dígitos II y III pedales más largos que los otros, consistente con las huellas de las rastrilladas R1, R2-t1, R2-t5 y R2-t9 de Ruditayoj. Además, este patrón simétrico entre los dígitos I-IV es bastante similar a la forma de los pies de los crocodilomorfos derivados (ver Farlow et al., 2014, fig. 2). Ajustando los autopodios de *Postosuchus kirkpatricki* sobre las huellas de Ruditayoj, y siguiendo las proporciones rauisúquias (Weinbaum, 2013), se puede aproximar una longitud corporal de 5,75 m para los productores más grandes de las huellas de Ruditayoj (Fig. 13).

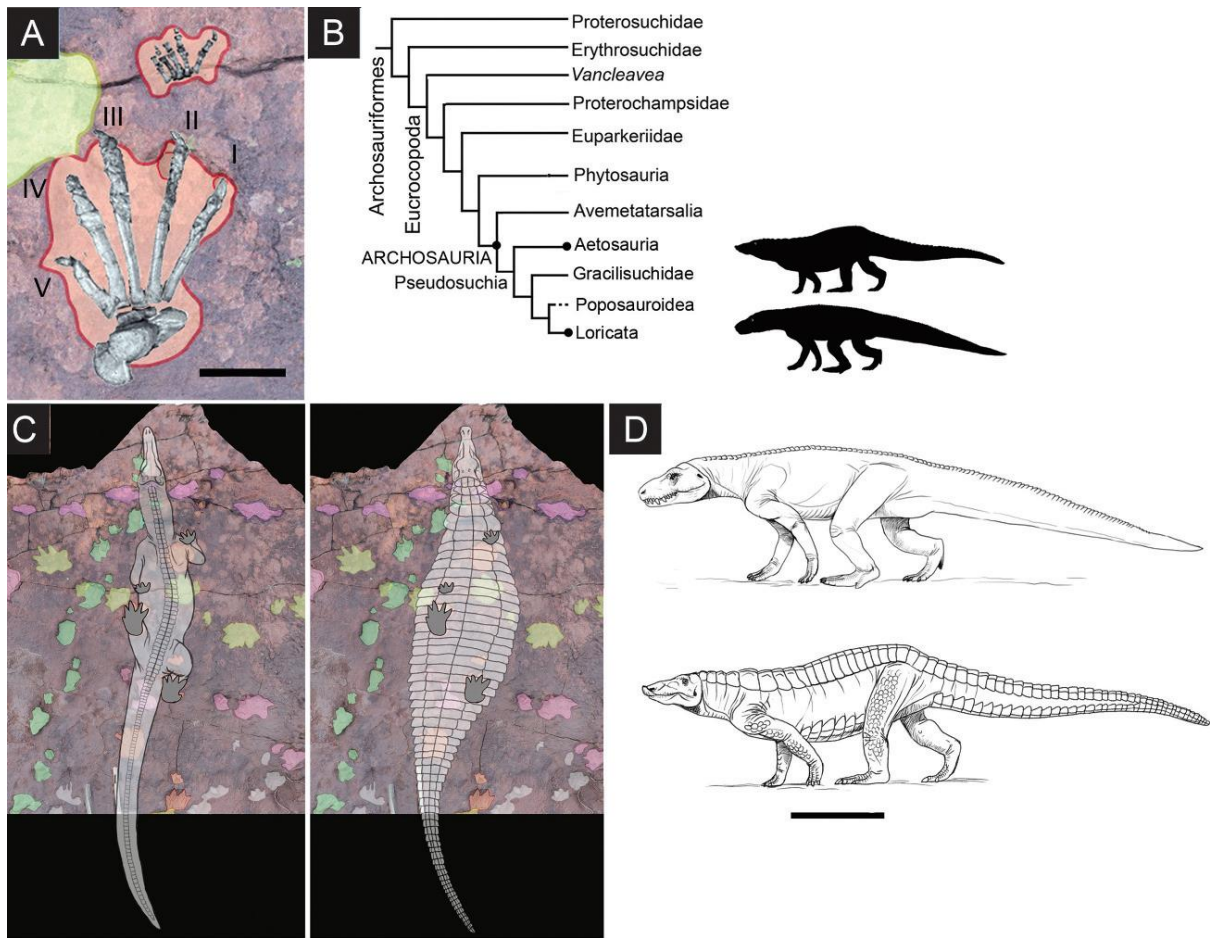


Figura 13. Posibles productores de las huellas de Ruditayoj. A) autopodios articulados de *Postosuchus* (modificado de Weinbaum, 2013) superpuestos sobre huellas de Ruditayoj; B) cladograma de Archosauriformes (modificado de Desojo et al., 2020) señalando los clados Archosauria, Aetosauria y Loricata (posibles productores). Las siluetas representan ejemplares de estos dos últimos clados (esquemas en D); C) reconstrucción de un “rauisúquido” (izquierda) y un aetosaurio (derecha) sobre las rastrilladas del sitio R2; D) esquemas de las siluetas en C (arte por Jorge A. González). Escalas: 10 cm (A) y 100 cm (C-B). Tomado de Apesteguía et al. (2020).

Otros productores que se han propuesto para *Brachychirotherium* son los aetosaurios, un grupo de suquios acorazados, omnívoros a herbívoros (Hunt et al., 1993; Heckert et al., 2010) que muestran una marcada heteropodia dimensional y muy probablemente capaces de producir huellas de vía estrecha. Lucas y Heckert (2011) demostraron que la anatomía del aetosaurio *Typothorax coccinarum* es compatible con las huellas de *Brachychirotherium*. A pesar de que las glenoides están mucho más cerca de la línea media que el acetábulo, la extremidad anterior extendida y la extremidad posterior erguida de *Typothorax* NMMNH P-56299 podrían dejar huellas con la mano tan lejos de la línea media como los pies, cerca de las huellas de *Brachychirotherium*. Heckert et al. (2010) expresaron que la mayoría de las huellas de *Brachychirotherium* muestran un tamaño excesivo para los esqueletos de aetosaurios conocidos. Sin embargo, algunos aetosaurios alcanzaron grandes tamaños similares a los rauisúquidos. Se estima que *Desmatosuchus spurensis* mide entre 5 y 6 m de longitud (Parker, 2008), aunque esta especie y género está restringido a América del Norte.

En América del Sur, los aetosaurios conocidos comúnmente no superan los 2-3 m de longitud total del cuerpo (Desojo et al., 2013), pero se conocen bien los grandes 'rauisuquios' (Nesbitt et al., 2013). Resumiendo, aunque es más probable que sea un productor 'rauisuquio' para el cf. Las huellas de *Brachychirotherium* de Tunasniyoj y Ruditayoj, un productor de aetosaurios, no deben descartarse.

Biocronología

Los quirotéridos se consideran comúnmente útiles para la bioestratigrafía de tetrápodos (Lucas, 2007; Klein y Haubold, 2007; Klein y Lucas, 2010a). El rango temporal del icnogénero *Brachychirotherium* está restringido al Carniano-Rhaetiano (Triásico Superior). De hecho, *Brachychirotherium* es el icnogénero quirotérido más común del Triásico Superior a nivel global (Heckert et al., 2010).

Basándose en diferentes icnoasociaciones de tetrápodos, Klein y Haubold (2007) propusieron cinco biocrones o icnocrones para el Período Triásico, dos de estos circunscriptos al Triásico Tardío: el biocrón V (Carniano temprano-Noriano temprano) cuya icnoasociación está compuesta por *Atreipus*, *Grallator* y *Brachychirotherium*, y el biocrón VI (Noriano medio-Rhaetiano) cuya asociación incluye a *Grallator*, *Eubrontes* y *Brachychirotherium*. Todos estos icnotaxones excepto *Brachychirotherium* comparten rastrilladas tridáctilas y bípedas. Klein y Lucas (2010a) presentan otra clasificación bioestratigráfica. Estos autores proponen el biocrón de *Brachychirotherium* abarcando casi todo el Triásico Superior (Carniano temprano-Rhaetiano). Este biocrón abarca casi todo el biocrón V y todo el biocrón IV propuestos por Klein y Haubold (2007). Su icnoasociación incluye *Brachychirotherium*, *Atreipus*, *Grallator*, *Eubrontes*, *Apatopus*, *Rhynchosauroides* y huellas de dicinodontes (Klein y Lucas, 2010a).

La icnoasociación de Icla (Ruditayoj-Tunasniyoj) incluye tanto al icnogénero *Brachychirotherium* como a huellas tridáctilas escasas e indeterminadas, y por lo tanto es consistente con el biocrón *Brachychirotherium* de Klein y Lucas (2010a). Esto también sugiere una edad Triásico Tardío para el sitio de huellas de Icla. Considerando que las dataciones radiométricas arrojan un rango temporal del Triásico Medio-Superior para la Formación Ipaguazú, surgen dos hipótesis. Por un lado, la presencia del icnogénero *Brachychirotherium*, cuyo biocrón está restringido al Triásico Superior, establece al Carniano como la edad más antigua para la Formación Ipaguazú. Por otra parte, si las huellas tridáctilas de Tunasniyoj son asignables al plexo *Atreipus-Grallator*, típico de asociaciones del Triásico Medio-Superior bajo, este soportaría una edad más antigua para la Formación Ipaguazú, lo que también representaría una extensión del registro fósil del icnogénero *Brachychirotherium* hasta el Triásico Medio. Dado que esta hipótesis requiere tanto la identificación precisa de las huellas tridáctilas de Icla como una extensión del biocrón de *Brachychirotherium*, resulta más parsimoniosa la primera hipótesis, con lo que se restringe la Formación Ipaguazú al Triásico Superior. De todas maneras, es necesario un estudio detallado de las huellas tridáctilas para mejorar la precisión del rango estratigráfico del sitio de huellas Tunasniyoj-Ruditayoj.

Huellas de Niñu Mayu

Productor de Tetrapodosaurus

La identificación del productor de las huellas basada en sinapomorfías (ver Carrano y Wilson, 2001; Romano et al., 2016, entre otros) para huellas de afinidad ornitisquia se ve limitada por la escasez de caracteres osteológicos de importancia sistemática en los autopodios de estos dinosaurios. Sin embargo, es posible discutir y complementar algunos caracteres de las huellas en estudio con la información derivada de los restos óseos. Se

pueden enumerar las siguientes sinapomorfias considerando diferentes análisis filogenéticos para Ornithischia: metatarsiano V reducido a menos del 25% la longitud del metatarsiano III; metatarsiano V sin dígito (Butler et al., 2008a); para Euryopoda (Stegosauria+Ankylosauria): disposición del metatarso, compacto proximalmente y expandido distalmente con solo contacto proximal (Butler et al., 2008a); metatarsiano I reducido y la primer falange pedal no se proyecta más allá del extremo distal del metatarsiano II (Butler et al., 2008a); el dedo III manual y el dedo IV del pie acortados por pérdida de falanges (Butler et al., 2008a); ungueales manuales y pedales en forma de pezuña, redondeadas y deprimidas (Maidment et al., 2008). Stegosauria se descarta debido a la pérdida del dígito I (Maidment et al., 2008). Por lo tanto, la pérdida del dedo pedal V, la reducción de los dedos pedales I-IV, los metatarsianos extendidos y las ungueales redondeadas caracterizan los autopodios de Ankylosauria, como clado hermano de Stegosauria. De hecho, está ampliamente aceptado que el icnogénero *Tetrapodosaurus* es producido por anquilosaurios (Carpenter, 1984; McCrea et al., 2001; Lockley y Gierliński, 2014; Herrero et al., 2017), pese a haber sido asignadas a ceratopsios en su descripción original (Sternberg, 1932). McCrea et al. (2001) caracterizó las huellas de los anquilosaurios como cuadrúpedos, con una mano pentadáctila y un pie tetradáctilo, la impresión manual con dos tercios el tamaño de las pedales, y la longitud de dígitos manuales como II-IV>I>V (mano simétrica).

Es posible realizar una mejor correlación con el productor anquilosauriano analizando la anatomía esquelética manual. Las huellas manuales estudiadas aquí son más anchas que largas, tienen una superficie relativamente pequeña y una amplia divaricación de los dígitos. Estas características encajan bien con la estructura propuesta para el autopodio manual de los anquilosaurios (Senter, 2011). El metacarpo es casi vertical y semitubular, con los dedos abiertos en un gran ángulo (más de 160°), condición que converge con los estegosaurios y saurópodos basales. Por otro lado, Sissons (2011) describió el autopodio manual de los anquilosaurios como supinado, girado hacia afuera desde la línea media del cuerpo con la almohadilla plantar orientada casi posteromedialmente. Las huellas manuales de Niñu-Mayu muestran este mismo patrón.

En cuanto al metapodio y al acropodio, la información disponible incluye unos pocos restos manuales completos o casi completos (Pereda-Suberbiola et al., 2005; Currie et al., 2011; Sissons, 2011; Herrero et al., 2017). Los anquilosáuridos como *Talarurus* y *Pinacosaurus* tienen una fórmula falangeal manual de 2-3-3-3-2. *Pinacosaurus* tiene falanges II-2, III-2 y IV-2 muy cortas, los metacarpianos I-III de aproximadamente la misma longitud, un ligero acortamiento en el metacarpiano IV y una marcada reducción en el metacarpiano V (Maryńska, 1977; Sissons, 2011). Además, el dígito I en este taxón es el más grande y el dígito II es más largo que el dígito IV (Currie et al., 2011). Por lo tanto, la mano de al menos algunos anquilosáuridos es asimétrica con mayor desarrollo de la parte interna (entaxónica) y dígitos muy cortos. La fórmula falangeal manual en nodosáuridos como *Sauropelta* es 2-3-4-3-2/3, con una longitud de dígitos simétrica (Carpenter, 1984), el metacarpiano I es más corto que el de los anquilosáuridos, y todo el metacarpo más simétrico que en los anquilosáuridos (Ostrom, 1970; Carpenter, 1984; Carpenter et al., 2008; Sissons, 2011). Teniendo en cuenta estos caracteres, las características de Nodosauridae se ajustan mejor con *Tetrapodosaurus* que las de Ankylosauridae (ver también Carpenter, 1984 y Herrero et al., 2017). Teniendo en cuenta el registro fósil sudamericano de anquilosaurios (Coria y Salgado, 2001; Novas, 2009) y las diferencias morfológicas discutidas entre los autopodios de los anquilosaurios, las huellas de Niñu-Mayu pueden asignarse a un productor nodosáurido.

Los icnogéneros *Tetrapodosaurus* (Sternberg, 1932; McCrea et al., 2001), *Metatetrapous* (Nopcsa, 1923; Hornung y Reich, 2014) y *Ligabueichnium* (Leonardi, 1984; McCrea et al., 2001) se consideran actualmente icnogéneros relacionados con los anquilosaurios. Estos icnotaxones muestran rasgos morfológicos compatibles con los caracteres anatómicos de los anquilosaurios, y también su ocurrencia es consistente con el rango temporal del registro fósil de Ankylosauria (Jurásico medio-Cretácico tardío; Arbour y Currie, 2016). Otros icnogéneros anteriormente relacionados con los anquilosaurios están actualmente reasignados a otros rastreadores. Las huellas comúnmente referidas a *Macropodosaurus* se han asignado a diferentes productores, incluidos los anquilosaurios (McCrea et al., 2001), pero Sennikov (2006) consideró estas huellas de origen terizinosaurio. Y de hecho, la anatomía de las mismas es mucho más compatible con ese grupo más que con los anquilosaurios. *Qijiangpus* se erigió como un icnogénero que contenía huellas producidas por anquilosaurios (Xing et al., 2007), pero el material se ha reinterpretado y referido a *Caririchnium* en mal estado de conservación (Xing et al., 2015).

Las nuevas rastrilladas de Niñu-Mayu en Bolivia aumentan el registro de huellas fósiles atribuidas a anquilosaurios conocidas en Sudamérica. Leonardi (1984) erigió el icnotaxón *Ligabueichnium bolivianum* basado en dos rastrilladas de la Formación Toro Toro del Campaniano en Bolivia (ver McCrea et al., 2001; previamente asignado a la Formación El Molino por Leonardi, 1984), asociado con muchas rastrilladas de terópodos y ornitópodos. El material se asignó originalmente a un posible productor anquilosauriano o ceratópsido, pero posteriormente se aceptó como relacionado con Ankylosauria (Leonardi, 1994; McCrea et al., 2001). También se reportaron huellas de anquilosaurios en la porción del Maastrichtiano medio de la Formación El Molino en Cal Orck'o (Sucre, Bolivia; Meyer et al., 2001). Aquí, las rastrilladas de anquilosaurios están asociadas a aquellas de terópodos, saurópodos y ornitópodos (McCrea et al., 2001; Meyer et al., 2018, 2020). En Argentina, se han descrito dos posibles huellas de anquilosaurios de la Formación Yacoraite (Maastrichtiano-Daniano) de la región noroeste de Argentina, aunque el grado de detalle preservado impide una asignación precisa del productor (Console-Gonella et al., 2017). En Brasil se encontró el registro estratigráficamente más antiguo de huellas de Gondwana relacionado con anquilosaurios. Procede de la Formación Guará (Jurásico Superior) y se compone de huellas morfológicamente comparables al material de *Metatetrapous valdensis*, del Cretácico Inferior de Alemania (Francischini et al., 2018). Leonardi y Carvalho (2002, 2007) mencionan otras huellas de anquilosaurios de Brasil, aunque las mismas no han sido figuradas ni descritas en detalle. Finalmente, Apesteguía y Gallina (2011) reconocieron la presencia de huellas de anquilosaurios (Ichnotaxones C y D) también en Bolivia, las cuales han sido discutidas más arriba en ese capítulo (*Tunasniyoj y las huellas "tireóforas"*) y reasignadas al icnogénero *Brachychirotherium*, asociado a productores "rauisúquios" o aetosaurios.

Formas grandes y pequeñas

En comparación con muchas huellas del hemisferio norte atribuidas a anquilosaurios (ej., Wright et al., 1998; Kurtz et al., 2001; McCrea et al., 2001; Lockley et al., 2006, 2014b; Ishigaki et al., 2009; McCrea, 2016; Herrero et al., 2017), las huellas de Niñu-Mayu son significativamente más pequeñas. Por otro lado, las huellas de Niñu-Mayu son similares en forma y tamaño a huellas de Utah descritas por Lockley et al. (2018). El tamaño pequeño de las huellas podría deberse a una etapa ontogenética juvenil de los productores o a una disminución en el tamaño en los anquilosaurios de América del Sur. La distancia glenoacetabular estimada para las huellas de Niñu-Mayu, de alrededor de 60-70 cm, sugiere un productor anquilosaurio de cuerpo pequeño (Vickaryous et al., 2004), de unos 2 m de longitud

corporal total (siguiendo las reconstrucciones de *Hungarosaurus* y *Gastonia* proporcionada por Ősi y Makádi, 2009 y Kinneer et al., 2016, respectivamente).

Esta observación de la paleoicnología es consistente con la osteología de los anquilosaurios sudamericanos. Los restos osteológicos más completos de nodosáuridos de Sudamérica fueron hallados en la Formación Allen, Campaniano-Maastrichtiano de Argentina (Coria y Salgado, 2001; Capítulo 5 de esta tesis). Estos materiales muestran características adultas, como centros y arcos neurales completamente fusionados en las vértebras dorsales, osteodermos cervicales co-osificados y crestas de inserción muscular y trocánteres bien desarrollados en el fémur. Este fémur mide unos 25 cm de largo, mucho más pequeño que el de *Sauropelta* (77 cm; Ostrom, 1970), el nodosáurido de referencia hasta ahora para discutir el productor de las huellas de *Tetrapodosaurus* (Carpenter, 1984; McCrea et al., 2001). Por lo tanto, los pequeños nodosáuridos de Argentina comparten el mismo intervalo de tiempo y se ajustan a la forma y tamaño de las huellas de Niñu-Mayu.

Es importante mencionar que el registro paleoicnológico muestra una relativa diversidad de anquilosaurios de Sudamérica. Y esta diversidad se ve reflejada tanto en la morfología como en el tamaño de las huellas. Por un lado, y como se menciona más arriba, este nuevo registro de *Tetrapodosaurus* se incorpora a los de *Metatetrapous* del Jurásico Superior de Brasil y *Ligabueichnium* del Cretácico Superior de Bolivia. Más específicamente, tanto *Tetrapodosaurus* como *Ligabueichnium* se han registrado en la Formación El Molino (Maastrichtiano-Daniano) de Bolivia, lo que podría sugerir o bien la convivencia de dos morfologías diferentes de anquilosaurios, o bien dos comportamientos diferentes de un mismo productor (Leonardi, 1987). Sin embargo, hay una marcada diferencia de tamaño entre ambos icnotaxones que sustentan la primer observación. Mientras las huellas de anquilosaurios más grandes de Niñu-Mayu alcanzan aproximadamente unos 15 cm de ancho y longitud, *Ligabueichnium* muestra huellas de 50-60 cm (Novas, 2009). A su vez, otras huellas de anquilosaurios de la Formación El Molino reconocidas en Cal Orck'o alcanzan dimensiones similares a las de Toro Toro (McCrea et al., 2001; Meyer et al., 2020). Novas (2009) ya reconoció esta diferencia de tamaño entre el anquilosaurio de Argentina (aproximadamente 2 m de longitud) y las huellas de Toro Toro y Cal Orck'o (Bolivia), que sugieren un productor mucho mayor (6-7 m de longitud para Novas, 2009; 5-6 para Meyer et al 2020). Por lo tanto, el nuevo registro de pequeñas huellas de *Tetrapodosaurus* representaría a los nodosáuridos pequeños de Sudamérica, reflejando así una diversidad de anquilosaurios más compleja de lo que se conocía. En los Capítulos 5, 6 y 7 se describen y discuten la diversidad de anquilosaurios gondwánicos, considerando el registro paleoicnológico y el tamaño pequeño de algunos taxones.

Preservación y locomoción de los productores

Como se mencionó anteriormente, las huellas de anquilosaurios de Niñu-Mayu se preservan como huellas profundas (ver también "huellas penetrantes" de Gatesy y Falkingham, 2020), y lo más probable es que se hayan dejado en un sustrato saturado de agua. Además de las características sedimentológicas y extramorfológicas, los parámetros de la rastrillada y la morfología de las huellas nos permiten discutir una posible locomoción para el productor de Niñu-Mayu.

Las rastrilladas muestran patrones irregulares que parecen diferentes de los observados en una marcha completamente terrestre. Algunos parámetros muestran una alta variabilidad a lo largo de una misma rastrillada (Fig. 11). En este respecto, los parámetros más informativos son: i) fuertes variaciones en la longitud de la zancada y la longitud del paso (rangos de ~50 cm y ~25 cm, respectivamente, más del doble de la longitud de la huella

manual o pedal) tanto para huellas manuales como pedales dentro de la misma rastrillada (estos valores son incluso superiores a los observados durante la marcha normal; ver Lockley et al., 2021); ii) variación en la divaricación de los dígitos pedales, que varía ampliamente entre 60-150°; iii) huellas de pies aislados o consecutivos muy desplazados lateralmente desde la línea media de la rastrillada, lo que determina un ancho externo más amplio de la rastrillada (Fig. 11C); iv) ausencia de impresiones manuales o pedales en una rastrillada que conserva todas las demás características regulares a lo largo de sí misma (Fig. 11A); vi) dos huellas muy próximas consecutivas del mismo autopodio (en menos de un tercio de la longitud normal de la zancada; Fig. 14A; “pseudo-zancada” sensu Farlow et al., 2018); vii) sobrepaso de huella pedal que indica una inversión en el par mano-pie en una rastrillada que conserva todas las demás características regulares a lo largo de sí misma (Fig. 14B); viii) la presencia de huellas pedales con impresión del talón y de huellas pedales con solo dígitos impresos en la misma rastrillada, con cambios abruptos en su grado de completitud de una a otra en pasos continuos del mismo autopodio. Estas características se alejan del patrón esperado en una caminata cuadrúpeda normal a través de un sustrato subaéreo y subhorizontal con solo la fuerza de la gravedad actuando sobre el productor. El patrón observado, con las irregularidades citadas y sobre un sustrato con las características mencionadas podría explicarse involucrando cierto grado de flotabilidad del productor producto de un cuerpo de agua. Irregularidades similares en los parámetros de la rastrillada han sido documentados en cocodrilos modernos que caminan por el fondo de un cuerpo de agua (ej., Farlow et al., 2018 y referencias allí citadas).

La posición en vida del metatarso de los anquilosaurios se asume inclinada y descansando sobre una almohadilla carnosa que les da una pata semiplantígrada (Carpenter, 1984; Sissons, 2011). De hecho, las huellas completas de los pies de los anquilosaurios de Niñu-Mayu tienen una gran impresión proximal a las impresiones digitales. Por lo tanto, el predominio de las impresiones de solo dígitos de los pies sin talón puede sugerir: o bien algún otro soporte de la masa corporal, ó la preservación de las huellas como subhuellas (sensu Marty et al., 2016; ver discusión en Lockley y Rice, 1990). En el material estudiado, las impresiones de pies con sólo impresiones digitales (sin talón) podrían ser el resultado de una distribución de masa corporal diferencial entre las partes más proximal y más distal del autopodio. Sin embargo, teniendo en cuenta el sustrato saturado sobre el que caminaron los productores y la profundidad de las huellas, las impresiones pedales con y sin talón en la misma rastrillada y las variaciones en los parámetros de las rastrilladas mencionados anteriormente permiten considerar un cuerpo de agua poco profundo lo suficientemente profundo como para mantener un cierto grado de flotabilidad del productor, dando como resultado la impresión de la parte más distal de los autopodios. Un ligero desplazamiento hacia adelante del centro de masa como resultado de la flotabilidad puede permitir que se imprima la impresión completa de las manos y la impresiones sólo de los dígitos pedales en la mayoría de los casos (Wilson y Fisher, 2003). De esta manera, la configuración vertical del metacarpo (Senter, 2011) permitiría la impresión completa de la mano y el empuje de los pies al desplazarse sólo deja las impresiones digitales con elevados montículos de sedimento detrás (como resultado del empuje hacia atrás de los pies durante la locomoción; Fig. 14C,D). Las marcas de arrastre dirigidas anteriormente, los montículos de sedimento en el margen posterior de las huellas pedales sin talón, las variaciones en los parámetros y la ubicación relativa de las huellas podrían explicarse por un productor que caminaba por el fondo o se desplazaba de a pequeños saltos y apoyando sólo el extremo de los autopodios (“punting”), dejando huellas profundas y flotando ligeramente, o vadeando entre una patada inicial y el punto de apoyo siguiente (Figs. 14C,D y 15). Es posible que las almohadillas de los talones

no se registraran porque el basipodio nunca tocó el sustrato o porque el empuje hacia atrás lo borró. Además, donde las huellas de pie se conservan completas no hay marcas largas de arrastre, probablemente debido a un menor efecto o ausencia de flotabilidad (Fig. 11).

La hipótesis de la flotabilidad también es compatible con el amplio rango de divaricación de los dígitos pedales en las pistas de Niñu-Mayu, donde los dígitos se extienden en un ángulo que depende de la distancia de la cadera hasta el sustrato caminado durante la flotabilidad. De esta manera, la locomoción de los anquilosaurios podría reflejar un modo de andar similar al de un hipopótamo en el agua, donde los dedos carecen de una funda carnosa y se extienden maximizando la superficie de apoyo (McCrea, 2000; Coughlin y Fish, 2009). Además, Bennett et al. (2014) estudiaron huellas de hipopótamos subacuáticos modernos y fósiles y describen características similares a las de Niñu-Mayu. Por un lado, las huellas producidas por el autopodio que empuja el sedimento hacia atrás generan una huella de impresiones digitales, con un montículo de sedimento posterior y marcas de arrastre anteriores (Bennett et al., 2014; huellas tipo 1 a 3, fig. 9A-C), como en las huellas pedales de Niñu-Mayu. Por otro lado, las huellas producidas por un autopodio que contacta con el sedimento verticalmente deja una huella sin montículo posterior ni marcas de arrastre (Bennett et al., 2014; huella tipo 4, fig. 9D), al igual que las huellas manuales de Niñu-Mayu. Una explicación esquemática del modelo propuesto se presenta en la Figura 14C.

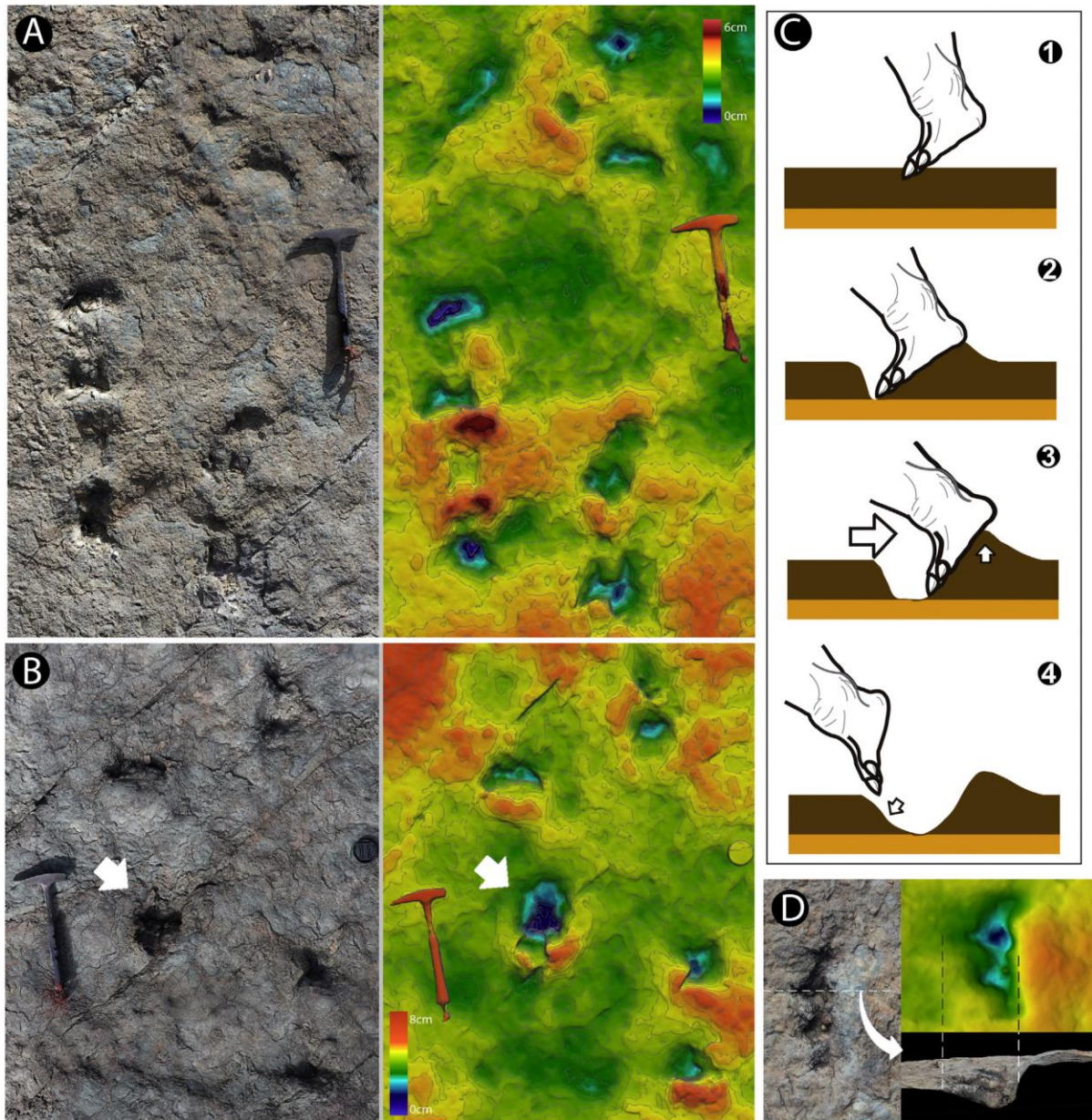


Figura 14. Preservación de las rastrilladas y locomoción de los productores. A) ortofoto del modelo 3D (izquierda) y mapa de profundidad en falso color con líneas de contorno (derecha) de la rastrillada NM-6 (notar las impresiones repetidas del mismo autopodios izquierdos casi en ausencia de huellas derechas); B) ortofoto del modelo 3D (izquierda) y mapa de profundidad en falso color con líneas de contorno (derecha) de la rastrillada NM-1 (notar el par mano-pie izquierdo invertido; la flecha blanca señala la huella manual tras la pedal); C) modelo propuesto de impresión del pie: 1-el pie del anquilosaurio boyante toca el sustrato, 2-el pie rompe el sustrato en un ángulo alto por efecto de la flotabilidad, 3-empuje del pie posteriormente para impulso anterior del cuerpo que eleva un montículo de sedimento posteriormente, 4-extracción del pie en un ángulo bajo y generando marcas de arrastre dirigidas anteriormente; D) vista en planta de una huella pedal sin impresión de talón (solo dígitos; izquierda) con el equivalente mapa de profundidades en color (arriba a la derecha), y sección del modelo 3D a través de la impresión del dígito III (abajo a la derecha), mostrando las marcas de arrastre cortas y dirigidas anteriormente, y el montículo posterior de sedimento. Escalas (piquetas)= 32,6 cm (A,B). Tomado de Rigueti et al. (2021).

Si bien se sugiere un desplazamiento con flotabilidad, las características de las rastrilladas descartan una flotabilidad lo suficientemente alta como para permitir una natación impulsada con las patas traseras, lo que resultaría en la impresión de largas marcas de arrastre dirigidas hacia atrás (McAllister, 1989). Las marcas de arrastre dirigidas anteriormente son el resultado del roce de los autopodios durante la recuperación del pie. Patrones similares fueron informados por Lockley et al. (2014a) para huellas de natación de tortugas, cocodrilos y pterosaurios de Colorado, y por Romano y Whyte (2015) para huellas de *Deltapodus* (icnogénero de huellas estegosaurianas) de Yorkshire. En Niñu-Mayu, el contorno casi inalterado de algunas huellas manuales anquilosaurianas y los patrones variables de los anillos o bordes de expulsión de todas las rastrilladas en la superficie permiten descartar la posibilidad de una preservación incompleta de las huellas pedales debido a una pendiente ascendente.

En lugar de la flotabilidad, una explicación alternativa para las huellas pedales incompletas podría ser un centro de masa desplazado anteriormente y variaciones en la presión ejercida por los pies, como se ha discutido para los saurópodos (Lockley y Rice, 1990; Lee y Huh, 2002; Vila et al., 2005; Falkingham et al., 2011a). En ese caso, el peso se traslada anteriormente en la dirección de progresión, por lo que las huellas manuales se conservaron por completo y las huellas pedales podrían estar ausentes. Además, si el talón del pie presenta una gran superficie, la presión sobre el sustrato podría no ser suficiente para romperlo y solo lo hacen los dedos (Thulborn y Wade, 1989, fig. 6.6). Esta situación se explica por el “efecto Ricitos de Oro” (“Goldilocks effect” de Falkingham et al., 2011a,b), donde la preservación de la huella depende de la capacidad de carga del sustrato y está sesgada por un peso diferencial entre las patas delanteras y traseras. Patrones similares podrían observarse si las huellas se conservaran como subhuellas o “undertrack” (Lockley y Rice, 1990). Sin embargo, el centro de masa de los anquilosaurios no se ubica anteriormente en el cuerpo sino hacia las patas traseras, como señalaron recientemente Maidment et al. (2014) y Mallon et al. (2018). Además, un centro de masa delantero no explica ni la variación en los parámetros de locomoción (ver arriba) ni la preservación de huellas de pies completas e incompletas en una misma rastrillada.

Las huellas pedales incompletas de Niñu-Mayu se asemejan a las reportadas también en la Formación El Molino pero en la localidad de Cal Orck'o, producidas por anquilosaurios de mayor tamaño (McCrea et al., 2001). Aunque las huellas manuales de Cal Orck'o se superponen con las huellas pedales, en ambos casos las huellas pedales conservan huellas con impresiones digitales profundas, a veces con marcas de arrastre, y el talón rara vez se conserva. A pesar de la diferencia de tamaño entre productores, podrían reflejar un tipo de locomoción y conservación similar al propuesto aquí para las huellas de Niñu-Mayu. Esta propuesta de un andar influenciado por el agua para las huellas de la Formación El Molino es compatible con el ambiente y el estilo de vida propuesto para algunos anquilosaurios. Butler y Barrett (2008b) y Arbour et al. (2016) encontraron una asociación significativa entre los nodosáuridos y los ambientes de depósitos marinos o transicionales, a diferencia de los Ankylosauridae, generalmente hallados en facies continentales. Además, McCrea et al. (2001) señalaron que las huellas de anquilosaurios con huellas pedales tetradáctilas (excluyendo a Ankylosaurini y otros Ankylosauridae tridáctilos; ver Arbour y Currie, 2016; Currie et al., 2011) se concentran en facies de llanuras aluviales y carbonosas, lo que sugiere una preferencia por tierras bajas, costeras y vegetadas, y humedales. Las huellas de Niñu-Mayu no solo se imprimieron en un sustrato anegado o en un humedal, sino que también

muestran la anatomía particular y un tipo de locomoción de los nodosáuridos bajo tales condiciones.

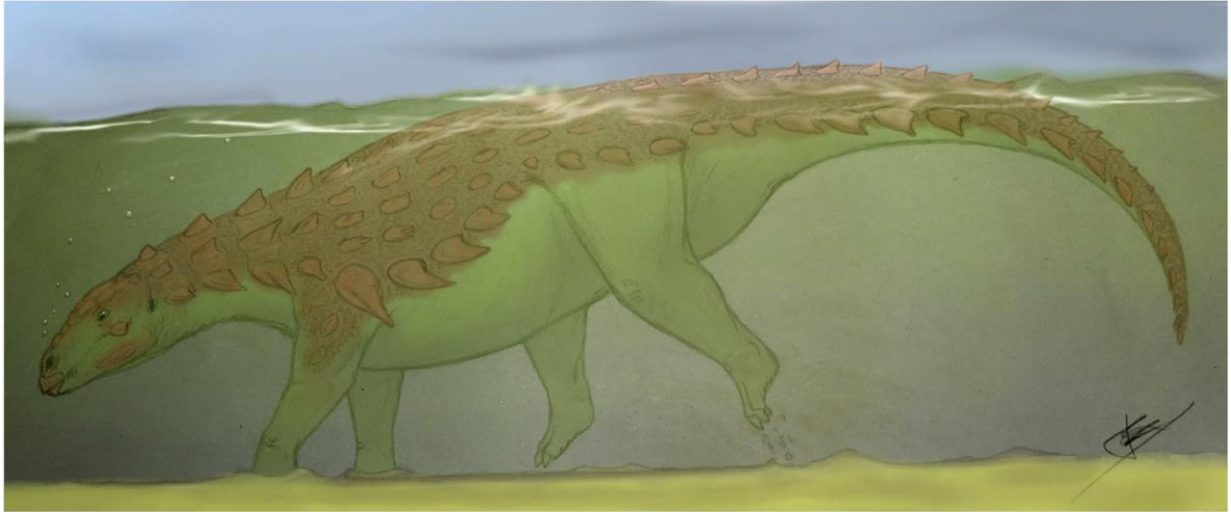


Figura 15. Reconstrucción en vida de la locomoción propuesta (el nivel de agua es especulativo). Tomado de Riguetti et al. (2021).

CAPÍTULO 3

TIREÓFOROS DEL CRETÁCICO INFERIOR DE NEUQUÉN

INTRODUCCIÓN

El Cretácico más inferior continental de nuestro país es relativamente poco conocido debido a la escasez de afloramientos. Entre ellos, uno de los yacimientos fosilíferos más productivos de la última década es el de la Formación Bajada Colorada (Berriasiano-Valanginiano) en su localidad tipo (y homónima) en el centro-sur de la Provincia de Neuquén (Gallina et al., 2021a). Allí se han colectado restos de diversos grupos de dinosaurios, incluyendo saurópodos como el diplodócido *Leinkupal laticauda* (Gallina et al., 2014), el dicraeosáurido *Bajadasaurus pronuspinax* (Gallina et al., 2019; Garderes et al., 2023) y el titanosaurio *Ninjatitan zapatai* (Gallina et al., 2021b), restos parciales de terópodos abelisauroideos, celurosaurios, megalosáuridos y noasaurinos (Canale et al., 2017, 2019, 2021), y elementos identificados como posibles osteodermos de tireóforos (Apesteguía et al., 2015). Si bien no se han encontrado restos de otros grupos de tetrápodos, la presencia de terópodos pequeños sustenta la posibilidad de encontrar otros materiales de pequeño tamaño (Gallina et al., 2021a).

Las formaciones Bajada Colorada y Mulichinco forman parte del Grupo Mendoza Inferior y Medio, por debajo de la discordancia Coihuéquica (Leanza et al., 2009). Ambas formaciones presentan composiciones faunísticas similares, donde solo se conocen tetrápodos continentales pertenecientes al clado Dinosauria. Su importancia como portadoras de las comunidades más antiguas del Cretácico han llevado a Gallina et al. (2021a) a proponer una nueva asociación de tetrápodos, combinando las asociaciones de ambas formaciones, y complementando de esta forma la serie propuesta por Leanza et al. (2004) para el Cretácico de la Cuenca Neuquina. Leanza et al. (2004) reconocieron seis asociaciones de tetrápodos en la Cuenca Neuquina (en orden temporal: Amargana, Lohancurana, Limayana, Neuqueniana, Coloradoana y Alleniana). La más antigua, la asociación Amargana, abarca desde el Barremiano hasta comienzos del Aptiano, mientras la Alleniana se extiende del Campaniano hasta comienzos del Maastrichtiano. De esta forma, la incorporación de una nueva asociación Bajadense a comienzos del Cretácico (Berriasiano-Hauteriviano temprano) no solo llena un espacio faltante en las asociaciones de tetrápodos continentales, sino que además permite relacionar de forma más precisa las asociaciones conocidas para el Jurásico Superior y el Cretácico Inferior de la región. Esta nueva asociación contiene la co-ocurrencia de clados originados previos a la ruptura de Pangea durante el Jurásico Tardío y distribuidos globalmente, pero aún sin endemismos. Más específicamente incluye saurópodos flagelicaudados (Diplodocidae y Dicraeosauridae) y titanosaurios basales, terópodos abelisauroideos, megalosauroideos, y carcarodontosáuridos, tireóforos e iguanodontios basales (Gallina et al., 2021a,b). Esta asociación faunística es similar a las encontradas en las formaciones Lourinhã de Portugal y Tendaguru de Tanzania (Jurásico Superior) y la Formación Kirkwood de Sudáfrica (Cretácico Inferior). Particularmente, en Bajada Colorada coexisten algunos de los registros más modernos a nivel mundial de ciertos clados, como los diplodócidos y megalosáuridos, así como los más antiguos titanosaurios y noasaurinos (Canale et al., 2019).

Uno de los grupos más problemáticos en cuanto a su identificación en estos niveles en nuestro país son los tireóforos. Los primeros restos procedentes de la Formación Bajada Colorada han sido reconocidos primeramente por Apesteguía et al. (2015) como osteodermos (una espina y tres placas) de estegosaurios, sobre la base

de su morfología general. Sin embargo, algunas de estas asignaciones han sido puestas en discusión debido a la falta de caracteres diagnósticos (Riguetti, 2017a). Hasta el momento, los únicos restos asignados a estegosaurios en Sudamérica también provienen del Cretácico Inferior de Argentina, y se trata de unos pocos elementos parciales encontrados en la Formación La Amarga (Barremiano-Aptiano inferior) en la Provincia de Neuquén (Bonaparte, 1986). Estos restos incluyen un posible supraorbital, tres vértebras parciales, unos pocos fragmentos del esqueleto axial y dos osteodermos (Pereda-Suberbiola et al., 2013). Un gran canal neural en la vértebra cervical más completa (típico de los estegosaurios) más la presencia de fosas laterales en el cuerpo vertebral cervical (diagnóstico de *Dacentrurus* según Galton y Upchurch, 2004; Maidment et al., 2008 y Costa y Mateus, 2019 lo omiten), y la presencia de osteodermos en forma de placas (con características similares a las de *Miragaia*) son caracteres utilizados en su asignación a Stegosauria (Pereda-Suberbiola et al., 2015). Sin embargo, la ausencia de sinapomorfías evidentes impiden la asignación del material a Stegosauria según Maidment et al. (2008), quienes lo consideran un Ornithischia indeterminado.

En los últimos años, las sucesivas campañas en el yacimiento de Bajada Colorada dieron cuenta de nuevos restos asignables a tireóforos. En el presente capítulo se describen los nuevos materiales de tireóforos del Cretácico Inferior de la Formación Bajada Colorada, teniendo en cuenta los aspectos tafonómicos de una acumulación de huesos fósiles, ubicándolos en un contexto paleogeográfico y analizando la significancia que los mismos tienen para las biotas locales y la evolución del clado en la región.

En este capítulo se buscará cumplir con los objetivos específicos:

- *Objetivo específico 2:* analizar los restos óseos de especímenes publicados de las colecciones nacionales y del exterior para aumentar el conocimiento anatómico de los tireóforos del hemisferio sur.
- *Objetivo específico 3:* describir en detalle restos de tireóforos (¿anquilosaurios?) sin publicar de Salitral Moreno, Río Negro, y los restos de tireóforos (¿estegosaurios?) procedentes de Bajada Colorada, Neuquén.
- *Objetivo específico 4:* establecer relaciones de parentesco entre los taxones de Thyreophora de Gondwana mediante un análisis cladístico lo más inclusivo posible.
- *Objetivo específico 5:* contrastar resultados filogenéticos con las evidencias paleogeográficas utilizando metodologías filogenéticas de análisis biogeográficos.

Hipótesis: la información vertida en este capítulo se utilizará para testear la hipótesis:

H2: Los estegosaurios de la Formación La Amarga son los únicos reconocidos para el Cretácico Inferior sudamericano.

Contexto geológico

Los afloramientos tipo de la Formación Bajada Colorada se ubican en la Provincia de Neuquén, a orillas del Río Limay entre el km 1395 de la Ruta Nacional 237 y el Arroyo Santo Tomás (entre las localidades de Picún Leufú y Piedra del Águila), a unos 180 km al sudoeste de la ciudad de Neuquén (Fig. 1). Allí, los afloramientos alcanzan unos 150 m de espesor (Leanza y Hugo, 1997). Del lado rionegrino del Río Limay también hay afloramientos, principalmente asociados al Arroyo Michihuao y las cañadas Lonco Vaca y Trapalcó, de unos 250 m de espesor. Extensos afloramientos (480 m de potencia) de la misma también se ubican al oeste de la localidad tipo, en el centro de la Provincia de Neuquén al sur del Arroyo Picún Leufú, siguiendo la Ruta Nacional 40 y hasta el Río Collón Cura. Descripta por Roll (1939), esta formación antiguamente se la consideraba parte del Grupo Río Limay (Herrero Ducloux, 1946), se la homologó con la Formación Mulichinco (ver Leanza, 1981), y posteriormente con la Formación Rayoso (Pozzo, 1956). Finalmente, estudios sismológicos (Foucault et al., 1987) y de superficie la incluyeron dentro del Grupo Mendoza con una edad estimada Berriasiano superior-Valanginiano inferior (Leanza y Hugo, 1997; Fig. 1).

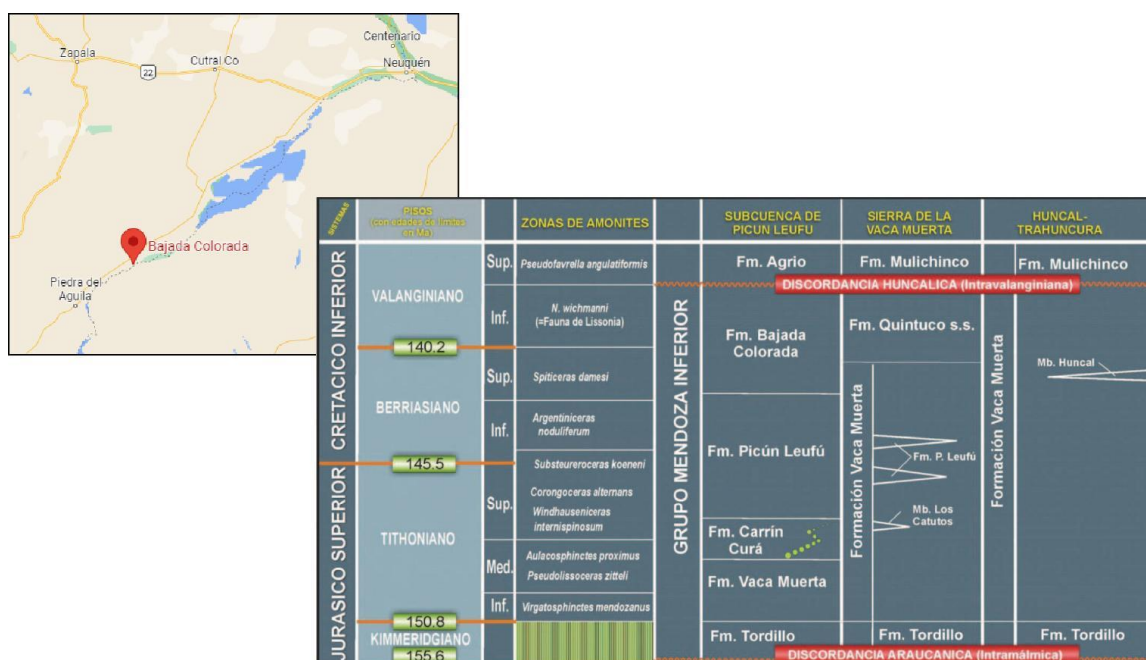


Figura 1. Ubicación geográfica y estratigráfica de los afloramientos estudiados de la Formación Bajada Colorada (modificados de Google Maps arriba, y Leanza et al., 2011 abajo).

La Formación Bajada Colorada son estratos continentales rojizos que suprayacen a la Formación Picún Leufú de forma transicional y que subyace a la Formación Agrio en discontinuidad (discordancia erosiva) dada por la discordancia Huncálica o Intravalanginiana (Leanza et al., 2011). La Formación Bajada Colorada está compuesta de conglomerados, areniscas gruesas, limolitas y arcillitas predominantemente rojizas con varias tonalidades grisáceas, violáceas o amarronadas, agrupados en secuencias rítmicas granodecrecientes. En la parte basal predominan los conglomerados finos y gruesos, y las areniscas entrecruzadas en artesa. En la parte superior predominan las litologías más finas y menos competentes, con coloración rojiza

más intensa, alternadas con capas de color verde claro (Leanza y Hugo, 1997; Leanza et al., 2011). En la unidad también hay presencia de paleosuelos (Leanza y Hugo, 2001). Según Leanza y Hugo (1997), los afloramientos al sur del Arroyo Picún Leufú al oeste de la localidad tipo están compuestos por depósitos gruesos, con presencia de conglomerados y areniscas gruesas en la mitad superior de la secuencia, mientras que en la localidad tipo hay abundancia de depósitos más finos, incluyendo areniscas, limolitas y arcillitas, intercalando otros materiales más gruesos.

En cuanto al contenido fósil de la formación, se han encontrado una gran cantidad de troncos opalizados (Leanza y Hugo, 1997) y restos de dinosaurios saurópodos, terópodos y tireóforos (ver Introducción).

La Formación Bajada Colorada es interpretada como depósitos fluviales de tipo meandriforme y anastomosado (o a veces deltaico; Leanza y Hugo, 1997) bajo condiciones variables de energía, desde muy alta a moderada, incluyendo participación de corrientes hiperconcentradas (Leanza et al., 2011).

Según estudios realizados por el equipo del geólogo Gonzalo Veiga (com. pers.; Fig. 2), el sitio fosilífero principal de Bajada Colorada y de donde provienen todos los restos de esa unidad estudiados en esta tesis, se ubica en la sección F, el intervalo superior del perfil estratigráfico. Esta sección tiene unos 74 metros de espesor en los afloramientos estudiados (el tope de la unidad no está expuesto). La excavación principal se encuentra cercana a la base de un banco multiepisódico de areniscas finas a medianas, con estratificación entrecruzada en artesa de 2 m de potencia, de color violáceo hacia la base y rojizo hacia el techo. Éste se ubica en contacto neto sobre un banco de limolitas arenosas anaranjadas a rojizas con rasgos pedogénicos (1,2 m de espesor; Fig. 2B, detalle 1), y por debajo de un banco conglomerádico de grano fino con estratificación entrecruzada en artesa (70 cm de espesor) de color claro, a través de un contacto erosivo (Fig. 2B, detalle 2). Localmente, en el sitio de la excavación, la granulometría está conformada por areniscas medianas a gruesas de matriz fangosa (Fig. 2B, detalle 3). La geometría de los estratos es mayormente tabular, con excepción de los niveles gruesos y de color claro asociados a las areniscas más finas de color rojizo. Las artesas del banco portador presentan gradación normal y una buena selección en sus clastos.

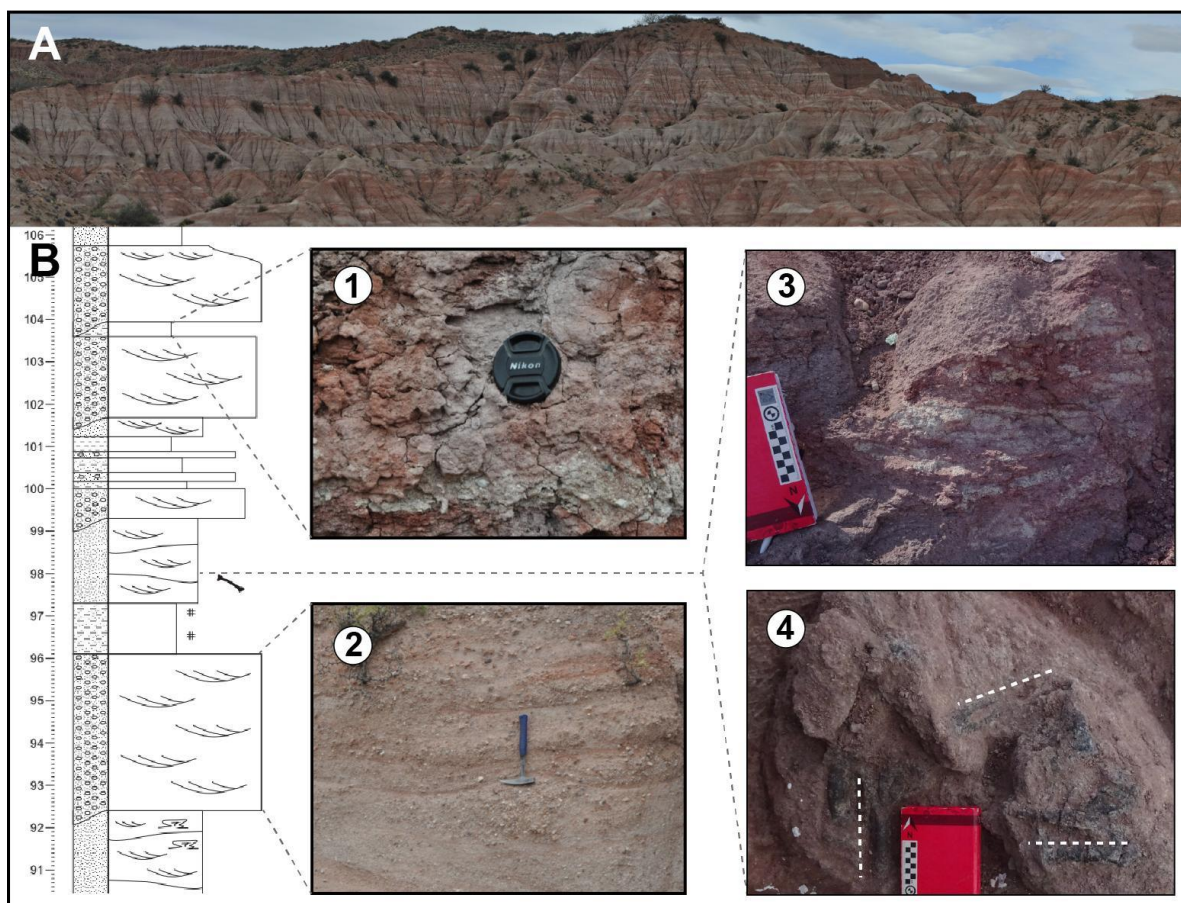


Figura 2. Contexto geológico del sitio fosilífero de Bajada Colorada. A) Vista general de los afloramientos; B) recorte de la columna estratigráfica realizada por Veiga y equipo en el sitio (nivel estudiado referenciado con una silueta de hueso), y detalles de las litologías: 1, limolitas; 2, areniscas gruesas/conglomerados finos con estratificación en artesa; 3, areniscas medianas a gruesas del nivel portador detallando artesas; 4, algunos elementos in situ (las líneas punteadas muestran la orientación principal).

En el nivel violáceo de areniscas gruesas (Fig. 2B, detalle 3) pueden reconocerse dos regiones diferentes. El tercio superior carece de fósiles, y es ligeramente más fino, con clastos de hasta 2 mm en la base de las artesas. Los dos tercios inferiores son algo más gruesos, con los clastos mayores en la base de las artesas de hasta 2 cm, y con unos pocos niveles portadores de clastos mayores a 2 cm (rara vez alcanzando los 5-7 cm). Esta porción más gruesa conserva uno (hacia la derecha de la excavación) o dos (hacia la izquierda) niveles de huesos relativamente completos, inmersos en una arenisca gruesa a conglomerádica de color blancuzco de unos 10-20 cm de espesor, dentro del nivel violáceo. Los 50-70 cm por encima y los 30 cm por debajo de estos niveles conservan astillas de hueso, más abundantes en la porción superior.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales descritos en este trabajo se encuentran alojados en la colección del Museo Municipal Ernesto Bachmann de Villa El Chocón. Los mismos incluyen dos elementos sacros (MMCh-PV-293 y 294), cuatro costillas y un osteodermo asociados

(MMCh-PV-291), así como varios osteodermos aislados (MMCh-PV-72-1, 72-2, 72-3, 72-4, 118, 153, 226, 227, 253, 249, 250, 251, 252, 254, 266 y 291). Por motivos diversos, metodológicos algunos, y por estar en estudio otros, no se incluyen los números de colección de los elementos que no correspondan a tireóforos, utilizados para observar los atributos tafonómicos. Los mismos fueron colectados durante sucesivas campañas a los afloramientos de la Formación Bajada Colorada lindantes al Río Limay, entre los años 2015 y 2022. Debido a la marcada variabilidad que hay entre los elementos de los distintos grupos con que se comparan estas piezas, las comparaciones se redactan en secciones separadas de la descripción (a diferencia de los capítulos de esta tesis donde se describen *Antarctopelta*, *Jakapil* y *Patagopelta*, cuyo contexto de comparaciones permite redactar la descripción y comparaciones conjuntas). Para la orientación e identificación de los osteodermos se siguen los criterios tradicionalmente utilizados para osteodermos de tireóforos (ej., Ford, 2000; Blows, 2001a,b, 2015; Burns y Currie, 2014), además de comparaciones directas con descripciones no estandarizadas (ej. Galton, 1982a; Maidment et al., 2015; Kinneer et al., 2016; Norman 2020c).

Las comparaciones han sido realizadas utilizando la literatura y mediante la observación en mano de varios ejemplares, incluyendo los materiales de los saurópodos *Leinkupal*, *Futalognkosaurus*, *Volkheimeria*, Titanosauria indeterminado (MLP 46-VIII-21-2), *Limaysaurus*, *Andesaurus*, Rebbachisauridae indeterminados (varios ejemplares colección MMCh-PV) y osteodermos de Titanosauria (MACN-PV-RN-233), el ornitópodo *Macrogyphosaurus* y los terópodos de la colección MMCh (ej., *Meraxes*). También se utilizó material digitalizado de materiales de colecciones del exterior facilitadas por Xabier Pereda-Suberbiola, Pablo Gallina, Susannah Maidment, Ralph Molnar y el Museum für Naturkunde (Berlín).

Bajada Colorada preserva una gran acumulación de restos fósiles de diversos grupos. Con el objeto de reconocer la morfología (conformación en morfometría) y aproximar la identificación se realizó un análisis de componentes principales (PCA) sobre las piezas sacras MMCh-PV-293 y 294, siguiendo la metodología propuesta por Klingenberg (2011; ver también Villalobos Leiva y Benítez, 2020). Si bien no abunda el material digitalizado de sacros en vista ventral, se realizó un muestreo bibliográfico exhaustivo de los grupos de vertebrados de tamaño comparable al material de Bajada Colorada y procedentes de rocas del Jurásico Superior-Cretácico Inferior global. En cada análisis se consideraron a priori grupos taxonómicos de distinta jerarquía, con el objeto de testear la homogeneidad de morfologías dentro del grupo, y la similitud del material de Bajada Colorada a estos. Luego de análisis preliminares testeando la posición de ambas piezas por separado, en el segundo análisis se subdividió el grupo Sauropoda en Diplodocoidea y Macronaria, debido a la proximidad de MMCh-PV-293 a Sauropoda, y a la gran ocupación del morfoespacio por parte de este grupo. Para MMCh-PV-294 se conservó el grupo Sauropoda, ya que el material se recupera por fuera de la elipse de confianza y subdividirlo no aporta información relevante a los fines de este trabajo. Así, los grupos se listan con letras, sean: B= Thyreophora basal, D= Diplodocoidea, M= Marginocephalia, O= Ornithopoda, P= "Polacanthinae", S= Stegosauria, T= Theropoda, X= MMCh-PV-294 y Z= Sauropoda (análisis 1) ó Macronaria (análisis 2). El ornitópodo *Macrogyphosaurus* fue fotografiado de primera mano. Para MMCh-PV-294 se utilizaron 13 hitos y para MMCh-PV-293 10 hitos, colocados utilizando el software TpsDig según se indica en la Figura 3. Los hitos se colocaron de manera de analizar la conformación de las fenestras entre las costillas sacras, el ancho relativo de los cuerpos vertebrales, y la extensión lateral y robustez de

las costillas sacras. No se colocaron hitos sobre la cara externa de la fusión de costillas (“yoke iliosacral”) debido a que la expansión lateral de los mismos se preserva de forma variable (con zonas rotas) y es poco informativa. Todos los análisis se realizaron con el programa MorphoJ.

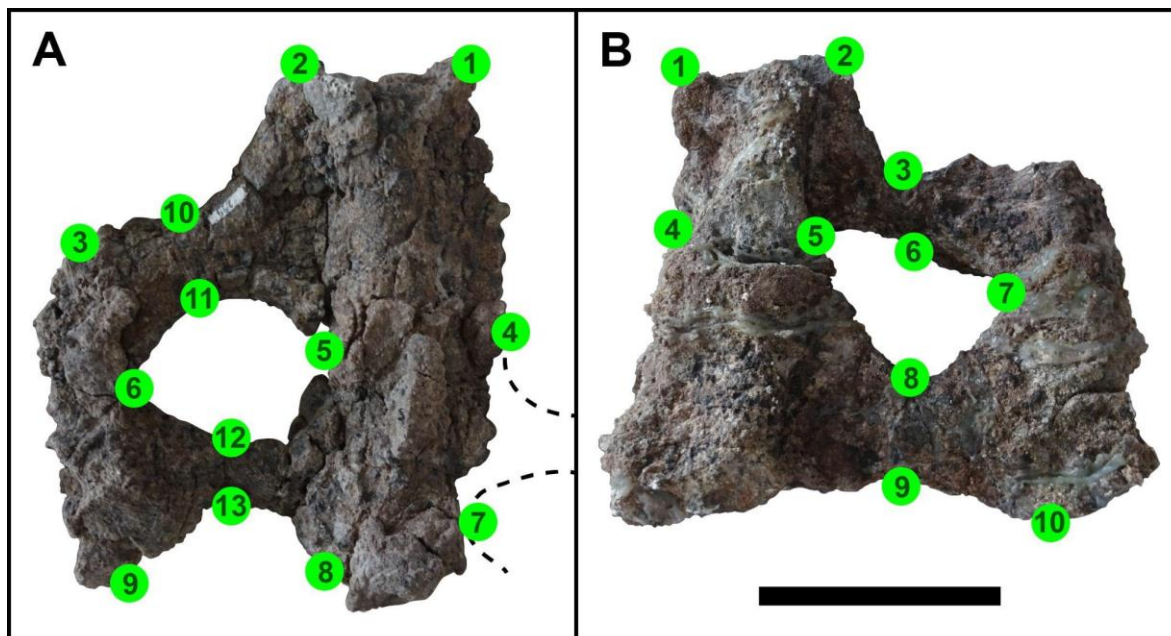


Figura 3: Ubicación de los hitos (landmarks) sobre la vista ventral de MMCh-PV-293 (A) y 294 (B). Los hitos se ubican en: límite anterior de las costilla sacras (hitos 1 y 2 en a y b), límite medial de las fenestras intercostales (5,4,7 y 8 en a; 4 y 5 en b), límite lateral de las fenestras intercostales (6 y 9 en a; 7 en b), límites anterior y posterior del punto más delgado de las costillas sacras (10,11,12 y 13 en a; 3,6,8 y 9 en b) y los límites anterior (3 en a) y posterior (10 en b) de la fusión distal de las costillas. Escala=10 cm para a y b.

RESULTADOS

Preservación y rasgos tafonómicos

En el estudio de acumulaciones de huesos fósiles es importante conocer los atributos tafonómicos que allí se reconocen para obtener una precisa identificación del material y reconstrucción paleoecológica y paleoambiental (Brinkman et al., 2007). Aquí se presenta un relevamiento cualitativo preliminar de algunos índices tafonómicos presentes en los materiales colectados desde el inicio de los trabajos en el sitio hace más de diez años, en la excavación principal de Bajada Colorada. Los mismos incluyen restos de tireóforos y de varias familias de saurópodos y terópodos. Es importante mencionar que los datos de campo hasta 2022 son limitados, y que en la última campaña de 2023 se ha colectado valiosa información.

El material examinado consta de unos 163 elementos no dentales reconocibles (no fragmentos) y 76 dientes. Dado que continuamente se avanza con la preparación de nuevos materiales, los valores arrojados pueden variar en el futuro. Algunos índices no fueron evaluados dada la naturaleza de la conservación o ambiente de preservación

del material, por carencia o poca relevancia de información, por obvias ausencias de los mismos o por dificultades metodológicas (ej., incrustación, cementación).

Índices tafonómicos:

- Relleno sedimentario: si bien es más aplicado en el caso de conchillas cerradas o cavidades, análisis a realizar en cortes histológicos aportarán información sobre la diagénesis, procedencia y acumulación de los restos (ej. Previtera, 2019).

- Concreciones: no hay elementos en Bajada Colorada conservados dentro de concreciones. La ausencia de concreciones calcáreas es consistente con el ambiente oxidante sugerido por las tonalidades rojizas de las rocas y su interpretación como depósitos fluviales.

- Abrasión: no hay esfericidad ni redondeamiento significativos (los bordes son angulosos según la escala expuesta por Scasso y Limarino, 1997). Muchas vértebras carecen de los bordes de las caras articulares de los cuerpos vertebrales, ya sea por fragmentación (ver abajo) o por abrasión (superficies aplanadas diferenciables de rupturas por fragmentación). La orientación de las vértebras en el campo suele ser de lado, con lo que es probable que la abrasión de las mismas se haya producido por el sedimento transportado por el flujo.

- Fragmentación: muchos elementos se conservan mayormente completos, o con un bajo nivel de fragmentación, incluyendo la presencia de estructuras delicadas como láminas, apófisis, costillas, huesos craneales varios (muchos laminares) y las espinas neurales de *Bajadasaurus*. Esto sugiere un transporte nulo o bajo de los materiales.

Por otra parte, muchas vértebras presentan rupturas por fragmentación en los bordes de las caras articulares de los cuerpos vertebrales, y los huesos largos suelen carecer de uno o ambos extremos. Muchas de las rupturas se generan durante la excavación, recolección, preparación y/o manipulación del material, facilitada también por la naturaleza muy frágil de los fósiles de este yacimiento. De hecho, gran cantidad de los materiales están fracturados, y estas fracturas no son a causa de procesos bioestratinómicos ya que no presentan un relleno sedimentario, sino que son producto de meteorización reciente o de la actividad humana. La capa externa de hueso y algunas estructuras delicadas suelen quedar adheridas a la roca y se desgranar con esta al coleccionar los materiales.

Entre los patrones más frecuentes observados: las vértebras cervicales y caudales anteriores suelen tener rotos los procesos transversos, las caudales distales los arcos neurales en diverso grado (más posteriores, más rotos). Las costillas se conservan como grandes fragmentos (~1/4-1/2 del elemento completo).

Es importante mencionar en este apartado la presencia de horizontes de astillas por encima y por debajo del nivel portador de huesos completos asociados. Estas son producto de fragmentación durante el proceso bioestratinómico y probablemente producto de reelaboración posterior (dada la naturaleza más alterada y redondeada de las astillas del horizonte superior).

- Desarticulación: la gran mayoría de los materiales se encuentran desarticulados. Sin embargo, es posible establecer un cierto grado de asociación entre los elementos. A través de los años de trabajo, se han identificado regiones

con mayor tendencia a la aparición de determinados materiales. Tal es así que los restos de un noasaurino, de *Bajadasaurus*, de *Leinkupal*, varias placas de tireóforo y restos de otro diplodocoideo, se han encontrado asociados entre sí y en regiones relativamente discretas dentro de la excavación.

- Corrosión (alteración superficial): debido a que la capa más externa de hueso suele perderse en el proceso de recolección (ver fragmentación más arriba), no es posible evaluar la presencia de corrosión de forma significativa. En los casos que se conserva la capa más externa de hueso, está suele estar en buen estado, sin corrosión obvia.

- Bioerosión: No es significativa. Solamente se han visto marcas en MMCh-Pv-188 (hueco en una cara articular, posiblemente una traza), MMCh-Pv-181, 205 y 140 (por la mala preservación es difícil diferenciar huecos naturales de marcas de preparación mecánica).

- Incrustación y costras: no presentan restos de organismos incrustantes, lo que sugiere un rápido enterramiento de las piezas (Fernández López, 2000).

- Orientación acimutal: si bien no hay mapas detallados de campañas anteriores, se pudo recopilar cierta información de las campañas de 2017 y 2023 (ej., Fig. 2B, detalle 4). La muestra es de catorce elementos en total. En el caso de los huesos largos (dos) y varios elementos vertebrales caudales (cinco), los valores de orientación oscilan entre 120°-140° respecto del sur geográfico. Al menos tres elementos apendiculares descubiertos en 2017 presentaban una orientación similar. El resto de los elementos vertebrales caudales (cuatro), la orientación de los mismos se midió a lo largo del cuerpo vertebral, dado que es la porción más masiva e importante del elemento (y por lo tanto más determinante en la relación con las fuerzas hidrodinámicas), y se obtuvieron valores de entre 50°-90°.

Se evidencia una clara bimodalidad en la orientación de los elementos en su totalidad, aunque es importante hacer la diferenciación entre huesos largos y vértebras. La orientación se mide tradicionalmente en los huesos largos, aunque varios de los elementos vertebrales reflejan la misma característica. Dado que la mayoría de los elementos comparten una determinada orientación, y que los elementos de orientación perpendicular a la principal no solo son menos sino que algunos parecen mostrar cierto grado de rotación a lo largo de su eje mayor (las espinas neurales no se encuentran horizontales sobre el sustrato, sino rotadas hacia abajo), se podría establecer una dirección de corriente 120°-140° respecto del sur geográfico ó SO-NE, paralela a los elementos mayores (un ejemplo similar es presentado por Voorhies, 1969).

- Deformación: varias vértebras dorsales y caudales medias a distales tienen una ligera compresión lateral oblicua.

- La proporción entre vértebras y dientes es utilizada para tener una idea de la aloctonía de la asociación relacionando los elementos más densos (menos transportables) con elementos poco densos (más transportables; Behrensmeyer y Dechant Boaz, 1980). En la asociación fósil de Bajada Colorada, esta relación es cercana a 1 (76 dientes/69 vértebras=1,101), lo que sugiere poco o nulo transporte de la tanatocenosis. Valores similares han sido obtenidos por Behrensmeyer y Dechant Boaz (1980) en depósitos eólicos (sin influencia fluvial) y en depósitos deltaicos, contrastando con los valores tres veces mayores en depósitos fluviales de canal y de planicie de inundación.

En línea con esto, se han colectado elementos de todas partes de los esqueletos, incluyendo elementos craneales, huesos largos, planos, vértebras, elementos de los autopodios, piezas de muy variable morfología, masa y densidad, lo que también sugiere una pobre selección por transporte (Fernández López, 2000).

Teniendo en cuenta la geología descrita para el sitio y los atributos tafonómicos, se pueden hacer algunas aproximaciones sobre la historia de la deposición de la asociación de fósiles de Bajada Colorada. Los mismos fueron depositados en un único evento y rápidamente sepultados por sedimentos de energía moderada, el cual fragmentó parte de los materiales generando un horizonte de astillas por encima del nivel de deposición original de los huesos. El nivel portador presenta bajos niveles de bioerosión, abrasión, alteración superficial y fragmentación (y por lo tanto de esfericidad y redondeamiento), un alto grado de asociación de materiales taxonómicamente compatibles, y proporciones comparables de materiales de distinta densidad y morfología, sugiriendo un enterramiento relativamente rápido con nulo o poco transporte de la tanatocenosis. La articulación de pocos materiales y la orientación acimutal en una posición hidrodinámicamente estable de varios de ellos muestran que el enterramiento ocurrió luego de la descomposición y desarticulación de las carcasas. En su conjunto, las características analizadas sugieren que la orictocenosis hasta ahora colectada sería multiespecífica (sensu Behrensmeyer, 2007), incluyendo dicraeosáuridos, diplodócidos, abelisáuridos, megalosauroides y tireóforos, y reflejaría parte de una biocenosis autóctona a parautóctona, donde los restos asociados (y articulados, obviamente) corresponderían a unos pocos ejemplares discretos enterrados “in situ”, y no se trataría de una acumulación espacial o temporal de muchos ejemplares.

Elementos sacros

Descripción

Los elementos sacros (MMCh-PV-293 y 294) son dos piezas compuestas por dos cuerpos vertebrales cada una, y dos de sus respectivas costillas sacras (Figs. 4 y 5). MMCh-PV-294 conserva las costillas del lado derecho y MMCh-PV-293 las del lado izquierdo. Basado en la anatomía de sacros de estegosaurios y saurópodos (los grupos considerados a priori para asignar el material), y por la presencia de los límites de la fusión distal de las costillas para fusionar al ilion, se reconoce a MMCh-PV-294 compuesta por la primer y segunda vértebra sacra, y a MMCh-PV-293 por la tercera y cuarta. Aunque no se conserva un punto de contacto entre ambas piezas, el tamaño de los elementos es similar, sugiriendo que podría tratarse del mismo ejemplar. La identificación de la orientación de las piezas está basada en la morfología de la primer y la cuarta costilla. La primer costilla sacra se reconoce en algunos de los integrantes de estos grupos por su robustez y dirección posteroventral en vista ventral, con el borde anterior de la costilla muy extendido anteromedialmente (Fig. 4A,B). La cuarta costilla se reconoce también por su robustez, su extensión anteroposterior proximal, su dirección lateral del eje de la costilla en vista ventral, y la dirección anterolateral de la porción más distal (Fig. 5A,B). En ambas costillas, además, se conservan los extremos de la horquilla de contacto con el ilion.

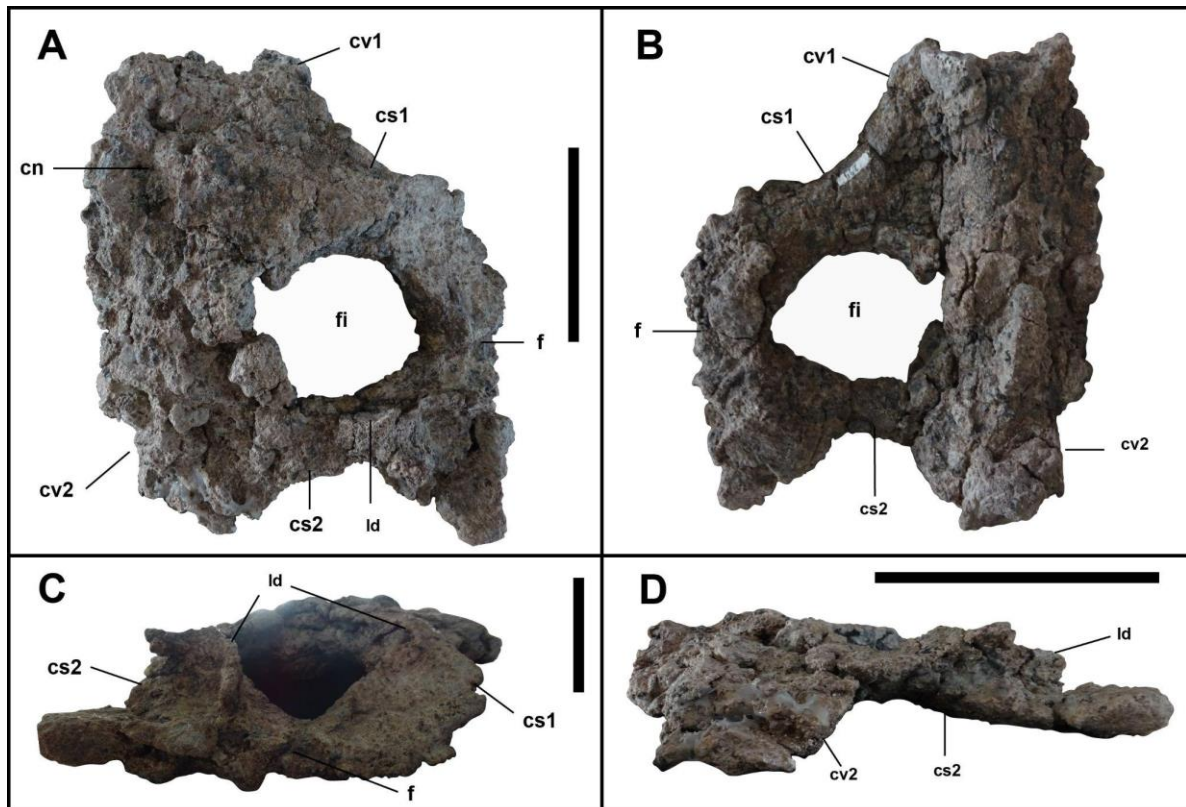


Figura 4: MMCh-PV-294 en vistas dorsal (A), ventral (B), lateral derecha (C) y posterior (D). Abreviaturas: cn, canal neural; cs1, costilla sacra 1; cs2, costilla sacra 2; cv1, cuerpo vertebral 1; cv2, cuerpo vertebral 2; f, fusión distal de costillas; fi, fenestra intercostal; ld, lámina dorsal. A y B están a escala. Las escalas representan 10 (A,B y D) y 5 (C) cm.

En ambas piezas los cuerpos vertebrales son deprimidos y están fuertemente fusionados entre ellos y con las correspondientes costillas sacras. Solo entre las vértebras 3 y 4 es posible identificar el contacto entre cuerpos vertebrales. Si bien la preservación del material es mala, las caras articulares son subovaladas con el eje mayor horizontal en las vértebras 1 y 4. La superficie de la cara articular anterior de la primera vértebra está muy rota, mientras que en la cara posterior de la última vértebra parecería mostrar una superficie plana. El primer y el cuarto cuerpo vertebral son los más anchos, el tercero es el más comprimido lateralmente. Ventralmente, los cuerpos vertebrales de ambas piezas son convexos, redondeados, con una pronunciada cresta amplia a la altura del tercer cuerpo vertebral. La pieza posterior conserva en vista dorsal el piso del canal neural que, si bien está algo roto, parecería ser un poco más ancho en el cuerpo vertebral 3, y se angosta hacia el 4 (Fig. 5A). En la pieza anterior solo se conserva parte del piso del canal neural en la vértebra 1, de un tamaño comparable al observado en la vértebra 3 (Fig. 4A).

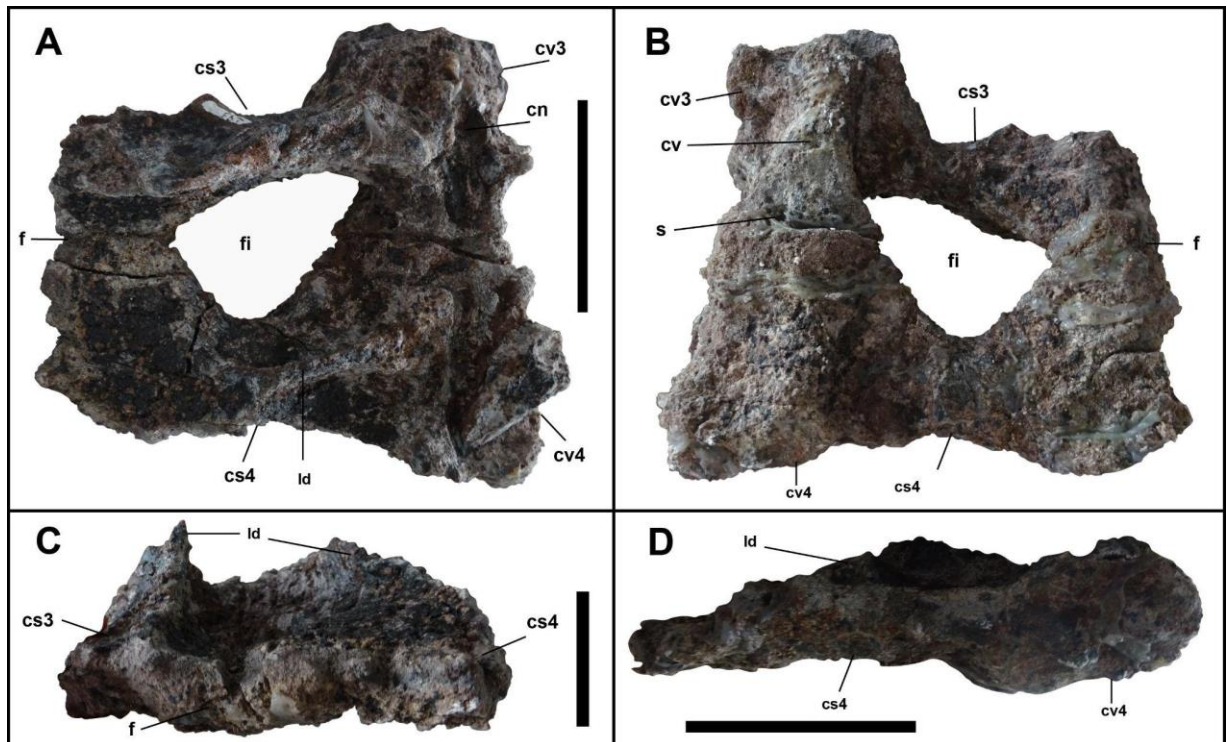


Figura 5: MMCh-PV-293 en vistas dorsal (A), ventral (B), lateral izquierda (C) y posterior (D). Abreviaturas: cn, canal neural; cs3, costilla sacra 3; cs4, costilla sacra 4; cv, cresta ventral; cv3, cuerpo vertebral 3; cv4, cuerpo vertebral 4; f, fusión distal de costillas; fi, fenestra intercostal; ld, lámina dorsal; s, sutura vertebral. A y B están a escala. Las escalas representan 10 (A,B y D) y 5 (C) cm.

Las costillas sacras son robustas y se dirigen lateralmente tanto en vista anterior como en vista ventral (con excepción de la primer costilla, que presenta una ligera dirección posterolateral; Figs. 4A,D y 5D). Las costillas están compuestas por una porción ventral más robusta, de sección subcircular a ovalada, y una porción dorsal laminar, que en estos ejemplares sólo conserva la base de las láminas. En vista ventral, las costillas están fuertemente expandidas proximal (sobre todo la primera) y distalmente. La base de la cuarta costilla sacra se extiende anteriormente y contacta con la porción más posterior del cuerpo de la vértebra 3. Distalmente las costillas se expanden y fusionan entre sí formando una estructura elongada anteroposteriormente y horizontal (alineada a los cuerpos vertebrales; Figs. 4C y 5C) que contactaría lateralmente con el ilion. Todas las costillas nacen un poco por encima de la altura media del cuerpo vertebral y ocupan unos dos tercios de la altura del mismo.

Las fenestras intercostales presentan diferente morfología. La fenestra más anterior, formada por la primer y segunda costilla, es ovalada con el eje mayor medio-lateral, y los bordes anterior y posterior simétricos. La fenestra más posterior, formada por la tercer y cuarta costilla, es fuertemente asimétrica, con un borde anterior suavemente cóncavo y un borde posterior fuertemente cóncavo. El eje principal de esta fenestra se dirige posterolateralmente. La preservación de las costillas dos y tres no permite conocer la morfología de la fenestra correspondiente.

PCA

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA según sus siglas en inglés) para analizar la conformación de los elementos sacros descriptos y las posibles afinidades con sacros de grupos de grandes vertebrados conocidos para el Jurásico-Cretácico Inferior de la región. Si bien se reconocen las vértebras 1 y 2 en MMCh-PV-294, y las 3 y 4 en MMCh-PV-293, no se realizó un PCA de ambas piezas juntas debido a la ausencia de un punto de contacto entre ellas y al incremento del error. Los resultados obtenidos en los análisis canónicos con ausencia de una clara superposición entre grupos soportan las diferencias entre estos, permitiendo hacer la siguiente descripción de los resultados y comparaciones entre las conformaciones analizadas.

Los gráficos resultantes y las grillas de deformación se presentan en las Figs. 6 y 7. El primer análisis arrojó 22 componentes principales (CPs), de los cuales los primeros seis acumulan el 90,0% de la variabilidad total, mientras que el segundo análisis recupera 16 CP, con el 92,4% de la variabilidad total en los primeros 7. La totalidad de los valores se adjuntan en el apéndice.

En ambos análisis, el primer componente explica una gran proporción de la variación total (54,6% en el análisis de la parte anterior del sacro, y 48,2 % en la posterior), mucho mayor que el segundo componente (14,1 % y 14,6 %, respectivamente), y entre ambos cubren aproximadamente el 63-68 % de la variación total. Los primeros componentes de ambos análisis están principalmente asociados a una expansión lateral de los elementos sacros, como puede verse en los esquemas de deformación esquematizados en las Figuras 6 y 7. A lo largo de este componente hay una elongación de las costillas sacras, y consecuentemente de las fenestras entre ellas, las cuales cambian su eje mayor de anteroposterior en los valores negativos del CP1 a lateromedial en los valores positivos. En los morfoespacios, esta variación en sacros lateromedialmente más comprimidos se encuentra representada principalmente por terópodos y ornitópodos hacia la izquierda (valores negativos del CP1), y por los tireóforos hacia la derecha (valores positivos del CP1). Los saurópodos se representan con un amplio espectro de conformaciones, si bien la mayoría se ubican hacia los valores mayores del CP1 en ambos morfoespacios. Probablemente esta variación esté asociada a las diferencias locomotoras de ambos conjuntos (bipedismo vs cuadrupedismo). De hecho, esta variación se observa también intra grupo en Thyreophora, donde las conformaciones de taxones bípedos facultativos (y emparentados también con formas bípedas), como *Scelidosaurus*, se encuentran más hacia la izquierda que el resto de los tireóforos. La mayor superposición de grupos al aumentar los valores del primer componente en el segundo análisis muestra una conformación más conservada en la región posterior del sacro, sobre todo en clados mayormente cuadrúpedos.

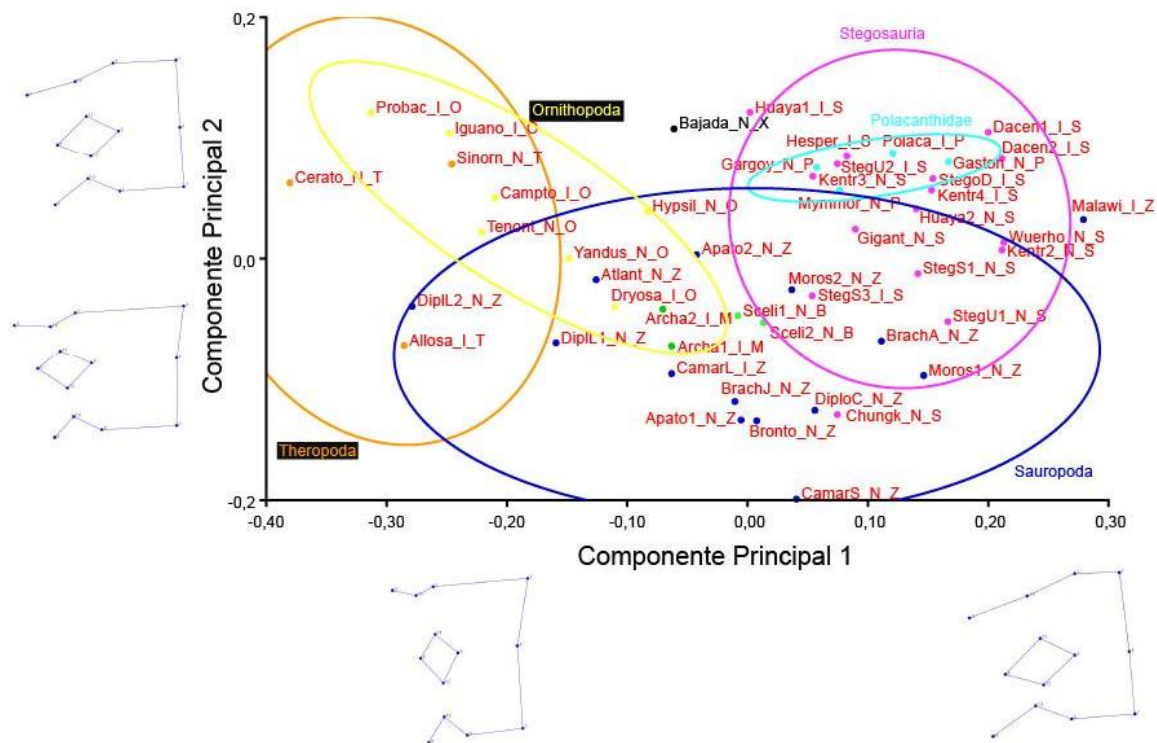


Figura 6. Resultados del PCA sobre MMCh-PV-294, la porción sacra anterior. El acrónimo de MMCh-PV-294 (Bajada_N_X) se destaca en negro. Sobre los componentes principales se ilustran las grillas de deformación de valores extremos (-0,25 y 0,25 en el CP1; -0,1 y 0,1 en el CP2). Se muestran las elipses de confianza de Ornithopoda (amarillo), “Polacanthinae” (celeste), Stegosauria (rosa), Sauropoda (azul) y Theropoda (naranja). En los sitios del morfoespacio con mucha superposición de acrónimos, los mismos fueron reubicados (por lo que la relación con el correspondiente punto en el morfoespacio no es la misma en todos los casos).

El segundo componente en ambos gráficos representa las variaciones en el tamaño y posición relativa entre la fenestra intercostal y los cuerpos vertebrales del sacro (asociado al ancho de los cuerpos vertebrales). A lo largo del componente principal 2, la fenestra aumenta su tamaño (más notorio en el segundo análisis) y la proximidad al plano medial corporal, asociado a una disminución en el ancho de los cuerpos vertebrales (Figs. 6 y 7). En este caso, los grupos muestran una mayor distribución en cuanto a sus conformaciones, con una clara tendencia de los anquilosaurios y los tireóforos basales a tener grandes fenestras relativas a los cuerpos vertebrales en ambos análisis (compartido con los ornitópodos en el análisis de la porción posterior del sacro). El primer análisis también arroja una leve tendencia de la mayoría de los grupos a tener mayores fenestras y menor ancho de los cuerpos vertebrales en la porción anterior de sacro, con excepción de los saurópodos, donde la mayoría se ubica en los valores negativos del componente (fenestras pequeñas y cuerpos vertebrales anchos; Fig. 6).

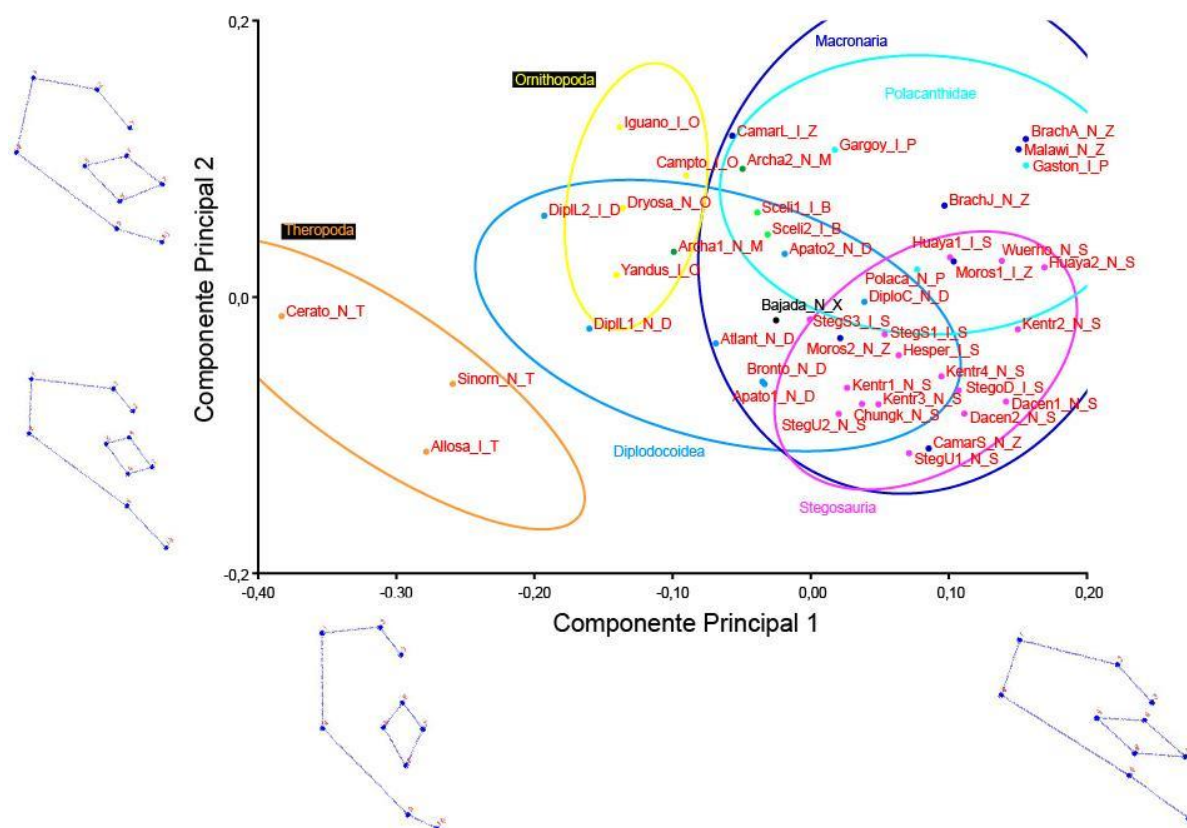


Figura 7. Resultados del PCA sobre MMCh-PV-293, la porción sacra posterior. El acrónimo de MMCh-PV-293 (Bajada_N_X) se destaca en negro. Sobre los componentes principales se ilustran las grillas de deformación de valores extremos (-0,3 y 0,2 en el CP1; -0,1 y 0,1 en el CP2). Se muestran las elipses de confianza de Diplodocoidea (turquesa), Macronaria (azul), Ornithopoda (amarillo), Polacanthidae (celeste), Stegosauria (rosa) y Theropoda (naranja). En los sitios del morfoespacio con mucha superposición de acrónimos, los mismos fueron reubicados (por lo que la relación con el correspondiente punto en el morfoespacio no es la misma en todos los casos).

En el análisis de la porción anterior del sacro (Fig. 6), el primer componente explica el 54,6% de la variación total, el segundo componente el 14,1%, y el 95% de la variación total se alcanza recién con la acumulación de los primeros 9 componentes. Por lo tanto, si bien el aporte del primer componente es mayoritario, no es suficiente para discriminar entre las diferentes conformaciones por sí solo. La conformación de la porción anterior del sacro de Bajada Colorada (Bajada_N_X) se recupera por fuera de las elipses de confianza de todos los grupos muestreados, con valores de distancia menores para los promedios de Ornithopoda, Sauropoda y Stegosauria (ver anexo). Sin embargo, la conformación más próxima en el gráfico es la de *Huayangosaurus* (Huaya1_I_S), la cual también se ubica apenas por fuera de la elipse de confianza de Stegosauria. Respecto de las deformaciones descriptas para cada componente, la unidad experimental Bajada_N_X se ubica alrededor del -0,05 del CP1 y del 0,1 del CP2, con lo que su conformación presenta una extensión lateral (ancho) promedio de sus elementos, y un gran tamaño de fenestras intercostales relativas al ancho de los

cuerpos vertebrales (característica anatómica que lo separa claramente de los saurópodos).

En el análisis de la parte posterior (Fig. 7), el aporte de cada componente es bastante similar a lo visto en el primer análisis: el primer componente explica el 48,2% de la variación total, el segundo componente el 14,6%, y el 95% de la variación total se alcanza con los primeros 9 componentes. La conformación de la porción posterior del sacro de Bajada Colorada (Bajada_N_X) se recupera dentro de las elipses de confianza de ambos grupos de saurópodos (diplodocoideos y macronarios), y cerca de las elipses de tireóforos. De hecho, la conformación más próxima a Bajada_N_X es la de *Stegosaurus stenops* (StegS3_I_S), que se ubica en el límite externo de la elipse de Stegosauria. Respecto de la deformación de las conformaciones en cada componente, la unidad experimental Bajada_N_X se ubica en torno al punto 0 de ambos componentes, con lo que presenta una extensión lateral promedio de sus elementos y un tamaño promedio de fenestra intercostal.

La ubicación de Bajada_N_X fuera de las elipses en el primer análisis, pero cercana a diferentes grupos en ambos análisis, podría estar sugiriendo una nueva conformación sacra, posiblemente un de nuevo grupo, aunque no es posible hacer aproximaciones sistemáticas al respecto. Pese a las aproximaciones y similitudes con algunos de los grupos analizados (principalmente estegosaurios y saurópodos), los PCA no son concluyentes al respecto.

Comparaciones

En los sacros de dinosaurios terópodos (ej., *Allosaurus* y *Ceratosaurus*, Gilmore, 1920; *Carnotaurus*, Bonaparte, 1990; *Buitreraptor*, Novas et al., 2018 y Gianecchini et al., 2018; *Sinornithosaurus*, Xu et al., 1999; *Tyrannosaurus*, Brochu, 2003) y ornitópodos (ej., *Dryosaurus*, Galton, 1981; *Camptosaurus*, Carpenter y Wilson, 2008; *Macrogyphosaurus*, obs. pers. Fig. 8A; *Iguanodon*, Owen, 1854; *Probactrosaurus*, Norman, 2002; *Tenontosaurus*, Forster, 1990) los PCAs nos muestran una morfología general de las vértebras y costillas sacras más comprimida lateralmente que en otros grupos, con cuerpos vertebrales no deprimidos sino altos y costillas sacras cortas y ubicadas altas (entre el cuerpo vertebral y el arco neural). Esta morfología posiblemente esté asociada al andar bípedo de los miembros de estos grupos. En general, en estos grupos las costillas no se fusionan distalmente entre ellas para unirse al ilion (ver Gilmore, 1920; Holtz et al., 2004; Norell y Mackovicky, 2004; Tykoski y Rowe, 2004), con excepción de algunos Abelisauridae (ej., *Aucausaurus* y *Skorpiovenator*; Baiano, 2021). En los saurópodos (ej., *Brachiosaurus*, Taylor, 2009; *Brontosaurus*, Tschopp et al., 2015; *Camarasaurus*, Osborn y Mook 1919, McIntosh, 1996, Wilson y Sereno, 1998; *Dicraeosaurus*, Janensch, 1925; *Diplodocus*, Hatcher, 1901; *Haplocanthosaurus*, Hatcher, 1903; *Lingwulong*, Xu et al., 2018; *Morosaurus*, Marsh, 1896; *Neuquensaurus*, Salgado et al., 2005; *Overosaurus*, Coria et al., 2013; *Patagosaurus*, Holwerda et al., 2020; *Shunosaurus*, Ma et al., 2022; *Volkheimeria*, obs. pers.; ver también Marsh, 1896 y Ostrom y McIntosh, 1966; ver ejemplos en la Fig. 8B-D), a diferencia de lo que ocurre en terópodos y ornitópodos, las costillas están más extendidas lateralmente, y nacen más ventralmente sobre los cuerpos vertebrales. Las costillas sacras se dirigen lateroventralmente en vista anterior (o posterior), en muchos casos mostrando una fuerte curvatura entre su extremo proximal y su extremo distal. Los cuerpos vertebrales no son deprimidos (o muy poco). En muchos casos las aberturas intercostales son más angostas (cortas lateromedialmente) que los cuerpos vertebrales (consistente con el

PCA). Las costillas sacras en saurópodos en general son muy laminares, sobre todo en la porción dorsal, y en algunos casos también en la porción ventral de las costillas posteriores (ej., *Dicraeosaurus*, obs. pers.; *Cathetosaurus*, Jensen, 1988), las cuales son muy curvadas en vista lateral. Ambas características difieren de MMCh-PV-293 y 294.

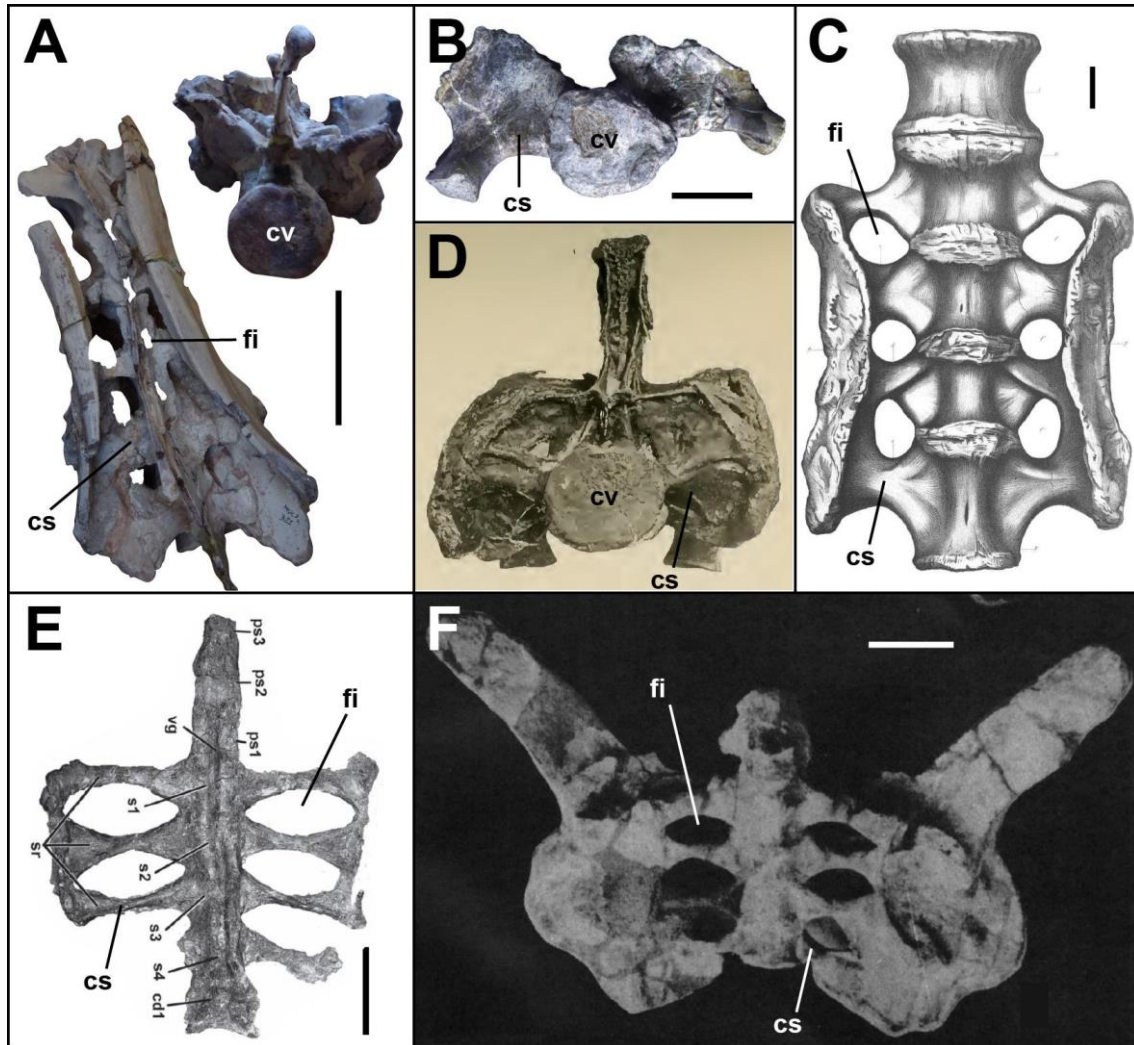


Figura 8. Sacros, comparaciones 1. A, pelvis de *Macrogyrophosaurus* en vistas dorsal y posterior; B, sacro de *Shunosaurus* en vista posterior (modificado de Ma et al., 2022); C, sacro de *Brontosaurus* en vista ventral (modificado de Marsh, 1896); D, pelvis de *Diplodocus* en vista posterior (modificado de Hatcher, 1901); E, sacro de *Gastonia* en vista ventral (modificado de Kinneer et al., 2016); F, pelvis de CV 721 (*Huayangosaurus* para Zhou, 1983, *Stegosauria* indet. para Maidment et al., 2006) en vista ventral (modificado de Zhou, 1983). Abreviaturas: cs, costilla sacra; cv, cuerpo vertebral; fi, fenestra intercostal. Escalas=10 cm.

Se conocen pocos sacros de tireóforos basales. En el caso de *Scutellosaurus*, es similar al que podemos encontrar en los ornitisquios basales, en general animales bípedos (Breedon et al., 2021), consistente con las morfologías descritas más arriba para terópodos y ornitópodos. *Scelidosaurus*, el taxón hermano de los grandes tireóforos eurípodos, y propuesto como un cuadrúpedo facultativo (Norman, 2021). Carpenter et

al. (2013) mencionan que, en el marco de la evolución de la pelvis de los tireóforos, en *Scelidosaurus* se da una extensión lateral de las costillas que genera un sacro más amplio, acercándose a la morfología eurípoda y similar a MMCh-PV-293 y 294. Sin embargo, en este taxón las costillas son más robustas y aún nacen altas sobre los cuerpos vertebrales, las vértebras son poco deprimidas, y las fenestras intercostales tienen una morfología diferente (con una pequeña expansión medial por una fuerte concavidad lateral de los cuerpos vertebrales; Norman, 2020b).

Los sacros de eurípodos (Fig. 8E,F) comparten varias características con MMCh-PV-293 y 294. En ellos, los cuerpos vertebrales son anchos y deprimidos, y las costillas se ubican sobre estos bastante más abajo que en los grupos arriba descritos (ver *Akainacephalus*, Wiersma e Irmis, 2018; *Antarctopelta*, Salgado y Gasparini, 2006, Capítulo 6 de esta tesis; *Dacentrurus*, Nopcsa, 1911; *Dongyangopelta*, Chen et al., 2013; *Europelta*, Kirkland et al., 2013; *Gargoyleosaurus*, Carpenter et al., 2013; *Hesperosaurus*, Carpenter et al., 2001, 2013, Maidment et al., 2018; *Kentrosaurus*, Hennig, 1925, Galton, 1982a; *Panoplosaurus*, Burns, 2015; *Patagopelta*, Capítulo 5 de esta tesis; *Polacanthus*, Blows, 2015, Raven et al., 2020; *Stegosaurus unguatus*, Gilmore, 1914, Ostrom y McIntosh, 1966). Los cuerpos vertebrales son ventralmente aplanados y pueden presentar (ver *Alcovasaurus*, Galton y Carpenter 2016; *Cedarpelta*, Carpenter et al., 2008; *Dacentrurus*, Owen, 1875, Cobos et al., 2010; *Edmontonia*, Burns, 2015; *Gastonia*, Kinneer et al., 2016; *Gigantospinosaurus*, Hao et al., 2018a; *Niobrariasaurus*, Carpenter et al., 1995; *Nodosaurus*, Lull, 1921 y fotos del YPM; *Polacanthus*, Blows, 2015, Raven et al., 2020; *Sauropelta*, Coombs, 1971) o carecer (*Akainacephalus*, Wiersma e Irmis, 2018; *Antarctopelta*, Salgado y Gasparini, 2006, y Capítulo 6 de esta tesis; *Crichtonpelta*, Lü et al., 2007a; *Gargoyleosaurus*, Carpenter et al., 2013; *Hungarosaurus*, Ősi, 2005; *Kentrosaurus*, Galton, 1982a y modelo 3D del MfN; *Pinacosaurus*, Maryńska, 1977; *Silvisaurus*, Carpenter y Kirkland, 1998; *Stegosaurus unguatus*, Gilmore, 1914, Ostrom y McIntosh, 1966; *Tuojiangosaurus*, Dong, et al., 1983) de un surco ventral, el cual está ausente en MMCh-PV-293 y 294, y en su lugar presenta una amplia cresta. Una cresta ventral también está presente en algunos estegosaurios, pero su errática aparición dentro del grupo podría deberse a variaciones intraespecíficas (Maidment et al., 2015).

Consistente con los resultados del PCA, las costillas sacras son extendidas lateralmente en los tireóforos. En estegosaurios y algunos anquilosaurios basales se da de forma más similar a MMCh-PV-293 y 294 (ver *Alcovasaurus*, Galton y Carpenter, 2016; *Chungkingosaurus*, Dong et al., 1983; *Dacentrurus*, aunque con fenestras más anchas, Galton, 1991; *Gargoyleosaurus*, Carpenter et al., 2013; *Gigantospinosaurus*, Hao et al., 2018a; *Hesperosaurus*, Carpenter et al., 2001, 2013; *Huayangosaurus*, Zhou, 1984, Maidment et al., 2006; *Kentrosaurus*, Galton, 1982a; *Scelidosaurus*, Norman, 2020b; *Stegosaurus*, Gilmore, 1914; Maidment et al., 2008, 2015; *Wuerhosaurus*, Dong, 1990), mientras que en la mayoría de los anquilosaurios la expansión lateral ocurre con mayor desarrollo (ver ejemplares de anquilosáuridos AMNH 5409 y ROM1930, posibles *Euoplocephalus*, Arbour y Currie, 2013a; *Akainacephalus*, Wiersma e Irmis, 2018; *Cedarpelta*, Carpenter et al., 2008; *Crichtonpelta*, Lü et al., 2007a; *Edmontonia*, Burns, 2015; *Europelta*, Kirkland et al., 2013; *Gastonia*, Kinneer et al., 2016; *Hungarosaurus*, Ősi, 2005; *Nodosaurus*, Lull, 1921 y fotos del YPM; *Panoplosaurus*, Burns, 2015; *Peloroplites*, Carpenter et al., 2008; *Pinacosaurus*, Maryńska, 1977; *Polacanthus*, Blows, 2015, Raven et al., 2020; *Scolosaurus*, Arbour y Currie, 2013a, Penkalski y Blows, 2013; *Silvisaurus*, Carpenter y Kirkland, 1998; *Stegouros*, Soto-Acuña et al.,

2021). Otra similitud de los materiales de Bajada Colorada con los estegosaurios más que con los anquilosaurios y *Scelidosaurus*, es que en los primeros la primer costilla sacra presenta una ligera curvatura distal en dirección posterior (ver *Alcovasaurus*, Galton y Carpenter, 2016; *Dacentrurus*, sin considerar la costilla presacra extra solo presente en materiales referidos a este taxón, Galton, 1991, Maidment et al., 2008; *Gigantospinosaurus*, Peng et al., 2005; Hao et al., 2018b; *Hesperosaurus*, Carpenter et al., 2013; *Huayangosaurus*, Zhou, 1984, Maidment et al., 2006; *Stegosaurus*, Gilmore, 1914, Ostrom y McIntosh, 1966, Maidment et al., 2015; *Wuerhosaurus*, Dong, 1990) mientras que en los segundos la primer costilla sacra es recta y dirigida lateralmente (ej. ejemplares de posibles *Euoplocephalus*, Arbour y Currie, 2013a; *Crichtonpelta*, Lu et al., 2007a; *Edmontonia*, Burns, 2015; *Gargoyleosaurus*, Carpenter et al., 2013; *Scelidosaurus*, Norman, 2020b; *Silvisaurus*, Carpenter y Kirkland, 1998).

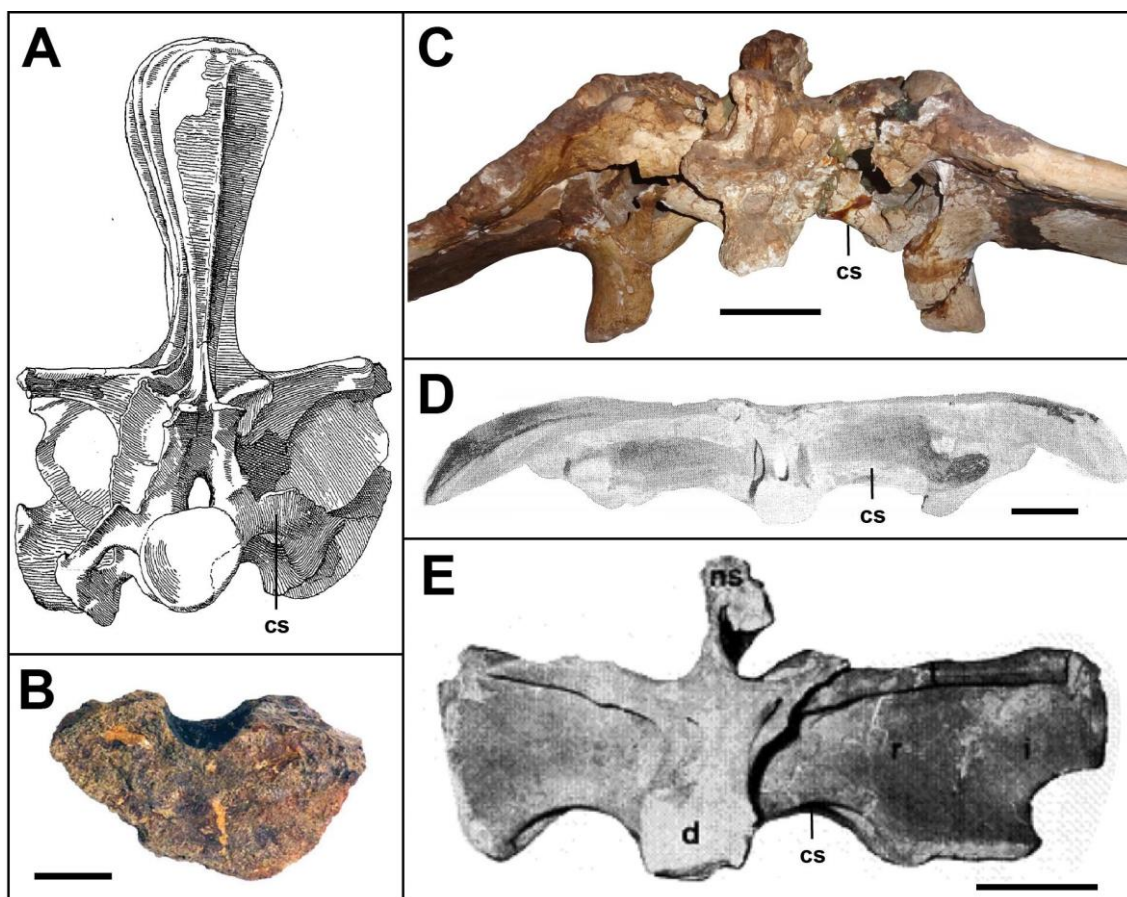


Figura 9. Sacros, comparaciones 2. A, sacro de *Dicraeosaurus* en vista anterior (modificado de Janensch, 1925); B, vértebra sacra de *Hesperosaurus* en vista anterior (modificado de Maidment et al., 2018); C, pelvis de Titanosauria MLP 46-VIII-21-2 en vista anterior (ver también Filippini et al, 2016); D, pelvis de *Dacentrurus* en vista anterior (modificado de Galton, 1991); E, sacro de *Kentrosaurus* en vista anterior (Galton, 1988). Abreviaturas: cs, costilla sacra. Escalas: 2 (B) y 10 (C,D,E) cm.

Si bien los resultados del PCA parecerían acercar la conformación de MMCh-PV-293 y 294 a la de los estegosaurios, no permiten hacer una definitiva distinción entre saurópodos y estegosaurios. Resumiendo las características más importantes arriba mencionadas, en los estegosaurios los cuerpos vertebrales son un poco más anchos

que en la mayoría de los saurópodos (con excepción de algunos pocos como por ejemplo *Europasaurus* y *Brontosaurus* ó *Apatosaurus*; Marsh, 1896; Carballido y Sander, 2014), donde los cuerpos vertebrales son altos, casi con la misma morfología que los dorsales (Fig. 9A,B). Por otra parte, la posición y orientación de las costillas sacras también difiere entre grupos (Fig. 9C-E). En tireoforoides (Eurypoda+*Scelidosaurus*) las costillas se ubican casi alineadas horizontalmente en vista lateral (tanto en sus extremos proximal y distal) y se dirigen laterales y subparalelas a la horizontal. En los saurópodos, en general las costillas se expanden mucho dorsoventralmente en su extremo distal, dando una dirección general lateroventral del borde ventral de las costillas, sobre todo en la primeras una o dos sacras, cuyos extremos proximales se ubican más altos, y posteriormente bajan y se lateralizan (como excepciones se pueden citar a los macronarios basales *Camarasaurus* y *Europasaurus*, cuyas costillas son más laterales y alineadas; Ostrom y Mook, 1919; Carballido y Sander, 2014). Esta variación en la posición de las costillas sacras más anteriores puede que se relacione con la forma del ilion, proporcionalmente más alto en dirección anterior en los saurópodos que en los estegosaurios (Fig. 9C-E).

Considerando tanto el PCA como las características anatómicas mencionadas, la asignación con mayor sustento que se puede hacer para MMCh-PV-293 y 294 es que las mismas corresponden a un estegosaurio.

Costillas

Descripción

El material MMCh-PV-291 (Fig. 10) consta de cuatro fragmentos de costillas dorsales y un osteodermo, hallados en próxima asociación. Las costillas están muy mal preservadas, son frágiles, y conservan algunas fracturas con algo de sedimento. El osteodermo se describe más adelante, en la sección correspondiente a ese tipo de elementos. Las costillas corresponden a la porción distal, y presentan una morfología general similar. El cuerpo costal es recto en mayor medida. Una de ellas está muy mal preservada, y presenta una sección transversal ovalada proximalmente que se comprime lateromedialmente en dirección distal. Un surco costal pobremente desarrollado se extiende a lo largo del cuerpo. En las otras, la cresta intercostal anterior del borde lateral varía entre ellas, y le dan al elemento una sección proximal mayormente en L, aunque una suave cresta posterior en una de ellas la hace recordar lejanamente a una T (no tan marcada como en los anquilosaurios; Fig. 10B,C). Estas crestas intercostales alojan en sus caras mediales los correspondientes surcos costales anterior y posterior. Distalmente, las crestas confluyen con el cuerpo costal, y la sección costal pasa a ovalada y rápidamente se comprime pasando a ser aplanada. En todos los casos, pese a presentar compresión lateromedial distalmente, el ancho anteroposterior de los elementos se mantiene relativamente constante en toda su extensión. Las proporciones de las costillas (largo anteroposterior y proximodistal) y la ausencia de curvatura permiten hacer una asignación de las mismas a la porción medio-distal de costillas dorsales.



Figura 10. MMCh-PV-291, compuesta por cuatro fragmentos de costillas dorsales en vista lateral (excepto la que señala el surco) y el osteodermo asociado en vista dorsal (A); detalle de una de las costillas en vista proximal oblicua (B); vista proximal de la misma costilla que en B (C). Abreviaturas: cia, cresta intercostal anterior; cip, cresta intercostal posterior; o, osteodermo; sc, surco costal. Escalas de 10 (A) y 2 (B,C) cm.

Comparaciones

Las costillas dorsales de los saurópodos presentan una sección proximal subtriangular alargada, en forma de L u ovalada, producto de la cresta intercostal anterior (ej., ejemplar MMCh-PV-49 de Rebbachisauridae, obs. pers.; *Camarasaurus*, Osborn y Mook, 1921; *Dicraeosaurus*, Janensch 1929; Upchurch et al., 2004; *Diplodocus*, Hatcher, 1901, y Woodruff et al 2017; *Brachiosaurus*, Janensch 1950 ; *Alamosaurus* Woodwatrd y Lehman 2009; Coria et al., 2013; *Camarasaurus* Waschow y sander 2014; *Barapasaurus*, Bandyopadhyay et al 2010; Diplodocidae indet. Tschopp y Mateus 2017; Dicraeosauridae indet. Windholz y Cerda 2021; *Ligabuesaurus*, Bellardini et al 2022; *Patagosaurus*, obs. pers., Fig. 11A). En la porción media y distal, la sección es aplanada a ovalada, y anteroposteriormente de sección más elongada.

En los terópodos, las costillas dorsales tienen una morfología más tipo varilla, similar a MMCh-PV-291, y diferentes de las costillas aplanadas de los saurópodos. Mayormente presentan una sección proximal subtriangular, con una morfología similar a una L o lejanamente a una T (ej., *Allosaurus*, Gilmore 1920 y Madsen 1976; *Acrocanthosaurus* Harris 1998; *Dubreuillosaurus*, Allain 2005; *Majungasaurus*, Sinraptor O'connor 2007; Abelisauridae indet. Canale et al 2017; *Baryonyx*, Waschow y mateus 2017; *Buitreraptor*, Novas, et al., 2018 y Gianechini et al., 2018; *Niebla*, Aranciaga Rolando et al., 2021a; *Aucasaurus*, Baiano, 2021). En algunos terópodos grandes (diferentes de los hallados en el Cretácico de Sudamérica; ej., *Wiehenvenator*, Rauhut et al., 2016; *Tyrannosaurus*, Brochu, 2003) esta sección en T es muy pronunciada. Sin embargo, las crestas intercostales se circunscriben al tercio/mitad proximal del eje, mientras que en MMCh-PV-291 se conserva la porción distal. Más aún, en MMCh-PV-291 los extremos distales son aplanados, mientras que en terópodos suelen mantener una sección ovalada.

En ornitópodos no estiracosternos, las costillas en general son cortas, anchas y comprimidas transversalmente en la porción distal, sin una sección proximal en forma de T (ej., *Camptosaurus*, Carpenter y Wilson 2008, y fotos del MS; *Changchunsaurus*, Butler et al 2011; *Draconyx* Wascow y Mateus, 2017, Fig. 11F; *Gasparinisaura*, Cerda y Chinsamy, 2012; *Macrogyphosaurus* y *Mahuidacursor* Cruzado-Caballero et al., 2019, y pers. obs. Fig. 11B; *Talenkauen*, Rozadilla et al., 2019; *Tenontosaurus*, Forster 1990 y fotos de YPM). Hacia *Styracosterna* hay un mayor desarrollo de las crestas intercostales en el tercio proximal (ej., *Bactrosaurus*, Godefroit et al., 1998; *Eolambia*, McDonald et al., 2012, Fig. 11C; *Hypselospinus*, Norman, 2015; Hadrosauroideo basal indet., Main et al., 2015; *Ouranosaurus*, Bertozzo et al., 2017; *Tethyshadros*, Chiarenza et al., 2022; ejemplar YPM VPPU 023255 de Hadrosauridae indet. fotos del YPM), muy marcado ya en algunos Hadrosauridae e Iguanodontidae (ej., *Iguanodon*, Owen, 1854-55, Norman, 1980, y fotos del NHM; *Brighstoneus*, Lokwood et al., 2021; *Brachylophosaurus*, Prieto-Márquez, 2001; *Edmontosaurus*, Lambe 1920, Campione 2015, “*Trachodon*” en Gilmore 1914). En *Styracosterna*, el cuerpo costal más largo y de sección ovalada a comprimida guarda alguna similitud con los de MMCh-PV-291.

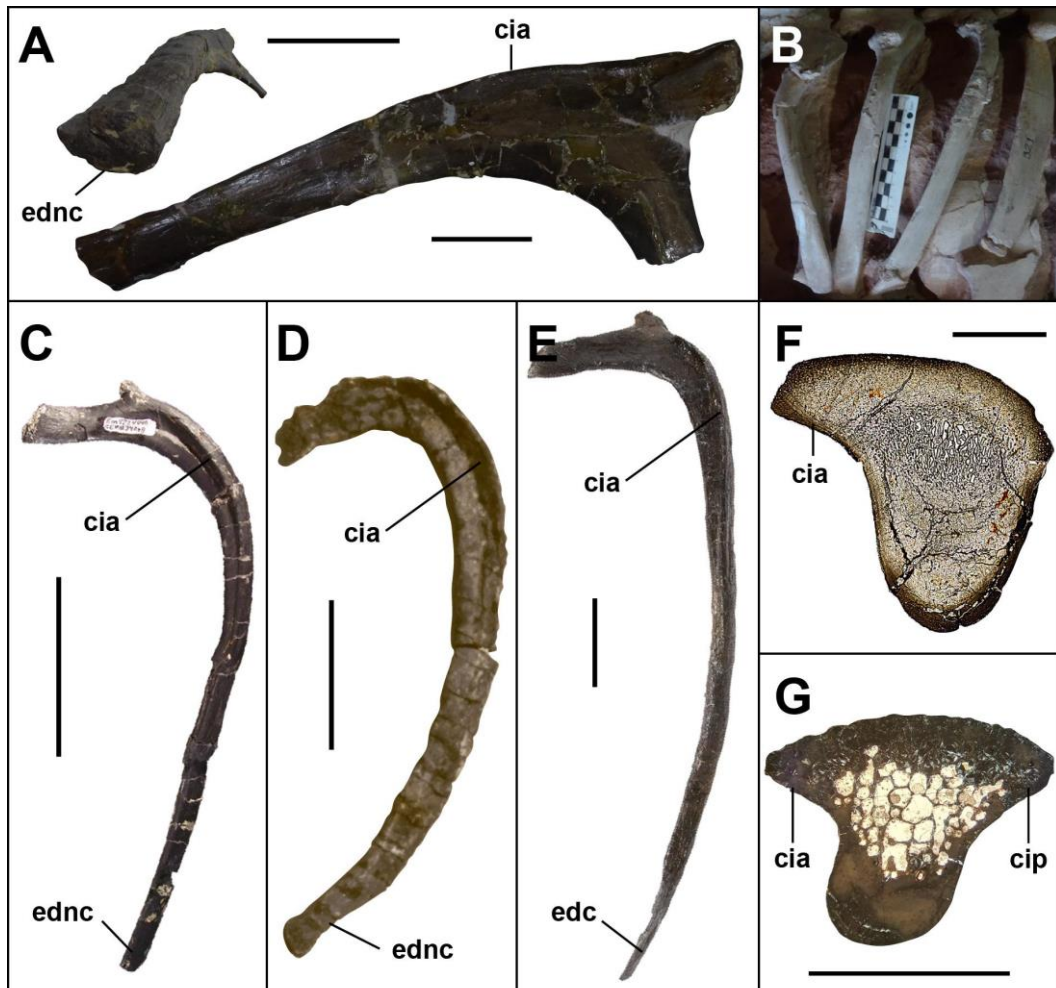


Figura 11: Costillas dorsales, comparaciones. A, *Patagosaurus* MACN-CH-238 en vistas distal oblicua (arriba) y anterior (abajo); B, *Macrogyphosaurus* en vista lateral; C, *Eolambia* en vista anterior (modificado de McDonald et al., 2012); D, *Animantarx* en vista anterior (tomado de las redes sociales de James Kirkland); E, *Stegosaurus* en vista anterior (modificado de Maidment et al., 2015); F, sección transversal proximal “en L” de

costilla de *Draconyx* (modificado de Wascow y Mateus, 2017); G, sección transversal proximal “en T” de costilla de *Jakapil* (Capítulo 4 de esta tesis). Abreviaturas: cia, cresta intercostal anterior; cip, cresta intercostal posterior; edc, extremo distal comprimido; ednc, extremo distal no comprimido. Escalas=0,5 (G), 1 (F) y 10 (A,B,C,D,E) cm.

En los tireóforos se conserva una sección proximal en T ó L en el primer tercio o hasta la mitad del cuerpo costal, pero difieren distalmente (Molnar y Wiffen, 1994; Raven et al., 2020). En tireóforos basales y anquilosaurios (ej. *Ankylosauria* indet., Ōsi et al., 2014a; *Akainacephalus*, Wiersma e Irmis, 2018; *Ankylosaurus*, Carpenter, 2004; *Antarctopelta*, ver Capítulo 6 de esta tesis; *Edmontonia*, Gilmore, 1930; *Emausaurus* Haubold, 1990; *Europelta*, Kirkland et al., 2013; Blows, 2015; *Gastonia*, Kinneer et al., 2016; *Jakapil*, Capítulo 4 de esta tesis; *Polacanthus*, Raven et al., 2020; *Sauropelta*, Ostrom, 1971; *Scelidosaurus*, Norman, 2020b), la porción proximal es en T ó L y distalmente se vuelven varillas de sección subcuadrangular a subovalada (Fig. 11D,G). Por otra parte, en estegosaurios se describe una sección proximal en L ó T (pudiendo alcanzar la mitad del cuerpo costal) que gradúa a una sección ovalada y distalmente comprimida lateromedialmente, sobre todo en las costillas más largas (entre las 5-6 y las 9-11; *Huayangosaurus*, Zhou, 1983; *Kentrosaurus*, Hennig, 1925, modelo 3D del MfN; *Miragaia*, Costa y Mateus, 2019; *Stegosaurus*, Gilmore, 1914 y Maidment et al., 2015, Fig. 11E). La expansión en L/T proximal y la compresión lateromedial distal de los elementos de MMCh-PV-291 es más consistente con una identificación estegosauriana.

Osteodermos

En general conservan sus bordes completos (con excepción de las placas) pero con una pobre preservación de la corteza externa del hueso. Por lo tanto, no es posible identificar estructuras superficiales como surcos o forámenes, característicos de los osteodermos. Las piezas presentan una gran disparidad morfológica, y es posible clasificarlas en (al menos) cinco grupos (placas, espinas de base asimétrica, escudos planos y escudos cónicos y osteodermos irregulares). Salvo que se explicita lo contrario, todos los elementos fueron encontrados aislados, sin relación de proximidad entre ellos.

Placas: descripción

MMCh-PV-253 (Fig. 12A-C) y 266 (Fig. 12D-F) son elementos muy similares. Son placas de contorno romboidal con bordes redondeados, aunque incompletos, y muy delgados. Ambas carecen del ápice. En la superficie lateral presentan una quilla prominente (más pronunciada hacia el ápice) de dirección anteroventral-posterodorsal, y a ambos lados de la misma dos superficies aplanadas. La superficie medial es mayormente aplanada, salvo por una sutil convexidad en la región central hacia la parte anterior, en la porción más basal. Si bien están incompletas ventralmente, la base de ambas piezas no está expandida, por lo que en vista anterior ambas son rectas y relativamente simétricas. En la cara medial de MMCh-PV-253 se preservan una serie de marcas apico-basales poco definidas, mientras que en la cara medial de MMCh-PV 266 se preservan unos pocos surcos de dirección básico-apical bien definidos.

MMCh-PV-293 (Fig. 12J-L) es una placa asociada a la pieza posterior del sacro. La misma es comprimida lateromedialmente y es recta en vista anterior. Presenta un contorno subcuadrangular en vista lateral, un poco más angosta distalmente. La cara lateral conserva un suave ensanchamiento de dirección proximodistal y la cara medial

es aplanada. La base, si bien está un poco rota, no está ensanchada y es aplanada ventralmente. En vista ventral, la base es subovalada y comprimida, sobre todo hacia los bordes anterior y posterior.

MMCh-PV-254 (Fig. 12G-I) tiene un contorno subovalado vertical a circular. Los bordes están parcialmente completos, pero el extremo apical está ausente. Si bien los bordes preservados son delgados, la pieza presenta un gran espesor, aumentando notablemente hacia la región central. La presunta cara lateral presenta una marcada quilla central de dirección basal-apical, más desarrollada en la base y disminuye su tamaño distalmente, desapareciendo en el cuarto distal. A ambos lados de la quilla se extienden dos superficies sutilmente cóncavas a aplanadas. La cara medial es algo convexa a aplanada. La base no está expandida.

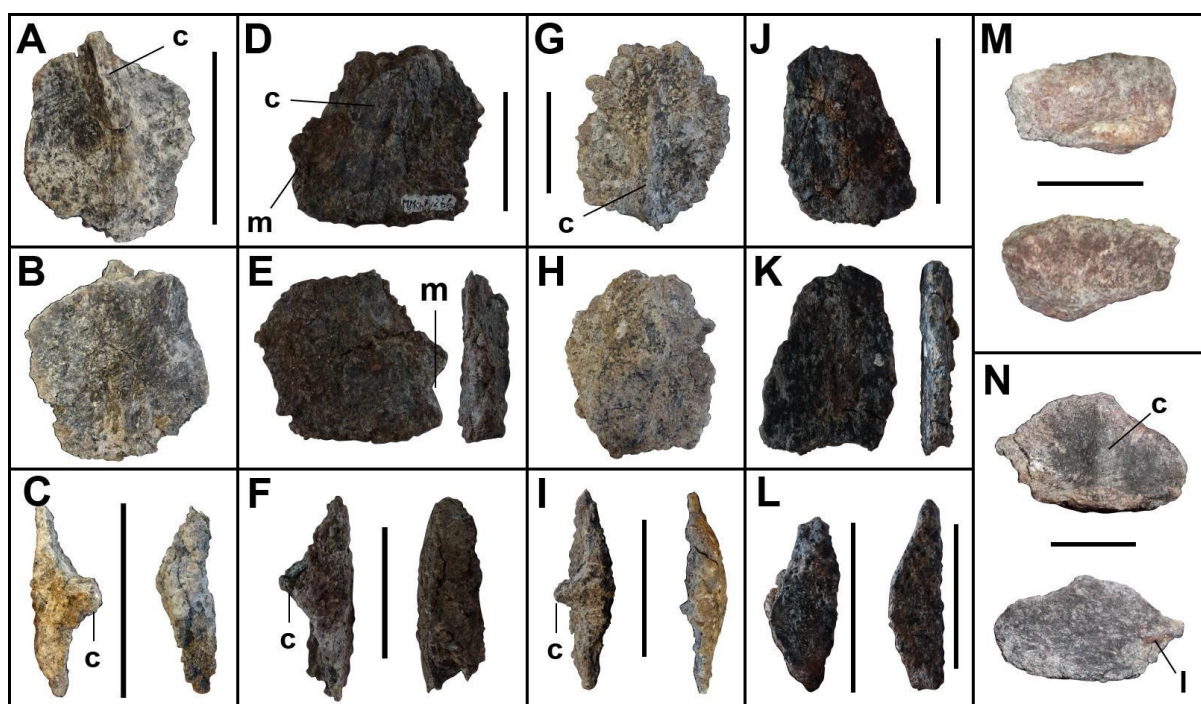


Figura 12. Placas de Bajada Colorada. A-C, MMCh-PV-253; D-F, MMCh-PV-266; G-I, MMCh-PV-254; J-L, MMCh-PV-293; en vistas lateral (A,D,G,J), medial (B,E,H,K), apical (C,F,I,L izquierda) y basal (C,F,I,L derecha); M, MMCh-PV-72-3 en vistas lateral (arriba) y medial (abajo); N, MMCh-PV-72-2 en vistas lateral (arriba) y medial (abajo). Abreviaturas: c, cresta; l, lámina longitudinal; m, muesca. Escalas=10 (A,D,G,J, son las mismas para B,E,H,K), 5 (L) y 2,5 (M,N) cm.

MMCh-PV-72-2 y 72-3 (Fig. 12M,N) son piezas muy pequeñas de contorno romboidal y rectangular respectivamente, aunque todos sus bordes están incompletos. Su geometría impide la orientación de los bordes anterior y posterior. Están comprimidas lateromedialmente pero la base está expandida (en MMCh-PV-72-3 se conserva solo el borde lateral). La cara lateral presenta una cresta central vertical, con regiones deprimidas y aplanadas a ambos lados. Esta cara presenta pequeñas estriaciones que se disponen axialmente, paralelas a la cresta central. La superficie medial es aplanada. En MMCh-PV-72-2, esta superficie presenta las estriaciones en dirección longitudinal y una clara lámina longitudinal presente a lo largo de la mitad ¿posterior? de la pieza. En vista transversal, ambas presentan una ligera inclinación lateral respecto de la base. En

ambos casos, la superficie ventral de la base es aplanada a ligeramente cóncava, y en vista ventral las bases poseen un contorno subelíptico, aunque todos los bordes están incompletos. La superficie externa es lisa, con preservación relativamente completa de la capa más externa de hueso.

Placas: comparaciones

En general, las placas de estegosaurios son elementos muy comprimidos lateromedialmente, y en muchos casos presentan una cresta lateral que recuerda a una espina (Fig. 13A-C,G), similar a lo que ocurre en la placa 6 de *Kentrosaurus*, y en las placas y elementos transicionales de *Huayangosaurus*, *Chungkingosaurus* y *Tuojiangosaurus*, entre otros (Dong et al., 1977, 1983; Zhou, 1984; Maidment y Wei, 2006; Maidment et al., 2006). Sin embargo, a diferencia de la mayoría de estos, MMCh-PV-253, 266 y 293 carecen de una base transversalmente expandida, como también ocurre en MACN-PV-N-85, el material de Stegosauria encontrado en La Amarga.

De forma similar a lo que ocurre en MMCh-PV-253, 266 y 293, algunas placas de estegosaurios (Gilmore, 1914; Zhou, 1984; Blows, 2001b; Hayashi et al., 2012; Saitta, 2014) y “esplacas” de “polacantinos” (splates; Blows, 2015) pueden carecer de una base fuertemente ensanchada. En algunos casos, la porción más ensanchada del osteodermo se ubica por encima de la base. El elemento, muy comprimido distalmente, se ensancha gradualmente en dirección proximal, alcanzando su ancho máximo cerca de la base, pero proximalmente desarrollan una delgada estructura, posiblemente de anclaje a la dermis (Blows, 2015, fig. 7.19; Zhou, 1984, fig. 38, y fotos facilitadas por Maidment). Si bien esta estructura no es idéntica a lo que se observa en los materiales de Bajada Colorada, argumenta en favor de la ausencia de ensanchamiento basal en estos materiales. MMCh-PV-293 recuerda mucho a la placa descrita para *Emausaurus* (Haubold, 1990).

Las bases de placas de algunos estegosaurios presentan otra morfología que recuerda a la de MMCh-PV-250 (ver abajo, *Espinas*), y podría ser parte de la variabilidad que incluya a los elementos MMCh-PV-253 y 266. La placa 6 de *Kentrosaurus* (Fig. 13G) y las placas cervicales de *Miragaia* (Fig. 13B) presentan un ensanchamiento lateral a modo de espina, y una base muy asimétrica proyectada lateralmente, mientras el borde medial de la base se dirige ventralmente, a modo de quilla y continuo con el resto de la placa. Esta morfología es algo más similar a las placas MMCh-PV- 266 y 253 (y la base de MMCh-PV-250) de Bajada Colorada y a las placas de MACN-PV-N-85 de La Amarga. De manera similar a lo que ocurre en las placas de *Miragaia*, tanto el material de Bajada Colorada como el de La Amarga conservan la porción más ancha de la pieza en la región anteroventral, continuada posterodorsalmente con la cresta lateral, y comprimida posteroventralmente en una quilla ventral.

Por otra parte, la morfología de elementos como MMCh-PV 254, MMCh-PV-72-2 y 72-3 continúa siendo problemática. Más allá de la morfología general sugerente de MMCh-PV-254, este elemento presenta características no compatibles con placas de estegosaurios. Es un elemento muy ancho lateromedialmente, voluminoso, y que carece de una base fuerte que lo soporte. En estegosaurios las placas son muy delgadas en casi toda su extensión, y la porción transversal más ancha se encuentra en la base o cerca de ella, dando soporte a todo el elemento. La quilla lateral aparece de forma abrupta en la base, a diferencia de lo que suele ocurrir en estegosaurios (y en los mismos materiales de Bajada Colorada), que es gradual en su morfología. Orientando la pieza de forma horizontal, podría guardar alguna similitud con los osteodermos de

algunos titanosaurios que son relativamente bajos y presentan quilla ventral (ej., el ejemplar MACN-PV RN 233c, obs. pers.; ver también Zurriaguz et al., 2017; ver Morfotipo 2 de D'Emic et al., 2009), aunque son más robustos que MMCh-PV-254 y la quilla es más simétrica. No es posible hacer una asignación precisa de este elemento.

MMCh-PV-72-2 y 72-3 son piezas similares y previamente propuestas como placas de Stegosauria sobre la base de una morfología general similar a algunas placas del grupo (Apesteguía et al., 2015). Sin embargo, algunas características de MMCh-PV-72-2 dificultan su asignación. En primer lugar, en los estegosaurios las placas pequeñas, generalmente de la región cervical, no suelen mostrar crestas laterales, aunque en MMCh-PV-72-2 y 72-3 están mucho menos marcadas que en las otras. Por otra parte, tanto las estriaciones superficiales como la cresta suave de la superficie lateral se disponen longitudinalmente. El crecimiento de los osteodermos en estegosaurios ocurre de manera radial o próximo-distal, con el tejido ontogenéticamente más viejo ubicado distalmente y el más joven en la base, desarrollando fibras óseas simétricas a ambos lados de la placa en el tercio inferior y dispuestas en dirección próximo-apical (de Buffrénil et al. 1986). No se realizó un análisis histológico de la pieza, pero si las estriaciones superficiales del hueso fuesen congruentes con el tipo de crecimiento del mismo, sería contradictorio con la presencia de estrías y estructuras longitudinales en unas de las caras de MMCh-PV-72-2 (Figura 12N, I). La textura y coloración de la superficie ventral de MMCh-PV-72-2 recuerdan a las de superficies rotas de otros elementos colectados de Bajada Colorada, con lo que no es posible descartar que se trate de un fragmento óseo, posiblemente vertebral. MMCh-PV-72-3 es similar a MMCh-PV-72-2 en muchos aspectos, y si bien no presenta ornamentaciones longitudinales en la cara medial, los bordes y base incompletos plantean el mismo problema sobre su asignación.

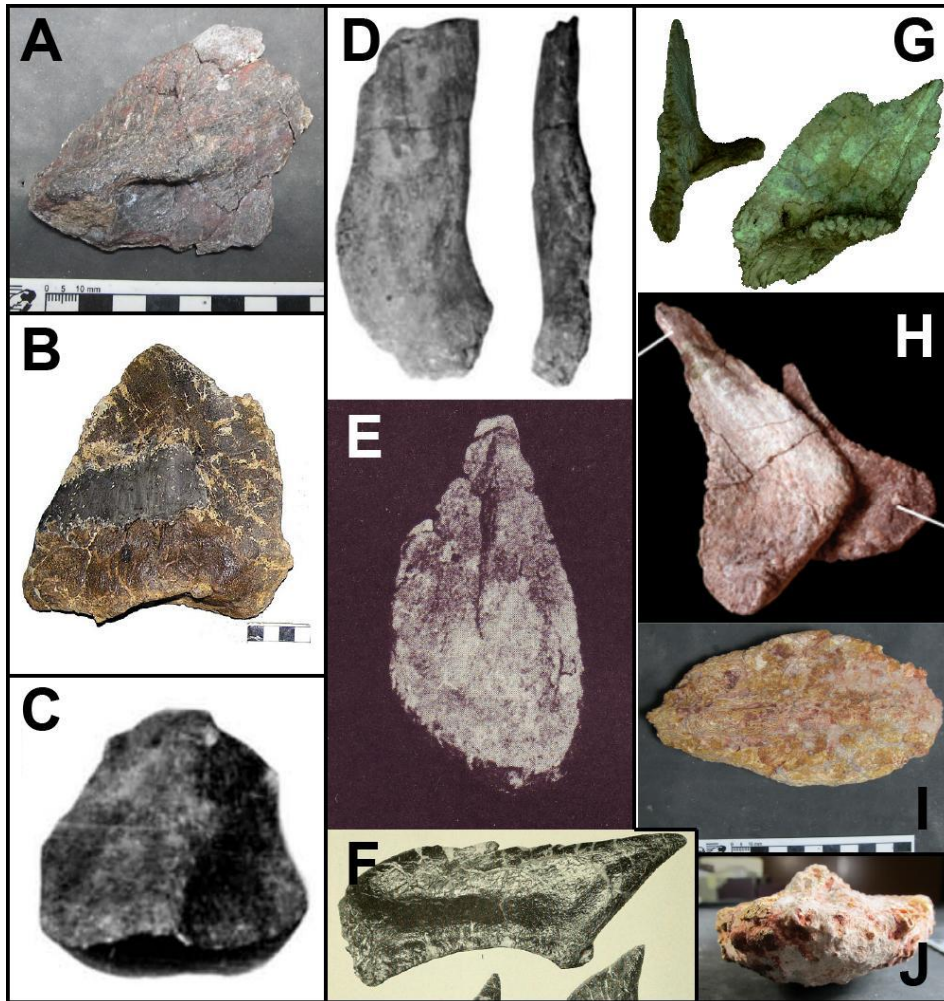


Figura 13. Comparaciones, placas y espinas de otros tireóforos. A) Placa de MACN-PV-N-85 en vista lateral; B) placa cervical de *Miragaia* en vista lateral; C) placa de *Dacentrurus* (modificado de Galton, 1985) en vista lateral; D) espina paraescapular de *Loricatosaurus* en vistas lateral (izquierda) y posterior (derecha) (modificado de Galton, 2016); E) espina de *Huayangosaurus* en vista lateral (modificado de Zhou, 1984); F) espina pectoral de *Edmontonia* (Gilmore, 1930); G) sexta placa/espina de *Kentrosaurus* en vistas anterior (izquierda) y lateral (derecha) (modelo 3D del MfN); H) espinas caudales de *Spinophorosaurus* en vista lateral (modificado de Remes et al., 2009); I,J) osteodermo de Titanosauria (MACN-PV-RN-233) en vistas dorsal (I) y posterior (J). Las imágenes no están a escala.

Espinas: descripción

MMCh-Pv-153 (Fig. 14A-D), MMCh-Pv-227 (Fig. 14E-H) y MMCh-PV-118 (Fig. 14I-L) son espinas (la segunda mucho más pequeña) que carecen de su extremo apical. Las piezas están mayormente comprimidas lateromedialmente. Los bordes anterior y posterior de las espinas son muy agudos y les dan una sección ovalada. En vista lateral, la parte preservada de las espinas presentan morfologías diversas, pero representando una transición gradual entre ellas (ver *Comparaciones y patrones* más abajo), siendo MMCh-Pv-227 de contorno subromboidal, MMCh-PV-118 subtriangular y MMCh-Pv-153 subtriangular más alargada, todas con el ápice desplazado posteriormente respecto de la base. En vista ventral, el contorno de la base es ovalado anteroposteriormente,

aunque en MMCh-PV-118 y MMCh-PV-227 se comprime posteriormente. La base está fuertemente inclinada, por lo que en vista anterior es asimétrica, con el borde lateral más desarrollado (de modo tal que si se orienta la base en dirección horizontal la espina se inclinaría hacia la derecha en vista anterior). Si bien la base es la porción más ancha de las piezas, sus bordes no están proyectados. La superficie basal es ligeramente cóncava (MMCh-PV-227 presenta además un surco longitudinal). En todos los casos, la cara lateral es convexa y la cara medial es aplanada a suavemente convexa. En vista dorsal, MMCh-PV-227 presenta dos superficies de hueso roto separadas por sedimento, lo que sugiere la presencia de dos ápices, siendo el posterior de mayor tamaño. La sección distal rota de MMCh-PV-153 (y probablemente de MMCh-PV-118) muestra un relleno de sedimento, posiblemente relleno de una cavidad vascular central (ver Hayashi et al., 2012) Sin embargo, la preservación del material no permite hacer mayores precisiones.

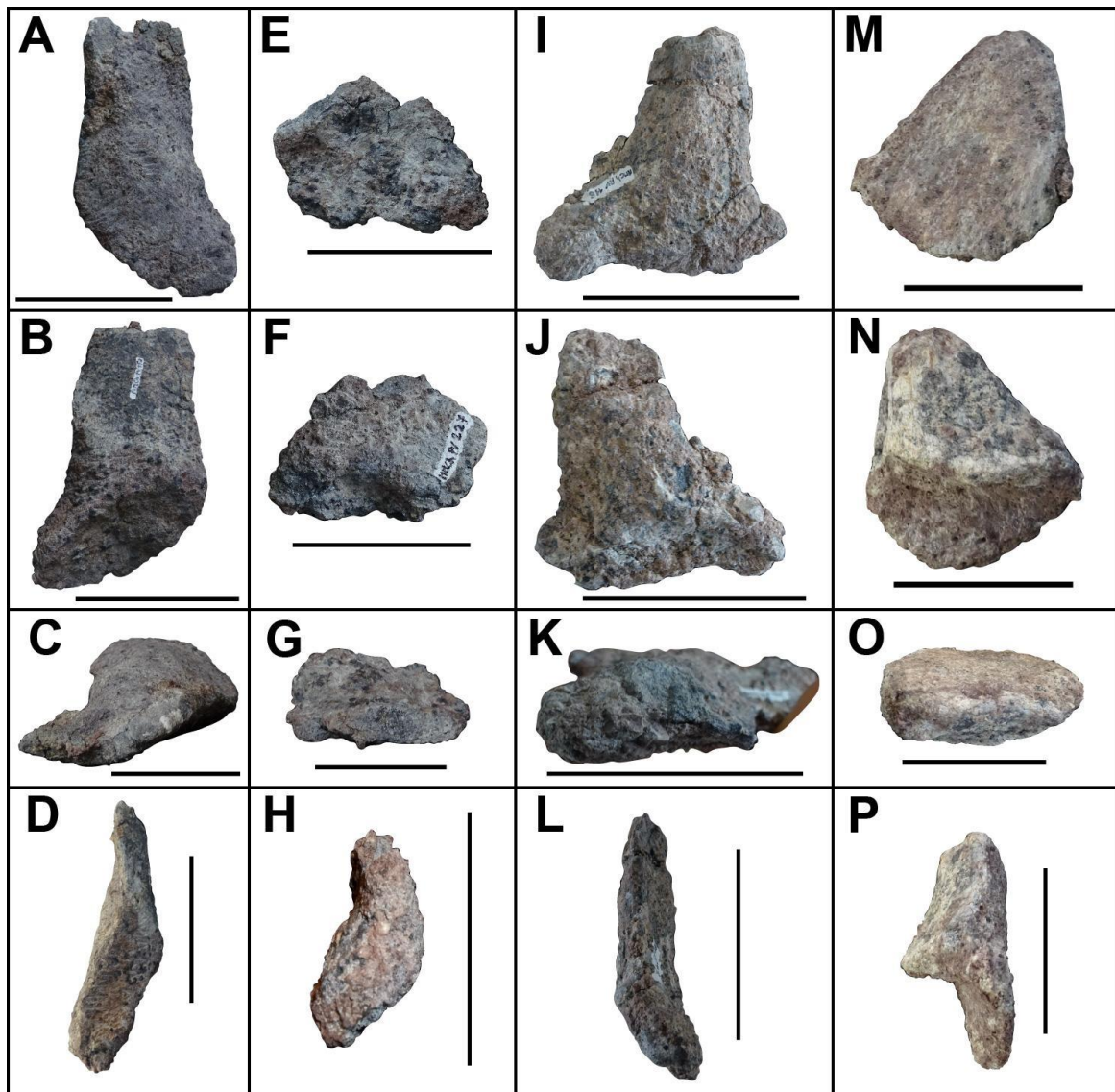


Figura 14. Espinas de Bajada Colorada. A-D, MMCh-PV-153; E-H, MMCh-PV-227; I-L, MMCh-PV-118; M-P, MMCh-PV-250; en vistas lateral (A,E,I,M), medial (B,F,J,N), apical (C,G,K,O) y anterior (D,H,L,P). Escalas=10 cm (A,B,D,I-L) y 5 cm (C,E-H,M-P).

MMCh-PV-250 (Fig. 14M-P) es un elemento piramidal y ligeramente comprimido lateromedialmente. En vista lateral la pieza es triangular asimétrica, con el ápice romo y desplazado posteriormente, y con el borde posterior vertical. La base es fuertemente asimétrica, con el borde medial (izquierdo) muy extendido proximalmente y continuando la pared medial de la pieza, de modo que en vista medial la superficie es plana de forma homogénea, sin una interrupción o corte entre espina y base. Por otra parte, el borde basal lateral es mucho más corto y se dirige lateralmente. Por lo tanto, en vista anterior los bordes lateral y medial de la base forman un ángulo de aproximadamente 90°. En vista lateral, ambos bordes de la base son redondeados. El borde anterior de la pieza no está comprimido. Posteriormente, la pieza presenta una superficie aplanada. En vista anterior, la cara medial es sutilmente convexa a aplanada, la lateral es sutilmente cóncava, y muestran una ligera convergencia hacia el ápice, de modo que la espina es bastante ancha y homogénea, sin el ápice agudo ni la base ensanchada.

Espinas: comparaciones

MMCh-Pv-153 y 118 son espinas de base fuertemente asimétrica. El perfil relativamente bajo y la compresión lateromedial de las espinas recuerdan a los osteodermos de *Huayangosaurus* (Zhou, 1984) y *Tuojiangosaurus* (Dong et al., 1977) más que a las espinas alargadas y cilíndricas de *Kentrosaurus* (Hennig, 1925; Galton, 1982a), *Miragaia* (Costa y Mateus 2019), *Dacentrurus* (Galton, 1985) y *Stegosaurus* (cuyos ejemplares juveniles conservan espinas con un estado más comprimido que en adultos; Galton, 2016; Maidment et al., 2015). Sin embargo, la marcada inclinación de la base en MMCh-PV-153 respecto del plano sagital sugieren que el elemento podría tratarse de una placa paraescapular. De hecho, el perfil del elemento completo recuerda mucho a la espina paraescapular propuesta para *Loricatosaurus* (Galton, 2016; espina caudal para Maidment et al., 2008, aunque cabe mencionar que las caudales presentan una mayor inclinación posterior de la espina respecto del plano de la base, a diferencia de MMCh-Pv-153, cuya inclinación es lateral; Fig. 13D). La misma presenta una base ovalada muy inclinada, pero no tan expandida como ocurre en las espinas paraescapulares de otros estegosaurios, como *Huayangosaurus*, *Gigantspinosauros* o *Kentrosaurus* (Galton, 2016). En dos ejemplares diferentes de *Loricatosaurus*, Galton (2016) identifica dos morfologías y tamaños de espinas no paramediales, posiblemente producto de dimorfismo sexual o variaciones individuales. MMCh-Pv-118 y 227 tienen una morfología similar a MMCh-Pv-153, pero la morfología general y detalles de cada una (ej., bordes anterior y posterior de la espina marcados en MMCh-PV-118 y dos ápices en MMCh-PV-227) sugieren que no se trate de espinas paraescapulares, sino de otro tipo de elemento. En MMCh-PV-227 la base no es tan asimétrica, el tamaño es bastante menor, y presenta dos ápices. Estas características recuerdan a las espinas cervicales distales de algunos anquilosaurios como *Edmontonia* (Gilmore, 1930).

Sin alcanzar el grado extremo de las espinas paraescapulares, tanto placas como espinas (mayormente las segundas) pueden presentar bases fuertemente asimétricas. Esto se ve en la base de MMCh-PV-250, la cual presenta el borde medial dirigido en dirección ventral y el borde lateral proyectado lateralmente, de la misma forma que ocurre en la placa n°6 de *Kentrosaurus* (Galton 1982a; Fig. 13G), las placas cervicales de *Miragaia* (Mateus et al., 2009), y las espinas caudales anteriores de *Stegosaurus sulcatus* (Gilmore, 1914; Galton, 2016), entre otras.

Para identificar espinas de estegosaurios, Galton (2016) utilizó los siguientes caracteres: (1) la base no es profundamente cóncava y presenta bordes redondeados,

(2) carecen de surco longitudinal en las caras lateral o medial, (3) la espina es recta en vistas medial y lateral, (4) ausencia de un surco posterior para la espina siguiente (como en “polacantinos”; también ausente en *Hylaeosaurus*), y la sección transversal presenta una corteza ancha (5) y un canal central (6). Como estos caracteres fueron definidos para las espinas delgadas, el carácter 2 puede no ser considerado, ya que otros tipos de espinas de estegosaurios (ej. placas y espinas de *Huayangosaurus*, *Kentrosaurus*, o las “stocky spikes” de *Stegosaurus*, sensu Galton, 2016) presentan surcos laterales que delimitan una cresta central apico-basal (Fig. 13E). El carácter 3, si bien no afecta la identificación de los elementos de Bajada Colorada, también puede ser desestimado considerando que hay varias espinas delgadas de *Stegosaurus* con una suave curvatura a lo largo de su eje (Galton, 2016, fig. 1G-J). Los caracteres 5 y 6 fueron tomados de Hayashi et al. (2012), quienes testearon estos caracteres en *Stegosaurus* y *Hesperosaurus* (Galton, 2016 los descarta en anquilosaurios). Las espinas identificadas en Bajada Colorada presentan los caracteres 1 (equívoco en 118), 2 (equívoco en 118), 3 (parcialmente por ausencia del ápice en todos los casos), 4. La preservación del material dificulta el reconocimiento de los caracteres 5 y 6, pero el 5 es reconocible en MMCh-PV-293 y el 6 en MMCh-PV-153.

Se conocen también espinas caudales en algunos saurópodos (ej. *Spinophorosaurus* del Jurásico Medio de Níger; Remes et al., 2009; Fig. 13H). Sin embargo, estas se diferencian de las de Bajada Colorada en que presentan una base ensanchada, redondeada y con la cara medial cóncava.

Escudos deprimidos: descripción

MMCh-PV-226 y 291 (Fig. 15A-C) son piezas muy deprimidas y de contorno variable en vista dorsal y diferente preservación. Debido a la ausencia de caracteres que permitan una correcta orientación (ej., un ápice notorio y con inclinación apreciable, base asimétrica lateromedialmente), la misma se deriva de la similitud con osteodermos similares presentes en otros tireóforos (ej. *Gastonia*, ver Gaston et al., 2001). MMCh-PV-226 posee una morfología subovalada en vista dorsal, con los márgenes laterales bastante rectos, y los márgenes anterior y posterior bien redondeados, uno de los cuales (¿anterior?) es ligeramente más angosto que el opuesto. Dorsalmente es ligeramente convexa, con presencia de una cresta baja y muy amplia desplazada hacia uno de los costados (¿medial?). Ventralmente, la pieza está muy mal preservada, es ligeramente cóncava, pero no se observa la capa más externa de hueso. Esto o bien podría deberse a que está ausente, o a la presencia de tejido muy esponjoso o vascularizado en la cara ventral de osteodermos (cuya preparación manual o preservación natural se dificulta). La textura dorsal está alterada superficialmente (posiblemente corrosión, sensu Brett y Baird, 1986) y sólo se preserva en unas pocas zonas (¿medial a la cresta?). No presenta ornamentaciones obvias.

MMCh-PV-291 fue encontrada en cercana asociación (no en articulación, pero casi en contacto) a los fragmentos de costillas dorsales. Esta presenta un contorno general en forma de D en vista dorsal, con un presunto borde medial muy recto y el resto de los bordes redondeados de forma pronunciada en dirección lateral. Dorsalmente presenta una cresta baja pero angosta, más marcada que en MMCh-PV-226. La misma es subparalela al borde recto del escudo (¿medial?, abriéndose ligeramente hacia el ángulo más agudo del mismo en vista dorsal), y está desplazada hacia el borde más redondeado (¿lateral?). Asumiendo que la cresta está ubicada posteriormente como suele ocurrir en los escudos de tireóforos, la sección del osteodermo se ensancha

gradualmente en dirección anterior, con excepción de la porción central más anterior, donde se desarrolla una concavidad ventralmente y el espesor disminuye significativamente. Los bordes internos de esta concavidad están rotos, con lo que la pieza tendría un espesor aún mayor. La superficie del hueso en vista dorsal está mejor preservada que en MMCh-PV-226, y es mayormente liso, aunque preserva algunos surcos. Ventralmente, la textura es muy diferente. Es muy rugoso e irregular, aunque la mala (o ausente) preservación de la capa más externa de hueso no permite una correcta apreciación de ornamentaciones como surcos o forámenes.

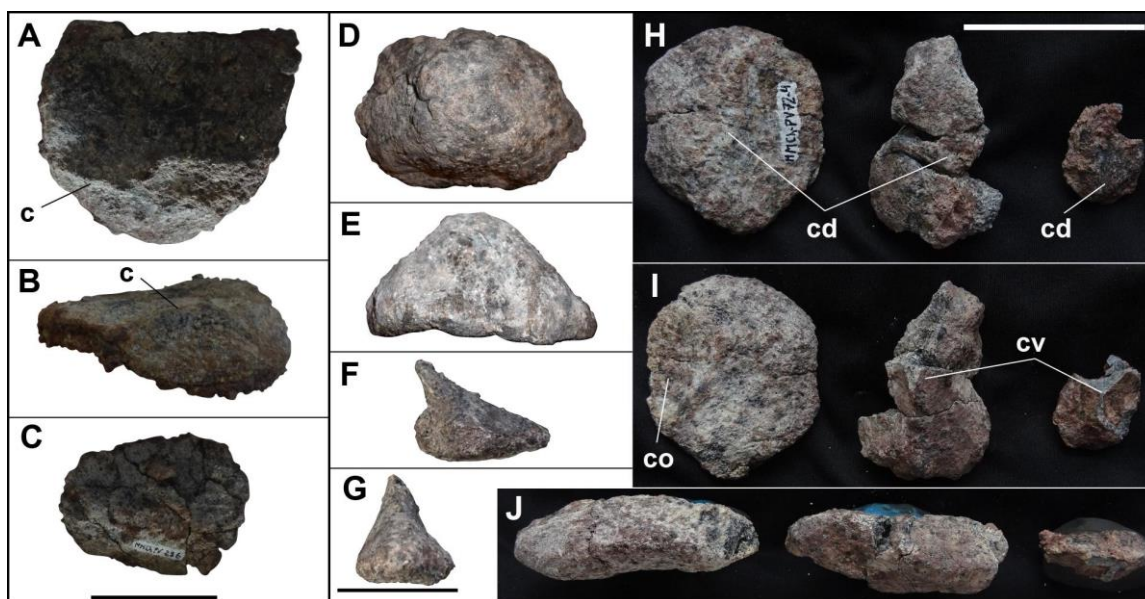


Figura 15. Escudos. A-C) Escudos deprimidos, MMCh-PV-291 en vistas dorsal (A) y lateral (B), y MMCh-PV-226 en vista dorsal (C); D-G) escudos cónicos, MMCh-PV-72-1 en vistas dorsal (D) y lateral (E), y MMCh-PV-249 en vistas lateral (F) y anterior (G); H-J) elementos irregulares, MMCh-72-4, MMCh-PV-251 y MMCh-PV-252 en vistas dorsal (H), ventral (I) y lateral (J). Abreviaturas: c, cresta; cd, cresta dorsal; co, concavidad; cv, cresta ventral. Escalas= 5 cm (escala en C aplica a A-C; G aplica a D-G; H aplica a H-J).

Escudos deprimidos: comparaciones

La presencia de escudos de contorno ovalado o poligonal en vista dorsal está muy extendida entre los tireóforos, principalmente en los tireóforos basales y anquilosaurios. El material de Bajada Colorada tiene la particularidad de carecer de fuertes crestas dorsales en estos escudos, lo que recuerda a los escudos de *Jakapil* (ver Capítulo 4 de esta tesis) y algunos anquilosaurios, como los escudos torácicos de *Gastonia* (Kinneer et al., 2016) y *Gargoyleosaurus* (Kilbourne y Carpenter, 2005), y los escudos mediales de los anillos cervicales de *Panoplosaurus* y *Edmontonia* (Burns, 2015). La falta de bordes que sugieran fusión a otros elementos cervicales en MMCh-PV-291, y asociación de este a costillas dorsales es más consistente con una posición torácica o cercana (ver también la sección “Preservación y rasgos tafonómicos” más arriba). La presencia de escudos torácicos también ha sido documentada en el estegosaurio basal *Huayangosaurus*. Si bien los escudos figurados por Zhou (1984) y Sereno y Dong (1992) no parecerían ser elementos muy deprimidos, no sería raro

encontrarlos siendo que los estegosaurios muestran una amplia diversidad de morfologías de osteodermos (osículos, escudos, placas y espinas de bases y superficies variables).

MMCh-Pv-291 es diferente de las típicas placas costales que se suelen encontrar en algunos ornitisquios. En varios ornitópodos no hadrosauroideos (ej., *Hypsilophodon*, *Macrogyphosaurus*, *Othnielosaurus*, *Parksosaurus*, *Thescelosaurus* y *Talenkauen*) y tireóforos (ej., *Huayangosaurus*, *Scelidosaurus*, *Saichania* y el Ankylosaurinae indeterminado MPC 100/1305) se han descrito placas costales de unos 1-3 mm de espesor, con texturas rugosas (posiblemente formadas por calcificación del cartílago u otro tejido mineralizado), son elementos mayormente altos, dispuestos paralelos al eje de las costillas dorsales anteriores o medias, y asociadas (no fusionadas) a extensas superficies rugosas ubicadas sobre el eje posterior de estas (Maryńska, 1977; Zhou, 1984; Dong, 1990, los llama procesos hamulares; Peng et al., 2005; Maidment et al., 2006; Butler y Galton, 2009; Brown et al., 2011; Norman, 2020b; Park et al., 2021a). En *Ankylosaurus*, *Edmontonia*, *Scolosaurus* y *Talarurus* se identifican estructuras rugosas o crestas en el borde posterior de las costillas que sugieren o bien la inserción de elementos intercostales no calcificados/osificados, o de inserciones musculares costales o de los miembros anteriores (Brown, 1908; Nopcsa, 1928; Gilmore, 1930; Russel, 1940; Maleev, 1956; Penkalski, 2013, 2014).

MMCh-Pv-291 tiene relativamente mayor espesor que las delgadas placas intercostales (10-20 mm, con excepción de los bordes lateral y anterior, que son mucho más delgados), variable por zonas, con bordes bien diferenciados y sin estructuras evidentes de contacto tanto en el escudo como en las costillas, al igual que los otros osteodermos asimétricos aislados. Por otra parte, a diferencia de las placas irregulares y alargadas mencionadas más arriba, MMCh-Pv-291 es más equidimensional, como comúnmente ocurre en los osteodermos de muchos tireóforos (ej. *Gastonia*, Kinneer et al., 2016; *Jakapil*, Capítulo 4 de esta tesis).

Escudos cónicos: descripción

MMCh-PV-72-1 (Fig. 15D,E) presenta una morfología general cónica baja. El ápice es romo y está ligeramente desplazado del centro en vista dorsal (probablemente en dirección posterior). La superficie dorsal es homogénea, sin distinción de bordes anterior y/o posterior. En vista ventral, la base posee un contorno ligeramente hexagonal y alargado anteroposteriormente. Los bordes de la base están formados por al menos 7 u 8 abultamientos redondeados, irregulares y de diferente tamaño. Estos están dispuestos en dos hileras paralelas de 3 abultamientos, uno más grande y triangular en el extremo ¿anterior?, y el extremo ¿posterior? está roto y es difícil identificar los contornos. Ventralmente la base es cóncava y su textura está alterada, posiblemente producto de la corrosión (sensu Brett y Baird, 1986). No hay ornamentaciones obvias.

MMCh-PV-249 (Fig. 15F,G) es un escudo con una pequeña espina o prominencia dorsal (no se trataría de una espina baja ya que la altura no es el doble del ancho de la base según Blows, 2001a, 2015; no se siguió el mismo criterio para MMCh-PV-250 por presentar base de espina estegosauriana). En vista lateral, la pieza es subtriangular asimétrica con el ápice dirigido posteriormente con el borde anterior elevándose gradualmente y el posterior más abrupto. El borde anterior del ápice y los bordes de la base presentan una sección redondeada. El borde posterior de la base está ligeramente comprimido justo bajo la espina. En vista anterior, la pieza es mayormente simétrica y se ensancha en la base (sutilmente más marcada en la mitad

izquierda) aunque sin extensión de los bordes. En vista ventral, la base es ovalada, con el eje mayor de dirección anteroposterior. La base es maciza y la superficie ventral es aplanada. Si bien la superficie dorsal está mejor preservada que en otros elementos, no se observan ornamentaciones. Ventralmente la superficie está ligeramente alterada y no se aprecian ornamentaciones.

Escudos cónicos: comparaciones

MMCh-PV-72-1 recuerda la morfología de algunos osículos cónicos de *Hylaeosaurus* (Blows 2015, fig. 7.40c), aunque es ligeramente más grande. El osículo PV OR 36516 de *Polacanthus* (ver página de la colección del NHM) presenta una morfología y tamaño similares a MMCh-PV-72-1, con base maciza y ápice corto, pero agudo, no redondeado. Un osteodermo similar a MMCh-PV-72-1 ha sido descrito en un titanosaurio pre-Cenomaniano de Mali, aunque este conserva una base aplanada (contrastando con la base cóncava de MMCh-PV-72-1) y se encuentra muy erosionado, dificultando la identificación (O'Leary et al., 2014). Este elemento no entra en ninguna de las categorías de osteodermos propuestas para saurópodos por D'Emic et al. (2009).

Osteodermos cónicos similares a MMCh-PV-249 son comunes en los anquilosaurios (ej., Ostrom, 1970; Maryańska, 1977; Ford, 2000; Carpenter et al., 2011; Kinneer et al., 2016; Murray et al., 2019). Sin embargo, estos suelen presentar el borde anterior (o ambos bordes) resaltados del resto del osteodermo, y no suelen tener una base maciza sino cóncava o hueca. Por otra parte, si bien elementos como MMCh-PV-249 son raros entre los estegosaurios, uno de los escudos torácicos del estegosaurio basal *Huayangosaurus* figurados por Zhou (1984, pl. XII, 3) parece ser un escudo cónico con ápice agudo.

Elementos irregulares: descripción

Este grupo contiene los elementos MMCh-72-4, 251 y 252 (Fig. 15H-J). Estos elementos son muy asimétricos y deprimidos en distinto grado (MMCh-72-4>251>252), de contorno subcuadrangular a hexagonal en vista dorsal, de bordes redondeados y sigmoidales en vista lateral, y presentan dos crestas asimétricas, una a cada lado del plano principal. La cresta dorsal se desarrolla diagonal al eje mayor de las piezas y está desplazada posterolateralmente (orientación inferida por el punto más alto de la cresta). Esta cresta es baja y ancha. La cresta de la cara ventral es un poco más alta y comprimida (en MMCh-PV 251 y 252 es un poco más pronunciada). Esta cresta se ubica en la zona central, y se continúa con uno de los bordes laterales de la pieza, definiendo una concavidad en la cara ventral. Debido a estas crestas asimétricamente dispuestas, la sección transversal de las piezas es romboide. En MMCh-PV-251, la concavidad ventral se ubica en el mismo lateral hacia donde se desplaza la cresta dorsal, mientras que en MMCh-72-4 y 252 se ubica en el lateral opuesto, sugiriendo la ubicación de estas piezas en laterales opuestos del cuerpo. MMCh-PV 252 y 251 son más elongadas que MMCh-PV-72-4. En vista lateral, el borde marginal muestra un perfil sigmoideo en las tres piezas. Externamente, la superficie de MMCh-PV 251 es lisa, sin ornamentaciones. En MMCh-PV 252 es bastante rugosa, aunque sin patrones específicos. Es llamativo en MMCh-PV-72-4 que la concavidad ventral es lisa y coincide con una superficie de tamaño y textura similar (pero aplanada a convexa) en el lado opuesto (dorsal), y que entre ambas forman la porción de menor espesor del elemento. El resto de la pieza es mucho más rugosa y presenta un mayor espesor. Ninguna pieza presenta claros forámenes o surcos propios de osteodermos.

Elementos irregulares: comparaciones

Estos elementos irregulares son diferentes de los osteodermos, no solo de tireóforos, sino también de saurópodos, pseudosuquios, y terópodos (los otros grupos de vertebrados continentales mesozoicos portadores de osteodermos). Por otra parte, son elementos completos (no fragmentos de hueso), y no son homologables a los elementos de formación endocondral, reforzando la idea de una potencial asignación a osteodermos. Uno de los escudos de *Huayangosaurus* (Zhou, 1984) parecería desarrollarse en dos planos de forma similar a estos elementos de Bajada Colorada, pero ni la figura ni la descripción del material permiten hacer tal aseveración (según Maidment et al., 2006 el material está perdido).

Desde su primer asignación a osteodermos de estegosaurios (Apesteguía et al., 2015), uno de los elementos (MMCh-PV-72-4), cuya morfología era muy inusual, resultó ser problemático en cuanto a su interpretación y orientación sobre el cuerpo del animal. Las nuevas piezas del mismo tipo (MMCh-PV-251 y 252) no resuelven la problemática respecto de la identificación y orientación sobre el cuerpo de estos osteodermos, pero sí soportan la identificación de un tipo particular de elementos novedosos previamente no descriptos para un tireóforo.

Osteodermos con crestas dorsal y ventral han sido descriptos en algunos saurópodos titanosaurios cretácicos (ej., Dodson et al., 1998; Molnar, 2011; Vidal et al., 2014). Sin embargo, a diferencia de los elementos irregulares de Bajada Colorada, estos osteodermos son simétricos, con crestas longitudinales, centrales o no, y que no delimitan una concavidad en una de sus caras. Considerando que el titanosaurio *Ninjatitan* ha sido encontrado en Bajada Colorada (Gallina et al., 2021b), en niveles cercanos a la excavación de MMCh-72-4, 251 y 252, no se puede descartar una posible asignación al grupo.

Patrones de distribución de osteodermos en estegosaurios no Stegosaurinae

Entre la mayoría de los osteodermos encontrados en Bajada Colorada puede establecerse una gradualidad en su morfología, similar a lo que ocurre en algunos estegosaurios, como *Kentrosaurus* (Galton, 1982a) y *Huayangosaurus* (Peng et al., 2005). Galton (1982a; ver también Janensch, 1925) y Peng et al. (2005; ver también Zhou, 1984) describen la morfología osteodermo por osteodermo de estos taxones respectivamente, demostrando un cambio transicional entre distintos tipos bien marcados. En *Tuojiangosaurus* hay un patrón similar al de *Huayangosaurus* (Dong et al 1977; 1983). En todos ellos, la región cervical (y hasta el osteodermo 6 en *Kentrosaurus*) y en la parte anterior del tórax predomina una morfología de tipo placa, elementos muy comprimidos lateromedialmente en toda su extensión salvo la base asimétrica y ensanchada. En *Kentrosaurus*, la placa 6 comienza a tener una morfología más similar a una espina en la mitad posterior, donde desarrolla un fuerte ápice, y ventralmente la base se expande lateralmente. Los siguientes elementos (tres en *Kentrosaurus*, seis en *Huayangosaurus*) son más altos y agudos, anchos anteriormente en forma de espina, posteriormente muy comprimidos, y cubren la porción posterior del tórax hasta el sacro. Zhou (1983) destaca esta similitud (ver. Zhou, 1983, fig. 37) y muestra otras, que presentan un “cuello” cercano a la base (Zhou, 1983, fig. 38). En los osteodermos presacros varía en el grado de inclinación de la base. Desde el sacro se dan dos tendencias en ambos taxones. En *Kentrosaurus*, desde el sacro, y a lo largo de la cola, se disponen las espinas “verdaderas”, muy altas y de altura similar entre ellas, de

sección cilíndrica y bases ensanchadas radialmente, con excepción del último par, cuya base es mucho más asimétrica que en el resto y casi no se ensancha. En *Huayangosaurus*, sobre el sacro hay espinas similares a las de *Kentrosaurus*, pero de base ensanchada, y posteriormente decrecen en tamaño y adquieren mayor carácter laminar los bordes anterior y posterior. Al final de la cola se conocen dos pares de espinas cónicas y ligeramente comprimidas lateralmente, que no presentan una base muy ensanchada. Las espinas caudales anteriores de Zhou (1984) son descritas por Maidment et al. (2006) como portadoras de “parte placa/parte espina”, y las señala como similares a las espinas dorsales comprimidas de *Kentrosaurus*, aunque la posición sería diferente (ya que un espécimen de *Huayangosaurus* se encontró articulado según Zhou, 1984).

En el material de Bajada Colorada se puede apreciar una transición morfológica entre elementos que guarda alguna similitud con los de *Kentrosaurus* y *Huayangosaurus*. Tanto MMCh-Pv-253 y 266, como las placas del material de La Amarga (MACN-PV-N-85), presentan una clara morfología placoide. Son elementos muy comprimidos lateromedialmente, y presentan una cresta lateral que recuerda a una espina, similar a lo que ocurre en los osteodermos de la región anterior del tórax de *Kentrosaurus*, *Huayangosaurus*, *Chungkingosaurus*, *Tuojiangosaurus* y *Miragaia*, entre otros (Dong et al., 1977, 1983; Galton, 1982a; Zhou, 1984; Maidment y Wei, 2006; Maidment et al., 2006; Mateus et al., 2009). Sin embargo, la ausencia de una base ensanchada, y el borde medial de la base vertical y continuado con el resto de la placa, asemeja los elementos de Bajada Colorada y La Amarga a lo que se ve en las placas cervicales de *Miragaia* (Mateus et al., 2009) y la sexta placa de *Kentrosaurus* (Galton, 1982a).

En el elemento MMCh-Pv-118, la sección es un poco menos comprimida, hay un ensanchamiento general de la pieza respecto de las placas, y la morfología más triangular se asemeja más a una espina. A su vez, la base es mucho más asimétrica, inclinada hacia un lateral. Este podría ser un elemento de transición como los osteodermos 7-9 de *Kentrosaurus* (Galton, 1982a) y los osteodermos triangulares dorsales y caudales anteriores de *Huayangosaurus*, *Chungkingosaurus* y *Tuojiangosaurus* (Dong et al., 1977, 1983; Zhou 84; Maidment y Wei, 2006; Maidment et al., 2006). La pieza MMCh-Pv-153 presenta una morfología más alta que la MMCh-Pv-118, recordando más a una espina, y tiene una sección anteroposterior similar. La base se mantiene muy asimétrica. Si bien este último elemento recuerda más a la base de algunas espinas paraescapulares (ej., *Loricatosaurus*, Galton 2016, fig. 6A-G) que a las grandes espinas de bases ensanchadas de la cola de *Kentrosaurus*, no se puede descartar una ubicación caudal distal de la misma (como las de *Huayangosaurus* o la misma espina paraescapular de *Loricatosaurus* que Maidment et al., 2008 reasignan a caudal). El elemento MMCh-Pv-250 se sale de la transición propuesta ya que, la base recuerda mucho a la placa 6 de *Kentrosaurus*, pero el resto del osteoderma presenta una morfología cónica ancha diferente de las placas.

En cuanto a los elementos irregulares, faltaría más información de otros tireóforos para definir si se trata de elementos compartidos con otro grupo/taxón o si son característicos del material de Bajada Colorada. Así como ocurre con los escudos cónicos y escudos bajos, que son elementos con una distribución amplia dentro de Thyreophora. Específicamente en Stegosauria, sólo han sido descritos o mencionados (y mal figurados) en la región torácica de *Huayangosaurus* (Zhou, 1984), ubicación que se estima para MMCh-PV-291. Por lo tanto, gran parte de los osteodermos de Bajada

Colorada (y La Amarga) son consistentes con los patrones generales observados en los estegosaurios basales.

DISCUSIÓN

Morfometría e identificación de los elementos sacros

El análisis de información anatómica, morfogeométrica y filogenética suele utilizarse como fuentes independientes de información en algunos estudios taxonómicos (ej., Zhang et al., 2020). Si bien la escasez del material estudiado no permitió la realización de análisis filogenéticos, teniendo en cuenta tanto la información anatómica como morfogeométrica, es parsimonioso considerar una asignación a Stegosauria para MMCh-PV-293 y 294. Si bien los análisis morfogeométricos recuperan una conformación de los elementos sacros entre estegosaurios y diplodocoideos, las conformaciones más cercanas han sido de estegosaurios. En ambos grupos, y en el material de Bajada Colorada, las costillas sacras presentan un grado relativo de extensión lateral respecto de lo que ocurre en los grupos bípedos (terópodos y ornitópodos), sin llegar al extremo que se ve en los anquilosaurios. Las mismas también nacen relativamente bajas en su respectivo cuerpo vertebral (los cuales son deprimidos), y se dirigen lateralmente y sub paralelas al plano horizontal. De esta forma, es posible descartar a los diplodocoideos, donde las costillas suelen ubicarse altas en los cuerpos vertebrales y se dirigen lateroventralmente (aunque estas características muestran algún grado de variación dentro del grupo). Estas características complementadas con la morfología de las costillas dorsales, su asociación a un osteodermo, y la gran diversidad de osteodermos con forma de placas o espinas, permiten realizar una asignación de los materiales a Stegosauria con bastante confianza. En el futuro, la utilización de un gran número de hitos y semi-hitos de contorno sobre todo el elemento (ej. morfometría 3D en elementos apendiculares de saurópodos de España han permitido analizar las variaciones de forma en determinadas estructuras y hacer algunas aproximaciones filogenéticas; Páramo et al., 2020) podría arrojar resultados más precisos para el material de Bajada Colorada.

Si bien los resultados del análisis de componentes principales no fue determinante en esta asignación, es importante mencionar que puede haber sesgos producto de las figuras utilizadas. Dada la imposibilidad fáctica de poder viajar para ver en mano todos los materiales utilizados y fotografiarlos en la posición considerada adecuada, se recurrió a la literatura. Allí, las figuras y/o esquemas no siempre son los mejores. En sauropódos, su gran tamaño hace difícil la manipulación y, por lo tanto, su representación o figuración en la literatura podría explicar el amplio morfoespacio representado por el grupo. Fotografiarlos ventralmente es complicado, o riesgoso para el material, con lo que no abundan fotografías, y los esquemas muchas veces pueden alterar las relaciones espaciales y perspectivas. Un ejemplo de ello es el ejemplar Dipl2 que, si bien se ubica a la izquierda en ambos morfoespacios al igual que Dipl1 (Figs. 6 y 7), lo cual es consistente con un sacro más delgado para *Diplodocus* respecto de otros diplodocoideos, en ambos casos está exageradamente corrido a la izquierda, ingresando en la elipse de confianza de Theropoda para la parte anterior y muy próximo a la de Ornithopoda para la posterior. Sin embargo, la información morfogeométrica de los diferentes grupos es consistente con las descripciones anatómicas, con lo que posiblemente se hayan anulado o reducido los sesgos de las respectivas figuras, y soportando así una asignación estegosauriana para el material de Bajada Colorada.

Buscando alguna aproximación filogenética del material de Bajada Colorada, puede mencionarse que el carácter 94 de Raven y Maidment (2017), definido como “Ilio–sacral block: Posterior sacral rib angled laterally (0); posterolaterally (1)”, aparece como sinapomorfía del grupo que comprende a *Kentrosaurus* y *Stegosaurus*. De esta forma, la dirección lateral de la última costilla sacra en el material de bajada podría estar sugiriendo que se trate de un miembro de estegosaurio externo a la familia Stegosauridae. Por otra parte, la evidencia que proviene de los osteodermos es contradictoria. Mientras algunas características de las placas recuerdan a las de los Stegosauridae *Miragaia* o *Kentrosaurus* (al igual que los materiales de La Amarga también propuestos como un posible Stegosauridae; Pereda-Suberbiola et al., 2013; Riguetti, 2017a,b), otras comparten rasgos con los del Huayangosauridae *Huayangosaurus*. Esta ambigüedad es esperable para el escaso material disponible, aunque también podría ser consistente con el tipo de tireóforos encontrados en Sudamérica (como *Isaberrysaura* o *Jakapil*), donde parecería haber especímenes pertenecientes a linajes aún poco conocidos. De todas formas, no solo ambos materiales son sumamente incompletos y es difícil una aproximación precisa, sino que además la sistemática fina de los estegosaurios aún está en discusión (Maidment et al., 2020; Raven et al., 2021).

Estegosaurios sudamericanos

Los materiales de estegosaurios del Cretácico Inferior de Argentina (La Amarga y Bajada Colorada), no solo refuerzan la presencia del clado en Sudamérica, sino también la idea de la existencia de linajes particulares de tireóforos en la región (ver también Capítulo 7 de esta tesis). El material de Bajada Colorada presenta en sus osteodermos una mixtura de características presentes en estegosaurios basales y derivados. Particularmente la diversidad de osteodermos es compatible con la presente en estegosaurios del Jurásico Medio y Superior. La morfología de la espina MMCh-PV-153 recuerda mucho a la de la espina paraescapular de *Loricatosaurus*, del Jurásico Medio de Inglaterra y Francia, de afinidades problemáticas entre Stegosaurinae (Maidment et al., 2020) y Stegosauridae basal emparentado a *Chungkingosaurus* de China (Rauhut et al., 2020). Por otra parte, la morfología de las placas recuerda a la de algunos Stegosauridae como *Kentrosaurus* (Stegosauridae basal) y *Miragaia* (Dacentrurinae), y la presencia de escudos laterales ha sido documentada hasta ahora solo en el Stegosauria basal *Huayangosaurus*. La conformación de los elementos sacros fue recuperada como más similar a las de *Huayangosaurus* (la porción anterior) y *Stegosaurus* (la porción posterior). Por lo tanto, es difícil aproximar la identificación de los materiales de Bajada Colorada a algún grupo conocido de estegosaurios.

De la misma manera, el material publicado de Stegosauria colectado de la Formación La Amarga (Barremiano-Aptiano) es muy escaso y presenta algunos problemas de afinidad. Las vértebras cervicales halladas en La Amarga han sido comparadas con las de *Kentrosaurus*, *Dacentrurus* y *Stegosaurus*, guardando bastante semejanza (Pereda-Suberbiola et al., 2013). Estas vértebras tienen unos 5-6 cm de ancho, similar a las de *Kentrosaurus*, lo que sugiere una longitud corporal de unos 4-5 m para el ejemplar de La Amarga. Por otra parte, los elementos sacros de Bajada Colorada tienen anchos intermedios entre los de *Kentrosaurus* y los del holotipo de *S. stenops* (Gilmore, 1914; Paul, 2010), que se estima en 6,5 m, con lo que se esperaría una longitud corporal de unos 5-6 m para los ejemplares MMCh-PV-293 y 294. Lamentablemente no hay superposición de material no dérmico entre los de La Amarga

y Bajada Colorada como para evaluar similitudes en una potencial fauna de estegosaurios de Norpatagonia. En cuanto a los elementos de la armadura dérmica, las placas de La Amarga y Bajada Colorada guardan una cierta similitud entre ellas y con las placas cervicales de *Miragaia*. Esto también contrasta con la similitud de otros elementos dérmicos de Bajada Colorada con estegosaurios más basales de China (no se conocen espinas de La Amarga). Estas similitudes y diferencias morfológicas entre los materiales de Bajada Colorada y La Amarga, considerando también las diferencias estratigráficas significativas (Bajada Colorada, Berriasiano-Valanginiano; La Amarga, Barremiano-Aptiano), hacen necesario el hallazgo de más material para ser concluyentes respecto de las tendencias anatómicas de las faunas de tireóforos del Cretácico Inferior de Norpatagonia.

En este contexto, la mixtura de características novedosas y ya conocidas en otros estegosaurios dificulta una aproximación filogenética de los escasos materiales de Sudamérica. Lo que sí es posible asegurar es que, desde sus inicios y durante todo el biocrón del grupo, los estegosaurios estuvieron representados en la región (ver también Apesteguía, 2002; Leanza et al., 2004). Los registros de estegosaurios más antiguos conocidos para Sudamérica y el mundo pertenecen a la especie *Isaberrysaura mollensis* (originalmente considerado un Neornithischia, pero hoy aceptado como un Stegosauria en varios trabajos; Salgado et al., 2017; Han et al., 2017; Maidment et al., 2020) de la Formación Los Molles (Jurásico Medio de Neuquén) y una posible huella asignada al icnogénero *Deltapodus* (propuesto como producido por estegosaurios) de la Formación Lajas (Jurásico Medio de Neuquén; Pazos et al., 2019). Este material se complementa con la presencia de un húmero parcial del Jurásico Superior de la Formación Cañadón Calcáreo de Chubut, y de los ya mencionados materiales parciales de estegosaurios del Cretácico Inferior de La Amarga y Bajada Colorada. Por lo tanto, el biocrón conocido para los estegosaurios (Jurásico Medio-Cretácico Temprano) estaría representado en rocas de la Argentina. Además, la presencia de un tireóforo basal del Cretácico Superior de la Formación Candeleros (*Jakapil*, ver Capítulo 4 de esta tesis) y de *Stegouros* del Cretácico Superior de Chile (Soto-Acuña et al., 2021), sugieren que no solo los estegosaurios, sino los tireóforos como grupo evolucionaron en Sudamérica con formas locales desde el origen del grupo en el Jurásico Inferior.

En un contexto más amplio, los restos de estegosaurios de Gondwana son muy escasos, conociéndose solo cuatro especies, *Adratiklit*, *Isaberrysaura*, *Kentrosaurus* y *Paranthodon*, tres de ellas representadas por muy pocos elementos, y algunos materiales problemáticos (ej. "*Dravidosaurus*"; Maidment et al., 2008, 2020). *Adratiklit* es un estegosaurio del Jurásico Medio de Marruecos, pero cercanamente emparentado con los Dacentrurinae del Jurásico Superior medio y alto de Europa. De la misma manera, *Loricatosaurus* del Jurásico Medio de Europa está cercanamente emparentado a *Stegosaurus* del Jurásico Superior de Norteamérica. Por lo tanto, dos de los taxones más antiguos serían formas derivadas (Maidment et al., 2020). Aún es necesario refinar los análisis filogenéticos de los estegosaurios para comprender el origen de los mismos y las implicancias de los materiales de Gondwana. Las características novedosas de los materiales de Bajada Colorada (morfología del sacro particular y osteodermos similares a formas basales y derivadas) y de taxones como *Isaberrysaura* (estegosaurio más antiguo con muchas similitudes con los Neornithischia) y *Paranthodon* (único estegosaurio con paladar secundario) muestran que los estegosaurios de Gondwana están conformados por nuevas formas aún poco conocidas.

La comunidad fósil de Bajada Colorada

El análisis tafonómico en el sitio y los fósiles sugiere que la asociación fósil del Cretácico Inferior de la Formación Bajada Colorada en el sitio principal de excavación en las márgenes del Río Limay es autóctona a paraúctona, por el momento representada por pocos ejemplares de diversos grupos de dinosaurios. La similitud de su composición faunística con la de otras formaciones jurásicas y cretácicas ha sido previamente discutida por varios autores (Canale et al., 2017; Gallina et al., 2021a,b; y referencias allí citadas). Las formaciones jurásicas de Morrison (Kimmeridgiano-Tithoniano de Norteamérica), Tendaguru (Kimmeridgiano-Tithoniano de Tanzania), Lourinhã-Alcobaça (Kimmeridgiano-Tithoniano de Portugal) y posiblemente la Formación Guará-Batoví (Kimmeridgiano-Tithoniano de Brasil) guardan una gran similitud en cuanto al contenido de dinosaurios en su fauna y reflejan una distribución extensa de varios grupos durante el Jurásico Superior, incluyendo Diplodocidae, Macronaria no Titanosauria, Megalosauridae, Ceratosauridae, Stegosauridae, entre otros (Mateus 2006; Canale et al., 2017; Francischini et al., 2018; Gallina et al., 2021a,b). alguna diferencia entre las faunas de Laurasia y las de Gondwana podría establecerse en la mayor proporción de celurosaurios en Laurasia y abelisaurios más abundantes en Gondwana, aunque con algún registro en Europa (Rauhut et al., 2011). De hecho, Europa fue una potencial vía de conexión entre Gondwana y Laurasia durante el Jurásico Tardío (Francischini et al., 2018). En Sudamérica, la Formación Cañadón Calcáreo (Jurásico Superior de la Patagonia Central) comparte algunos componentes de esta fauna jurásica, principalmente en cuanto al contenido de saurópodos (Gallina et al., 2021b). Un contenido de dinosaurios similar ha sido descrito en las cretácicas Formación Mulichinco (Valanginiano) de Argentina y Formación Kirkwood (Berriasiano-Valanginiano) de Sudáfrica. En la Formación Kirkwood se han encontrado restos de tetanuros basales, dicraeosáuridos, braquiosáuridos, un estegosáurido y un posible diplodócido, mientras que Mulichinco preserva saurópodos dicraeosáuridos y diplodócidos.

De este modo, si bien hasta ahora solo se había discutido su contenido de dinosaurios saurisquios (Canale et al., 2017; Gallina et al., 2021b), la presencia de estegosaurios en la cretácica Formación Bajada Colorada refuerza las similitudes con las formaciones mencionadas tanto para el Jurásico Superior como para el Cretácico Inferior, como la Formación Kirkwood, de donde se conoce el estegosáurido *Paranthodon*. Por lo tanto, las formaciones Bajada Colorada, Mulichinco y Kirkwood representarían faunas transicionales incluyendo formas típicamente jurásicas, y destacando la declinación de varios grupos como los Stegosauridae, Diplodocidae, Dicraeosauridae y Megalosauridae, y la aparición de los nuevos grupos que se diversificaron durante el Cretácico (ej. Titanosauria y Abelisauridae; Gallina et al., 2021b). Estas faunas del Cretácico Inferior, pero con un fuerte componente jurásico, han sido llamadas como relictuales de Pangea o “Late Pangean” por Leanza et al. (2004) para la asociación “Amargana” de tetrápodos fósiles (Barremiano-Aptiano temprano), y por Gallina et al. (2021a) para la asociación “Bajadense” (Berriasiano-Hauteriviano temprano).

Esta transición de faunas jurásicas a cretácicas se ve representada, entre otros patrones, por la disminución de la abundancia de los estegosaurios a nivel global. Los registros no sudamericanos de estegosaurios del Cretácico Inferior proceden de la porción superior de la Formación Kirkwood (Berriasiano-Valanginiano; la especie *Paranthodon africanus*) de Sudáfrica, de la Arenisca de Potton (Cretácico Inferior;

“*Craterosaurus pottonensis*”) de Reino Unido, de la Formación Loe-ein (Jurásico Superior-Cretácico Inferior; la especie “*Monkonosaurus lawulacus*”), de la Formación Lianmuging (Valanginiano-Albiano de Xingjian; *Wuerhosaurus homheni*) y la Formación Ejinhoru (Cretácico Inferior de Mongolia Interior; referido a *Wuerhosaurus homheni*) de China, y de la Formación Dzunbain (Aptiano-Albiano; la especie *Mongolostegus exspectabilis*) de Mongolia, además de algunos materiales problemáticos de España (Maidment et al., 2008; Tumanova y Alifanov, 2018). La presencia de escaso material de estegosaurios anatómica y sistemáticamente disímiles en regiones tan distantes del mundo podría sugerir una lenta extinción del grupo probablemente por factores comunes, globales. Si bien se ha propuesto varias veces una extinción global de algunos linajes en el límite Jurásico-Cretácico por causas relacionadas a la competencia por recursos o a la transmisión de enfermedades (ej., Bakker, 1998), el registro fósil es aún incompleto en varias regiones como para asegurarlo (ej., Foster, 2020). Sin embargo, tanto Sudamérica como Sudáfrica muestran una gradual transición faunística (Gallina et al., 2021a,b). Por el momento, las causas asociadas a la declinación de los estegosaurios (y otros linajes ej., Diplodocidae) son desconocidas.

CAPÍTULO 4

ANATOMÍA ÓSEA DEL NUEVO TIREÓFORO *JAKAPIL KANIUKURA* DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE ARGENTINA QUE DESAFÍA LA VISIÓN TRADICIONAL DEL GRUPO EN SUDAMÉRICA

Los resultados de este capítulo fueron publicados por el tesista (ver Rigueti et al., 2022a).

INTRODUCCIÓN

Si bien la mayoría de los tireóforos se agrupan dentro de Euryopoda (Ankylosauria + Stegosauria), los primeros tireóforos, de los cuales se conocen unas pocas especies (algunas bastante completas), tradicionalmente se recuperan en los análisis filogenéticos como tireóforos no eurípodos, más conocidos como “basales” (Serenó, 1986; Maidment et al., 2008; Arbour y Currie, 2016). Alternativamente, nuevos estudios sugieren una posición de estos más emparentados a los anquilosaurios, como anquilosauromorfos no anquilosaurios (Norman, 2020; también sugerido por Carpenter, 2001 y Wiersma e Irmis, 2018). Las formas más representativas son *Scutellosaurus*, *Emausaurus* y *Scelidosaurus*, del Jurásico Inferior de Estados Unidos, Alemania e Inglaterra, respectivamente.

A lo largo de la evolución de los tireóforos (y de los grandes grupos de ornitisquios), uno de los patrones más claros es la tendencia al crecimiento en el tamaño corporal, y hacia un posiblemente asociado cuadrupedismo (Maidment y Barrett, 2012; Maidment et al., 2012). Los primeros tireóforos (especialmente *Scutellosaurus*) y ornitisquios basales (como *Lesothosaurus* y *Laquintasaura*, cuya incorporación dentro de Thyreophora es aún motivo de debate) eran formas pequeñas y con un estilo de vida probablemente activo y de andar bípedo (Breedon et al., 2021). Formas como *Scelidosaurus*, de mayor tamaño y algo más robustas, presentan modificaciones estructurales en su esqueleto que sugieren una transición en los modos de andar y se las reconoce como cuadrúpedos facultativos (Maidment y Barrett, 2014; Norman, 2020). Finalmente, los eurípodos son formas generalmente de mayor tamaño, aunque de robustez y tamaño variables, mayormente aceptados como cuadrúpedos obligados (Maidment et al., 2012; Maidment y Barrett, 2014).

Como se mencionó en capítulos anteriores, el registro fósil de los tireóforos en Sudamérica (y en los otros continentes gondwánicos) es muy escaso, y su identificación y estudio han sido problemáticos a través del tiempo (Pereda-Suberbiola et al., 2015). Más problemático aún es el hecho de que estos pocos registros no solo pertenecen a especímenes mayormente incompletos y dispersos, sino que además hasta ahora solo han sido reconocidos materiales de anquilosaurios y estegosaurios, y jamás se ha hecho mención de un tireóforo no eurípodo en Sudamérica. Tan sólo un material de tireóforo del Jurásico Medio de Níger y posiblemente emparentado a *Scelidosaurus* ha sido dado a conocer en dos resúmenes en congresos, pero no hay una descripción ni figuras detalladas del mismo (Ridgwell y Sereno, 2010; Ridgwell, 2011). Restos del Jurásico Inferior de India han sido asignados previamente a posibles tireóforos basales, pero es probable que pertenezcan a anquilosaurios (Pereda-Suberbiola et al., 2015; Galton, 2019; y referencias allí citadas).

En este capítulo se presenta la descripción anatómica de los restos óseos de una nueva especie de tireóforo no eurípodo (o “basal”) del Cretácico Superior de Sudamérica. Este nuevo registro provee nueva información sobre la estructura de las comunidades del Cretácico Superior temprano de Norpatagonia y el rol del pobremente conocido componente ornitisquio. Además, este espécimen aporta información sobre la diversificación y distribución temprana de este grupo cosmopolita.

En este capítulo se buscará cumplir con los objetivos específicos:

- *Objetivo específico 2:* analizar los restos óseos de especímenes publicados de las colecciones nacionales y del exterior para aumentar el conocimiento anatómico de los tireóforos del hemisferio sur.
- *Objetivo específico 4:* establecer relaciones de parentesco entre los taxones de Thyreophora de Gondwana mediante un análisis cladístico lo más inclusivo posible.
- *Objetivo específico 5:* contrastar resultados filogenéticos con las evidencias paleogeográficas utilizando metodologías filogenéticas de análisis biogeográficos.

Hipótesis: la información vertida en este capítulo se utilizará para testear las hipótesis:

H3: El nuevo ejemplar del Cretácico Superior de Argentina es asignable a Thyreophora.

H4: Los tireóforos del Cretácico Superior sudamericano y antártico constituyen un clado monofilético dentro de Nodosauridae.

Historia del hallazgo

Si bien la búsqueda de nuevos materiales en el campo y en las colecciones de museos nacionales eran objetivos claves para el desarrollo de esta tesis, el descubrimiento de *Jakapil* fue realizado con la tesis ya iniciada por lo que suma a los aportes del presente trabajo y representa algo sin precedentes tanto como el registro de un tireóforo basal en la región, como por la antigüedad del mismo. El material fue recolectado a lo largo de varias campañas desde 2012 y durante casi diez años en la localidad fosilífera de Cerro Policía en el Área Paleontológica de La Buitrera, Provincia de Río Negro. Los primeros restos sólo constaron de dos osteodermos aislados. Posteriormente, en la campaña de 2014 se colectó una gran cantidad de material, pero la escasez de elementos diagnósticos no permitió una asignación precisa. Es más, la abundancia de osteodermos en el material sugirió la posibilidad de que se tratase de un nuevo ejemplar de un cocodrilo de escudos extraños, considerando que en la zona se habían encontrado un gran número de ejemplares del notosúquio *Araripesuchus buitreaensis* (Pol y Apesteguía, 2005). En las sucesivas campañas de 2016, 2020 y 2022, y ya en el marco de la presente tesis, se colectaron varios materiales nuevos. La totalidad de los materiales provienen de dos sitios en Cerro Policía, cuyos nombres informales son “Jofra” y el recientemente bautizado “Loma del anquilo”. En ambos sitios, los ejemplares se encontraron aislados y muestran una disgregación diferente de la articulación conservada en la mayoría de los materiales del Área Paleontológica de La Buitrera (ver “*Comentarios tafonómicos*” más abajo). En 2019, durante la preparación del material se reconocieron elementos diagnósticos que permitieron identificar al mismo como un tireóforo. Actualmente, se continúa con la preparación de los nuevos materiales recolectados en las últimas campañas.

Contexto geológico y paleontológico del Área Paleontológica La Buitrera

Los restos aquí estudiados fueron encontrados en la Formación Candeleros (Cretácico Superior bajo), en afloramientos cercanos a la localidad de Cerro Policía en la Provincia de Río Negro. Esta unidad continental es parte en la Cuenca Neuquina, se ubica estratigráficamente dentro del Grupo Neuquén y aflora extensivamente en varias localidades

de la región centro-este de la Provincia de Neuquén y la región noroeste de la Provincia de Río Negro, en los alrededores del Embalse Ezequiel Ramos Mexía (Fig. 1). La Formación Candeleros abarca una secuencia de más de 300 m de potencia de psamitas rojizas con matriz fangosa, con algunas intercalaciones de tobas y psefitas. En general, estas se interpretan como depósitos fluviales que pueden estar asociados a abanicos terminales, lagos efímeros (“playa-lakes”) y dunas de arena (Hugo y Leanza, 2001a; Garrido, 2010). La edad se considera Cenomaniano-Turoniano, limitada inferiormente por la discordancia Patagónica de ~99 Ma (=millones de años de antigüedad) (Leanza, 2009) y la base de la Formación Huincul suprayacente, de unos 88 ± 3 Ma (Corbella et al., 2004).

La sección superior de la Formación Candeleros aflora en el Área Paleontológica La Buitrera (APLB, ó LBPA por sus siglas en inglés), en la ladera oeste de la Meseta de Rentería, en la Provincia de Río Negro. Las areniscas de grano mediano a grueso y los conglomerados subordinados en el APLB representan los depósitos eólicos del Desierto de Kokorkom (un paleoerg de 826 km² de área mínima; Candia Haluckzop et al., 2018). Se han descrito tres etapas de contracción y expansión del paleoerg a través del tiempo asociado a cambios en la posición de la capa freática y disponibilidad de agua, y reflejando los cambios entre condiciones climáticas áridas y semiáridas (Pérez Mayoral et al., 2021). La mayoría de los fósiles del APLB se han encontrado como ejemplares aislados y articulados, en depósitos de dunas eólicas de migración estacional, representadas por bancos de areniscas con estratificación entrecruzada de gran escala, algunos con laderas estabilizadas por paleosuelos, rizolitos y madrigueras fósiles (Candia Haluckzop et al., 2018).

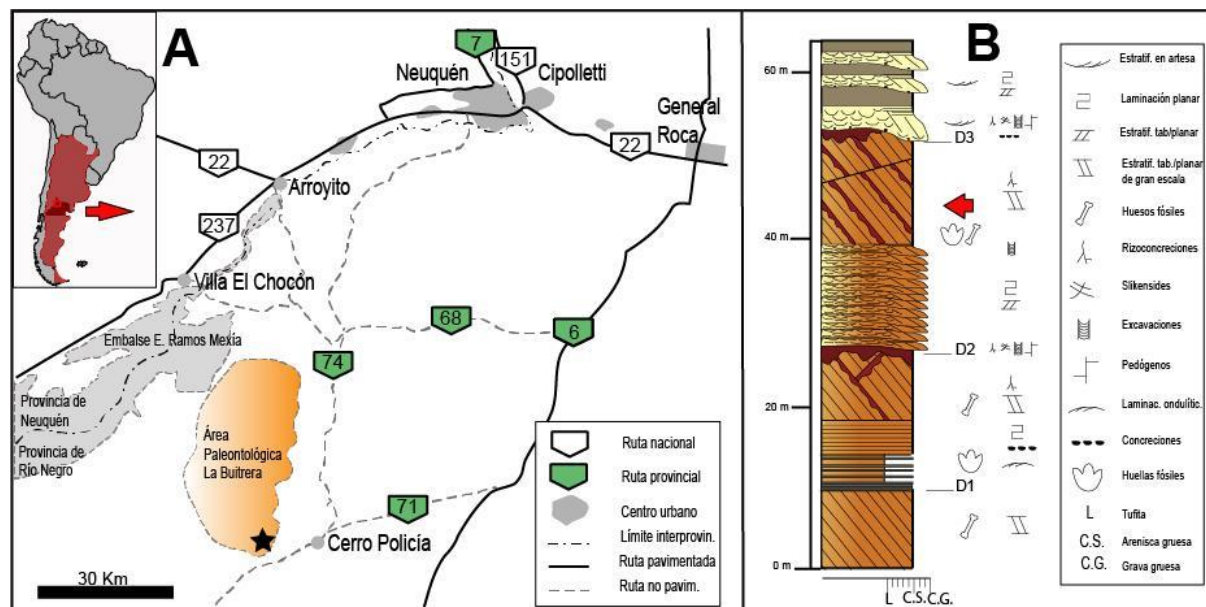


Figura 1. Ubicación geográfica y estratigráfica de la localidad fosilífera de Cerro Policía. a) Ubicación geográfica del Área Paleontológica de La Buitrera (APLB): Sudamérica (arriba a la izquierda; Argentina y Provincia de Río Negro coloreada), y detalle del norte de la Provincia de Río Negro con el APLB coloreada (derecha). La estrella negra indica el sitio de hallazgo del espécimen holotipo; b) sección estratigráfica de la Formación Candeleros en la Localidad de Cerro Policía (modificado de Candia Haluckzop et al., 2018). La flecha roja en b indica la ubicación estratigráfica del espécimen holotipo. Tomado de Riguetti et al. (2022a).

El APLB comprende algunas localidades fosilíferas como La Buitrera (localidad principal; ver Apesteguía y Novas, 2003), Cerro Policía, El Loro, La Escondida y El Pueblito, con un registro fósil único y rico de vertebrados. En varios sitios de la Formación Candeleros fueron encontrados grandes vertebrados, incluyendo dinosaurios carcarodontosáuridos y titanosaurios (Leanza et al., 2004). Sin embargo, las condiciones particulares del APLB permitieron la conservación de un gran número y diversidad de vertebrados pequeños, mayormente articulados y no deformados, e icnofósiles (ej., Candia Haluckzop et al., 2018; Gualde et al., 2018). El registro fósil de vertebrados del APLB incluye terópodos dromeosáuridos y alvarezsáuridos (Makovicky et al., 2005; 2012), crocodiliformes uruguaysúquidos (Pol y Apesteguía, 2005; Fernández Dumont et al., 2020), esfenodontes eilenodontinos (Apesteguía y Novas, 2003) y esfenodontinos (Apesteguía et al., 2022), serpientes con patas (Apesteguía y Zaher, 2006; Garberoglio et al., 2019a,b), lagartos (Apesteguía et al., 2005), tortugas quélicas (Maniel et al., 2020), mamíferos dryolestoides (Rougier et al., 2011), y dipnoos ceratodontiformes (Apesteguía et al., 2007), así como restos fragmentarios y huellas asignadas a saurópodos (Candia Haluckzop et al., 2018).

MATERIALES Y MÉTODOS

La totalidad de los materiales estudiados se encuentran alojados en la colección del MPCA bajo el número de colección MPCA-PV-630 y 371. MPCA-PV-630 incluye restos craneales parciales (premaxilar, maxilar y basiesfenoides), aproximadamente quince fragmentos y dientes parciales, la rama mandibular izquierda casi completa más un surangular derecho aislado, doce elementos vertebrales parciales, una costilla dorsal completa y quince fragmentos costales, un coracoides derecho parcial, una escápula izquierda casi completa, una escápula derecha parcial, dos húmeros parciales, una posible ulna parcial, un metacarpiano completo y uno parcial, dos fragmentos femorales y tres isquiales, el extremo distal de una tibia derecha, el extremo proximal de una fíbula derecha, tres falanges pedales (una ungueal), y más de cuarenta osteodermos (completos y parciales). MPCA-PV-371 son dos osteodermos cónicos, y fueron los primeros restos hallados en la campaña de 2012.

Como a priori no se conocían en detalle las relaciones de parentesco del ejemplar, para realizar las comparaciones se recabó un amplio muestreo de literatura de descripciones anatómicas de dinosaurios ornitíscidos de distintos grupos, incluyendo Thyreophora, Ornithischia basales, Neornithischia basales, Heterodontosauridae, Ornithomimidae y Ceratopsia basales, entre otros. Por tal motivo, también se testean sus relaciones de parentesco utilizando diversos conjuntos de datos de Ornithischia en el Capítulo 7. Algunas comparaciones se realizaron en materiales actuales alojados en la colección de la Fundación Azara (ej., proceso mandibular medial en las aves *Bubo*, *Guira*, *Pterocnemia* y *Eudromia*).

Para estimar la masa corporal del ejemplar holotipo se utiliza la ecuación de escalado no filogenética para dinosaurios bípedos de Benson et al. (2018). Para ello se utiliza la circunferencia distal del fragmento femoral proximal, considerada la porción más cercana al punto más angosto de la diáfisis (45 mm).

Para estudiar la histología del material, se seccionaron las regiones proximal y central de dos costillas dorsales diferentes y cinco osteodermos siguiendo las técnicas paleohistológicas estandarizadas por Cerda et al. (2020).

En los casos en que fuese necesario, se realizaron tomografías de los materiales en el tomógrafo de la Universidad Maimónides (SIEMENS/SOMATOM) para analizar estructuras internas como cavidades, vascularización o materiales aún sin preparar. Para ello se utilizaron los parámetros 130 kV de voltaje y 24 mA de amperaje.

RESULTADOS

Sistemática paleontológica

Dinosauria Owen, 1842
Ornithischia Seeley, 1887
Thyreophora Nopcsa, 1915
Jakapil kaniukura Riguetti et al., 2022a

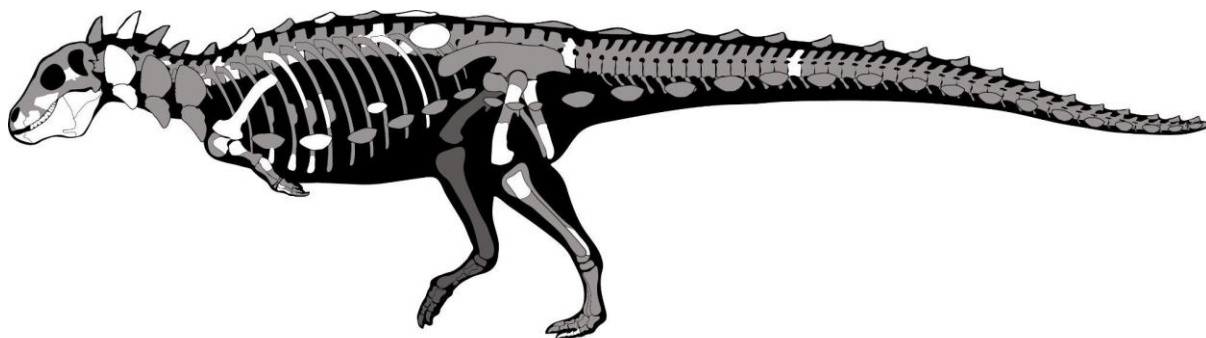


Figura 2. Reconstrucción del holotipo de *Jakapil kaniukura* (MPCA-PV-630) y detalle de elementos postcraneales. Silueta especulativa a partir de *Scelidosaurus* (Norman, 2020a) mostrando en blanco los elementos conservados. La distribución de osteodermos es especulativa y parcial para mostrar los elementos postcraneales no dérmicos. Escala= 40cm. Tomado de Riguetti et al. (2022a).

Etimología. El género *Jakapil* (Ja- Kapil), proviene de la lengua guenenah iajish, Puelche o Tehuelche del norte, y significa “portador de escudos”, por su condición de acorazado portante de una variedad de osteodermos. El epíteto específico *kaniukura*, de la lengua Mapudungun, es la combinación de *kaniu* (cresta) y *kura* (piedra), refiere a la cresta ventral mandibular característica de la especie. Estas lenguas, actualmente habladas por más de 200.000 personas, fueron combinadas como tributo a los pueblos nativos que coexisten en el norte de Patagonia, donde fue hallada la nueva especie.

Holotipo. MPCA-PV-630, esqueleto parcial de un ejemplar subadulto. Los materiales se listan en su totalidad en “Materiales y métodos” (Fig. 2).

Material referido. MPCA-PV-371, dos osteodermos cónicos.

Localidad y horizonte estratigráfico. Niveles superiores de la Formación Candeleros, Cretácico Superior bajo (Cenomaniano, ~94-97 Ma, ver Candia Halupczok et al. 2018, y referencias allí citadas), localidad de Cerro Policía, Provincia de Río Negro, Argentina (Fig. 1).

Diagnosis. *Jakapil* difiere de todos los otros tireóforos en presentar: una gran cresta ventral en la mitad posterior de la mandíbula, compuesta por el dentario, el angular y el esplenial (oculto por la cresta en vista lateral); un pequeño proceso ubicado sobre el proceso

retroarticular y dirigido dorsomedialmente; coronas de dientes maxilares y dentarios en forma de hoja con un prominente borde mesial sobre la superficie labial; las coronas dentarias maxilares y del dentario difieren en su contorno apical, siendo las primeras puntiagudas y fuertemente asimétricas, y las segundas ligeramente curvadas distalmente con un contorno más redondeado y menos asimétrico; postzigapófisis de vértebras dorsales alargadas (superficie articular zigapofisial casi o completamente sobrepasa posteriormente la cara articular posterior del cuerpo vertebral) y delgadas (ancho de menos de la mitad de la longitud de la postzigapófisis); húmero fuertemente reducido respecto del fémur (ancho proximal del húmero menor que el ancho femoral distal), con una profunda fosa proximal distalmente definida por una cresta curva; fíbula muy grande relativa al fémur (largo anteroposterior del extremo proximal comparable al ancho distal del fémur); osteodermos postcraneales mayormente planos o bajos, en forma de disco.

Comentarios tafonómicos

Los restos fueron encontrados en la parte inferior de un banco potente (~10 m) compuesto por una arenisca grisácea a rojiza y bien seleccionada, interpretada como depósitos de migración de dunas (las facies donde más fósiles se colectan en el APLB), justo bajo la discontinuidad D3 de Candia Haluckzop et al. (2018). Estos niveles de la Formación Candeleros en la localidad de Cerro Policía han sido interpretados como interacciones fluvio-eólicas en el margen sur del Desierto de Kokorkom (Candia Haluckzop et al., 2018; Pérez Mayoral et al., 2021). El ejemplar holotipo de *Jakapil kaniukura* se encontró aislado, con todos los elementos asociados en una pequeña área (~1,5 m x 1 m) pero desarticulados, a diferencia de la mayoría de los fósiles de vertebrados del APLB, que se suelen encontrar aislados pero articulados. Los restos presentaban una ligera orientación de los ejes mayores de sus elementos en dirección sudoeste-noreste. La falta de redondeamiento, abrasión superficial y esfericidad de los materiales sugieren un transporte corto, lo suficiente para reorientar el ejemplar pero no para disgregar, seleccionar, ni abrasionar los materiales. Estas características, más la conservación prístina de las superficie ósea sugieren un enterramiento relativamente rápido de la carcasa.

Una gran cantidad de trazas producidas por actividad de insectos han sido conservadas sobre el holotipo de *Jakapil* en forma de canales, hoyos y muescas. Estas se ubican en las caras articulares de varios elementos (ej. centros vertebrales y huesos largos). Trazas similares han sido encontradas en varios materiales recolectados en las formaciones Djadokhta y Barun Guyot del campaniano de Mongolia, en el desierto de Gobi (Saneyoshi et al., 2011). En estos depósitos de ambientes áridos, los esqueletos articulados sugieren enterramientos relativamente rápidos de las carcasas y las trazas son producidas por insectos y pequeños mamíferos que utilizan el cartílago de los restos sepultados como fuente de nutrientes (Saneyoshi et al., 2011 y referencias allí citadas). Trazas fósiles en fósiles del APLB han sido descritas previamente por de Valais et al. (2012) y Gianecchini y de Valais (2015), pero estas son diferentes y probablemente producidas por tetrápodos.

Descripción osteológica de *Jakapil kaniukura*
Esqueleto craneal

Dimensiones generales del cráneo. La mayoría de los elementos del cráneo están ausentes. Sin embargo, los fragmentos conservados permiten hacer algunos comentarios generales. El premaxilar, maxilar y mandíbula evidencian un cráneo relativamente corto en comparación con la mayoría de los tireóforos no anquilosáuridos (Galton y Upchurch, 2004; Norman et al., 2004a; Vickaryous et al., 2004). El prementario pequeño y los huesos del cráneo esbeltos sugieren tanto un hocico angosto como un cráneo ligero, siendo así más similar al de los tireóforos y ornitisquios basales (Norman et al., 2004a, b) que a los eurípodos (Galton y Upchurch, 2004; Vickaryous et al., 2004). Más aún, el ángulo formado por la articulación entre el prementario y el dentario no solo sugiere un hocico angosto, sino también un cráneo posteriormente proporcionalmente más angosto que el de los anquilosaurios (Vickaryous et al., 2004).

Premaxilar. El premaxilar derecho (Fig. 3A) conserva la mitad posterior del margen oral sin dientes ni alvéolos. Si bien no se conserva la porción más anterior, los ornitisquios con dientes premaxilares los conservan hasta el punto de contacto con el maxilar (o cerca), lo que sugiere un hueso edéntulo en *Jakapil*, como en la mayoría de los eurípodos (estegosaurios y anquilosaurios; Galton y Upchurch, 2004; Vickaryous et al., 2004). La pared lateral del hueso es vertical y el borde dorsal delimita las narinas externas, como en *Lesothosaurus* (Porro et al., 2015), *Emausaurus* (Haubold, 1990), *Scelidosaurus* (Norman, 2020a) y *Huayangosaurus* (Sereno y Dong, 1992), y a diferencia de muchos eurípodos, donde el premaxilar se expande lateralmente (Sereno y Dong, 1992; Vickaryous y Russell, 2003). La superficie lateral del contacto premaxilar-maxilar está rota, impidiendo ver la presencia de un surco vertical como el que está presente en *Huayangosaurus* (Sereno y Dong, 1992). El margen oral presenta rugosidades y forámenes a ambos lados. Contrario a la mayoría de los tireóforos, donde la región anterior del margen oral se curva ventralmente (formando un perfil sinuoso de la mandíbula; ver Maidment et al., 2008), el premaxilar de *Jakapil* se orienta horizontalmente con el maxilar como ocurre en otros ornitisquios, como *Lesothosaurus* (Sereno, 1991), *Jeholosaurus* (Barta y Norell, 2021) y *Thescelosaurus* (Boyd, 2014).

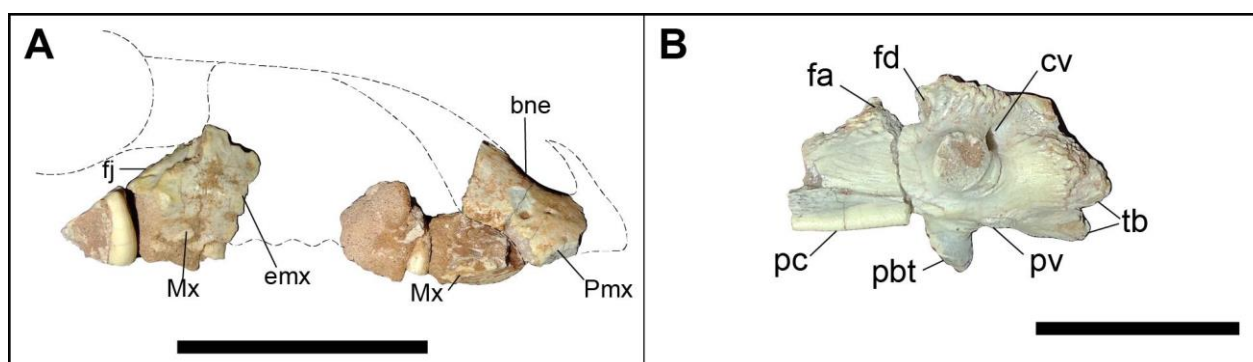


Figura 3. Huesos craneales. (a) Fragmentos del premaxilar y maxilar en vista lateral derecha (contorno punteado basado en *Scelidosaurus*; Norman, 2020a); (b) basiesfenoides en vista lateral izquierda. Abreviaturas: bne, borde premaxilar de las narinas externas; cv canal Vidiano; emx, emarginación maxilar; fa foramen anterior; fd, foramen doble; fj, faceta yugal del maxilar; Mx, maxilar; pbt, proceso basipterigoide; pc proceso cultriforme; Pmx,

premaxilar; pv, proceso ventral; tb túbera o tubérculo basal. Escalas= 4cm (A) y 2 cm (B). Tomado de Rigueti et al. (2022a).

Maxilar. El maxilar derecho (Fig. 3A) conserva las regiones anteroventral y posterior por separado en dos fragmentos sin punto de contacto entre ellos. El proceso anteromedial que contacta el premaxilar no está muy desarrollado, a diferencia del gran proceso presente en *Emausaurus* (Haubold, 1990). El borde oral maxilar presenta una diastema de unos 2 a 3 dientes hasta el primer alvéolo, como ocurre en varios ornitisquios (Han et al., 2017). Una diastema maxilar extensa está presente en los estegosaurios *Paranthodon* (Raven y Maidment, 2018) y *Stegosaurus* (Gilmore, 1914). Medialmente, y paralelos a la hilera dentaria, se ubican los forámenes especiales para los dientes de reemplazo. La región posterior presenta medialmente una gran superficie crestada para el contacto con el palatino, similar a la presente en *Scelidosaurus* (Norman, 2020a) y *Yuxisaurus* (Yao et al., 2022). En *Jakapil*, el maxilar y el palatino forman en conjunto una plataforma dorsalmente, y el primero presenta un surco longitudinal para el contacto con el yugal, como ocurre en *Scelidosaurus* (Norman, 2020a) y *Yuxisaurus* (Yao et al., 2022). Anterior a este surco, el borde dorsal del maxilar se eleva verticalmente, de manera similar al maxilar de *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015). No hay evidencia de una contribución del maxilar a una fosa o fenestra anteorbital, similar a la condición en anquilosaurios, donde la fosa o fenestra anteorbital está ausente (Vickaryous et al., 2004). En los tireóforos basales y estegosaurios se conserva una pequeña fosa anteorbital que aloja dentro una diminuta fenestra (Serenio y Dong, 1992; Breeden y Rowe, 2020; Norman, 2020a). Lateralmente, una ligera emarginación maxilar está presente y delimitada dorsalmente por una cresta rugosa, como en la mayoría de los ornitisquios (Butler et al., 2008a). Algunos forámenes nutricios y pequeñas protuberancias ornamentan la zona cercana al contacto con el yugal. El límite posterior de la hilera dentaria presenta una suave curvatura lateral. Los dientes están envueltos por hueso alveolar que se extiende ligeramente más allá del margen oral.

Basiesfenoides. El basiesfenoides (Fig. 3B) tiene forma de bloque subcuadrangular y su superficie dorsal forma el piso de la cavidad endocraneana. Los puntos de contacto conservados muestran que este elemento no está fusionado ni al basioccipital, ni al pterigoides, ni a los elementos laterales del neurocráneo. La textura dorsal es rugosa y está atravesada centralmente por un surco longitudinal. Este surco desemboca anteriormente en una gran fosa pituitaria y a ambos lados de la misma se ubican los forámenes del Nervio Craneal VI (N. C. VI), como en *Scelidosaurus* (Norman, 2020a). Este nervio ingresa dorsalmente al basiesfenoides, atraviesa las paredes del mismo y sale lateralmente. En el piso de la fosa pituitaria se abre un foramen central y lateralmente corren en dirección anteroposterior los canales Vidianos. Estos canales tienen tres salidas laterales desde la fosa pituitaria. La salida posterior, más grande (canal Vidiano), es posterodorsal a los procesos basipterigoideos. La salida central (para el N. C. VII, siguiendo a Norman, 2021) converge con la del N. C. VI en un doble foramen ubicado anterodorsalmente con respecto a los procesos basipterigoideos. Más anteriormente, la tercer salida se ubica en la base del proceso cultriforme. La base del proceso cultriforme es comprimida lateralmente en forma de placa y está fuertemente desarrollada, como en *Lesothosaurus* (Porro et al., 2015), *Thescelosaurus* (Boyd, 2014) y probablemente en *Scelidosaurus* (Norman, 2020a) y *Yuxisaurus* (Yao et al., 2022). El resto del elemento no se conserva. Los procesos basipterigoideos se proyectan lateroventralmente, con una sutil desviación posterior, como en *Scelidosaurus* (Norman,

2020a) y *Yuxisaurus* (Yao et al., 2022), en contraste con los procesos dirigidos anteriormente en los eurípodos (Galton y Upchurch, 2004; Vickaryous et al., 2004). Como es común en los tireóforos (excepto *Yuxisaurus*; Yao et al., 2022), y a diferencia de otros ornitisquios, los procesos basipterigoideos no se ubican cerca de la línea media (Serenó, 1991; Norman et al., 2011; Boyd, 2014; Han et al., 2016). En vista lateral, las bases de los procesos basipterigoideos están alineadas casi horizontalmente con los tubérculos o túberas basales, como ocurre comúnmente en los tireóforos, y a diferencia de la condición "escalonada" probablemente autapomórfica en *Yuxisaurus* (Yao et al., 2022). Tanto la compresión lateral en el basiesfenoides posterior a los procesos basipterigoideos como el desarrollo de los tubérculos basales, no están tan fuertemente marcados como en algunos anquilosaurios (ej., Maryańska, 1977; Kinneer et al., 2016). Esta región del basiesfenoides en *Jakapil* carece de procesos laterales como los de *Yinlong* (Han et al., 2016). En la base del basiesfenoides, el proceso ventral es pequeño y presenta un foramen (internamente se conecta con el foramen en el piso de la fosa pituitaria), como en *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015).

Generalidades de la mandíbula. La rama mandibular izquierda está casi completa y conserva dientes in situ (Fig. 4). La característica más llamativa es la altura de la mitad posterior, dos veces la altura de la mitad anterior y más alta que en la de la mayoría de los tireóforos. La misma está formada por la eminencia coronoides bien desarrollada y una gran cresta ventral en el contacto dentario-angular. Esta cresta está formada por proyecciones ventrales del dentario, el angular y el esplenial, quedando este último oculto en vista lateral. Un reborde del dentario similar está presente en *Liaoceratops* (Xu et al., 2002) y *Psittacosaurus* (You et al., 2008 y referencias allí citadas), aunque en este último el reborde está recurvado anteriormente y formado principalmente por el dentario. La mitad posterior profunda de la mandíbula se asemeja a la forma general de las mandíbulas de los heterodontosáuridos y ceratopsios basales (You y Dodson, 2004; Norman et al., 2011; Sereno, 2012). Sin embargo, el cuerpo principal de la mandíbula es más alto en estos grupos, mientras que en *Jakapil* la misma está exagerada por la presencia de la cresta ventral accesoria (Fig. 4). Los huesos conservados sugieren la ausencia de una fenestra mandibular, como en *Scelidosaurus* y los anquilosaurios (Norman, 2020a).

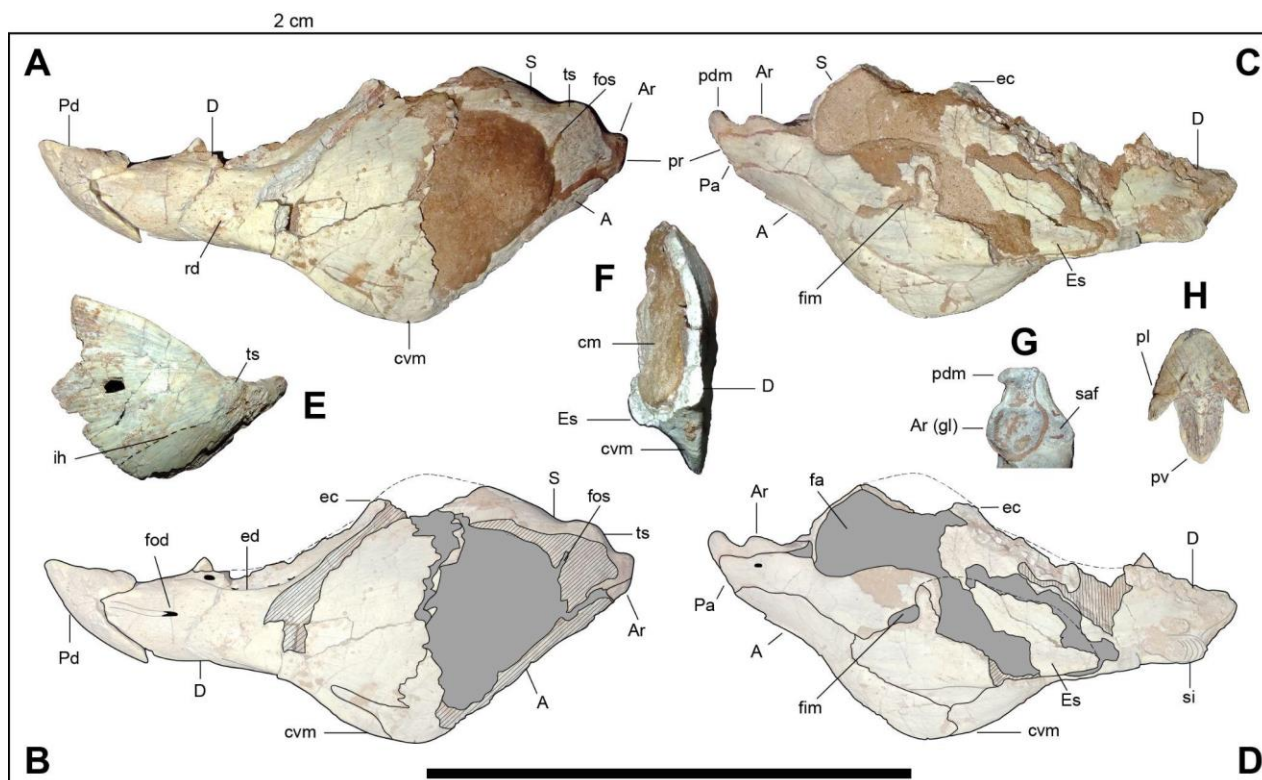


Figura 4. Mandíbula. A) Rama mandibular izquierda en vista lateral; B) esquema de la rama mandibular izquierda en vista lateral detallando los contactos entre huesos; C) rama mandibular izquierda en vista medial; D) esquema de la rama mandibular izquierda en vista medial detallando los contactos entre huesos; E) surangular derecho en vista lateral (espejado); F) sección transversal de la mitad posterior de la rama mandibular izquierda, vista craneal; G) articular en vista oclusal; H) predentario en vista oclusal. Abreviaturas: A, angular; Ar, articular; Ar (gl), fosa glenoidea del articular; cm, canal Meckeliano; cvm, cresta ventral mandibular; D, dentario; ec, eminencia coronoides; ed, emarginación del dentario; Es, esplenial; fa, fosa aductora; fim, fenestra mandibular interna; fod, foramen dentario; fos, foramen surangular (canal); ih, inflexión subhorizontal (línea punteada); Pa, prearticular; Pd, predentario; pdm, proceso dorsomedial del articular; pl, proceso lateral del predentario; pr, proceso retroarticular; rd, rugosidades del dentario; S, surangular; saf, faceta surangular para la articulación glenoidea; si, sínfisis mandibular; ts, tubérculo surangular. Escala= 10 cm. Tomado de Rigueti et al. (2022a).

Predentario. El predentario (Fig. 4A,B,H) es el primero conocido para un tireóforo no eurípodo y recuerda al del ornitisquio basal *Lesothosaurus* (Sereno, 1991; Porro et al., 2015). Su cuerpo principal tiene forma piramidal con un ápice anterior redondeado (contrastando con el ápice agudo en neornitisquios como *Thescelosaurus* y *Archaeoceratops*; You y Dodson, 2003; Boyd, 2014), y dos procesos laterales grandes y redondeados (a diferencia de los procesos proporcionalmente menores en los ceratopsios; Lambert et al., 2002; You et al., 2007). El proceso ventral es grande (a diferencia de la mayoría de los eurípodos y heterodontosáuridos; Galton y Upchurch, 2004; Vickaryous et al., 2004; Norman et al., 2011; Sereno, 2012) y se apoya contra el borde anterior de los dentarios con una articulación pobremente definida, sugiriendo una articulación relativamente móvil entre los elementos (ver Norman, 2020a, 2021). El proceso ventral no es tan robusto como el presente en ceratopsios

(ver Lambert et al., 2002; You et al., 2007). Este proceso es único como en *Lesothosaurus*, *Agilisaurus* y los eurípodos, a diferencia del proceso ventral bifurcado de muchos neornitisquios (Han et al., 2017). Ventral a los procesos laterales, un surco comunica con el foramen dentario anterior, como en *Lesothosaurus* (Serenó, 1991; Porro et al., 2015). La superficie externa está ornamentada con surcos y crestas, sugiriendo una cobertura queratinosa.

Dentario. Los bordes dorsal y ventral del dentario son subparalelos anteriormente y divergen posteriormente (Fig. 4A-D). El extremo anterior se acuña dorsalmente como en *Scutellosaurus* (Colbert, 1981), a diferencia del dentario truncado de *Scelidosaurus* (Norman, 2020a), los heterodontosáuridos (Serenó, 2012) y muchos ceratopsios (You y Dodson, 2004), y el dentario acuñado a la altura media de *Lesothosaurus* (Porro et al., 2015) y neornitisquios como *Haya* (Barta y Norell, 2021), *Thescelosaurus* (Boyd, 2014) y *Archaeoceratops* (You y Dodson, 2003). La sínfisis presenta una sutil curvatura medial, menos marcada que en otros ornitisquios, pero característica de *Ornithischia* (“spout-shaped symphysis”; Boyd, 2015). El proceso dorsal del dentario se eleva posterodorsalmente formando el borde anterior de la eminencia coronoides, aunque está roto en su extremo posterior. El proceso ventral nace de una elevación sobre la superficie lateral del dentario y se extiende ventralmente para contribuir a la cresta mandibular ventral. Esta superficie está ligeramente ornamentada con rugosidades, surcos y tubérculos, de forma similar a lo que ocurre en “*Bienosaurus*” (Raven et al., 2019). Anteriormente, el margen oral es subhorizontal en vista lateral, a diferencia del perfil sinuoso característico de los tireóforos (sinapomorfia de Thyreophora; ver Butler et al., 2008a; si bien hay una ligera curvatura, también es bastante horizontal en *Scutellosaurus*, Breeden et al., 2021). La hilera dentaria está desplazada medialmente y sutilmente curvada lateralmente hacia los dientes más posteriores, como ocurre en los tireóforos no anquilosaurios (Barrett, 2001). La emarginación muestra algunos forámenes nutricios grandes. Hay 10 alvéolos dentarios (posiblemente once, aunque el más posterior se encuentra en un estadio de reciente formación), recordando a los 13 dientes de “*Bienosaurus*” (Raven et al., 2019) y considerablemente menos que en la mayoría de los tireóforos (generalmente presentan más de 20; ver Carpenter, 2004; Galton y Upchurch, 2004; Norman, 2020a). Un número similar de dientes dentarios está presente en los heterodontosáuridos (Serenó, 2012) y algunos ceratopsios basales (ej., *Archaeoceratops*; You y Dodson, 2003). Los dientes están orientados verticalmente, a diferencia de los dientes inclinados dorsomedialmente de algunos estegosaurios (ej., *Stegosaurus* NHMUK PV R36730; Raven et al., 2019). Las coronas dentarias están dispuestas “en echelon” (ver Norman, 2020a), es decir, ligeramente rotadas hacia dentro, con un borde dentado dirigido mesiolingualmente y el otro distolabial. Las raíces de los dientes están envueltas por hueso alveolar. Cuatro forámenes especiales portan dientes de reemplazo en posiciones alternadas (alvéolos 2, 4, 7 y 9). A diferencia de la condición continua observada en *Lesothosaurus* (Porro et al., 2015), *Scelidosaurus* (Norman, 2020a), *Gargoyleosaurus* (Han et al., 2017) y *Huayangosaurus* (Serenó y Dong, 1992), hay una pequeña diastema de dos dientes de distancia entre el contacto con el predentario y el primer alvéolo dentario (compartido con *Camptosaurus*, *Pinacosaurus*, *Thescelosaurus* y *Yamaceratops*, entre otros ornitisquios; véase Han et al., 2017).

Esplenial y coronoides. El esplenial (Fig. 4C,D) es un elemento laminar que cubre parcialmente el dentario desde el tercer alvéolo y posteriormente en la cara medial de la mandíbula. La mitad posterior es más robusta centralmente y se continúa con el borde ventral

del dentario. Ventralmente desarrolla una lámina que contribuye a la cresta mandibular ventral. Dorsalmente delimita los bordes anterior y ventral de la fenestra mandibular interna (o fenestra Meckeliana; ver Norman, 2020a). Una diminuta lámina de hueso entre el esplenial y el dentario puede pertenecer al coronoides, de lo contrario el mismo está ausente.

Angular. El borde posteroventral de la mandíbula está compuesto por el angular (Fig. 4A-D). Anteriormente, un proceso del angular en forma de dedo se ubica en un receso del dentario, visible en vista lateral, como en *Scelidosaurus* (Norman, 2020a) y a diferencia de la mayoría de los ornitisquios. Ventralmente, contribuye a la cresta mandibular ventral y está ornamentado con suaves rugosidades y forámenes. Sobre su cara lateral, el angular está roto por lo que no permite reconocer la presencia de un osteodermo contactando o fusionado como ocurre en los anquilosaurios (Vickayous et al., 2004; Norman, 2020a).

Surangular. Los dos tercios anteriores del surangular son una lámina que constituye la pared posterodorsal de la mandíbula y delimita lateral y posteriormente la gran fosa aductora (Fig. 4A-E). El tercio posterior del surangular es más ancho, contacta medialmente con el articular y presenta una superficie articular subcircular que complementa a la fosa glenoidea del hueso articular. Esta superficie glenoidea del surangular se orienta ligeramente en dirección dorsomedial. Lateral a la cavidad glenoidea y justo sobre el foramen surangular, el surangular presenta un pequeño tubérculo. Este tubérculo parece continuarse anteriormente con una inflexión horizontal y sutilmente desarrollada de la lámina anterior del surangular, por encima de la cual hay una extensa superficie estriada para inserción muscular. Esta inflexión se ubica en la misma posición que la cresta surangular de los tireóforos basales (sinapomorfia de Thyreophora; Boyd, 2015), probablemente asociada con la reducción de esta estructura en Eurypoda (Butler et al., 2008a). Por otro lado, una cresta surangular también está presente en los ceratopsios, pero esta se ubica dorsalmente, formando una repisa con el borde dorsal del surangular (Han et al., 2017). Las porciones conservadas del surangular, coronoides y dentario, sugieren una eminencia coronoides bien desarrollada, como la de la mayoría de los eurípodos (ver Sereno y Dong, 1992; Ősi et al., 2016), aunque no tanto como la eminencia/proceso alto de los neornitisquios y heterodontosáuridos (ver Xu et al., 2002; Barrett et al., 2005; Sereno, 2012). La contribución del surangular al proceso retroarticular es corta y en forma de lengua.

Prearticular. El prearticular (Fig. 4C,D) es similar al de *Lesothosaurus* (Porro et al., 2015) y *Scelidosaurus* (Norman, 2020a). Anteriormente, delimita los bordes posterior y dorsal de la fenestra mandibular interna (o Meckeliana). El borde dorsal delimita medialmente la fosa aductora. Su aporte al proceso retroarticular es muy corto.

Articular. El articular (Fig. 4A-D,G) aloja a la fosa glenoidea en la mitad anterior. La fosa glenoidea es subredondeada (casi tan larga como ancha) con el borde posterior recto, a diferencia de la fosa glenoidea expandida medialmente de los anquilosaurios derivados (Ősi et al., 2016). En sección, su superficie es cóncava medialmente y aplanada lateralmente. En vista lateral, la cavidad glenoidea está aproximadamente alineada con la hilera dentaria, recordando a la condición presente en los euanquilosaurios basales *Gargoyleosaurus* (Kilbourne y Carpenter, 2005), *Shamosaurus* (Tumanova, 1987) y el ceratopsio basal *Yinlong* (Han et al., 2016). El proceso retroarticular es corto y presenta un proceso dirigido dorsomedialmente que se asemeja al de varios terópodos. Ningún tireóforo (ni ornitisquio)

presenta tal proceso. En cambio, se produce una proyección medial de la fosa glenoidea en varios eurípodos (Vickaryous et al., 2004) que no es homóloga al proceso presente en *Jakapil*.

Dentición. Las raíces de los dientes son alargadas, cilíndricas y mayormente rectas (presentan una sutil curvatura a lo largo de su eje principal; Fig. 5). Las coronas dentarias tienen forma de hoja, comprimidas labiolingualmente, con un dentículo apical y dentículos marginales, subromboidales y asimétricas (Fig. 5), a diferencia de las coronas simétricas de varios ornitisquios (ver Sereno, 1991; Barrett et al., 2005; Butler y Zhao, 2009; Boyd, 2014). Una ligera constricción separa la corona de la raíz. La corona está hinchada labialmente en su base y carece tanto de un cingulo como de ornamentaciones en forma de surcos, estrías o crestas, a diferencia de los Eurypoda (Galton y Upchurch, 2004; Vickaryous et al., 2004), los heterodontosáuridos (Sereno, 2012) y la mayoría de los neornitisquios (Tanoue et al., 2009; Boyd, 2014; Mallon y Anderson, 2014a). El borde mesial de las superficies labial y lingual en la corona de los dientes maxilares y dentarios es prominente como en *Scelidosaurus* (Norman, 2020a), pero el borde mesial-labial de los dientes dentarios desarrolla una estructura apical similar a un dentículo en *Jakapil*. Una diferencia con la mayoría de los tireóforos es que las coronas dentarias maxilares y dentarias de *Jakapil* son diferentes. Los dientes dentarios (Fig. 5E-J) presentan un dentículo apical, 7 mesiales y 5-6 distales, como en *Scelidosaurus* (Norman, 2020a), *Huayangosaurus* (Sereno y Dong, 1992) y *Gastonia* (Kinneer et al., 2016). Los dentículos más apicales se curvan distalmente, más que en *Scelidosaurus* y algunos anquilosaurios. Además, la hilera de dentículos mesiales está recurvada lingualmente en mayor grado que en *Huayangosaurus*. Una superficie mesial plana a cóncava se encuentra entre la hilera curvada de dentículos y el dentículo labial aislado. El contorno general de estos dientes en vista labial es subcuadrangular a subovalado y no muy asimétricos. Por otra parte, los dientes maxilares (Fig. 5A-D) muestran coronas agudas y asimétricas con un dentículo apical, 7-8 mesiales y 4 distales, que se asemejan a los de los tireóforos no anquilosáuridos (Haubold, 1990; Sereno y Dong, 1992; Ōsi et al., 2016; Salgado et al., 2017; Norma, 2019). A diferencia de los dientes dentarios, el dentículo apical es vertical y la fila de dentículos mesiales es recta.

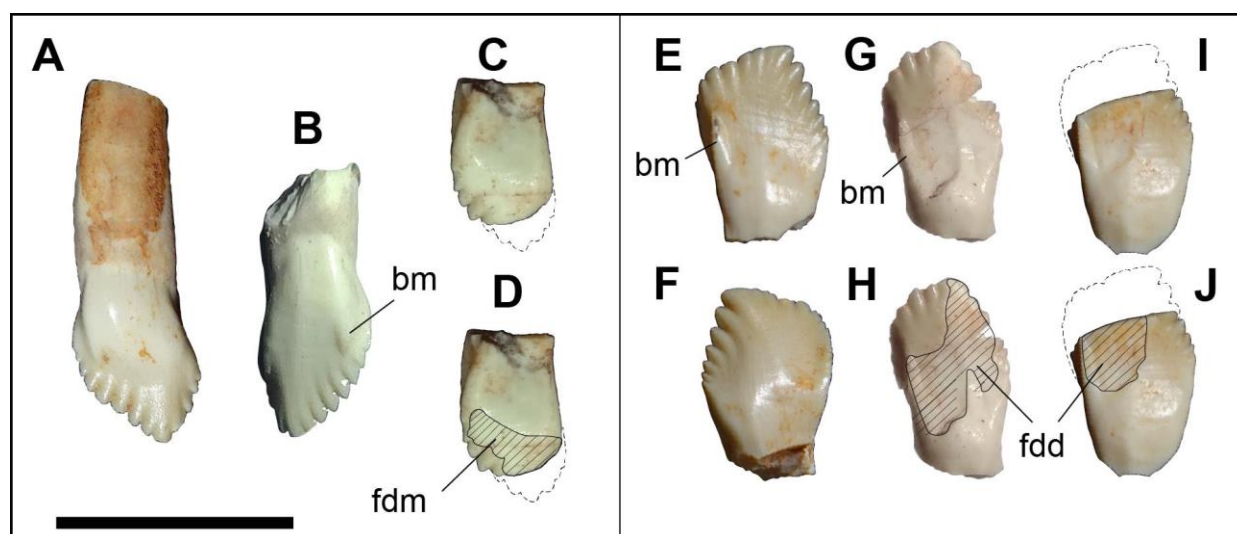


Figura 5. Dientes. A-D) Dientes maxilares en vistas labial (A,B) y lingual (C,D; en D se destaca la faceta de desgaste de C); E-J) dientes dentarios en vistas lingual (E,G–J; H y J son los dientes G y H destacando las facetas de desgaste, respectivamente) y labial (F). Abreviaturas:

bm, borde mesial prominente; fdd, faceta de desgaste del diente dentario; fdm, faceta de desgaste del diente maxilar. Escala= 1 cm. Tomado de Rigueti et al. (2022a).

Facetas de desgaste grandes y de alto ángulo están presentes en casi la mitad de los dientes encontrados (proporción que se mantiene tanto en dientes maxilares como dentarios; y también para dientes aislados e in situ). Los dientes in situ muestran un gran desgaste desde los dientes anteriores (al menos la segunda posición tanto en el maxilar como en el dentario) y se extiende al menos hasta la mitad de la hilera en el dentario (quinta posición). Las coronas aisladas con facetas pequeñas o sin facetas no han sido identificadas como dientes funcionales o de reemplazo. Las coronas con mayor desgaste en los dientes maxilares lo presentan lingualmente a lo largo de la base de los dentículos mesiales (Fig. 5D). El mayor desgaste en las coronas de los dientes dentarios es extenso y se ubica del lado labial, mayormente en la mitad mesial (Fig. 5H,J). En el diente 4 alcanza casi toda la superficie labial (Fig. 5H). En los dientes dentarios, el borde mesial prominente y el engrosamiento de la base de la corona delimitan las facetas, formando una superficie similar a un cuenco que permite triturar el alimento, como ocurre en *Scelidosaurus* y algunos nodosáuridos (Barrett, 2001; Ósi et al., 2016).

Esqueleto axial

Vértebras y costillas. Los elementos axiales (Fig. 6) son similares a los de *Scelidosaurus* (Norman, 2020b) y *Yuxisaurus* (Yao et al., 2022). Se conserva un centro cervical posterior que está roto anteroventralmente. La superficie articular posterior es plana y es aproximadamente tan ancha como alta. La parapófisis conserva la mitad ventral ubicada a la altura de la sutura neurocentral, sugiriendo que probablemente esta sea la última vértebra cervical. Justo posteroventral a la parapófisis se ubica un gran foramen. La textura estriada dorsal sugiere suturas neurocentrales abiertas, y no que el arco neural está roto. Se conserva también un arco neural cervical posterior aislado. Las pre y postzigapófisis no están fusionadas en la línea media y se elevan unos 50-60° desde la horizontal, mientras las diapófisis lo hacen a 40°.

Los elementos de las vértebras dorsales (Fig. 6A-D) están separados o parcialmente fusionados (sutura neurocentral visible). Los centros dorsales son cilíndricos, con superficies articulares subcirculares y anficélicas. Estos carecen de una quilla ventral. Los centros son anteroposteriormente más largos que anchos y altos, y aumentan tanto la compresión lateral como la longitud posteriormente a lo largo de la serie. Los centros son alargados como en los ornitisquios basales (ej., *Lesothosaurus* y *Laquintasaura*; Barrett et al., 2014; Baron et al., 2017), *Scutellosaurus* (Breedon et al., 2021), un ejemplar juvenil de *Scelidosaurus* (NHMUK PV R6704; Norman, 2020b), y algunos euanquilosaurios basales (ej., *Jinyunpelta* y *Polacanthus*; Zheng et al., 2018; Raven et al., 2020), contrastando con los centros más equidimensionales presentes en *Scelidosaurus* (Norman, 2020b) y *Yuxisaurus* (Yao et al., 2022). El arco neural es bajo comparado con los de los Eurypoda (Galton y Upchurch, 2004; Vickaryous et al., 2004) y recuerda al de otros ornitisquios como *Scelidosaurus* (Norman, 2020b), *Yuxisaurus* (Yao et al., 2022) y *Thescelosaurus* (Brown et al., 2011), aunque en *Jakapil* el canal neural es comparativamente más grande. El canal neural es subcircular anteriormente y más alto posteriormente. El mismo es sutilmente más alto que la mitad de la altura del centro como en algunos eurípodos (Raven y Maidment, 2017). Las diapófisis están dirigidas laterodorsalmente a casi 40° de la horizontal como en otros ornitisquios (ej. *Scelidosaurus* y *Thescelosaurus*; Norman, 2020b; Brown et al., 2011) y más bajas que en la

mayoría de los eurípodos (Raven y Maidment, 2017). Las postzigapófisis están fusionadas medialmente en una estructura delgada (ancho de menos de la mitad de la longitud de las postzigapófisis) y fuertemente alargada, sobrepasando la cara articular del centro más que en algunos anquilosaurios (ver Arbour y Currie, 2013; Blows, 2015).

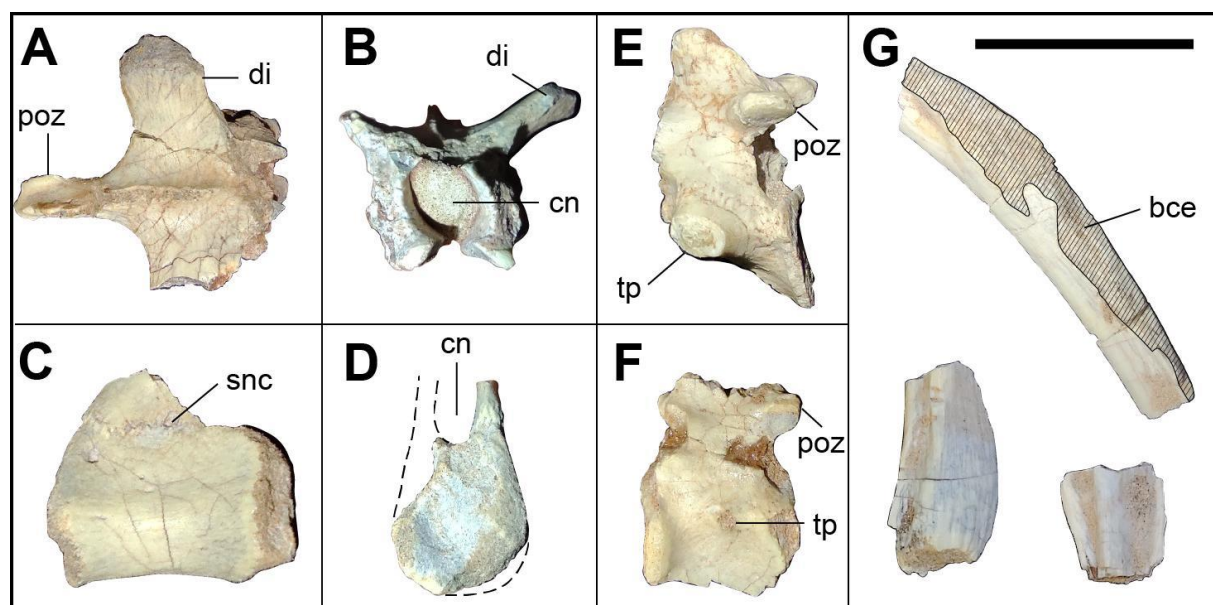


Figura 6. Elementos axiales. A,B) Arco neural dorsal en vistas dorsal (A) y anterior (B); C,D) centro vertebral dorsal en vistas lateral derecha (C) y anterior (D; contorno punteado especulativo); E) vértebra sacra en vista lateral izquierda; F) vértebra caudal media en vista lateral izquierda; G) fragmentos costales, cuerpo costal en vista posterior (arriba; sector ensanchado sombreado), extremo distal en vista lateral (abajo, izquierda) y extremo distal en vista medial (abajo, derecha). Abreviaturas: bce, borde costal ensanchado; cn, canal neural; di, diapófisis; poz, postzigapófisis; snc, sutura neurocentral; tp, proceso transversal. Escala= 2 cm (A-G). Modificado de Riguetti et al. (2022a).

Las costillas dorsales (Figs. 6G y 13A) conservadas son libres (no están fusionadas a las vértebras) y no están bifurcadas. La mitad proximal del vástago tiene una sección transversal en forma de T, como suele ocurrir en tireóforos y algunos ornitópodos (Gilmore, 1914; Norman, 2020b). Algunas costillas están expandidas distalmente y ornamentadas, como las costillas dorsales anteriores de *Scelidosaurus* (Norman, 2020b) y *Huayangosaurus* (Zhou, 1984; Maidment et al., 2006). La curvatura amplia del cuerpo costal sugiere un torso ancho en *Jakapil*, como ocurre en *Emausaurus* (Haubold, 1990), *Scelidosaurus* (Norman, 2020b) y los anquilosaurios (Vickaryous et al., 2004). Dos fragmentos de costillas muestran una región ensanchada y rota sobre el borde lateral posterior a lo largo de la parte media del cuerpo costal, sugiriendo la presencia de elementos intercostales como en *Scelidosaurus* (Norman, 2020b), *Huayangosaurus* (Zhou, 1984; Maidment et al., 2006), algunos anquilosaurios (Maryńska, 1977; Park et al., 2021a) y algunos ornitópodos basales (Brown et al., 2011).

Se conserva una única vértebra sacra (Fig. 6E), posiblemente sacrocaudal. La misma se asemeja a la cuarta vértebra sacra (sacrocaudal) de un espécimen juvenil de *Scelidosaurus* (NHMUK PV R6704; Norman, 2020b). La posición de la costilla sacra es subcentral, entre el centro vertebral y el arco neural, y enteramente sobre esta vértebra (no

superponiendo las vértebras anteriores, como ocurre en las sacras anteriores). La espina neural es baja y redondeada, con el extremo más alto desplazado anteriormente y su borde posterior convexo. Las postzigapófisis son grandes, separadas y muy extendidas posterolateralmente. El canal neural es grande y subtriangular. La superficie articular posterior del centro vertebral es plana a suavemente cóncava. Los elementos de esta vértebra están fusionados entre sí pero con las suturas aún visibles.

La vértebra más posterior que se conserva es una caudal media (Fig. 6F). Esta presenta un cuerpo ligeramente comprimido lateromedialmente y equidimensional en vista lateral, como en algunos eurípodos (Ostrom, 1970; Sereno y Dong, 1992; Ősi, 2005). Las caras articulares son cóncavas (más pronunciada en la posterior) y de forma ovalada con el eje mayor vertical. Los procesos transversos son pequeños y en forma de botón, ubicados a una altura media a dorsal del centro vertebral. Los elementos están fusionados entre sí y la sutura neurocentral no es visible. El canal y la espina neural están ausentes. Las postzigapófisis están fusionadas medialmente y no se extienden más allá del borde del centro vertebral.

Esqueleto apendicular

Cintura pectoral. El coracoides y la escápula no están fusionados. La hoja escapular es alargada, sus bordes dorsal y ventral son mayormente paralelos y no hay una fuerte expansión distal (Fig. 7A,B), una morfología general que se asemeja a la de varios terópodos (Gilmore, 1920; Burch, 2013) y que contrasta con la condición expandida distalmente en la mayoría de los ornitisquios (Baron et al., 2017; Han et al., 2017; Barta y Norell, 2021). Una hoja escapular recta y de lados paralelos es común también en los anquilosáuridos (Maryńska, 1977; Arbour y Currie, 2013; Zheng et al., 2018). Distalmente, la hoja escapular muestra una pequeña curvatura ventral. Proximalmente, la escápula se expande en una amplia placa escapular que recuerda a la de los estegosaurios (Maidment et al., 2006). El proceso acromial (o acromion) es alto, similar al de los estegosaurios, y la cresta acromial lateral recuerda a la de *Huayangosaurus* (Zhou, 1984). En el ceratopsio basal *Yinlong* el proceso acromial es también alto (Han et al., 2017), aunque la placa escapular y la base del proceso no son tan extensas anteroposteriormente como en los estegosaurios y *Jakapil* (Maidment et al., 2006a). En la superficie medial, un gran surco proximodistal parece ser la continuación escapular del foramen coracoides. Este surco se ubica más alto que en *Lesothosaurus* (Barrett et al., 2016) y *Scelidosaurus* (Norman, 2020b). La fosa glenoidea de la escápula es subovalada con el eje mayor vertical y está dirigida anteroventralmente. Posterior a la fosa glenoidea y sobre el borde ventral de la hoja escapular, una cresta baja representa el sitio de inserción del músculo tríceps longus caudalis, como ocurre en los anquilosáuridos (Tumanova, 2000; Carpenter, 2004; Lü et al., 2007a; Arbour y Currie, 2013; Zheng et al., 2018). Esta cresta está ausente (o muy reducida) en ornitisquios no anquilosáuridos (Maidment et al., 2006; Baron et al., 2017; Morschhauser et al., 2018; Barta y Norell, 2021). La superficie de contacto con el coracoides se conserva parcialmente en la escápula derecha, es aplanada y presenta estriaciones de disposición concéntrica.

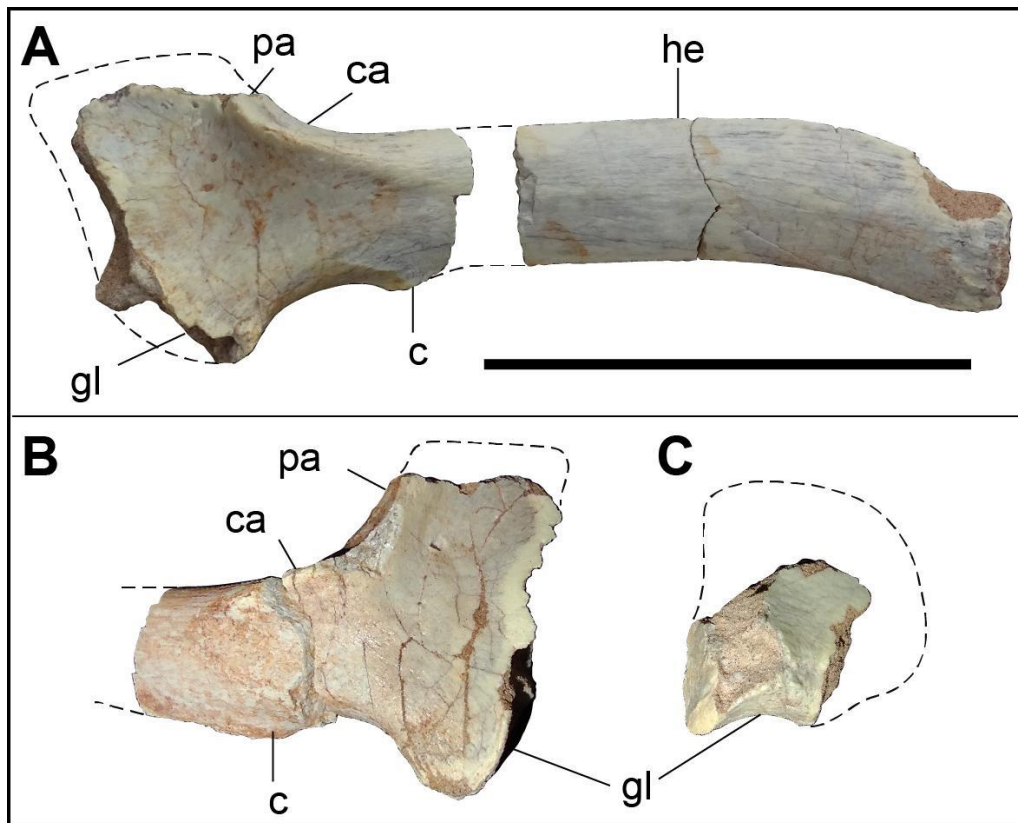


Figura 7. Cintura pectoral. A) Escápula izquierda en vista lateral; B) escápula derecha en vista lateral; C) coracoides en vista lateral. Los contornos punteados son especulativos y esquemáticos. Abreviaturas: c, cresta; ca, cresta acromial; gl, glenoide; he, hoja escapular; pa, proceso acromial (acromion). Escala= 5cm (A-C). Modificado de Rigueti et al. (2022a).

Aunque está muy roto, el coracoides (Fig. 7C) aparenta ser mucho más corto que la escápula, a diferencia de los anquilosaurios, que tienen proporcionalmente un gran coracoides (ver Vickaryous et al., 2004; Blows, 2015). La fosa glenoidea presenta forma de D, con el borde más recto ubicado ventralmente, y orientada lateroventralmente ($\sim 45^\circ$ desde el plano sagital del coracoides). Las contribuciones del coracoides y la escápula a la fosa glenoidea son de tamaño similar (ligeramente mayor en la escápula), lo que es común en los tireóforos (ver Arbour et al., 2016). El foramen coracoides no se conserva claramente en el espécimen, aunque las tomografías sugieren su ubicación justo en el límite dorsal del hueso conservado, a una altura consistente con el surco presente en la cara medial de la escápula.

Miembro anterior. Se conserva el extremo proximal con parte de la cresta deltopectoral de ambos húmeros. El húmero (Fig. 8A) es un elemento fuertemente reducido en *Jakapil*, con proporciones generales que recuerdan aquellas de los ornitisquios basales (Butler, 2010) y varios terópodos (Middleton y Gatesy, 2000). El ancho proximal del mismo es menor al ancho distal del fémur. La cabeza humeral es grande (como en los eurípodos), desplazada medialmente y continua con la tuberosidad medial. La cabeza humeral muestra dos superficies articulares aplanadas continuas (una proximal y otra posterior), en lugar de ser hemisférica. Anteriormente, el extremo proximal del húmero presenta una fosa profunda y ligeramente erosionada, que está delimitada distalmente por una cresta curva y lateralmente por la cresta deltopectoral, como ocurre en *Lesothosaurus* (Baron et al., 2017). Una

concauidad poco profunda está presente en otros ornitisquios basales como *Agilisaurus* e *Hypsilophodon* (Peng, 1992; Galton, 1974). La porción proximal de la cresta deltopectoral es redondeada en vista anterior, dirigida lateralmente y ligeramente rugosa distalmente. La parcialidad del elemento no permite testear la presencia de la cresta descendente y el tubérculo del tríceps (sinapomorfia de Stegosauria, Maidment et al., 2020) en la cara posterior de los fragmentos humerales.

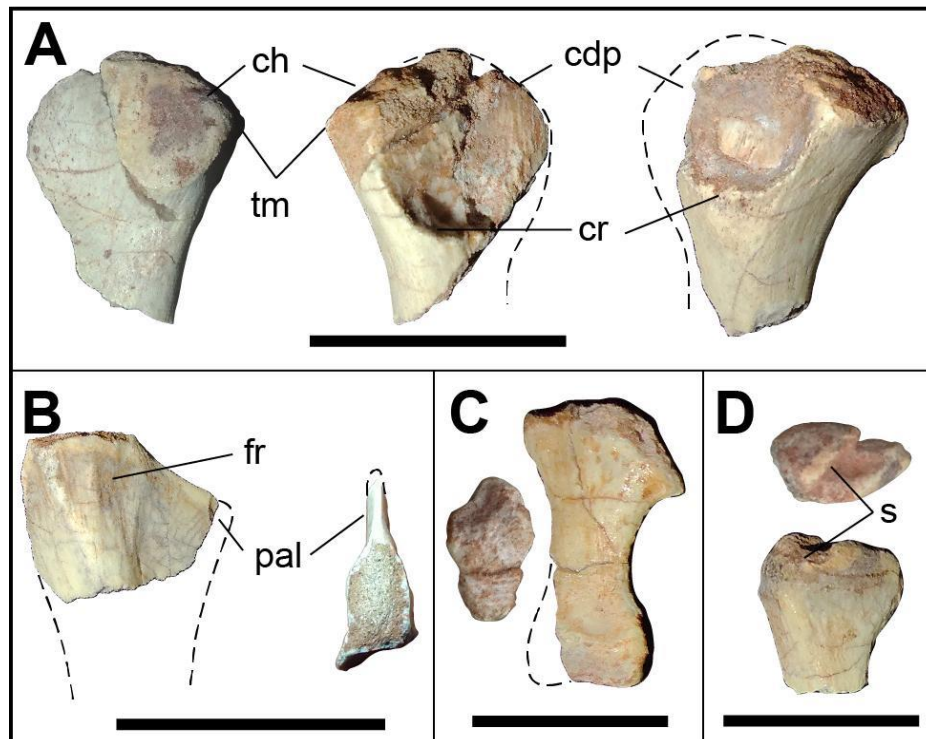


Figura 8. Elementos del miembro anterior. A) Extremos proximales del húmero izquierdo en vistas posterior (izquierda) y anterior (centro), y del húmero derecho en vista anterior (derecha); B) posible extremo proximal de ulna en vistas lateral (izquierda) y proximal (derecha); C) metacarpiano II en vistas proximal (izquierda) y dorsal (derecha); D) posible extremo proximal del metacarpiano III en vistas proximal (arriba) y lateral (abajo). Los contornos punteados son especulativos y esquemáticos. Abreviaturas: cdp, cresta deltopectoral; ch, cabeza humeral; cr, cresta rugosa; fr, faceta para el radio; pal, proceso anterolateral; s, surco (bioturbación); tm, tubérculo medial. Escalas= 2 cm (A,B) y 1 cm (C,D). Modificado de Riguetti et al. (2022a).

Un posible extremo proximal de ulna (Fig. 8B) es similar al de los ornitisquios y tireóforos basales, aunque presenta una fuerte compresión lateral. Si bien la superficie articular proximal está rota, el proceso del olécranon se ve poco desarrollado, como en *Scutelosaurus* (Breedon et al., 2021) y *Scelidosaurus* (Norman, 2020b). El proceso anterolateral es subtriangular en vista lateral y es similar al de *Scelidosaurus* (Norman, 2020b), los Eurypoda (Galton y Upchurch, 2004; Vickaryous et al., 2004), Iguanodontia y Ceratopsia (Maidment y Barrett, 2014).

El metacarpiano II (Fig. 8C) es robusto y con forma de mancuerna, recto y con los extremos muy expandidos, recordando al de *Scelidosaurus* (Norman, 2020b) pero proporcionalmente más corto. Aunque mal conservada, la superficie articular proximal es

plana a ligeramente convexa y de contorno subtriangular irregular en vista proximal. Los cóndilos distales están separados por un surco vertical poco profundo y las fosas colaterales ligamentarias están poco desarrolladas. El extremo proximal de otro metacarpiano (¿III?) presenta una superficie articular convexa y un contorno en forma de gota en vista proximal (Fig. 8D). Un gran surco, producto de bioerosión, atraviesa la cara proximal de lado a lado. Sobre uno de sus laterales ambos elementos presentan una superficie estriada que sugieren un sitio de unión ligamentario proximal del metacarpo.

Cintura pélvica. Se conocen elementos del isquion izquierdo y del derecho (Fig. 9C). Del isquion derecho sólo se conserva el cuerpo proximal mal conservado. El pedúnculo ilíaco presenta perforaciones en la superficie articular (probablemente producto de bioerosión), y está separado del pedúnculo púbico, a diferencia de la estructura continua y en forma de copa de la mayoría de los anquilosaurios (Vickaryous et al., 2004; Carpenter et al., 2013). Del isquion izquierdo se conserva parte del eje isquiático. Este es recto, comprimido lateralmente y con bordes paralelos, como los de *Scutellosaurus* (Breedon et al., 2021) y *Scelidosaurus* (Norman, 2020b), aunque distalmente se angosta gradualmente como en los estegosaurios (Maidment et al., 2015).

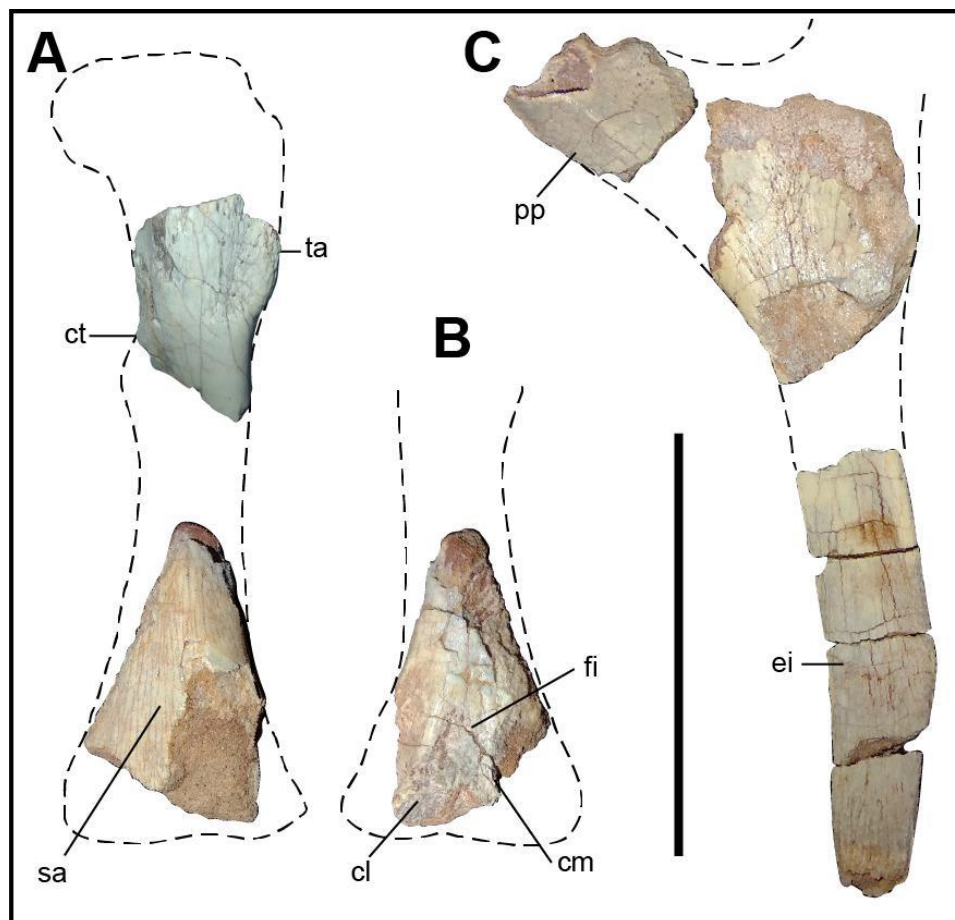


Figura 9. Isquion y fémur. A,B) Fragmentos del fémur izquierdo en vistas anterior (izquierda) y posterior (derecha); C) composición de los elementos del isquion en vista sagital. Los contornos punteados son especulativos y esquemáticos. Abreviaturas: cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; ct, cuarto trocánter; ei, eje isquiático; fi, fosa o surco intercondilar; pp, pedúnculo púbico; sa, superficie aplanada; ta, trocánter anterior. Escala= 5 cm (A-C). Tomado de Riguetti et al. (2022a).

Miembro posterior. Un fémur izquierdo parcial (Fig. 9A,B) conserva parte de la diáfisis con las bases de los trocánteres anterior y cuarto, que se asemejan a las de los ornitisquios basales (ej., *Lesothosaurus*, *Heterodontosaurus* y el espécimen juvenil de *Scelidosaurus*; Sereno, 2012; Baron et al., 2017; Norman, 2020b). La base del trocánter anterior está separada de la diáfisis femoral por un surco poco profundo y presenta rugosidades marginales (cresta anterolateral en *Scelidosaurus* sensu Norman 2020b). Más proximalmente no es posible saber si el trocánter está separado de la epífisis como ocurre en los ornitisquios mencionados, o si se fusiona como en los eurípodos. La base del cuarto trocánter se ubica posteromedialmente y su base se ubica casi al mismo nivel que el límite distal de la base del trocánter anterior, por lo que ambos trocánteres están más cerca entre sí que los de *Scelidosaurus*. Las bases de ambos trocánteres son grandes, sugiriendo la presencia de elementos grandes (presentes en taxones basales y no en eurípodos, donde ambos trocánteres están reducidos en grados variables), aunque no es posible conocer su extensión total. El extremo distal del fémur está expandido respecto de la diáfisis y se curva sutilmente hacia atrás. Una curvatura general del fémur está presente en ornitisquios basales como *Lesothosaurus* (Baron et al., 2017), *Scutellosaurus* (Breedon et al., 2021) y *Scelidosaurus* (Norman, 2020b), y en los eurípodos los fémures ya son columnares (Galton y Upchurch, 2004; Vickaryous et al., 2004). El surco intercondilar posterior es poco profundo, mientras que el anterior está incompleto, pero es mayormente aplanado. Aunque los cóndilos distales están en su mayoría erosionados, el cóndilo medial parece más grande que el lateral.

Si bien el fémur está incompleto, la ecuación de escalado no filogenética para dinosaurios bípedos de Benson et al. (2018) permite realizar una estimación preliminar de la masa corporal del ejemplar holotipo de *Jakapil* basada en los elementos conservados. Utilizando la circunferencia distal del fragmento femoral cercano al centro de la diáfisis (45 mm) se estimó una masa corporal de 7,15 kg para *Jakapil*. Este valor es comparable a los 6,31 kg estimados para el pequeño ornitisquio basal *Lesothosaurus* (Benson et al., 2018).

El extremo distal de la tibia derecha (Fig. 10A) se expande distalmente y la superficie articular está erosionada. La expansión lateral está anteroposteriormente comprimida y presenta una superficie ovalada pobremente definida que contacta con la fíbula.

El extremo proximal de la fíbula derecha está comprimido lateralmente y es muy grande, comparable al extremo distal del fémur y proporcionalmente mayor que el de todos los demás tireóforos (Fig. 10B). Su superficie articular está mayormente rota (probablemente producto de bioerosión). Sobre el borde anterior, y a continuación de la superficie articular proximal, se eleva una gran cresta curvada medialmente (Fig. 7B, ca). La misma está desplazada proximalmente comparada con la de *Scelidosaurus* (Norman, 2020b) y el estegosaurio *Kentrosaurus* (Galton, 1982a). Un proceso similar (aunque no tiene forma de cresta) está presente en algunos hadrosáuridos (ej., McDonald et al., 2012; Cruzado Caballero y Powell, 2017).

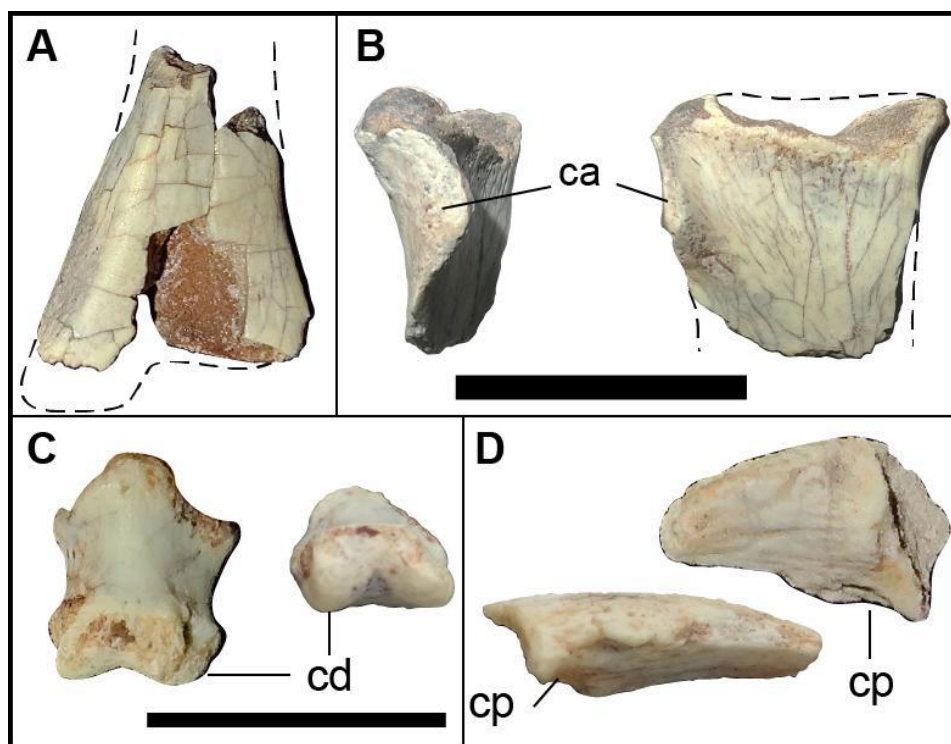


Figura 10. Elementos del miembro posterior. A) Extremo proximal de la tibia derecha en vista anterior; B) extremo distal de la fíbula derecha en vistas anterior (izquierda) y lateral (derecha); C) falange pedal no ungueal en vistas dorsal (izquierda) y distal (derecha); D) falange pedal ungueal en vistas lateral (abajo) y ventral (arriba). Los contornos punteados son especulativos y esquemáticos. Abreviaturas: ca, cresta anterior; cd, cóndilo distal; cp, constricción proximal. Escalas= 2 cm (A,B) y 1 cm (C,D). Tomado de Rigueti et al. (2022a).

Las falanges no ungueales 2 y 3 del dedo IV del pie izquierdo tienen forma de bloque y son equidimensionales en vista dorsal. Ambas superficies articulares están expandidas respecto del centro del elemento y son un poco más robustas proximalmente (Fig. 10C). Esta morfología general es similar a las falanges no ungueales de los ornitisquios basales de varios grupos (ej., Brown et al., 2011; Baron et al., 2017; Morschhauser et al., 2018; Norman, 2020b) y diferente de las falanges más cortas y anchas (generalmente en forma de disco) de los grupos derivados (Galton, 1982a; Mallon y Holmes, 2010; Sissons, 2011; Zheng et al., 2011). Los cóndilos distales están bien desarrollados y separados por un suave surco (más profundo en la cara ventral). Sobre la superficie de lado de ambos cóndilos se ubican las fosas colaterales ligamentarias, poco desarrolladas. La falange ungueal de *Jakapil* (Fig. 10D) es muy similar a la del dedo pedal IV de *Scelidosaurus*. Esta es aplanada dorsoventralmente, puntiaguda en vista dorsal y su ápice está un poco curvado medialmente. La superficie articular proximal es ovalada, con el eje mayor horizontal, y si bien está parcialmente rota, la cara articular es cóncava dorsoventralmente. La falange está ornamentada con algunos hoyos y surcos, con la superficie dorsal más rugosa que la ventral debido a la presencia de estrías proximodistales y rugosidades dispuestas en ambos márgenes. Ventralmente, una muesca a cada lado separa la superficie proximal de los bordes colaterales y se continúan con los respectivos surcos de garra distalmente como ocurre en *Scelidosaurus* (Norman, 2020b), a diferencia de otros ornitisquios donde estos surcos son visibles en vista dorsal (ej., Baron et al., 2017; Morschhauser et al., 2018).

Armadura dérmica

Los **osteodermos** están representados por al menos cinco morfotipos diferentes (Figs. 11 y 12). Todos los osteodermos son finamente rugosos externamente y presentan abundancia de forámenes vasculares y pequeños surcos, aumentando su densidad hacia los bordes y sobre la cresta central. Los bordes también muestran mayor rugosidad que el resto de la superficie. Teniendo en cuenta que el esqueleto se encontró desarticulado, la posición de los osteodermos en posición de vida y su clasificación en osteodermos cervicales y poscervicales se realizó en base a comparaciones con otros tireóforos a partir de caracteres anatómicos, como por ejemplo la presencia de una distintiva base de hueso liso y proyecciones que sugieren contactos suturales con otros elementos.

Dos elementos cervicales son los osteodermos más grandes conservados en *Jakapil* (Fig. 11A-C,F) y están compuestos por un osteoderma externo fusionado sobre una base de hueso liso, como ocurre en *Scelidosaurus* (Norman, 2020c) y varios anquilosaurios (Ford, 2000; Arbour y Currie, 2016). Sin embargo, los osteodermos en *Jakapil* son muy deprimidos, más que en otros tireóforos. Estos son subpentagonales en vista dorsal y presentan una sutil cresta central longitudinal, la cual muestra una ligera curvatura en vista dorsal. Los bordes del osteoderma están ligeramente ensanchados respecto del resto de la pieza, a una altura similar a la cresta, y formando suaves depresiones entre estos y la cresta central. La base de las piezas cervicales es ligeramente cóncava, de textura lisa, y muestra forámenes grandes, recordando más a los elementos cervicales de los anquilosaurios que a los elementos de bases rugosas de *Scelidosaurus*. El borde lateral de la base de hueso liso presenta proyecciones óseas laminares y digitadas, lo que sugiere una fuerte sutura con otro elemento al igual que en *Scelidosaurus* y los Ankylosauria (cuyos osteodermos cervicales se unen formando medios anillos transversales; Ford, 2000; Vickaryous et al., 2004; Norman, 2020c; Capítulo 5 de esta tesis).

Otro elemento que se reconoce como osteoderma cervical también está compuesto por una base cóncava de hueso liso fusionada a un osteoderma dorsalmente (Fig. 11D,E). Sin embargo, en este elemento el osteoderma es alto, asimétrico y apicalmente comprimido (una morfología lejanamente piramidal). La base también es asimétrica y presenta fuertes rugosidades en el borde que sugieren un contacto sutural con las piezas arriba mencionadas. De hecho, la morfología de estas proyecciones y rugosidades en las respectivas partes pareciera ser complementaria.

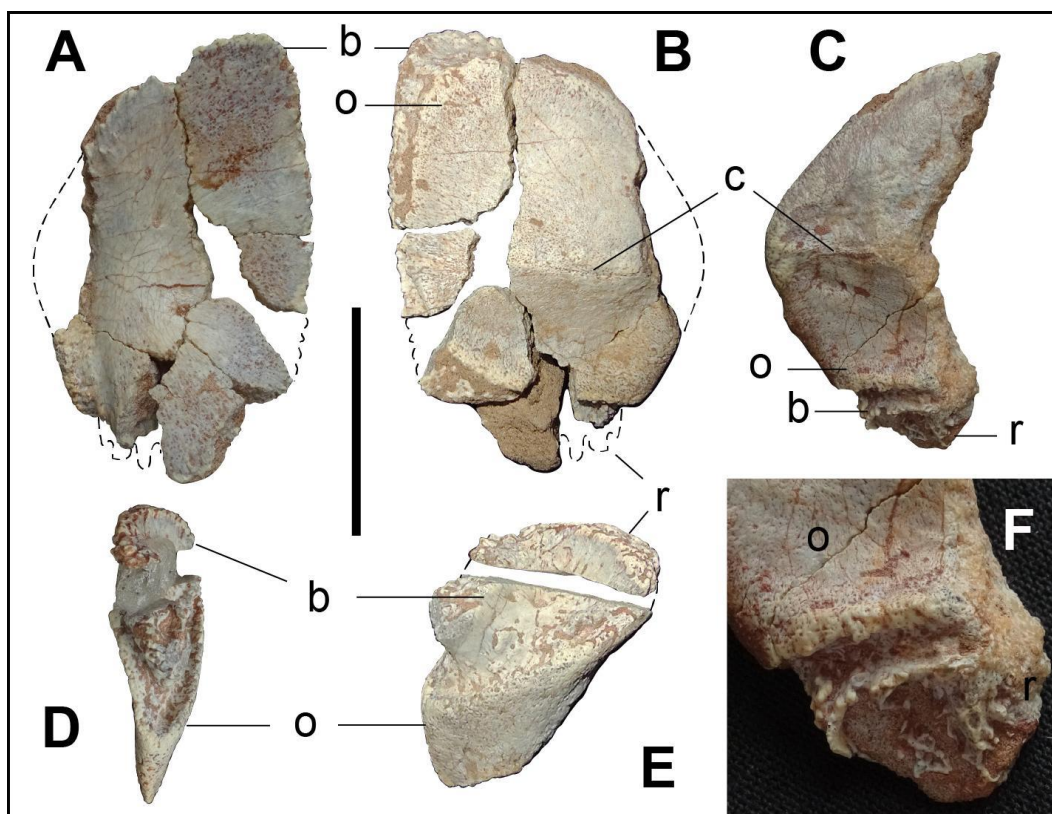


Figura 11. Osteodermos cervicales. A,B) osteodermo cervical más completo en vistas ventral (A) y dorsal (B); C) osteodermo cervical en vista dorsal; D,E) osteodermo cervical asimétrico en vistas anteroproximal (D) y lateral (E); F) detalle de las proyecciones óseas basales en el mismo osteodermo figurado en C. Abreviaturas: b, base de hueso liso; c, cresta; o, osteodermo; r, rugosidades y proyecciones basales. Escala= 3 cm. Modificado de Rigueti et al. (2022a).

El resto de los osteodermos se los identifica como postcervicales (Fig. 12), aunque se desconoce la ubicación precisa en el cuerpo. La mayoría de estos elementos (ej., Fig. 12A,C-E,F) son fuertemente deprimidos y subovalados en vista dorsal (en forma de disco), con una cresta longitudinal muy baja que les da una morfología similar a los de algunos anquilosaurios (ver Ford, 2000; Kilbourne y Carpenter, 2005; Kinneer et al., 2016, “body osteoderms”). La cresta dorsal puede ser central o ligeramente excéntrica, y puede ser recta o presentar una inflexión o curvatura visible en vista dorsal. Al igual que los osteodermos cervicales, los bordes están ligeramente ensanchados, lo que genera depresiones internas poco profundas. En algunos osteodermos, la cresta es ligeramente más alta y de forma variable, y la superficie ventral es cóncava por debajo de la misma en un grado de desarrollo compatible. Por ejemplo, un osteodermo se aleja mucho del patrón general de osteodermos discoidales y muestra una sección transversal triangular alta (Fig. 12G), como los osteodermos de *Scelidosaurus* (Main et al., 2005; Norman, 2020c).

También se reconocen osteodermos cónicos parciales, con forma de espinas bajas que presentan bases cóncavas y profundas (Fig. 12B). El borde anterior es ligeramente visible desde la base hacia el ápice. Una superficie estriada pero más lisa que el resto de la pieza bordea la parte ventral del osteodermo externamente. Los bordes de la base están crenulados y los surcos que ornamentan las superficie externa son más grandes que los de otros osteodermos. Ventralmente, la textura ósea es lisa y presenta algunos forámenes grandes.

Si bien en *Scelidosaurus* se conservan osteodermos similares que se ubican en torno a la región más proximal del cuello (Norman, 2020c) su posición en *Jakapil* es incierta.

Finalmente, se conserva un gran número de diminutos (7-10 mm) osículos planos (Fig. 12H). Estos son subcirculares en vista dorsal y carecen de crestas o grandes ornamentaciones. Los bordes son ligeramente crenulados y la textura general de ambas superficies es rugosa.

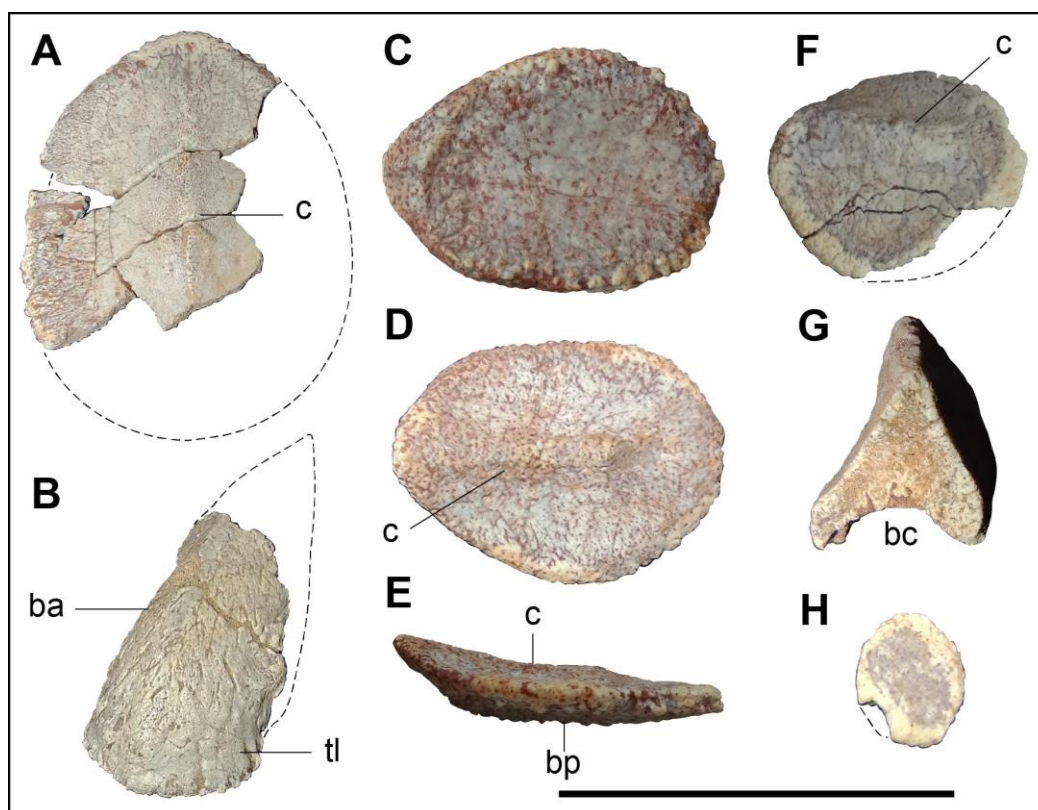


Figura 12. Osteodermos postcervicales. A) el osteodermo de mayor superficie en vista dorsal; B) espina pequeña en vista anterolateral; C-E) osteodermo discoidal de cresta central en vistas ventral (C), dorsal (D) y lateral derecha (E); F) osteodermo discoidal de cresta excéntrica en vista dorsal; G) sección transversal de un osteodermo alto; H) osículo en vista dorsal. Los contornos punteados son especulativos y esquemáticos. Abreviaturas: ba, borde anterior; bc, base cóncava; bp, base plana; c, cresta; tl, textura lisa. Escalas= 4,5 (A,B) y 3 (C-H) cm. Modificado de Riguetti et al. (2022a).

Histología

La histología observada es mayormente similar a la de otros tireóforos (Padian y Woodward, 2021). La sección delgada de la mitad proximal de la costilla dorsal tiene forma de T, por la expansión anteroposterior de los bordes laterales (Fig. 13B, arriba). El hueso muestra una corteza externa compacta y un núcleo de tejido esponjoso grueso. La corteza lateral es delgada y los atributos histológicos están pobremente definidos. La corteza medial más gruesa permite una mejor vista e interpretación de sus características histológicas (Fig. 13B, abajo). El tejido primario es lamelar-zonal (conteniendo annuli y zonas sensu Cerda y Chinsamy, 2012), con annuli de tejido pseudolamelar y zonas de tejido fibrolamelar vascularizado, alrededor del hueso esponjoso grueso cuyas láminas óseas presentan tejido lamelar. Osteonas secundarias están presentes entre el hueso esponjoso y la corteza, y son

abundantes en la zona interna de la corteza lateral de la costilla. La corteza está moderadamente vascularizada con osteonas primarias dispersas y predominantemente de orientación longitudinal, que tienen una disposición circunferencial regular (sensu Boeff y Larsson, 2007) en la corteza medial. La abundancia de canales vasculares es mayor en la corteza fibrolamelar interna, y disminuye hacia el margen subperiosteal (aunque no desaparece). Pocos canales están orientados de forma oblicua y muy pocos se abren al margen subperiosteal. La sección delgada del centro del cuerpo costal presenta atributos histológicos muy similares a los del corte proximal. Se han identificado entre 6-7 líneas de crecimiento detenido (LAGs por sus siglas en inglés, “lines of arrested growth”) asociadas a los annuli en la región proximal del cuerpo costal, y al menos seis en la sección central (Fig. 13B, abajo). Estas son aproximadamente equidistantes, con la excepción de una gran zona entre las LAGs 2 y 3, y la última LAG muy cerca del margen subperiosteal. A pesar de la muy pobre vascularización externa a la LAG más externa, no es evidente un Sistema Fundamental Externo (EFS, avascular).

Los osteodermos están compuestos por delgadas cortezas externas y basales que encierran un núcleo fuertemente esponjoso de mayor espesor que las cortezas (Fig. 13C, arriba). Los osteodermos están compuestos por paquetes de fibras estructurales de colágeno, como en los anquilosaurios y titanosaurios (Scheyer y Sander, 2004; Cerda y Powell, 2010; Burns y Currie, 2014; ver Capítulo 5 de esta tesis), ordenados en conjuntos paralelos y conjuntos oblicuos a la superficie del osteodermo. En algunos casos, la parte externa de la corteza presenta haces de fibras estructurales transversales a la superficie externa. El espesor cortical relativo en los osteodermos de *Jakapil* recuerda al de los “polacantinos” y algunos anquilosáuridos (Burns y Currie, 2014). La corteza externa está bien vascularizada, con canales que se dirigen principalmente de forma oblicua y radial desde el centro del osteodermo hacia la superficie. La corteza basal está pobremente vascularizada con presencia de algunos canales grandes que ingresan desde la base del osteodermo. Las osteonas secundarias están presentes en el límite entre la corteza interna y el núcleo esponjoso en los osteodermos más grandes. La corteza externa es ligeramente más ancha que la interna, aunque el espesor puede variar localmente. Algunos osteodermos presentan entre una y dos marcas de crecimiento pobremente definidas, y que son visibles en la corteza externa (Fig. 13C, abajo).

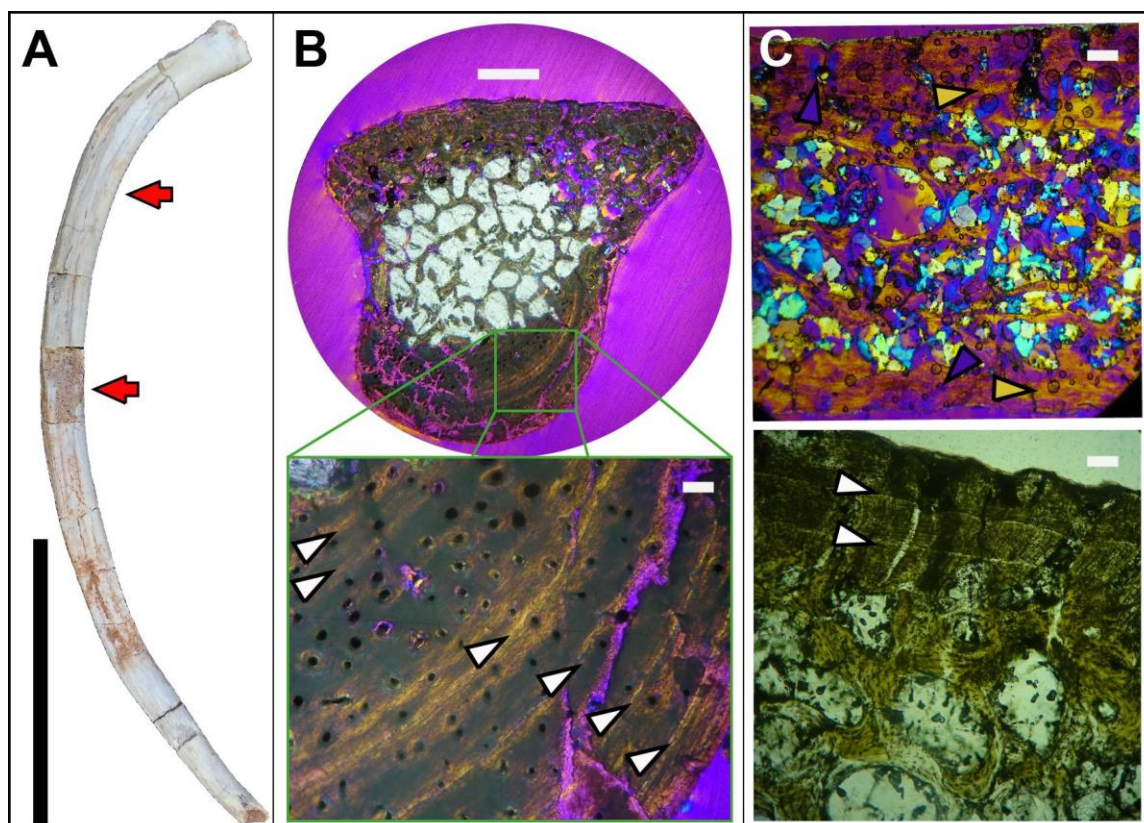


Figura 13. Histología de *Jakapil*. A) costilla dorsal (las flechas rojas indican los puntos de muestreo de secciones delgadas); B) vista general de la sección delgada del centro del cuerpo costal de la costilla dorsal (arriba) y detalle de la región cortical medial (abajo); C) secciones delgadas de un osteodermos mostrando los paquetes de fibras estructurales de las cortezas basal y externa bajo luz polarizada más filtro lambda (arriba), y detalle de la corteza externa de otro osteodermo bajo luz normal (abajo). Las flechas blancas señalan las LAGs (B,C, abajo). Las flechas azules y amarillentas señalan y se orientan en la dirección de algunos paquetes de fibras estructurales (C, arriba; flechas azules oblicuas a la superficie y flechas amarillentas subparalelas a la misma). Escalas= 5 cm (A), 1 mm (B, arriba), 0,1 mm (C, arriba) y 0,2 mm (B y C, abajo). Tomado de Rigueti et al. (2022a).

DISCUSIÓN

Estadío ontogenético

Con respecto al estadio ontogenético de *Jakapil*, los tejidos conservados y seccionados de las costillas brindan algunas ideas. En conjunto, la presencia de tejido pseudolamelar en la corteza externa depositado alrededor del hueso fibrolamelar (aumento de la organización de las fibras hacia el margen subperiosteal), la presencia de remodelación secundaria (abundante en algunos sectores), la mayoría de canales primarios longitudinales de diámetros reducidos y una moderada a baja vascularización en las capas más externas muestran una disminución en la tasa de crecimiento y la ausencia de características histológicas típicamente juveniles en el holotipo de *Jakapil* (Chinsamy-Turan, 2001; Padian et al., 2004; Padian y Woodward, 2021; y referencias allí citadas). Por otra parte, a pesar del ordenamiento creciente de las fibras en las cortezas media y externa, el espaciado regular (no decreciente) de las marcas de crecimiento hacia la superficie externa del hueso podría sugerir la inmadurez sexual del holotipo de *Jakapil* (Erickson et al., 2007).

Los huesos largos parciales de *Jakapil* no permiten un muestreo adecuado para realizar un estudio esqueletocronológico. Sin embargo, las costillas se han utilizado para estudiar la histología de otros tireóforos con resultados similares a los obtenidos con huesos largos. En *Antarctopelta* (Cerde et al., 2019) y *Stegosaurus* (Hayashi et al., 2009), el recuento de LAGs en los huesos de las extremidades es similar al observado en las costillas dorsales. En los euankilosaurios, la remodelación secundaria es extensa y elimina las marcas de crecimiento incluso en las costillas (Stein et al., 2013). La ausencia de un EFS y la presencia de hasta siete marcas de crecimiento en *Jakapil*, en comparación con la gran cantidad de LAGs presentes en individuos adultos de otros tireóforos (8-13 en *Antarctopelta* y *Stegosaurus*; Hayashi et al., 2009; Cerde et al., 2019), sugieren que el ejemplar holotipo de *Jakapil* no es un individuo completamente desarrollado. Además, la ausencia de un EFS sugiere que no alcanzó la madurez somática (Chinsamy-Turan, 2001; Padian et al., 2004). Por lo tanto, aunque el ejemplar holotipo puede haber alcanzado aproximadamente 1,5 m de longitud, aún no estaba completamente desarrollado.

Siguiendo la escala ontogenética de Hayashi et al. (2009) propuesta para *Stegosaurus*, la ausencia de un EFS y la presencia de marcas de crecimiento sugieren que el ejemplar holotipo de *Jakapil* podría corresponder a un adulto joven (etapa 3). Sin embargo, la remodelación en *Jakapil* es baja y concordante con un individuo *Stegosaurus* subadulto (etapa 2), y también con un ejemplar de *Scutellosaurus* adulto (Padian et al., 2004). Tanto en *Stegosaurus* adultos como en euankilosaurios, el grado de remodelación es mayor que en *Jakapil* y *Scutellosaurus*, ocupando extensamente la corteza compacta (Hayashi et al., 2009; Stein et al., 2013; Cerde et al., 2019). Por otra parte, Hayashi et al. (2009) han señalado que el *Stegosaurus* adulto joven (etapa 3) muestra anatómicamente algunas características tradicionalmente consideradas como juveniles, principalmente relacionadas con la falta de fusión de varias estructuras. Lo mismo ocurre en los tireóforos basales, que tienen vértebras presacras y elementos de las cinturas no fusionados o parcialmente fusionados, lo que no sugiere necesariamente un individuo juvenil o inmaduro (Breedon y Rowe, 2020; Norman, 2020b). Esta condición también está presente en *Jakapil*.

Anatómicamente, el ejemplar holotipo de *Jakapil* también muestra algunas características contradictorias entre sí, pero que son consistentes con las observaciones histológicas. Pese a la falta de fusión en algunos huesos (ej., el basiesfenoides con el resto del neurocráneo y el coracoides con la escápula), la gran cantidad de dentículos en las coronas de los dientes, el proceso del acromion alto, y las crestas sobre el trocánter anterior del fémur y el extremo proximal de la ulna, sustentan un espécimen no juvenil (ver Galton, 1982a,b; Burns et al., 2011; Norman, 2020b). *Jakapil* también carece de fusión parasagital entre los elementos de la armadura cervical, aunque los osteodermos están completamente fusionados con sus respectivas bases, como ocurre en un ejemplar de *Scelidosaurus* grande, pero que no ha crecido por completo (BRSMG LEGL 0004; Norman, 2020c).

La presencia de osteodermos postcervicales también respalda un estadio no juvenil para el ejemplar holotipo de *Jakapil*. Varios autores han señalado que los osteodermos postcervicales están ausentes en los anquilosaurios juveniles (ej., Maryńska, 1977; Galton, 1982a,b; Coombs, 1986; Burns et al., 2011; Norman, 2020c). Además, la presencia de menos marcas de crecimiento en los osteodermos que en las costillas dorsales apoya la hipótesis de que estos elementos aparecen más tarde en la ontogenia. Sin embargo, los tiempos relativos de desarrollo de los osteodermos respecto del resto del esqueleto, y el patrón corporal de aparición y desarrollo de los mismos, son desconocidos y no permiten una aproximación a una posible edad de aparición de estas estructuras en el cuerpo del animal. Una relación de LAGs similar se encuentra entre los osteodermos y los huesos endocondrales en

Antarctopelta (Cerde et al., 2019). Por el contrario, los osículos dérmicos de *Antarctopelta* muestran una gran cantidad de marcas de crecimiento, lo que sugiere que este tipo de osteodermos aparece temprano en la ontogenia del género. Osículos similares también están presentes en otros anquilosaurios (ej., *Kunbarrasaurus*; Molnar, 2001; Leahey et al., 2015), pero aparentemente están ausentes en *Jakapil* (los osículos que conserva presentan una anatomía muy diferente). De todos modos, la evidencia histológica soporta la ausencia de osteodermos postcervicales en las primeras etapas ontogenéticas en *Jakapil*.

En su conjunto, la histología de *Jakapil* es intermedia entre la observada en *Scutellosaurus* (Padian et al., 2004) y en los eurípodos (Padian y Woodward, 2021) en algunos aspectos. En *Scutellosaurus*, el predominio del hueso con fibras paralelas representa una tasa de crecimiento lenta, propuesta por Padian et al. (2004) como típica para pequeños dinosaurios. En *Jakapil*, sin embargo, la presencia de hueso zonal con matriz fibrolamelar representa periodos con alta tasa de crecimiento. Además, ambos taxones tienen una baja proporción de tejido secundario en la corteza más interna. Estas características contrastan con la condición observada en estegosaurios y anquilosaurios (incluso en juveniles), que muestran abundante hueso fibrolamelar (lo que sugiere una mayor tasa de crecimiento) y una extensa remodelación (Hayashi et al. 2009; Stein et al., 2013; Padian y Woodward, 2021, y referencias allí citadas). El material muestreado tanto de *Jakapil* como de *Scutellosaurus* representa individuos no juveniles o subadultos pequeños, de menos de 2 m de longitud.

Una anatomía tireófora novedosa

El descubrimiento de *Jakapil* en el Cenomaniano de Argentina muestra un linaje de tireóforos completamente nuevo para el hemisferio sur (ver Capítulo 7 de esta tesis). El nuevo taxón comparte muchas características con los ornitisquios basales y los tireóforos (incluso con los anquilosáuridos), pero también presenta varias características muy novedosas e inusuales para el grupo. La mandíbula relativamente corta de *Jakapil* con una gran fosa aductora, el surangular extensamente ornamentado por estrías y una eminencia coronoides bien desarrollada (incluso más alta que la de *Scelidosaurus*), se asemeja a la de los heterodontosáuridos (Serenó, 2012) y los ceratopsios basales (You y Dodson, 2004), lo que sugiere una mordida bastante fuerte para un tireóforo (Barrett, 2001; Ósi et al., 2016). Las grandes facetas de desgaste de *Jakapil* indican oclusión dental. Estas son más grandes que las de la mayoría de los tireóforos y estegosaurios basales, asemejándose a las del lectotipo adulto de *Scelidosaurus* (Norman, 2020a), los anquilosaurios, ceratopsios y hadrosáuridos (Mallon y Anderson, 2014a; Ósi et al., 2016), todos grupos donde el procesamiento del alimento en la boca es significativo. En *Jakapil*, el desgaste de los dientes funcionales es grande y angulado y parece estar distribuido en gran medida a lo largo de la hilera dentaria, desde los dientes más anteriores hacia los posteriores, como en los heterodontosáuridos y los cerápodos (Serenó, 2012; Mallon y Anderson, 2014a), diferenciándose del patrón de desgaste en parches presente en *Scelidosaurus* (Norman, 2020a). Es probable que *Jakapil* haya tenido un sistema masticatorio más eficiente que los primeros tireóforos en el procesamiento de la vegetación. La disposición "en echelon" de las coronas dentarias sugiere un movimiento principalmente ortal para la masticación, como en muchos los tireóforos (Barrett, 2001; Ósi et al., 2016; Norman, 2020a; y referencias allí citadas). En *Scelidosaurus* y otros tireóforos, la hilera dentaria curvada ventralmente en su porción anterior permite un efecto de "tijera" de los dientes más anteriores (Norman, 2020a). Además, el premaxilar expandido de muchos tireóforos ha propuesto un comportamiento más generalista para el grupo (Ósi et al., 2016, y referencias allí citadas). Por el contrario, el hocico angosto y la hilera dentaria recta de *Jakapil* sugiere una estrategia de alimentación diferente, no cortando hojas

u otros varios alimentos, sino un comportamiento más selectivo de elementos que requieren un procesamiento más fuerte (Ősi et al., 2016, y referencias allí citadas).

El hueso predentario es el primero conocido en un tireóforo basal. A pesar de haberse conservado la mandíbula inferior de *Scutellostaurus* (Breedon et al., 2021), *Emausaurus* (Haubold, 1990), *Scelidosaurus* (Norman, 2020a), "*Tatisaurus*" (Norman et al., 2007) y "*Bienosaurus*" (Raven et al., 2019), no hay preservado un hueso predentario. Norman (2020a), debido a la ausencia de este elemento en esqueletos muy completos de *Scelidosaurus*, sugirió que el mismo podría ser cartilaginoso. La presencia de un hueso predentario osificado en *Jakapil* contrasta con esa hipótesis. Su morfología plesiomórfica es muy similar a la del ornitisquio basal *Lesothosaurus* (Porro et al., 2015). El mismo muestra algunas lejanas similitudes con el predentario de los estegosaurios (Serenó y Dong, 1992) y es muy diferente del amplio predentario de los anquilosaurios (Vickaryous et al., 2004), lo que sugiere una estrategia alimentaria más selectiva (Ősi et al., 2016). La presencia de un gran proceso ventral es compartida con algunos ceratopsios basales (You y Dodson, 2004). Sin embargo, en estos el proceso suele ser muy robusto y sus dimensiones respecto de los procesos laterales es mucho mayor que la presente en *Jakapil*.

La presencia de un proceso dorsomedial en el articular es un nuevo componente en una mandíbula tireófora. Algunos anquilosáuridos tienen una proyección medial de la cavidad glenoidea en forma de plataforma compuesta por una expansión del articular (Ősi et al., 2016). En *Jakapil*, la fosa glenoidea no se extiende medialmente y el proceso dorsomedial surge de la parte posterior del proceso retroarticular. Un proceso bastante similar está presente en varios terópodos celurosaurios, como los dromeosáuridos (Norell et al., 2006), *Tyrannosaurus* (Brochu, 2003), *Gobipteryx* y aves ornitúrnas (Elzanowski, 1999). En Neornithes, el proceso dorsomedial del articular se sitúa más anteriormente que en *Jakapil*, medial a la articulación mandibular (ej., *Bubo*, *Guirra*, *Pterocnemia* y *Eudromia*, obs. pers.; ver también Mayr, 2011), y recibe la musculatura pterigoidea aductora (Holliday y Witmer, 2007). En los cocodrilos y lepidosaurios actuales, la musculatura pterigoidea suele estar unida al borde posteroventral de la mandíbula, también inferido para los dinosaurios no avianos (Holliday y Witmer, 2007). Sin embargo, la presencia de un proceso medial en *Jakapil* podría sugerir una nueva ubicación de la musculatura pterigoidea, más similar a la de las aves. Si este fuera el caso, la gran cresta ventral mandibular podría haber tenido una función de exhibición, en lugar de ser utilizada como una inserción de musculatura. De hecho, la textura rugosa a lo largo del borde mandibular se asemeja más a un elemento de ornamentación (como en *Scelidosaurus* y *Pinacosaurus*; Vickaryous et al., 2004; Norman, 2020a; y referencias allí citadas) que a una cicatriz muscular. De lo contrario, la cresta podría representar una ampliación de la superficie para la inserción de la musculatura, aumentando la eficiencia del proceso de masticación y acompañando las otras novedades masticatorias presentes en el taxón (ver más arriba).

La armadura de *Jakapil* también es particular. Casi todos los osteodermos recuperados son extremadamente bajos, a diferencia de las morfologías que suelen abundar en los tireóforos basales, con quillas altas o triangulares en sección (Haubold, 1990; Breedon y Rowe, 2020; Norman, 2020c). En *Scutellostaurus*, solo los osteodermos del Morfotipo A (Breedon y Rowe, 2020) que son muy bajos y tienen una quilla central, guardan alguna similitud con los osteodermos en forma de disco de *Jakapil*, aunque la cresta de los osteodermos en este último es más suave. Los escudos más grandes de *Jakapil* son bastante grandes comparados con los de otros tireóforos. Por ejemplo, presentan el doble de la extensión radial de los de *Scutellostaurus*. Algunos anquilosaurios, como *Antarctopelta* (ver Capítulo 6 de esta tesis), *Gastonia* (Kinneer et al., 2016) y *Gargoyleosaurus* (Kilbourne y

Carpenter, 2005), tienen osteodermos en forma de placas deprimidas (con o sin una quilla baja y muy marcada) que se asemejan a los de *Jakapil*. En *Scelidosaurus* los osteodermos desarrollan una quilla fuerte (Norman, 2020c), mucho más alta que la observada en los osteodermos de *Jakapil*. Por el contrario, los osteodermos de quilla alta y las espinas son raros en *Jakapil*.

En resumen, las características mencionadas y propias de *Jakapil kaniukura* permiten hacer una diagnosis del nuevo material holotipo. Muchas de estas representan variaciones morfológicas respecto de las presentes en los tireóforos conocidos, mientras que otras son únicas de la especie. Dado que los tireóforos son muy poco conocidos en Gondwana, es esperable que muchas de las características de las nuevas especies que se vayan encontrando reflejan una anatomía novedosa (Leahey et al., 2015; Pereda-Suberbiola et al., 2015; Murray et al., 2019; Maidment et al., 2020, 2021; Rauhut et al., 2020). Por otra parte, la mixtura de caracteres plesiomórficos, estegosaurianos y anquilosaurianos de *Jakapil* también puede sugerir una posición filogenética basal (fuera de Eurypoda) para este taxón y afines (contra Norman, 2021; ver Capítulo 7 de esta tesis).

Bipedalismo en dinosaurios acorazados

En cuanto a la locomoción, las tendencias evolutivas observadas en los tireóforos están asociadas a la transición entre especies pequeñas y bípedas, como *Scutellosaurus*, hacia formas más grandes y cuadrúpedas graviportales, observadas en Ankylosauria y Stegosauria (Norman et al., 2004a). El estado de transición ha sido atribuido al cuadrúpedo facultativo *Scelidosaurus* (Norman, 2021). Bajo el criterio del binomio forma-función, donde la morfología ósea se asocia con determinados tipos de funciones y facultades, (ej. locomotoras; ver Vizcaíno et al., 2016), es posible realizar algunas inferencias sobre la locomoción en *Jakapil*. Las dimensiones relativas de las extremidades anteriores, las extremidades posteriores y los restos craneales en este taxón (Fig. 2) guardan gran semejanza con los terópodos (Burch, 2013), ornitisquios basales (Norman et al., 2004b) y heterodontosáuridos (Serenó, 2012), cuya locomoción se propone como bípeda. Además, la hoja escapular alargada y sin expansión distal, y la fuerte reducción del húmero, se asemejan a los de algunos clados de terópodos en particular (ej., abelisáuridos; Burch, 2013). Esta se diferencia de la hoja escapular más corta y expandida distalmente de los ornitisquios y saurópodos, reconocidos como cuadrúpedos.

La comparación de los elementos de las extremidades de algunos tireóforos (Fig. 14) muestra la fuerte reducción del tamaño del húmero de *Jakapil*. Considerando una reconstrucción de los elementos basada en *Scelidosaurus* (el taxón más cercano a *Jakapil* en todos los análisis filogenéticos; ver Capítulo 7 de esta tesis), *Scutellosaurus* (una forma basal), *Euoplocephalus* y *Jinyunpelta* (dos anquilosaurios), la reducción de tamaño es notoria, al menos de forma cualitativa. A pesar de lo incompleto del material, se puede cuantificar esta reducción comparando los anchos proximal del húmero (PHW) y distal del fémur (DFW; este último medido en la sección transversal mejor conservada, aunque no es la más distal). La relación ancho proximal húmero/ancho distal fémur (HFR) es menor en los taxones basales (*Jakapil*, *Scutellosaurus* y *Scelidosaurus*) con respecto a los anquilosaurios *Jinyunpelta* y *Euoplocephalus*. Se produce un ensanchamiento proximal del húmero en los taxones cuadrúpedos que alcanza un ancho comparable al extremo distal del fémur ($HFR \sim 1$). El extremo distal incompleto del fémur en *Jakapil* arrojaría valores mayores del ancho distal, y por lo tanto aún más pequeños de la relación HFR (y del tamaño del húmero). Por otra parte, los elementos de *Jakapil* superpuestos sobre los de *Jinyunpelta* acomodan los fragmentos femorales muy cercanos entre sí. Sin embargo, las partes conservadas de ambos fragmentos

no es compatible con que los mismos se ubiquen tan cercanos en la diáfisis, sugiriendo proporciones apendiculares más similares a las de las formas basales. Independientemente de la longitud humeral desconocida en *Jakapil*, este carece de un húmero robusto, lo que permite rechazar una postura completamente cuadrúpeda, como la de los masivos anquilosaurios.

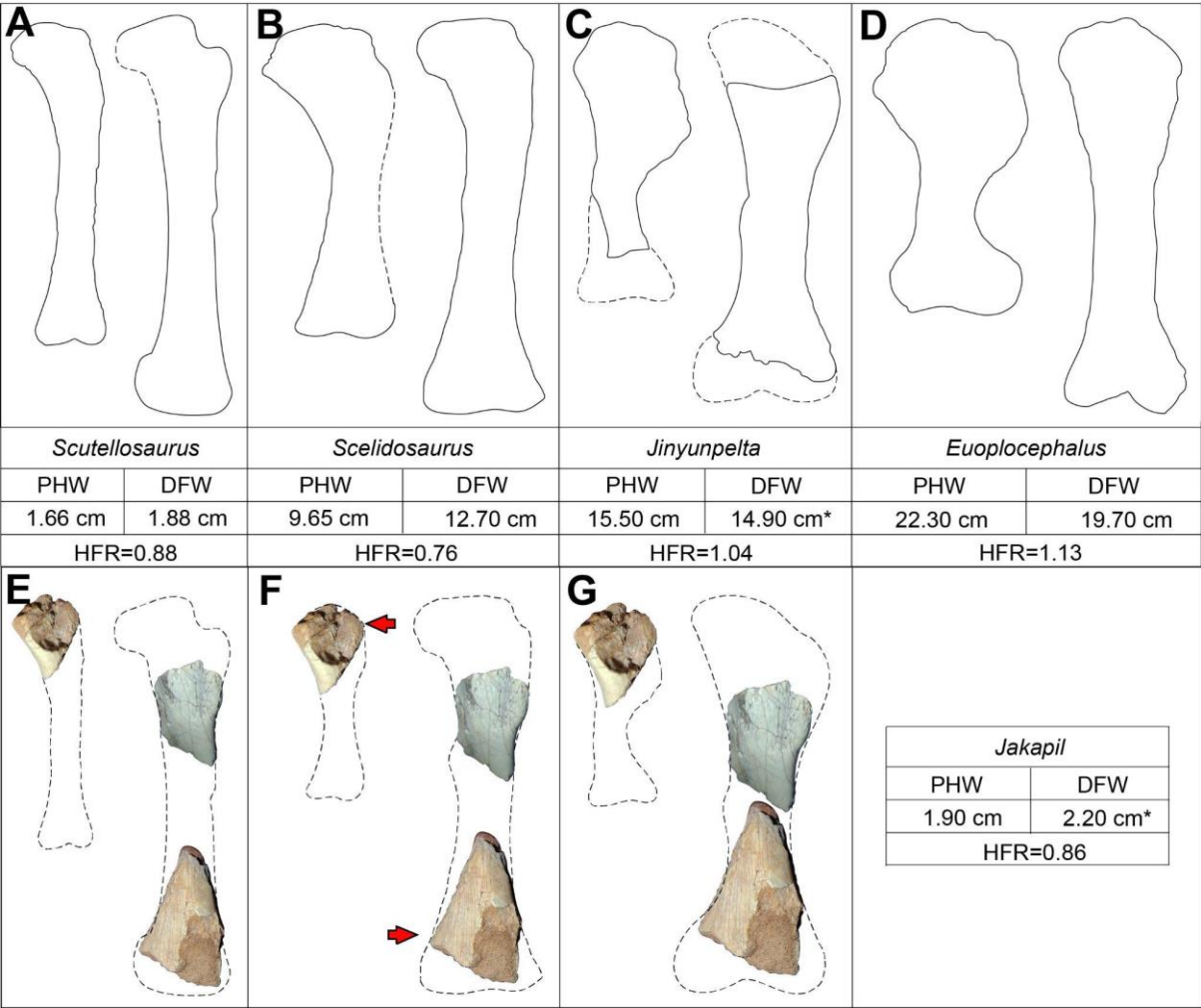


Figura 14. Comparaciones de estilopodios entre tireóforos. A-D) Siluetas de húmeros (izquierda) y fémures (derecha) de: A) *Scutellosaurus* (MNA. V. 175; modificado de Breeden et al., 2021); B) *Scelidosaurus* (NHMUK R1111; modificado de Norman, 2020b); C) *Jinyunpelta* (ZMNH M8960; modificado de Zheng et al., 2018); D) *Euoplocephalus* (AMNH 5404; modificado de Arbour y Currie, 2013a); E-G) reconstrucción esquemática de los miembros de *Jakapil* basada en: *Scutellosaurus* (E), *Scelidosaurus* (F) y *Jinyunpelta* (G). Abreviaturas: PHW, ancho proximal del húmero; DFW, ancho distal del fémur; HFR, relación de ancho proximal del húmero/distal del fémur. Las líneas punteadas representan las partes faltantes. Las flechas indican los puntos de medición de PHW y DFW en *Jakapil*. Tomado de Riguetti et al. (2022a).

En resumen, las dimensiones generales y estimaciones sobre las extremidades (con reducción del miembro anterior y del proceso olécranon de la ulna; ver Maidment y Barrett, 2014) y las similitudes anatómicas del fémur con los ornitisquios y tireóforos basales (ej.,

trocánteres grandes y un fémur no columnar; Norman, 2020b) sugieren una postura bípeda en el espécimen de *Jakapil*. Sin embargo, esta definición en su postura debe tomarse con cautela a la luz de la parcialidad de los restos. Más aún, para complejizar el panorama, *Jakapil* aún conserva características asociadas a los taxones reconocidos como cuadrúpedos, incluyendo el proceso anterolateral de la ulna y metacarpianos robustos (Maidment y Barrett, 2014, y referencias en el mismo). Se necesita material más completo para hacer comparaciones cuantitativas precisas con otros taxones y resolver mejor su posible postura y locomoción.

La comunidad de tetrápodos del Área Paleontológica La Buitrera

La Formación Candeleros está principalmente conformada por depósitos continentales de areniscas rojizas con interacciones eólicas y barreales salinos, sugiriendo condiciones climáticas áridas a semiáridas con marcada estacionalidad (Garrido, 2010). La misma contiene una gran diversidad de fauna de vertebrados, especialmente de tetrápodos continentales (Hugo y Leanza, 2001a). Esta asociación de tetrápodos ha sido utilizada para caracterizar las faunas del Cenomaniano-Turoniano de la Cuenca Neuquina bajo la propuesta de una asociación Limayense (Leanza et al., 2004). Entre las formas más grandes que componen esta asociación se incluyen registros de varios géneros de saurópodos Titanosauria y Rebbachisauridae, terópodos Carcharodontosauridae, Abelisauroida y Coelurosauria, y algunos Ornithopoda. Estos fueron hallados mayormente en las facies con predominancia fluvial de la Formación Candeleros en la Provincia de Neuquén. Por otro lado, grandes afloramientos de depósitos eólicos se conocen de la región cercana al Embalse El Chocón y en la contraparte rionegrina de la Formación Candeleros (Garrido, 2010). Según Garrido, en la posición aproximada del actual embalse Embalse Ramos Mexía se situaba un cuerpo lacustre estacional, un barreal, nutrido por cuerpos de agua provenientes de la Dorsal de Huincul al norte (Garrido, 2010; de Valais et al., 2012), mientras que hacia el sur estaba rodeado por el desierto de Kokorkom (Apesteguía et al., 2016; Pérez Mayoral et al., 2021). Allí, la asociación faunística es muy diferente.

A diferencia de otros afloramientos de la Formación Candeleros, el Área Paleontológica La Buitrera (APLB) conserva un gran número y diversidad de vertebrados e icnofósiles (ej., Candia Haluckzop et al., 2018; Gualde et al., 2018). Esta diferencia de facies dentro de la misma formación está acompañada de un modo diferente de preservación de los fósiles, como es de esperar. En el APLB, se conservan vertebrados pequeños (desde unos pocos cm hasta 1,5 m de longitud corporal), aislados entre sí y articulados en su gran mayoría, sugiriendo condiciones ambientales de mucha menor energía que en otros afloramientos de la misma formación. El registro fósil de tetrápodos en estas facies incluye terópodos dromaeosáuridos y alvarezsáuridos (ej., *Buitreraptor* y *Alnashetri*; Makovicky et al., 2005; 2012), crocodiliformes uruguayosúquidos (*Aripesuchus*; Pol y Apesteguía, 2005; Fernández Dumont et al., 2020), esfenodontes (*Priosphenodon* y *Tika*; Apesteguía y Novas, 2003; Apesteguía et al., 2021), serpientes con patas (*Najash*; Apesteguía y Zaher, 2006; Garberoglio et al., 2019a,b), lagartos (Apesteguía et al., 2005), tortugas quelíidas (*Prochelidella*; Maniel et al., 2020), mamíferos dryolestoideos (*Cronopio*; Rougier et al., 2011), restos fragmentarios y huellas asignadas a saurópodos (Candia Haluckzop et al., 2018), y el ornitisquio tireóforo *Jakapil*.

La ubicación geográfica de los restos de *Jakapil* dentro de la misma APLB también es particular. El mismo se encontró en la localidad de Cerro Policía del APLB, un sitio cuyos depósitos se encuentran más próximos a las márgenes del desierto de Kokorkom (Candia Haluckzop et al., 2018; Pérez Mayoral et al., 2021). Por el contrario, no se han encontrado

restos de *Jakapil* hacia el centro del paleoerg, en la localidad de La Buitrera (~10 km más al norte), luego de más de dos décadas de trabajo en el sitio. Es probable que esta distribución de *Jakapil* responda a la disponibilidad de determinado tipo de alimentos en las afueras del desierto, más consistentes con el tipo de vegetación de zonas más húmedas hallada en el contenido estomacal de los tireóforos. De hecho, para los anquilosaurios cuya dentición es más similar a la de *Jakapil* (ej., nodosáuridos) se han propuesto hábitats y disponibilidad de alimentos en zonas bajas, inundables o pantanos, mientras que los que tienen un menor procesamiento oral del alimento (ej., anquilosáuridos de Mongolia) han sido hallados en depósitos desérticos (Ősi et al., 2016).

En este contexto, el nicho de herbivoría en la asociación de tetrápodos del APLB estaría ocupado por los saurópodos, los esfenodontes y *Jakapil*. La presencia de este nuevo ornitisquio en la asociación del APLB nos muestra una diversidad de formas herbívoras más compleja de lo que se creía (LeBlanc et al., 2020). En general, los ornitisquios son considerados herbívoros sustentados en la morfología dentaria (en forma de hoja, similar a las iguanas actuales herbívoras) y a la conservación de varios especímenes con contenido estomacal (Molnar y Clifford, 2000; Mallon, 2019). Específicamente en los tireóforos, se conocen restos fosilizados del alimento en el tracto digestivo en *Isaberrysaura* (Salgado et al., 2017), *Kunbarrasaurus* (Molnar y Clifford, 2000) y *Borealopelta* (Brown et al., 2020), el primero con predominancia de semillas y los segundos con mayor proporción de frondes. Si bien en *Jakapil* no se conocen restos fosilizados del alimento, la morfología dentaria típicamente ornitisquia es consistente con una alimentación herbívora. Por otra parte, como se menciona más arriba, la anatomía particular tanto de la forma del hocico como de la morfología dentaria difiere de la observada en los otros herbívoros del APLB. En *Priosphenodon*, el desarrollo de herbivoría en el taxón está asociada a la aparición de esmalte prismático en los dientes, lo que le confiere un fuerte procesamiento oral del alimento. Si bien aún no se conoce el detalle estructural de los dientes de *Jakapil*, su morfología y desgaste no sugieren un procesamiento tan fuerte como en *Priosphenodon*, lo que podría estar mostrando una reducción en la competencia interespecífica y la simpatría entre especies. Si bien un estudio de la partición de nicho está fuera de los objetivos de la presente tesis, futuros estudios en la morfología del desgaste y la estructura histológica de los dientes de *Jakapil* permitirán realizar inferencias paleoecológicas más precisas.

CAPÍTULO 5

ANATOMÍA ÓSEA DEL PEQUEÑO ANQUILOSAURIO NODOSÁURIDO *PATAGOPELTA CRISTATA* DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE LA FORMACIÓN ALLEN EN RÍO NEGRO

Los resultados de este capítulo fueron publicados por el tesista (ver Rigueti et al., 2022b).

INTRODUCCIÓN

Como se menciona en el Capítulo 1, el registro osteológico de anquilosaurios sudamericanos se conoce de varias unidades del Cretácico Superior de Argentina y Chile. Si bien el registro chileno comprende al paranquilosaurio *Stegouros elengassen*, un esqueleto casi completo colectado de la Formación Dorotea (Soto-Acuña et al., 2021), el registro argentino es más numeroso en ejemplares, aunque representado por material fragmentario. Este último incluye principalmente osteodermos aislados del Grupo Neuquén en la provincia homónima (Huene, 1929; Novas, 2009), de la Formación Puerto Yeruá en la Provincia de Entre Ríos (de Valais et al., 2003), de la Formación La Colonia en la Provincia de Chubut (Gasparini et al., 2015), y restos fragmentarios de la Formación Allen en la Provincia de Río Negro (Murray et al., 2019; Coria y Salgado, 2001), de la Formación Chorrillo en la Provincia de Chubut (Rozadilla et al., 2021) y de la Formación Cerro Fortaleza en la Provincia de Cruz (Paulina Carabajal et al., 2021).

Parte de los registros colectados en las exposiciones rionegrinas de la Formación Allen comprenden un ejemplar muy fragmentario, pero que corresponden a los primeros registros argentinos (y sudamericanos) conocidos para el grupo (sin mencionar los materiales equívocos publicados por von Huene en 1929, y reinterpretados como elementos de Titanosauria por Salgado, 2003). La primer mención referida a este ejemplar fue realizada por Coria (1994), donde hacía mención del primer registro de un fémur y osteodermos anquilosaurianos. Salgado y Coria (1996) publican el material en un artículo donde identifican en el fémur ciertas características afines a la familia Nodosauridae, como ser la posición proximal del cuarto trocánter. Posteriormente, Coria y Salgado (2001) realizaron una descripción detallada del material, donde incluyeron nuevos registros colectados del mismo sitio (un diente, vértebras dorsales y caudales, y más osteodermos). La morfología de la corona dentaria, con presencia de un cóngulo asimétrico, reforzó la asignación a Nodosauridae (Coria y Salgado, 2001). Es en ese trabajo también, donde los autores proponen una hipótesis biogeográfica que explica la presencia en Sudamérica de estos dinosaurios típicos de las faunas del hemisferio norte. Según los autores, este registro inesperado se debió a un intercambio faunístico entre las Américas ocurrido durante el Campaniano-Maastrichtiano, evento también conocido como el “Primer Intercambio Biótico Americano” (o “FABI” según sus siglas en inglés; ver también Bonaparte, 1986; Leanza et al., 2004; Goin et al., 2012).

Sin embargo, tanto la asignación sistemática como la propuesta de hipótesis biogeográfica no fueron testeadas en análisis filogenéticos cladísticos y biogeográficos. Recientemente, Arbour y Currie (2016) armaron la base de datos de Ankylosauria más completa y actualizada (a partir de la de Thompson et al., 2012) e incluyeron el material argentino. En ese análisis recuperaron el espécimen argentino como un Nodosauridae (clado recuperado en su totalidad como una politomía), corroborando la propuesta original. Además, reconocieron una nueva morfología para los osteodermos cervicales del material argentino, aunque no propusieron una diagnosis para el mismo. Estudios posteriores basados en la misma matriz de datos mejoraron la topología de Nodosauridae y recuperaron al anquilosaurio argentino como parte de nodosáuridos Panoplosaurini (sensu Madzia et al.,

2021; ver Arbour et al., 2016; Rivera-Sylva et al., 2018; Zheng et al., 2018; Soto-Acuña et al., 2021), y por lo tanto cercanamente relacionado con los nodosáuridos del Cretácico Superior de América del Norte, como *Edmontonia* y *Panoplosaurus*.

Sin embargo, la anatomía de los elementos sugería otras ideas. Durante la realización de esta tesis, nuevos materiales fueron encontrados en colecciones, y el estudio de los mismos fue arrojando una visión algo diferente en cuanto a su asignación. Nuevos osteodermos, estudiados tanto en su diversidad morfológica como en su histología, mostraban caracteres diagnósticos de una potencial nueva especie perteneciente a un clado de Nodosauridae diferente de los Panoplosaurini (Ponce y Cerda, 2017; Riguetti et al., 2018; Murray et al., 2019). La morfología femoral también contrastaba con la propuesta de Arbour et al. (2016) (Facundo Riguetti, obs. pers.). Por lo tanto, y con el objeto de resumir toda la información sobre los anquilosaurios argentinos, en este capítulo se revisa el material descrito anteriormente y se describen nuevos restos de la localidad de Salitral Moreno. Los nuevos restos se recuperaron tanto de la colección del Museo Provincial Carlos Ameghino (MPCA) como de antiguos préstamos a distintas colecciones paleontológicas de otros museos. Estas descripciones se complementan con análisis filogenéticos que proponen una nueva visión del contexto filogenético y biogeográfico de estos materiales (ver Capítulo 7 de esta tesis).

En este capítulo se buscará cumplir con los objetivos específicos:

- *Objetivo específico 2:* analizar los restos óseos de especímenes publicados de las colecciones nacionales y del exterior para aumentar el conocimiento anatómico de los tireóforos del hemisferio sur.
- *Objetivo específico 3:* describir en detalle restos de tireóforos (anquilosaurios?) sin publicar de Salitral Moreno, Río Negro, y los restos de tireóforos (estegosaurios?) procedentes de Bajada Colorada, Neuquén.
- *Objetivo específico 4:* establecer relaciones de parentesco entre los taxones de Thyreophora de Gondwana mediante un análisis cladístico lo más inclusivo posible.
- *Objetivo específico 5:* contrastar resultados filogenéticos con las evidencias paleogeográficas utilizando metodologías filogenéticas de análisis biogeográficos.

Hipótesis: la información vertida en este capítulo se utilizará para testear las hipótesis:

H4: Los tireóforos del Cretácico Superior sudamericano y antártico constituyen un clado monofilético dentro de Nodosauridae.

H5: Los anquilosaurios del Cretácico Superior sudamericano y antártico pertenecen a linajes laurásicos que migraron al hemisferio sur en el Campaniano-Maastrichtiano (Coria y Salgado, 2001).

Contexto geológico

Todos los restos de anquilosaurios descritos aquí fueron colectados del Miembro Inferior de la Formación Allen (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior; Hugo y Leanza, 2001a) en Salitral Moreno, casi 30 km al sur de la ciudad de General Roca (Provincia de Río Negro, Argentina; Fig. 1). Estos fueron encontrados en varios sitios del mismo nivel estratigráfico dentro de un área de aproximadamente 50 m² (Coria y Salgado, 2001), junto

con varios otros materiales, incluyendo restos de saurópodos titanosaurios (restos de huesos y huevos; Powell, 1987; Salgado y Coria, 1993; Salgado y Azpilicueta, 2000; Simón, 2006; García y Salgado, 2013), hadrosáuridos (Juárez Valieri et al., 2010; Cruzado-Caballero y Coria, 2016; Cruzado-Caballero y Powell, 2017), terópodos (incluyendo aves), tortugas, gastrópodos y restos vegetales (Powell, 1987; Simón, 2006).

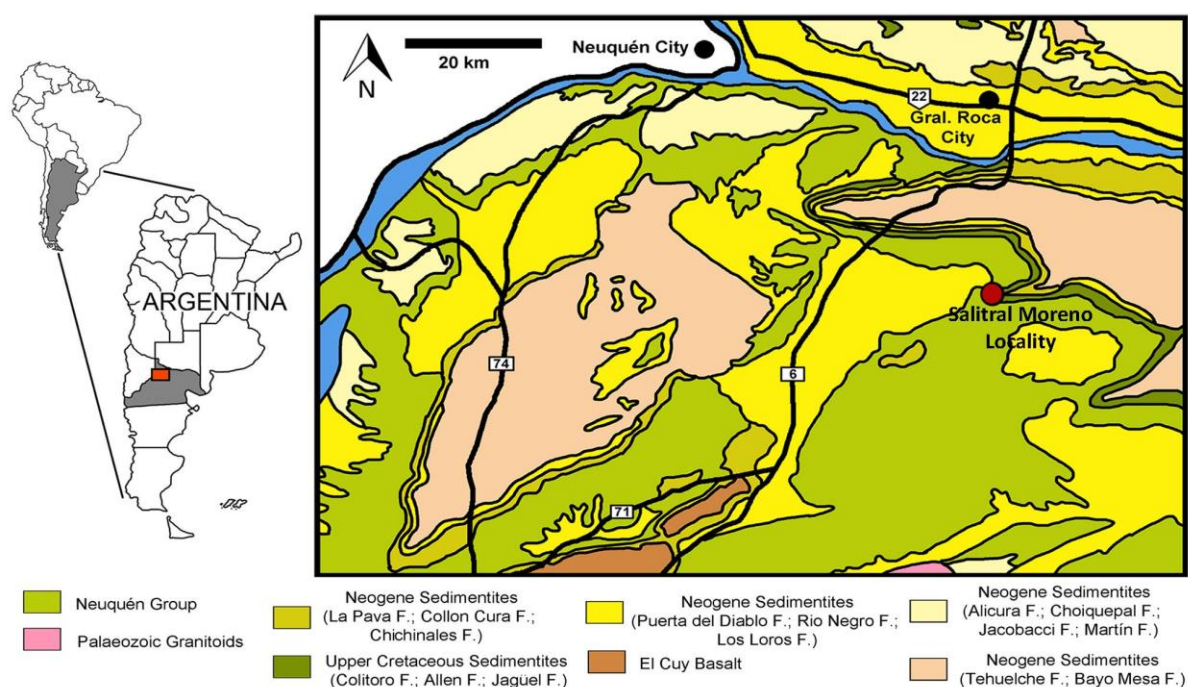


Figura 1. Localidad de procedencia de *Patagopelta* y estratigrafía. Mapas de América del Sur y Argentina (izquierda). El cuadro rojo señala la localidad del mapa en detalle (ampliado a la derecha). La escala de colores (abajo) representa las edades de los sedimentos en la región, detallando las respectivas formaciones geológicas. El círculo rojo señala el sitio de donde se recolectaron los restos de nodosáuridos de Salitral Moreno. Tomado de Rigueti et al. (2022b).

La Formación Allen pertenece al Grupo Malargüe y representa eventos depositacionales relacionados con el evento transgresivo atlántico que ocurrió durante el Cretácico Tardío en la Patagonia Norte (Casamiquela, 1978; Hugo y Leanza, 2001a; y referencias allí citadas). Varios estudios recientes consideran que la Formación Allen se depositó en un ambiente continental, evolucionando de un Miembro Inferior fluvial a deltaico de energía moderada con presencia local de dunas costeras (en la localidad de Paso Córdoba, Armas y Sánchez, 2013), a lagunas y arenas finas en los depósitos marinos granulares de baja energía del Miembro Medio, y finalmente a condiciones restringidas representadas por las evaporitas del Miembro Superior (Hugo y Leanza, 2001a,b; Rodríguez, 2011). Otros han propuesto un ambiente transicional con grados variables de influencia marina (ej., Andreis et al., 1974; Uliana, 1979; Bertels, 1969; Barrio, 1990; Casadío, 1994; Armas y Sánchez, 2011, 2013). Rodríguez (2011) resumió la mayoría de las interpretaciones previas (principalmente de los miembros Inferior y Medio) para concluir que la Formación Allen representa un ambiente marino marginal depositado en un contexto transgresivo, donde extensas tierras bajas (incluidos los sistemas fluviales) se inundaron sin llegar a contactar un ambiente completamente marino. La presencia de capas de bentonita también muestra

alguna conexión con el arco volcánico activo al oeste de las masas continentales. En la mayoría de los estudios, el Miembro Superior es interpretado como una restricción de la cuenca que resulta en un depósito evaporítico (Rodríguez, 2011, y referencias allí citadas). El abundante contenido fósil de esta formación también muestra una mezcla de taxones continentales y de agua dulce a salobre (el “Senoniano Lacustre” de Wichmann, 1927, equivalente a la Formación Allen; Hugo y Leanza, 2001a,b; Leanza et al., 2004; Martinelli y Forasiepi, 2004; O’Gorman et al., 2011; García y Salgado, 2013; y referencias allí citadas).

MATERIALES Y MÉTODOS

Todos los restos de anquilosaurios de Salitral Moreno previamente publicados (ver Coria y Salgado, 2001; Arbour y Currie, 2016; Murray et al., 2019) fueron revisados y considerados en esta tesis. Estos fueron complementados con nuevos restos. Ejemplares de varias especies de dinosaurios fueron colectados de diferentes sitios cercanos dentro del mismo nivel estratigráfico (García y Salgado, 2013). Sin embargo, actualmente se desconoce el sitio exacto y la asociación de la mayoría de los restos de anquilosaurios (Leonardo Salgado obs. pers.). Algunas variaciones anatómicas en los restos de anquilosaurios muestran la presencia de más de un individuo. Pequeñas diferencias en el tamaño de las vértebras dorsales y caudales sugieren la presencia de al menos dos individuos. Además, la variación tanto en el tamaño como en el grado de fusión entre los elementos vertebrales en las dos piezas sinsacras disponibles (MPCA-SM-703 y MPCA-SM-704) sugiere al menos un tercer espécimen inmaduro. En adición, variaciones entre las vértebras caudales, como la presencia de crestas ventrales o de una superficie transversalmente lisa, podría explicarse como variaciones intraespecíficas. Algunos elementos parecen conservar las asociaciones anatómicas originales, como un arco neural cervical y un osteodermo cervical (MPCA-SM-700a, b) en una posición casi natural. Los fémures derecho e izquierdo (MPCA-SM-1 y MPCA-SM-709) son del mismo tamaño y podrían pertenecer al mismo individuo, pese a su preservación diferente (lo que refleja la heterogeneidad en los atributos geológicos de la unidad portadora y los consecuentes modos de conservación dentro del mismo). Aunque la mayoría de los restos están dispersos o pertenecen a varios especímenes, el contexto geológico y tafonómico (ver abajo, “Comentarios tafonómicos”), las características anatómicas y los pocos materiales asociados permiten asignar los materiales al mismo taxón.

El nuevo material aquí descripto incluye un cuerno cuadradoyugal (MPCA-SM-710), un arco neural cervical parcial con un osteodermo asociado (MPCA-SM-700a, b), dos vértebras dorsales (MPCA-SM-701, 702), dos fragmentos de sinsacro (MPCA-SM-703, 704), cuatro vértebras caudales anteriores y medias (MPCA-SM-705, 706, 707, 708), un extremo distal femoral (MPCA-SM-709) y varios osteodermos cervicales (MPCA-SM- 711, 712, 713, 714) y postcervicales (MPCA-SM-715, 716, 717, 718, 719, 720, 721, 722, 723, 724 y 725). Para la terminología anatómica de los osteodermos se utilizó a Ford (2000), con la excepción de la orientación transversal de los osteodermos (los términos primario y secundario se reemplazan aquí por lateral y distal, siguiendo a Burns y Currie, 2014).

Se seccionaron tres osteodermos siguiendo el protocolo estándar para muestras paleohistológicas (Cerdeña et al., 2020). Las secciones delgadas se estudiaron con un microscopio petrográfico Leica DM750 P usando luz transmitida normal y polarizada con un filtro lambda. Para la histología del osteodermo se sigue la terminología de Scheyer y Sander (2004).

Las comparaciones anatómicas fueron tomadas mayormente de la literatura. Debido al contexto filogenético del anquilosaurio argentino (ver Arbour et al., 2016 y Soto-Acuña et

al., 2021), las comparaciones se realizan con otros miembros del grupo Ankylosauria, pero se consideran también algunos taxones basales emparentados (ej., *Jakapil* y *Scelidosaurus*) para comprender las características en contexto y las tendencias de sus variaciones dentro del Thyreophora.

La morfología del extremo proximal del fémur en los anquilosaurios es diagnóstica de las respectivas familias, pero hasta ahora su variación no ha sido cuantificada. Con el objeto de cuantificar esta variación y analizar la morfología (o conformación, en morfometría) del material argentino en el contexto de los Thyreophora se realizó un análisis de componentes principales (PCA) del fémur completo MPCA-SM-1 siguiendo la metodología propuesta por Klingenberg (2011; ver también Villalobos Leiva y Benítez, 2020). Se realizó un muestreo bibliográfico exhaustivo de los fémures de varios tireóforos abarcando todos los grupos posibles (con colaboración de colegas que aportaron material fotográfico). Se consideraron a priori grupos taxonómicos de distinta jerarquía, con el objeto de testear la homogeneidad de las conformaciones dentro de los mismos. Así, los grupos se identifican con las letras: A= Ankylosauridae, B= Thyreophora/Ornithischia basal, N= Nodosauridae, P= "Polacanthinae" y S= Stegosauria. Se utilizaron 38 unidades muestrales, y sobre cada una se colocaron 8 hitos utilizando el software TpsDig según se indica en la Figura 2. Los hitos se colocaron de manera tal que permitan analizar la conformación del extremo proximal del fémur y las posiciones relativas de los trocánteres cuarto y mayor. Los acrónimos utilizados se presentan como: especie_X₁_X₂_X₃, siendo especie el nombre de la especie correspondiente a esa unidad experimental, X₁= el sentido de la fotografía (normal o invertida respecto de la original), X₂= el grupo taxonómico correspondiente (ver más arriba), y X₃= estadio ontogenético (adulto o juvenil). Así, el acrónimo Patago_N_N_A corresponde a la unidad experimental *Patagopelta cristata*, foto normal, miembro de Nodosauridae, ejemplar adulto. Es importante mencionar que la inclusión de N (Nodosauridae) en el acrónimo del material argentino no es una asignación a priori del mismo dentro de la elipse de Nodosauridae sesgando el análisis, sino que solo permite la misma coloración que los otros Nodosauridae (la ubicación en el morfoespacio sólo está dada por la conformación generada por los hitos sobre la figura). A modo de soporte para el análisis y la separación de grupos se realizó un análisis canónico que se adjunta en el apéndice. El análisis se realizó con el programa MorphoJ.



Figura 2. Ubicación de los hitos (landmarks) sobre la vista posterior del fémur Patago_N_N_A. Los hitos se ubican en: 1) extremo más medial de la cabeza del fémur, 2) extremo más proximal de la cabeza del fémur, 3) extremo más lateral de la región trocantérica (última inflexión proximal a la diáfisis), 4) extremo más distal del cóndilo medial, 5) extremo más distal del cóndilo lateral, 6) punto más deprimido/inflexión/muesca entre la cabeza del fémur y el trocánter mayor, 7) ápice del trocánter mayor (cresta trocantérica), 8) punto medio de la base del cuarto trocánter. Escala=10 cm.

RESULTADOS

Sistemática paleontológica

Dinosauria Owen, 1842

Ornithischia Seeley, 1887

Thyreophora Nopcsa, 1915

Ankylosauria Osborn, 1923

Nodosauridae Marsh, 1890

Patagopelta cristata Rigueti et al., 2022b

Holotipo. MPCA-SM-78 (anillo cervical parcial).

Paratipos. MPCA-SM-710 (cuerno cuadradoyugal), MPCA-SM-77 (diente), MPCA-SM-700a (arco neural cervical parcial asociado al osteodermo 700b), MPCA-SM-68, 69, 70, 701, 702 (vértebras dorsales), MPCA-SM-703, 704 (elementos del sinsacro), MPCA-SM-71, 72, 73, 705, 706, 707, 708 (vértebras caudales), MPCA-SM-1, MPCA-SM-709 (fémures completo y parcial), MPCA-SM-700b (asociado a la vértebra cervical 700a), 711, 712, 713, 714

(osteodermos de anillos cervicales), MPCA-SM-41a, 41b, 42a, 42b, 43, 74, 75, 76, 715, 716, 717, 718, 719, 720, 721, 722, 723, 724 y 725 (osteodermos postcervicales); y cuatro secciones delgadas de osteodermos.

Material referido. MACN-PV-RN 1149 (cinco osteodermos; ver Murray et al., 2019).

Diagnosis. Anquilosaurio pequeño (longitud corporal de ~2,2 m) que se diferencia de todos los otros Nodosauridae por tener la siguiente combinación de caracteres: crestas musculares fuertemente desarrolladas (línea muscularis caudalis, línea muscularis cranialis y una cresta asociada al trocánter anterior) en la superficie anterior del fémur; medios anillos cervicales de morfología única, con osteodermos laterales de quilla alta con una inflexión central y osteodermos distales en forma de espinas con bordes comprimidos anteriormente, y todos fusionados a través de sus bordes basales formando una banda muy gruesa con contactos fuertemente suturados.

Etimología. El nombre genérico *Patagopelta* deriva de “Patago” (en referencia a la Patagonia argentina), en alusión a la región del hallazgo, y “pelta” (escudo en griego) debido a la presencia de una gran cantidad de osteodermos (tradicionalmente llamados escudos) cubriendo el cuerpo del animal como una coraza, respectivamente. El epíteto específico *cristata* (crestado en latín) se refiere a la presencia de las crestas diagnósticas, tanto en la superficie anterior del fémur como a la morfología del osteoderma lateral de los anillos cervicales.

Ocurrencia estratigráfica y geográfica. Miembro Inferior de la Formación Allen (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior; Hugo y Leanza, 2001a); Margen oriental del Salitral Moreno, unos 30 km al sur de General Roca, Provincia de Río Negro, Argentina.

Comentarios tafonómicos

La preservación ósea parece consistente con las interpretaciones ambientales fluviales a deltaicas propuestas para el Miembro Inferior de la Formación Allen. Desafortunadamente, los datos de campo para estos especímenes son algo imprecisos y por lo tanto los comentarios tafonómicos deben tomarse con precaución. La mayoría de los elementos de anquilosaurios presentan una textura superficial prístina o tienen roturas con una abrasión mínima, lo que sugiere un flujo de transporte de alta energía pero de corta distancia (Martin, 1999; Rogers y Kidwell, 2007; y referencias allí citadas). La superficie externa bien conservada de los huesos evidencia bajos efectos bioestratigráficos y sugiere una alta tasa de sedimentación, compatible con las regiones marginales de un ambiente fluvial a deltaico. Por otro lado, algunos elementos, como el extremo distal de un fémur (MPCA-SM-709) y una vértebra caudal media (MPCA-SM-708), están rotos y fuertemente desgastados, lo que sugiere un probable origen de depósito de lecho o “lag” (Martin, 1999; Rogers y Kidwell, 2007; y referencias allí citadas). Además, estos elementos comparten el mismo color y su hueso esponjoso expuesto está relleno del mismo sedimento grisáceo fino de tamaño pelítico, muy diferente del relleno arenoso amarillento de la mayoría de los otros huesos de anquilosaurio del sitio. Esto refleja la heterogeneidad de los sedimentos en estas capas. La mayor erosión no se debe necesariamente al transporte fluvial desde un depósito original distante (Aslan y Behrensmeyer, 1996), sino también a las condiciones energéticas más altas en algunas regiones del perfil del canal (por ejemplo, el lecho del río), lo que sugiere un origen cercano. Además, algunos de los elementos bien conservados (ej., algunos

osteodermos, como MPCA-SM-73 y MPCA-SM-715, la vértebra dorsal MPCA-SM-68 y el fémur completo MPCA-SM-1) y los fémures erosionados (MPCA-SM-709) muestran rastros de perforación y surcos probablemente debidos a bioerosión (ver Britt et al., 2008), lo que también sugiere un tiempo de exposición intermedio antes del enterramiento final, de modo que se conserven la superficie mayormente prístina y la alteración conjuntas (Martin, 1999; McHugh et al., 2020).

Descripción y comparaciones

Esqueleto craneal

El material craneal está representado por un único diente aislado (MPCA-SM-77, Fig. 3A-D) que se redescrive aquí luego de la descripción realizada por Coria y Salgado (2001), y un elemento que probablemente pertenece a los huesos cuadradoyugal y yugal fusionados entre sí y a un osteodermo (MPCA-SM-710, Fig. 3E-H).

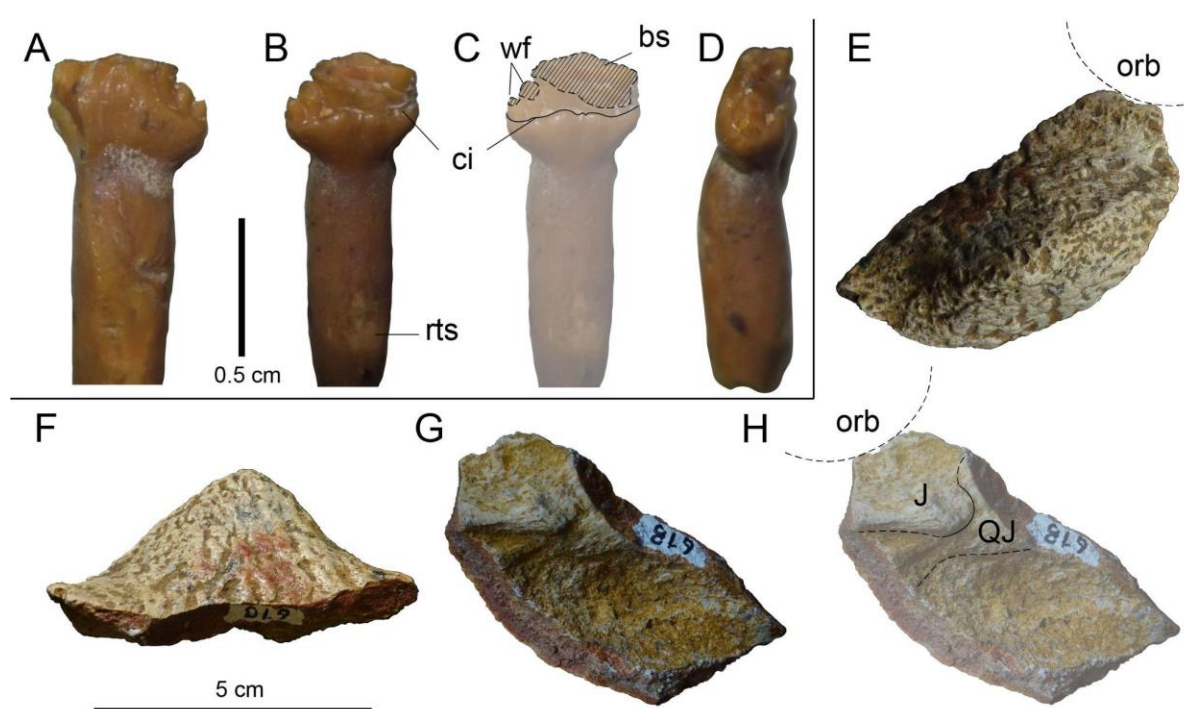


Figura 3. Restos craneales. A-D) MPCA-SM-77, diente aislado en vistas labial (A), lingual (B, C) y detalle de un borde (¿distal?, D). E, H) MPCA-SM-710 (cuerno cuadradoyugal) en vistas lateral derecha (E), dorsal (F) y medial (G, H). Abreviaturas: bs, superficie rota; ci, cingulo; J, yugal; orb, órbita; QJ, cuadradoyugal; rts, superficie del diente de reemplazo; wf, facetas de desgaste. Tomado de Rigueti et al. (2022b).

Diente. El diente (MPCA-Pv-77; Fig. 3A-D) tiene una corona en forma de hoja comprimida lateralmente con dentículos distales, aunque la mayoría están erosionados. La base de la corona está ligeramente hinchada y atravesada por un cingulo asimétrico bien desarrollado, como ocurre en los nodosáuridos y paranquilosaurios (ej., *Antarctopelta*, *Edmontonia*, *Sauropelta*, *Stegouros* y *Struthiosaurus*; Pereda-Suberbiola y Galton, 2001; Ósi et al., 2016; Soto-Acuña et al., 2021). Lingualmente, el cingulo tiene un perfil sigmoidal a irregular. En el lado labial, se eleva centralmente, confluyendo con el dentículo apical. Se conserva la base del dentículo apical y cuatro dentículos asociados, el primero mesial y los tres últimos distales.

Los dentículos distales están separados por surcos poco profundos que se extienden hasta el cíngulo, aunque no se puede determinar esto para los dentículos más apicales rotos. La superficie lingual de la corona está bastante erosionada. Las facetas de desgaste en los dentículos están presentes en el lado lingual (lo que sugiere un origen maxilar del diente). Una fuerte constricción en la base de la corona delimita y separa a esta de la raíz. La raíz es subcilíndrica, grande y alargada. El lado lingual de la raíz tiene una faceta subrectangular proximal para el diente de reemplazo. La comparación de los dientes con otros anquilosaurios es difícil debido a la gran superficie erosionada. Sin embargo, los dentículos son bastante grandes, como suele ocurrir en los nodosáuridos (ej., *Edmontonia*, *Europelta*, *Hungarosaurus* y *Sauropelta*; Ősi et al., 2016) en lugar de anquilosáuridos y paranquilosaurios (Mallon y Anderson, 2014a; Soto-Acuña et al., 2021).

Fragmento craneal. MPCA-SM-710 (Fig. 3E-H) es un elemento bajo, subcónico, comprimido lateralmente y ornamentado, que se asemeja al cuerno cuadradoyugal de los anquilosaurios (ver Carpenter et al., 1995; Ford, 2000; Parsons y Parsons, 2009). Tanto en vista lateral como anterior, la pieza es simétrica. El borde anterior del cuerno está marcado, mostrando una suave compresión lateral desde la base hasta el ápice. Ventralmente, la pieza es cóncava. La textura externa está fuertemente ornamentada con fosas o pequeños forámenes y surcos, siendo estos últimos más grandes hacia los bordes de la base. La textura ventral está parcialmente cubierta de sedimento. Casi todos los bordes basales del cuerno están rotos, aunque la pieza está casi completa. El único borde conservado comprende huesos accesorios que convergen y se fusionan dentro de la concavidad basal. La textura de estos huesos accesorios es lisa, como en los huesos no dérmicos. Uno de los huesos parece ser el yugal, con un borde fino y liso, probablemente el margen ventral de la órbita ocular. A través del hueso roto no es posible ver a simple vista el contacto sutural de estos huesos accesorios con un osteodermo externo (lo que sugiere elementos craneales remodelados a lo largo del desarrollo, como proponen Vickaryous et al., 2001a y Ősi et al., 2021 con base en la histología). En este contexto, los huesos no dérmicos asociados podrían efectivamente ser el cuadradoyugal y el yugal. La forma general se asemeja al cuerno cuadradoyugal simétrico de *Hungarosaurus*, *Sauropelta*, *Silvisaurus* y *Edmontonia* (Carpenter y Kirkland, 1998; Burns, 2015; Ősi et al., 2021), en contraste con la protuberancia asimétrica de otros nodosáuridos (ej., *Europelta*, *Niobrasaurus* y *Polacanthus*; Carpenter y Everhart, 2007; Kirkland et al., 2013; Blows, 2015), el cuerno más asimétrico y anteroposteriormente más largo de los anquilosáuridos (Tumanova, 2000; Arbor y Currie, 2013a; Arbor et al., 2014), y el elemento fuertemente reducido en el paranquilosaurio *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015).

Esqueleto axial

Los elementos axiales incluyen un arco neural cervical parcial, cuatro vértebras dorsales, dos fragmentos de sinsacro y siete vértebras caudales. Los elementos dorsales y caudales se redesciben aquí luego de las descripciones de Coria y Salgado (2001). Los nuevos elementos cervicales (MPCA-SM-700a), dorsales (MPCA-SM-701 y 702) y algunos caudales (MPCA-SM-705, 706 y 707) no aportan información taxonómica significativa, como sí lo hacen los nuevos elementos del sinsacro (MPCA-SM-703, 704) y una vértebra caudal (MPCA-SM-708). Los elementos axiales son similares a los de los anquilosaurios en general (ver Ostrom, 1970; Arbor y Currie, 2013a; Burns, 2015; Zheng et al., 2018; Raven et al., 2020; Soto-Acuña et al., 2021).

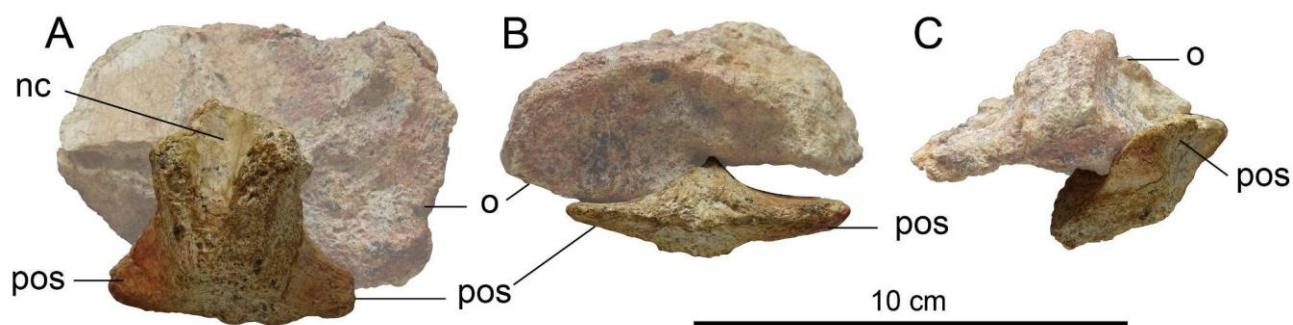


Figura 4. Vértebra cervical. MPCA-SM-700a y MPCA-SM-700b (MPCA-SM-700b transparentado), en vistas ventral (A), posterior (B) y lateral izquierda (C). Abreviaturas: nc, canal neural; o, osteodermo; pos, postzigapófisis. Tomado de Riguetti et al. (2022b).

Vértebra cervical. MPCA-SM-700a (Fig. 4) es el arco neural parcial de una vértebra cervical asociado a un osteodermo cervical (MPCA-SM-700b; ver descripción más abajo; Fig. 9D,E,H,I). El arco neural muestra ventralmente el techo del canal neural (Fig. 4A, nc), que porta un pequeño foramen sobre la línea media. Las postzigapófisis se elevan por encima de la base de las diapófisis y se expanden lateralmente hacia atrás de la misma manera que en las vértebras cervicales de varios anquilosaurios (ej., *Edmontonia*, *Europelta*, *Polacanthus*, *Saichania*, *Silvisaurus*, etc.; ver Gilmore, 1930; Eaton, 1960; Coombs, 1971; Carpenter et al., 2011; Kirkland et al., 2013; Blows, 2015). La mayor parte de las postzigapófisis, la espina neural y los pedicelos del arco neural están erosionados. Todo el arco neural está rotado unos 30° sobre su eje vertical con respecto al osteodermo debido a un proceso post mortem.

Vértebras dorsales. El material incluye cinco vértebras dorsales medias a posteriores y un calco (MPCA-SM-70 es una copia de MPCA-SM-701). Aunque todos los elementos comparten la misma morfología general (Fig. 5A-E), MPCA-SM-68 es más grande y ligeramente más robusta que las demás (Fig. 5F-J). Los centros dorsales son más largos que altos y más altos que anchos transversalmente, aunque no son tan alargados como en *Jinyunpelta* (Zheng et al., 2018) y *Polacanthus* (Blows, 2015). Las superficies articulares son planas y con bordes expandidos respecto de la parte media del centro vertebral. En vista transversal, estas superficies son subredondeadas con un borde dorsal recto. El arco neural es alto, con pedicelos dorsalmente alargados y transversalmente anchos que rodean un canal neural verticalmente ovalado o en forma de lágrima. El arco neural a través de los pedicelos es tan ancho como el centro, una morfología que también se observa en *Crichtonpelta* (Lü et al., 2007a), *Gastonia* (Kinneer et al., 2016), *Polacanthus* (Blows, 2015) y *Struthiosaurus* (Pereda-Suberbiola y Galton, 2001). Las superficies laterales del arco neural son subtriangulares en vista lateral, con láminas centrodiapofisiales anterior y posterior que definen una suave fosa subtriangular en la superficie ventral de las diapófisis como las descritas en *Hylaeosaurus*, *Polacanthus* y *Struthiosaurus* (Seeley, 1881; ver también Bunzel, 1871; Raven et al., 2020). Las superficies articulares de las parapófisis no se conservan, pero sus bases están ubicadas muy altas en el arco neural, similar a la condición de *Gastonia*, *Hylaeosaurus* y *Polacanthus* (Kinneer et al., 2016; Raven et al., 2020). Un gran vestíbulo cóncavo subtriangular ("cuenca preespinal" sensu Coria y Salgado, 2001) se ubica en el centro entre la espina neural y las prezigapófisis. Las prezigapófisis están fusionadas ventralmente en la línea media y tienen forma de U en la vista anterior, como ocurre comúnmente en los anquilosaurios (ej., *Ankylosaurus*, *Edmontonia*, *Euoplocephalus*,

Sauropelta, *Stegouros*; ausente en *Hungarosaurus*; Ostrom, 1970; Carpenter, 2004; Ósi, 2005; Arbor y Currie, 2013a; Burns, 2015; Soto-Acuña et al., 2021). Las espinas neurales, las diapófisis y las postzigapófisis están rotas en todos los especímenes. Las bases de las diapófisis están muy inclinadas (entre 55 y 60° desde la horizontal) y están dorsalmente expandidas anteroposteriormente (en forma de T en la sección transversal, como en todos los anquilosaurios excepto *Mymoorapelta*; Arbor y Currie, 2016). Las bases de las postzigapófisis forman una quilla central redondeada o soporte ventral que contacta con el borde dorsal del canal neural, como ocurre en otros anquilosaurios (ej., *Crichtonpelta*, *Euoplocephalus*, *Gastonia*, *Hylaeosaurus*, *Polacanthus* y *Sauropelta*; Ostrom, 1970; Arbor y Currie, 2013a; Blows, 2015; Kinneer et al., 2016; Raven et al., 2020). No hay suturas visibles entre el centro vertebral y el arco neural en ninguna vértebra, por lo que las mismas están completamente fusionadas. Lateralmente, el centro de MPCA-Pv-68 presenta estrías longitudinales de poco relieve. Esta también presenta una fosa subcentral con un surco ventral en la superficie articular posterior, probablemente debido a bioerosión.

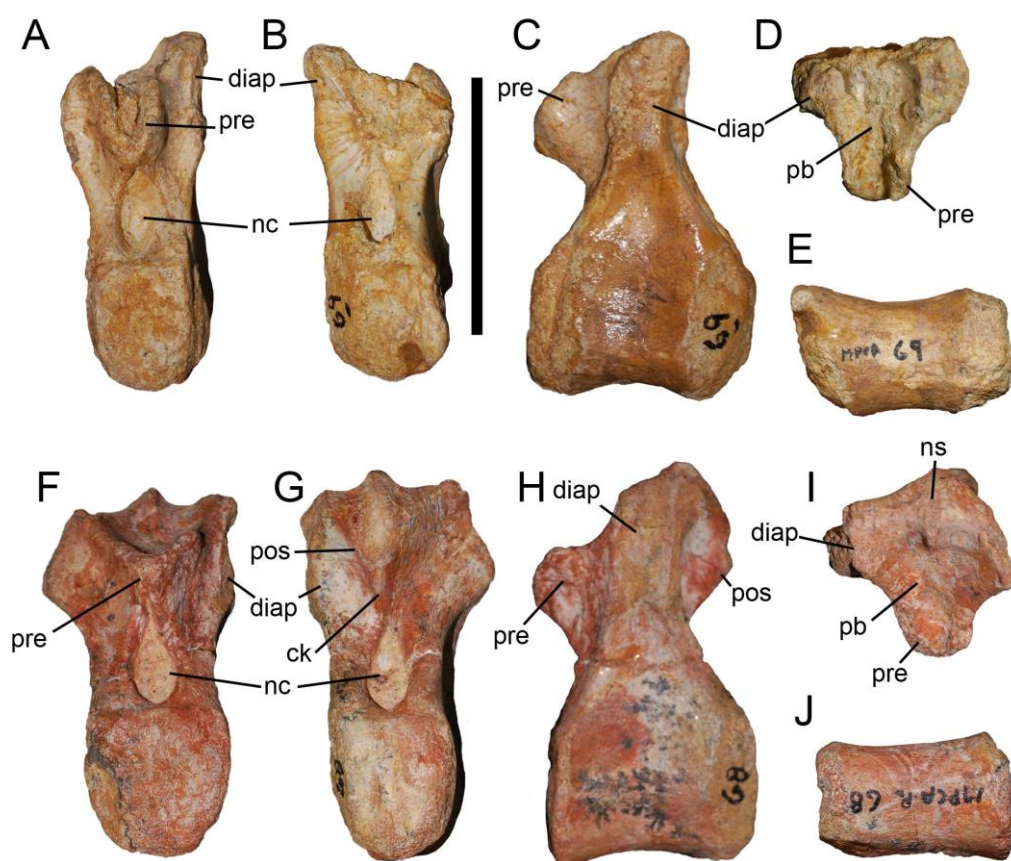


Figura 5. Vértebras dorsales. A-E) MPCA-SM-69, en vistas anterior (A), posterior (B), lateral izquierda (C), dorsal (D) y ventral (E). F-J) MPCA-SM-68, en vistas anterior (F), posterior (G), lateral izquierda (H), dorsal (I) y ventral (J). Abreviaturas: ck, quilla central; diap, diapófisis; nc, canal neural; ns, espina neural; pb, cuenca preespinal; pos, postzigapófisis; pre, prezigapófisis. Tomado de Riguetti et al. (2022b).

Sinsacro. Aquí se describen por primera vez dos fragmentos sinsacros. La pieza más grande (MPCA-SM-703, Fig. 6) está compuesta por tres centros vertebrales fusionados que

conservan la base de los procesos transversos, y la base de los pedicelos del arco neural sólo en la vértebra más posterior. Los centros vertebrales tienen la misma longitud, aunque estos son gradualmente más anchos y más bajos hacia el extremo anterior de la pieza. La superficie articular del centro anterior está fuertemente comprimida dorsoventralmente. La misma es ligeramente cóncava transversalmente pero fuertemente cóncava dorsoventralmente, por lo que sus bordes dorsal y ventral se proyectan anteriormente. La superficie articular del centro posterior es principalmente plana, con una pequeña concavidad central (fosa o “pit” notocordal), y su contorno es ligeramente subovado horizontalmente. Los tres centros vertebrales están fusionados. Ventralmente, dos crestas parasagitales y redondeadas, que bordean un surco longitudinal medial poco profundo, corren a lo largo de las tres vértebras, como ocurre en varios nodosáuridos (ej., *Edmontonia*, *Hungarosaurus*, *Niobrarasaurus*, *Nodosaurus*, *Peloroplites*, *Polacanthus*, *Sauropelta* y *Struthiosaurus*; Lull, 1921; Gilmore, 1930; Pereda-Suberbiola, 1994; Carpenter et al., 1995; García y Pereda-Suberbiola, 2003; Ősi, 2005; Carpenter et al., 2008; Raven et al., 2020), pero están ausentes en paranquilosaurios (ej., *Stegouros*, Soto-Acuña et al., 2021; *Antarctopelta*, ver Capítulo 6 de esta tesis). Los procesos transversos son bajos dorsoventralmente y subrectangulares en sección transversal, extendiéndose desde los bordes anterior a posterior de los centros vertebrales. Una sección dorsoventralmente baja en los procesos transversos (en relación con las costillas sacras más anteriores) también está presente en las últimas vértebras sacras y sacrocaudales de otros anquilosaurios (ej., el espécimen anquilosaurino de Mongolia MPC 100/1305, *Gargoyleosaurus*, *Panoplosaurus*, *Polacanthus*; Sternberg 1921; Carpenter et al. 2011; Arbor y Currie, 2013b; Carpenter et al., 2013; Burns, 2015; Raven et al., 2021; también presente en la tercer y cuarta vértebra sacra de *Antarctopelta*, ver Capítulo 6 de esta tesis). Estos están completamente fusionados con cada centro vertebral. La base del canal neural es transversalmente angosta y en cada centro vertebral tiene forma de reloj de arena en vista dorsal, como en las vértebras dorsales y caudales. El canal neural no está muy agrandado en esta pieza. En base a la forma y tamaño de los centros y los procesos transversos, y la morfología del canal neural, las comparaciones con otros anquilosaurios esta pieza está formada por la última vértebra sacra y dos sacrocaudales. Dos vértebras sacrocaudales son comunes entre los euanquilosaurios, aunque algunos anquilosáuridos pueden llegar a tener tres (ver Pereda-Suberbiola, 1994; Carpenter et al. 2008; Arbor y Currie, 2013a). Las sacrocaudales están ausentes en los paranquilosaurios (Soto-Acuña et al., 2021; ver Capítulo 6 de esta tesis).

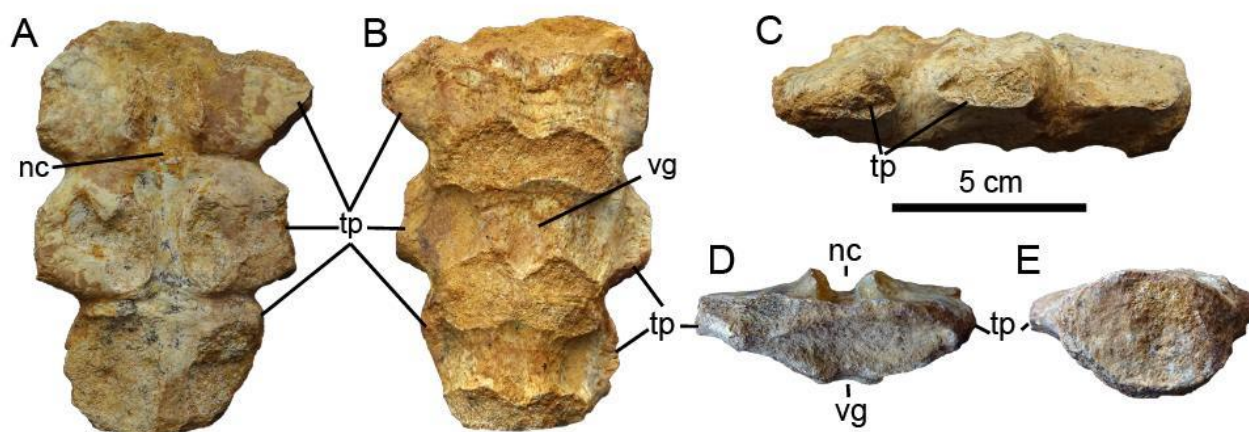


Figura 6. Vértabras sinsacras. A-E) MPCA-SM-703, en vistas dorsal (A), ventral (B), lateral izquierda (C), anterior (D) y posterior (E). Abreviaturas: nc, canal neural; tp, procesos transversos, vg, surco ventral. Tomado de Rigueti et al. (2022b).

El elemento MPCA-SM-704 se compone de dos centros vertebrales fusionados, muy bajos dorsoventralmente y de sección subovaladas. Es más pequeño que MPCA-SM-703 y las suturas entre los centros son visibles y están parcialmente fusionadas (hay un surco entre cada una). Además, aunque parcialmente erosionadas, las superficies articulares con los arcos neurales no parecen rotas sino desarticuladas. Esto puede sugerir que esta pieza pertenece a un ejemplar juvenil, a diferencia de MPCA-SM-703 (ver caracteres juveniles presentes en anquilosaurios en el apartado *Caracteres ontogenéticos y codificación en Jakapil*, en el Capítulo 4).

Vértabras caudales. El material incluye cinco vértebras caudales anteriores, un centro caudal anterior a medio y un centro caudal medio. Las vértebras caudales anteriores (MPCA-SM-71, 72, 705, 706 y 707; Fig. 7A-E) tienen centros cortos con superficies articulares ligeramente cóncavas a planas (la parte posterior siempre es más cóncava; MPCA-SM-72 también muestra fosas notocordales). Aunque las superficies articulares son subparalelas, las caras anteriores de los centros están ligeramente desplazadas dorsalmente con respecto a las posteriores, por lo que las vértebras se inclinan anteriormente cuando se las coloca sobre una superficie horizontal, como ocurre en otros anquilosaurios (ej., *Edmontonia*, *Mymoorapelta*, *Niobrarsaurus* y *Texasetes*; Mehl, 1936; Carpenter et al., 1995; Kirkland y Carpenter, 1994; Coombs, 1995a). Las superficies articulares de los centros son redondeadas en MPCA-SM-71 y ligeramente más anchas que altas (más marcado en la cara posterior) en MPCA-SM-72, 706 y 707. Ventralmente, el centro de MPCA-SM-71 presenta un surco medial poco profundo bordeado por crestas paramediales transversalmente redondeadas. Posteriormente, estas crestas se continúan con las facetas articulares de los arcos hemales (chevrões). Las superficies ventrales de los centros en MPCA-SM-72 y 706 son redondeadas transversalmente y lisas, sin crestas, y las facetas para los arcos hemales son más pequeñas que las de las otras vértebras. MPCA-SM-707 tiene una cresta central longitudinal ventralmente. Los procesos transversos en forma de barra proyectados lateralmente se ubican a media altura en las superficies laterales del centro en las caudales anteriores, como en algunos nodosáuridos (ej., *Niobrarsaurus*, *Polacanthus*, *Sauropelta*; Coombs, 1971; Carpenter et al., 1995; Blows, 2015) y *Antarctopelta* (Salgado y Gasparini,

2006), contrastando con la ubicación más alta de los procesos transversales en la mayoría de los anquilosaurios (ej., *Akainacephalus*, *Euoplocephalus*, *Hungarosaurus*, *Peloroplites*, *Stegouros*; Ősi, 2005; Carpenter et al., 2008; Arbor y Currie, 2013; Wiersma y Irmis, 2018; Soto-Acuña et al., 2021). El arco neural (conservado en MPCA-SM-71 y 707) está ligeramente inclinado hacia adelante y tiene pedicelos delgados. El canal neural es subtriangular, alto y estrecho. La espina neural es corta, dirigida hacia atrás, y distalmente es redondeada y suavemente expandida transversalmente, similar a la de las caudales anteriores de *Gastonia* (Kinneer et al., 2016), *Edmontonia* (Burns, 2015) y *Ankylosaurus* (Carpenter, 2004). Las zigapófisis no están conservadas.

La caudal MPCA-Pv-73 tiene un centro que es más alto que largo y más ancho que alto, ligeramente más largo que las caudales anteriores. Las superficies articulares son subovaladas horizontalmente, y no están desacopladas como lo están en las caudales anteriores. La superficie anterior es plana y la superficie posterior es ligeramente cóncava. Ventralmente, la superficie es más plana que en las caudales anteriores y las facetas de los chevrones están rotas. Los procesos transversos comparten la misma morfología y robustez que los de las caudales anteriores. Las dimensiones relativas del centro y las orientaciones de la superficie articular sugieren que este centro está ubicado entre las caudales anteriores y medias.

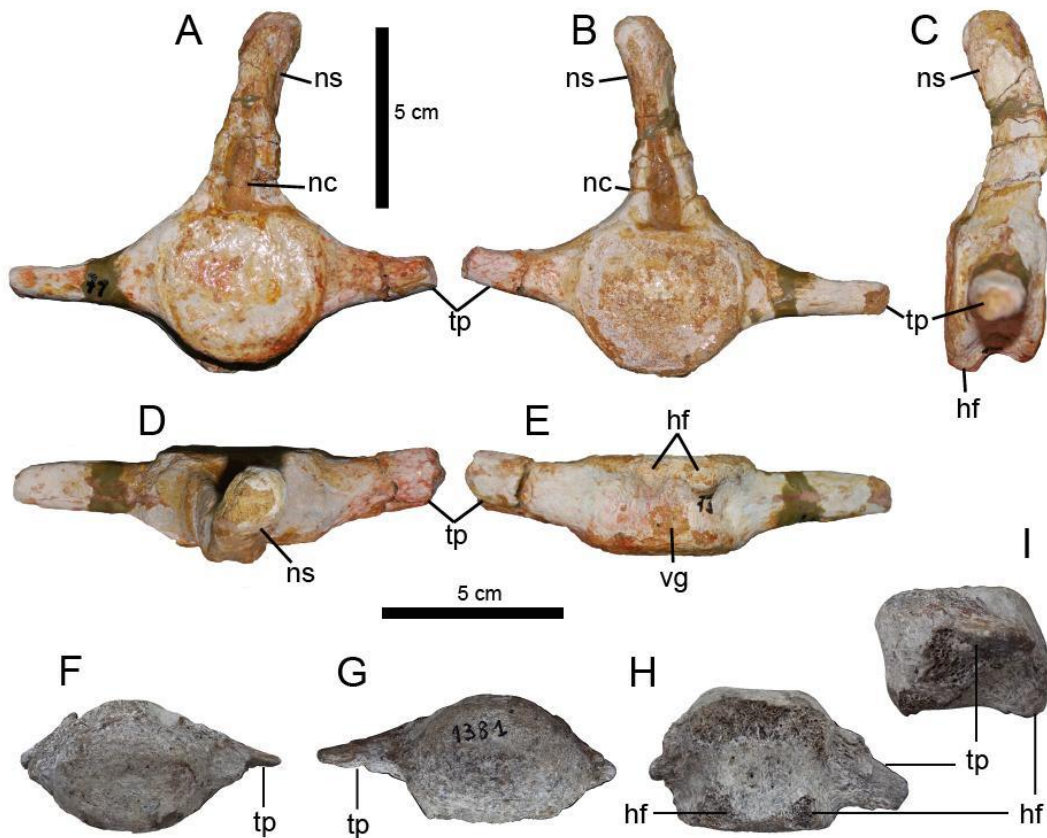


Figura 7. Vértabras caudales. A-E) MPCA-SM-71 (caudal anterior), en vistas anterior (A), posterior (B), lateral derecha (C), dorsal (D) y ventral (E). F-I) MPCA-SM-708 (caudal media), en vistas anterior (F), posterior (G), ventral (H) y lateral izquierda (I). Abreviaturas: hf, facetas del arco hemal; nc, canal neural; ns, espina neural; tp, procesos transversos; vg, surco ventral. Tomado de Riguetti et al. (2022b).

La vértebra caudal media MPCA-SM-708 (Fig. 7F-I) es un elemento nuevo. Tiene un centro bajo y ligeramente más ancho que largo, similar a los de *Europelta* (Kirkland et al., 2013) y *Gargoyleosaurus* (Kilbourne y Carpenter, 2005). Las superficies articulares parecen ovaladas horizontalmente, pero sus bordes rotos impiden una identificación precisa del contorno. Estas están ligeramente desfasadas, aunque menos que en las caudales anteriores. Ventralmente, dos suaves crestas paramediales y transversalmente redondeadas se proyectan anteriormente desde las facetas articulares de los chevrones. La superficie entre ambas crestas es plana o ligeramente cóncava y presenta varios forámenes. Los procesos transversos, bien desarrollados, se dirigen posterolateralmente y se extienden distalmente más de la mitad del ancho del centro. Aunque están muy erosionados, la sección transversal de los procesos transversos parece más comprimida dorsoventralmente que la presente en las caudales anteriores. Las bases de los procesos transversos son grandes y se extienden anteroposteriormente por casi toda la longitud del centro. Grandes procesos transversos persistentes más allá de la mitad de la serie caudal también están presentes en *Europelta* (Kirkland et al., 2013), *Gargoyleosaurus* (Kilbourne y Carpenter, 2005), el ejemplar de *Nodosauridae* NHMUK PV OR3789 ("*Hylaeosaurus oweni*"; Pereda-Suberbiola, 1993a; Raven et al., 2020), *Nodosaurus* (Lull, 1921), *Polacanthus* (Blows 2015; Raven et al. 2020) y los paranquilosaurios (Salgado y Gasparini, 2006; Soto-Acuña et al., 2021). Otros nodosáuridos tienen solo pequeños procesos transversos en forma de botón, como en *Hungarosaurus* (Ősi, 2005; Ősi et al., 2019) y *Niobrariasaurus* (Mehl, 1936; Carpenter et al., 1995; ver también Everhart, 2014), o crestas laterales, como ocurre en *Sauropelta* (Ostrom, 1970) y *Struthiosaurus* (Pereda-Suberbiola y Galton, 2001). En los anquilosáuridos, los procesos transversos están ausentes en la mitad distal de la cola (o están presentes solo en la primera vértebra del "garrote" caudal; ver Coombs, 1995b; Arbour, 2009; Carpenter et al., 2011; Arbour y Currie, 2016). El arco neural está completamente erosionado en MPCA-SM-708.

Esqueleto apendicular

Los elementos apendiculares incluyen un fémur derecho completo (MPCA-SM-1) y el extremo distal de un fémur izquierdo (MPCA-SM-709). El fémur completo es redescrito aquí luego del desarrollo realizado por Salgado y Coria (1996), Coria y Salgado (2001) y Arbour y Currie (2016).

Fémures. MPCA-SM-1 (Fig. 8) es un fémur derecho completo. Presenta la diáfisis recta con los extremos fuertemente expandidos, como es común en los euanquilosaurios (Coombs, 1971), y más expandido que en el paranquilosaurio *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021). La cabeza femoral está bien desarrollada, es hemisférica, y está separada de la diáfisis por un notorio cuello y desplazada medialmente. Esta condición es común en los nodosáuridos (ej., *Europelta*, *Hungarosaurus*, *Niobrariasaurus*, *Nodosaurus*, *Polacanthus*, *Sauropelta*, *Struthiosaurus*; Lull, 1921; Ostrom, 1970; Carpenter et al., 1995; Pereda-Suberbiola y Galton, 2001; Ősi, 2005; Kirkland et al., 2013; Raven et al., 2020), en contraste con el cuello menos desarrollado y la cabeza femoral subcuadrangular del paranquilosaurio *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021) y la cabeza femoral más proximal, redondeada y sin cuello de los anquilosáuridos (ej., *Pinacosaurus*, *Euoplocephalus*; Currie et al., 2011; Arbour y Currie, 2013a,b). La cabeza femoral se eleva más proximalmente que la región trocantérica lateral, como ocurre en *Dongyangopelta*, *Edmontonia*, *Hoplitosaurus* y *Polacanthus* (Rongjun et al.,

2013; Burns, 2015; Arbour y Currie, 2016; Raven et al., 2020). El trocánter mayor y la crista trochanteris (sensu Carpenter y Kirkland, 1998) son pronunciados. Los trocánteres mayor y anterior están completamente fusionados sin ningún surco visible entre ellos. Ambos trocánteres están separados de la cabeza femoral por una fosa trocantérica pronunciada. Tanto la fosa trocantérica pronunciada como el trocánter mayor grande son muy similares a los de *Sauropelta* (Ostrom, 1970) y *Niobrarsaurus* (Carpenter et al., 1995), a diferencia del borde proximal más continuo del fémur de *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021) y los anquilosáuridos. (ej., Lü et al., 2007a,b; Currie et al., 2011; Arbour y Currie, 2013a). El trocánter mayor ubicado proximalmente en *Patagopelta* y la mayoría de los nodosáuridos (ver Ostrom, 1970; Coombs, 1971; Carpenter et al., 1995; Carpenter y Kirkland, 1998; Pereda-Suberbiola y Galton, 2001; Kirkland et al., 2013) contrasta fuertemente con el trocánter mayor lateralizado en el panoplosaurino *Edmontonia longiceps* (Burns, 2015). Estas variaciones morfológicas del extremo proximal del fémur fueron cuantificadas con un análisis morfogeométrico bajo un muestreo general de tireóforos (ver “Morfometría femoral” más abajo).

La superficie anterior del fémur está atravesada por tres fuertes crestas rugosas. La cresta más lateral (línea intermuscular sensu Arbour y Currie, 2016) está asociada con el trocánter anterior y se extiende laterodistalmente hasta un tercio de la longitud femoral. La segunda cresta (línea muscularis caudalis sensu Arbour y Currie, 2016), centralmente ubicada, se extiende desde el ángulo proximolateral anterior a los trocánteres hasta la región proximal del cóndilo medial (como afirman Coria y Salgado, 2001; contra Arbour y Currie, 2016, quienes proponen la extensión de la misma hacia el cóndilo lateral). La textura de la mitad proximal de esta cresta es rugosa y la mitad distal es lisa. Cruzando la base del cuello de la cabeza femoral, la tercer cresta (línea muscularis cranealis sensu Arbour y Currie, 2016) se extiende mediodistalmente hasta un tercio de la longitud femoral, donde contacta con el cuarto trocánter. Esta cresta es subparalela a la segunda o central. Arbour y Currie (2016) mencionaron que estas crestas musculares son apenas visibles en *Nodosaurus* y *Hoplitosaurus*. *Niobrarsaurus* (Carpenter et al., 1995), *Peloroplites* (Carpenter et al., 2008) y *Texasetes* (Carpenter y Kirkland, 1998) también tienen sutiles crestas musculares en la superficie anterior del fémur. Sin embargo, las crestas femorales en todos estos taxones no son tan marcadas como las de *Patagopelta*.

El cuarto trocánter es una cresta rugosa y baja ubicada proximalmente en la superficie medial de la diáfisis, como suele ocurrir en los nodosáuridos (Lull, 1921; Ostrom, 1970; Carpenter et al., 1995; Pereda-Suberbiola y Galton, 2001; Ósi, 2005; Raven et al., 2020), y contrastando con el cuarto trocánter ubicado en una posición medio-distal en los anquilosáuridos (Coombs, 1978; Arbour y Currie, 2013a). Este trocánter en forma de cresta se extiende desde la base del cuello femoral y a lo largo del tercio proximal del fémur. Otra cresta está presente en la superficie lateral de la mitad distal del fémur. Esta cresta se extiende desde la mitad de la diáfisis proximalmente hasta la superficie lateral del cóndilo lateral. Aparentemente, la misma se eleva desde la línea muscularis caudalis en el centro de la diáfisis, aunque el hueso roto y pegado en esta región impide su ubicación correcta.

Los cóndilos distales están bien desarrollados, con el cóndilo medial más grande que el lateral en las vistas distal y posterior. En vista posterior, el cóndilo lateral presenta una gran fosa lateral, la muesca fibular. En este sentido, la superficie articular del cóndilo lateral se ve reducida por esta muesca y se desarrolla posteriormente como una pequeña prominencia comprimida lateralmente (cresta tibiofibular; condílido para Salgado y Coria, 1996). Una estructura similar en el cóndilo lateral asociado a una fosa lateral se describió en *Hoplitosaurus* (Gilmore, 1914), *Nodosaurus* (Lull, 1921, fig. 6B, C, n = muesca) y *Texasetes*

(Coombs, 1995a), y también se observa en varios otros nodosáuridos, como *Edmontonia* (Burns, 2015), *Gargoyleosaurus* (Kilbourne y Carpenter, 2005), *Niobrarsaurus* (Carpenter et al., 1995), *Polacanthus* (Pereda-Suberbiola, 1991), *Sauropelta* (ver Coombs, 1971) y *Silvisaurus* (Eaton, 1960). Por otro lado, *Peloroplites* (Carpenter et al., 2008), *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021) y la mayoría de los Ankylosauridae (ver Carpenter, 2004; Lü et al., 2007a,b; Carpenter et al., 2008; Carpenter et al., 2011; Currie et al., 2011; Arbour y Currie, 2013a) parecen carecer de un cóndilo lateral muy comprimido. El surco intercondilar está bien desarrollado en las superficies anterior y posterior, aunque distalmente es muy tenue. El epicóndilo lateral (proyección lateral del extremo distal del fémur) es una cresta sutil. El cóndilo medial presenta una depresión ligeramente central en su superficie medial. La mayor parte de la superficie posterior de la diáfisis es más plana que la superficie anterior, transversalmente convexa. Distal a la cabeza femoral, la mitad proximal de la superficie posterior presenta una textura entretejida fuertemente rugosa (de mayor escala que las presentes en la superficie basal de los osteodermos; ver "*Armadura dérmica*" más abajo). También se describió una textura similar ("textil") en la superficie posterior y proximal del fémur de *Nodosaurus textilis* (Marsh, 1889; Lull, 1921), aunque nunca se ha figurado apropiadamente. Carpenter y Kirkland (1988) revisaron la diagnosis de la especie y no mencionaron tal característica. Además, el material fotográfico disponible del holotipo de *Nodosaurus textilis* (YPM VP 001815.A) de la página web del Museo Peabody de Yale muestra una ornamentación que no sigue un patrón similar al de *Patagopelta* (las rugosidades en el primero parecen estar orientadas más proximodistalmente, no entretejidas como lo están en este último).

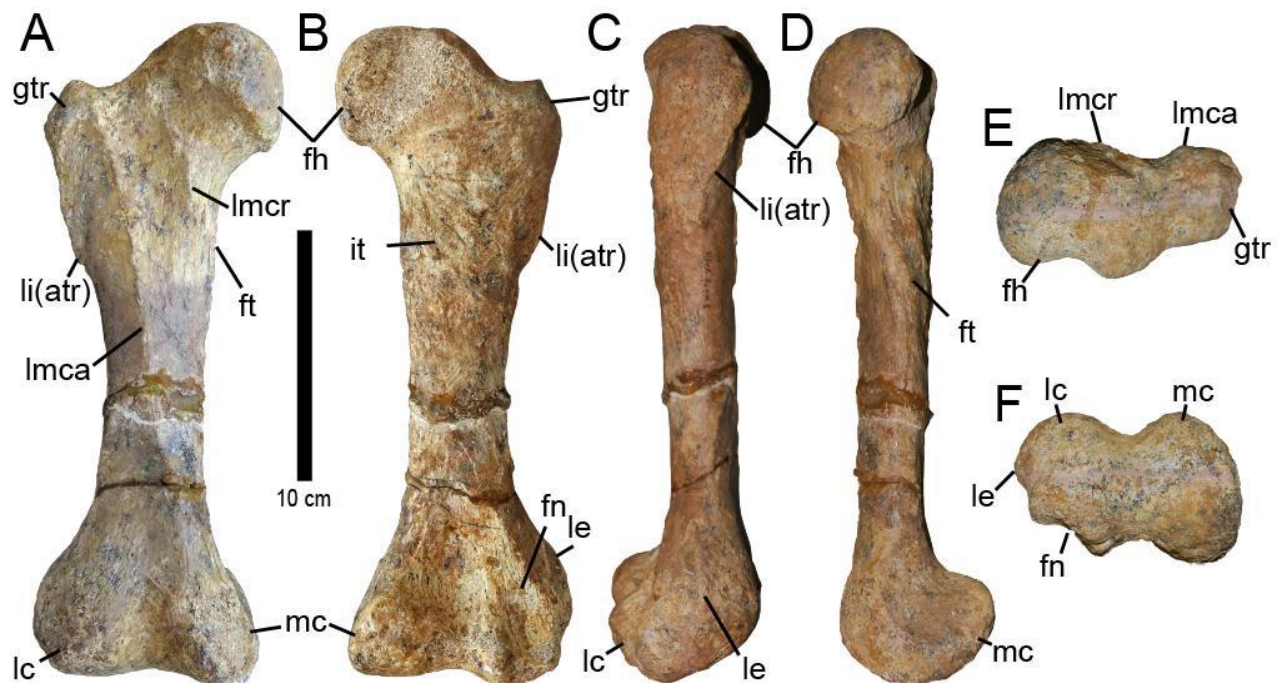


Figura 8. Fémur. A-F, MPCA-SM-1, en vistas anterior (A), posterior (B), lateral (C), medial (D), proximal (E) y distal (F). Abreviaturas: fh, cabeza femoral; fn, muesca o fosa fibular; ft, cuarto trocánter; gtr, trocánter mayor; it, textura entretejida; lc, cóndilo lateral; le, epicóndilo lateral; li (atr), línea intermuscular (asociada al trocánter anterior); lmca, línea muscularis caudalis; lmcr, línea muscularis cranialis; mc, cóndilo medial. Tomado de Rigueti et al. (2022b).

MPCA-SM-709 es el tercio distal de un fémur izquierdo. Este nuevo elemento tiene las mismas dimensiones que el fémur derecho, y es muy similar, posiblemente perteneciente al mismo individuo. Sin embargo, su conservación es notablemente distinta. MPCA-SM-709 se encuentra mayormente erosionado, contrastando con la conservación muy buena de MPCA-SM-1. También presenta orificios grandes y poco profundos, principalmente en la región intercondilar anterior, probablemente producto de bioerosión (ver Britt et al., 2008).

Armadura dérmica

Los elementos dérmicos incluyen armadura cervical y postcervical. Los osteodermos cervicales y postcervicales se redefinen según Coria y Salgado (2001) y Arbour y Currie (2016). Los nuevos osteodermos cervicales (MPCA-SM-700b, 711, 712, 713 y 714) y postcervicales (MPCA-SM-715, 716, 717, 718, 719, 720, 721, 722, 723, 724 y 725) aportan importante información taxonómica. Aunque no lo describieron, MPCA-SM-712 fue figurado por Arbour y Currie (2016, fig. 2E).

Armadura cervical. Hay seis elementos de la armadura cervical: MPCA-SM-700b, 78, 711, 712, 713, 714 (Fig. 9). Todos los osteodermos presentan una base sólida y las piezas más grandes muestran una suave curvatura a lo largo del borde basal. Los osteodermos están fuertemente fusionados a través de sus gruesos bordes basales como lo están en varios nodosáuridos (ej., *Edmontonia*, *Gargoyleosaurus*, *Silvisaurus* y *Struthiosaurus*; Gilmore, 1930; Carpenter y Kirkland, 1998; Pereda-Suberbiola y Galton, 2001; Kilbourne y Carpenter, 2005; ver también Ford, 2000), aunque las suturas sólo son visibles en las superficies externas. Bandas de estriaciones contornean la base de las prominencias dorsales (cresta o espina) de cada osteodermo y, por lo tanto, flanquean las suturas entre estos. No existe una banda ósea subyacente distintiva que une los osteodermos como sí está presente en algunos anquilosáuridos (ver Ford, 2000; Arbour y Currie, 2013a). Ventral a cada osteodermo hay una suave concavidad central. La textura de la superficie ventral es principalmente lisa y muestra algunos forámenes grandes (más pequeños y en mayor número hacia los bordes basales). Dorsalmente, la textura es rugosa y presenta un gran número de forámenes y surcos. Aunque la mayoría de los anquilosaurios tienen entre dos y tres medios anillos de osteodermos cervicales (ver Carpenter, 1990; Carpenter y Kirkland, 1998; Ford, 2000; Arbour y Currie, 2013a; Carpenter et al., 2011, 2013; Penkalski y Blows, 2013; Ősi et al., 2019), ninguno de los elementos conservados se puede asignar con confianza a un medio anillo en particular.

Los elementos MPCA-SM-700a y 700b, un arco neural cervical y un osteodermo, respectivamente, fueron encontrados asociados. La forma y posición del osteodermo sugieren un osteodermo medial del anillo cervical (Fig. 9D,E). El mismo presenta una cresta baja y es fuertemente asimétrico en vistas lateral, dorsal y anterior. La cresta parece desplazada en forma diagonal (anteromedial a posterolateral), sugiriendo una fusión en la línea media con la otra mitad del anillo, como ocurre en *Borealopelta* (Brown, 2017; Brown et al., 2017), *Edmontonia rugosidens* (Burns, 2015) y *Sauropelta* (Carpenter, 1984), y en contraste con el pico/domo central, o la quilla dirigida anteroposteriormente en el osteodermo medial de otros anquilosaurios (ej., *Euoplocephalus*, *Gargoyleosaurus*, *Kunbarrasaurus*, *Saichania*, *Stegopelta*; Maryańska, 1977; Ford, 2000; Molnar, 2001; Arbour y Currie, 2013a; Carpenter et al., 2013). Aunque está muy rota, la base es sólida y de gran espesor. Además de la asociación con una vértebra cervical, la cresta baja sustenta la identificación como osteodermo cervical medial, como suele ocurrir en los nodosáuridos (ej., *Borealopelta*, *Edmontonia*, *Gargoyleosaurus*, *Sauropelta*, *Silvisaurus*; Carpenter y Kirkland, 1998; Ford, 2000; Carpenter et al., 2013; Brown et al., 2017). Otro osteodermo bajo romo en forma de

domo y probablemente cervical es MPCA-SM-711 (Fig. 9A). Este presenta un sutil borde anterior desde la base hasta el ápice. Es ligeramente asimétrico en vista lateral y mayormente simétrico en vista anterior. La base es gruesa debajo de la prominencia dorsal, pero sus bordes están completamente ausentes. La mayor parte de su corteza externa en el lado derecho también está erosionada y los canales vasculares internos visibles están mayormente orientados en dirección apical. Varios otros canales tienen una orientación circular o circunferencial y pocos canales de sección transversal sugieren una orientación radial. Con base en la armadura articulada in situ de *Borealopelta* (Brown et al., 2017), MPCA-SM-711 se reconoce como el osteodermo medial del primer anillo cervical y MPCA-SM-700b como el osteodermo medial del segundo o tercer medio anillo cervical izquierdo.

MPCA-SM-712 está compuesto tanto de un osteodermo distal como de la base de un osteodermo lateral (Fig. 9B,C). El osteodermo distal es subcónico y bajo, y su ápice está ausente. Presenta un marcado borde anterior desde la base hacia el ápice y su prominencia dorsal es redondeada posteriormente en vista dorsal. En la superficie externa, la sutura entre los osteodermos es visible y está formada por una cresta central rugosa y alta, bordeada por las bandas estriadas que rodean la base de las prominencias cónicas dorsales. El borde basal posterior conservado de toda la pieza fusionada es rugoso y cóncavo ventralmente. Este presenta un surco marginal profundo. El borde dorsal del surco está sutilmente más expandido, cubriendo el borde más interno en vista dorsal. Dado que los osteodermos no son muy altos, esta pieza probablemente pertenece a un medio anillo cervical anterior derecho.

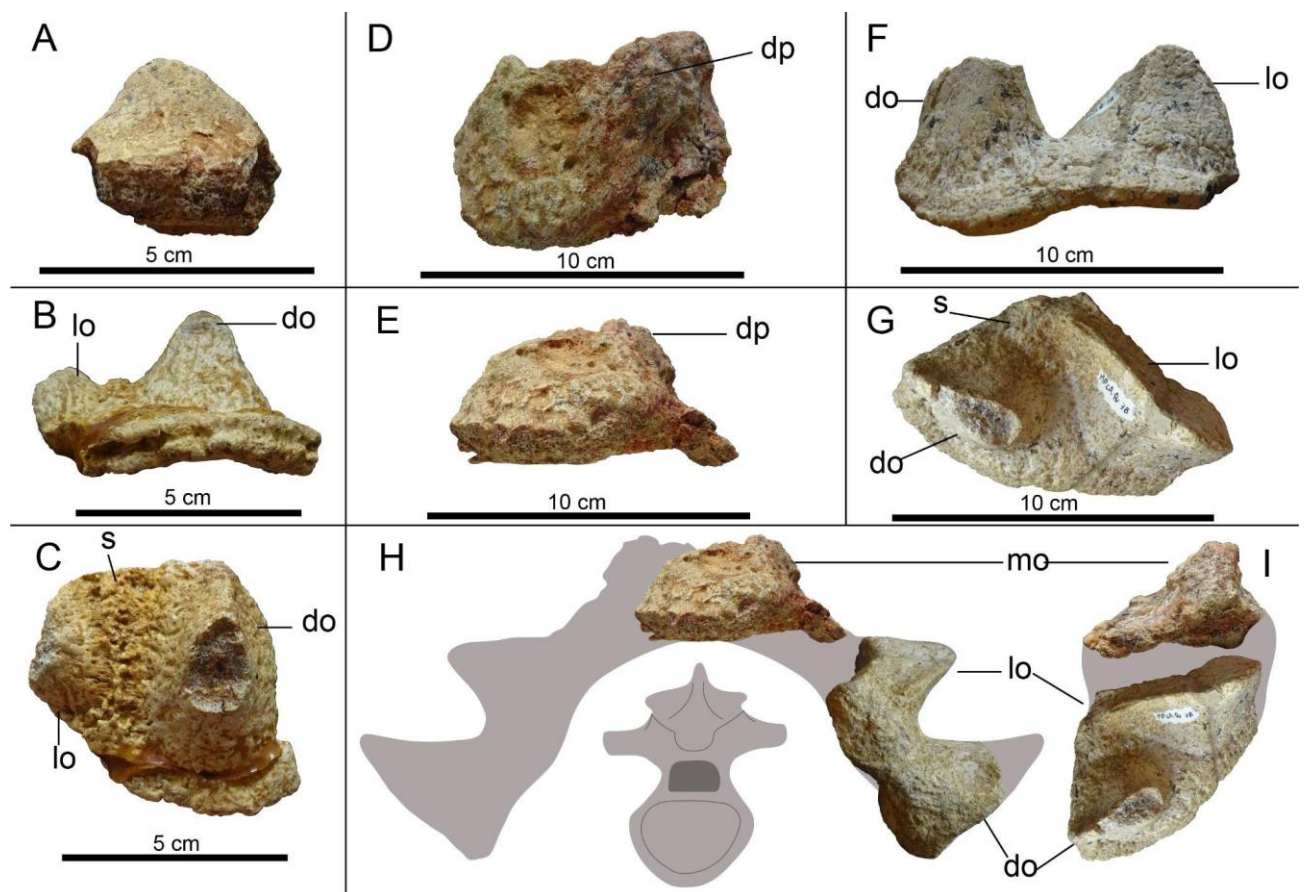


Figura 9. Osteodermos cervicales. A) osteodermo medial MPCA-SM-711 en vista lateral derecha; B, C) osteodermos lateral y distal fusionados MPCA-SM-712 en vistas posterior (B) y dorsal (C); D, E) osteodermo medial MPCA-SM-700b en vistas dorsal (D) y anterior (E); F, G) osteodermos lateral y distal fusionados MPCA-SM-78 (holotipo de *Patagopelta cristata*) en

vistas posterior (F) y dorsal (G); H, I) reconstrucción de un medio anillo cervical utilizando MPCA-SM-700b y MPCA-SM-78 en vistas anterior (H) y lateral izquierda (I) (vértebra cervical ilustrativa basada en *Sauropelta*, modificada de Ostrom, 1970). Abreviaturas: do, osteodermo distal; dp, prominencia dorsal; lo, osteodermo lateral; mo, osteodermo medial; s, sutura. Tomado de Riguetti et al. (2022b).

MPCA-SM-78 es la pieza cervical más grande del material estudiado y comprende los osteodermos distal y lateral (Fig. 9F,G). Ambos osteodermos son más grandes que los respectivos elementos en MPCA-SM-712. Los osteodermos están fuertemente fusionados a lo largo de sus bordes basales formando una banda de gran espesor, proporcionalmente mayor que en otros nodosáuridos (ej., *Sauropelta*, *Edmontonia*; Carpenter y Kirkland, 1998; Burns, 2015), y se asemeja a los anillos más anchos de los anquilosáuridos, que se complementan con una banda ósea basal (ej., *Euoplocephalus*, *Shamosaurus*; Arbour y Currie, 2013a, 2016). Los contactos suturados solo son visibles en la superficie dorsal y carecen de la cresta marcada visible en MPCA-SM-712 (posiblemente una variación en el estadio de desarrollo de las fusiones). El osteodermo distal es subcónico y su mitad anterior está comprimida lateralmente, formando un borde anterior agudo desde la base hacia el ápice. Posteriormente, es redondeado en vista dorsal. Los osteodermos distales altos similares a espinas también están presentes en los medios anillos cervicales de *Borealopelta*, *Edmontonia*, *Panoplosaurus*, *Sauropelta* y *Silvisaurus*, aunque en estos son mucho más altos que los de *Patagopelta* (Carpenter, 1990; Carpenter y Kirkland, 1998; Brown et al., 2017). El osteodermo lateral tiene una cresta grande y gruesa con una inflexión central que genera una superficie lateral ligeramente cóncava y una medial convexa (recordando el contorno de una D en vista dorsal). El borde anterior de la cresta es agudo y se eleva gradualmente, y el borde posterior, más grueso, desciende más abruptamente. Los bordes expandidos de la base de toda la pieza presentan una hilera marginal de pequeños forámenes. En algunas zonas, estos forámenes están unidos por un surco continuo poco profundo. El borde externo del surco está sutilmente más ensanchado que el interno. Estos surcos se asemejan a los descritos anteriormente para MPCA-SM-712, aunque menos pronunciados. El osteodermo cervical lateral de *Patagopelta* se asemeja a los osteodermos quillados o crestados de algunos anquilosáuridos (aunque estos carecen de la inflexión central; ver CMN 0210, el espécimen holotipo de *Euoplocephalus*; Arbour y Currie, 2013a). Sin embargo, los osteodermos laterales en los nodosáuridos con tres osteodermos por medio anillo son muy diferentes. Mientras que algunos taxones tienen osteodermos altos similares a espinas (ej., *Borealopelta*, *Silvisaurus*, *Sauropelta*; Carpenter y Kirkland, 1998; Brown et al., 2017), otros tienen osteodermos muy bajos con quilla sin inflexión (ej., *Edmontonia* y *Panoplosaurus*; Carpenter, 1990). La textura del borde anterior de ambos osteodermos en MPCA-SM-78 es rugosa, pero en una forma diferente al resto del elemento, siendo posiblemente tejido patológico. En base a la armadura in situ de *Borealopelta* (Brown, 2017; Brown et al., 2017), MPCA-SM-78 pertenece al segundo o tercer medio anillo cervical. Los dos osteodermos aislados restantes, MPCA-SM-713 y 714, están rotos a través de sus bases y se parecen mucho al osteodermo lateral y a la espina distal de MPCA-SM-78, respectivamente.

Los nodosáuridos se caracterizan por la presencia de osteodermos mediales bajos junto con osteodermos distales altos similares a espinas en sus medios anillos cervicales. *Patagopelta* tiene osteodermos mediales de domo bajo o cresta, osteodermos laterales con crestas altas y osteodermos distales altos algo comprimidos en forma de espina (Fig. 9F-I). Esta morfología difiere de la disposición en los nodosáuridos norteamericanos del Cretácico

“medio”, como *Sauropelta*, *Silvisaurus* o *Borealopelta*, ya que estos taxones tienen osteodermos mediales bajos pero osteodermos laterales y distales altos similares a espinas (Carpenter y Kirkland, 1998; Brown et al., 2017). También contrasta con los osteodermos cervicales con quilla baja observados en los panoplosaurinos del Cretácico Tardío, *Panoplosaurus* y *Edmontonia*, este último también mostrando espinas distales altas (Carpenter, 1990). Los anillos cervicales de *Patagopelta* parecen mostrar una morfología intermedia entre estos dos grupos. Por lo tanto, la naturaleza del osteodermo lateral de los medios anillos cervicales le da a *Patagopelta* una disposición única de la armadura cervical entre los nodosáuridos con tres osteodermos por medio anillo cervical.

Armadura cervicopectoral. MPCA-SM-715 (Fig. 10A-C) es el osteodermo más grande. Esta es una espina cónica masiva con el ápice y parte de sus bordes basales ausentes. Anteriormente, el osteodermo tiene un borde poco desarrollado desde la base hacia el ápice (por lo que la sección apical rota es subtriangular). Ventralmente, el osteodermo es fuertemente cóncavo, aunque el núcleo es masivo. A pesar de que los bordes basales están incompletos, la base parecería ser más ancha transversalmente que larga anteroposteriormente (en contraste con las espinas más largas que anchas de los “polacantinos”; Blows, 2015; los grupos “Polacanthidae” y “Polacanthinae” no son naturales y se utilizan como sinónimos en esta tesis, respetando la denominación utilizada por los autores de la cita correspondiente). La textura externa es muy rugosa y está ornamentada con forámenes y surcos orientados apicobasalmente. Ventralmente, el hueso presenta una textura entretejida acompañada por grandes forámenes (más grandes que los de la superficie externa) que disminuyen de tamaño hacia los bordes de la base. Algunos forámenes tienen un diámetro muy grande, probablemente alterados por bioerosión (Fig. 10C). Este elemento se asemeja a las espinas pectorales y presacras de *Europelta*, *Gastonia* y *Polacanthus* (ver Gasulla et al., 2011; Kirkland et al., 2013, fig. 26 A-D; Blows, 2015, figs. 7.21 y 8.21; Raven et al., 2020). Estas espinas presentan una base masiva y una espina que se proyecta distalmente, después de una marcada inflexión con los bordes basales. Una probable espina presacra fue seccionada para estudiar su histología (ver “*Histología de los osteodermos*” más abajo).

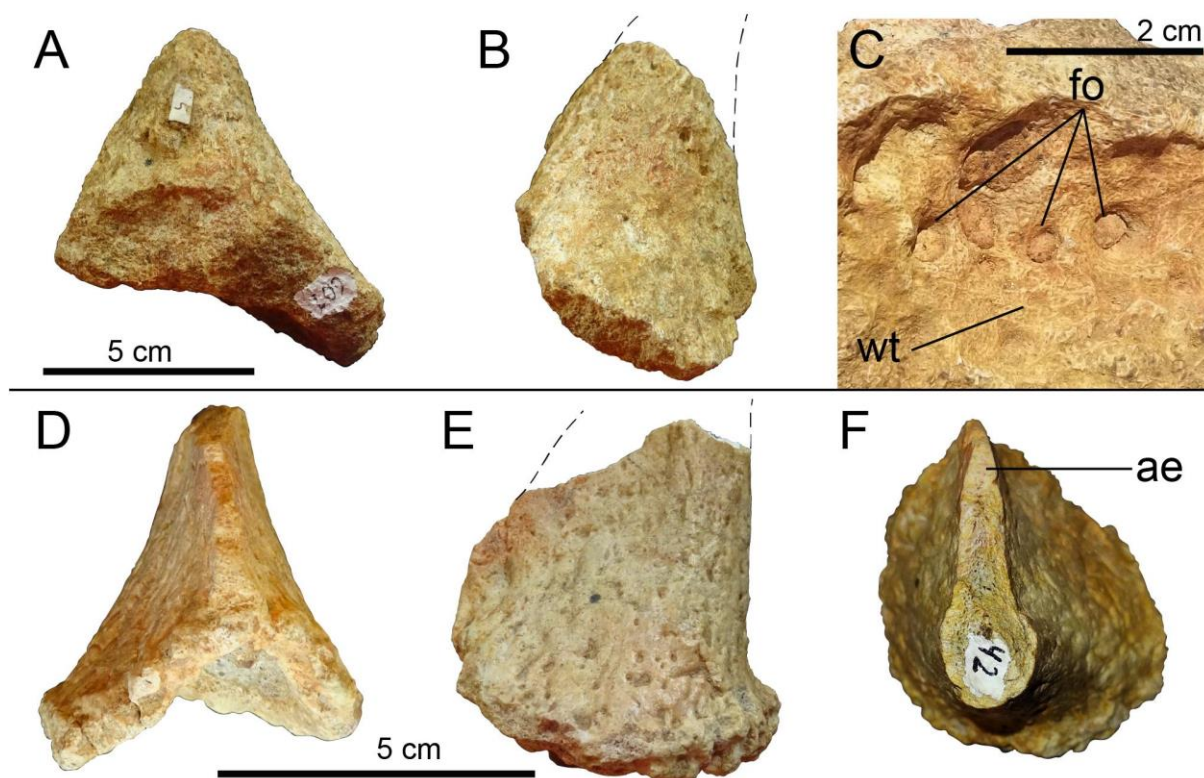


Figura 10. Osteodermos cervicopectoriales. A-C) osteodermo mayor (¿espina presacra?) MPCA-SM-715 en vistas anterior (A) y lateral izquierda (B), y detalle de la textura de la base (C; ver la textura tejida y los grandes forámenes); D-F) osteodermo transicional MPCA-SM-42a en vistas anterior (D), lateral derecha (E) y dorsal (F). Los contornos punteados son especulativos y representan los vértices ausentes de ambos elementos. Abreviaturas: fo, forámenes; wt, textura estriada entretejida. Tomado de Riguetti et al. (2022b).

MPCA-SM-42a (Fig. 10D-F) es una gran espina subcónica, fuertemente comprimida transversalmente en su mitad anterior. En vista lateral, el borde anterior es convexo y el posterior es recto. La base está expandida y tiene un perfil convexo. El ápice está ausente y la sección transversal visible muestra la compresión en forma de placa (borde anterior) y la expansión redondeada posterior (cuerpo de la espina; Fig. 10F). En vista anterior, el perfil de la espina es triangular y mayormente simétrico, aunque el borde derecho de la base está ligeramente más expandido que el izquierdo. El borde anterior de la base se eleva y es fuertemente cóncavo. Los bordes de la base son fuertemente rugosos con grandes forámenes en su cara interna. Ventralmente, el contorno de la base es subovalado. La superficie basal es fuertemente cóncava, y la textura es lisa con algunos forámenes pequeños, aunque la matriz de roca no permite observar el núcleo de la espina. La textura externa está ornamentada con hoyos y surcos (principalmente orientados apicobasalmente). En su conjunto, este elemento se asemeja a los osteodermos cervicales a pectorales, o de transición, de *Borealopelta* (Brown, 2017; Brown et al., 2017) y *Sauropelta* (Carpenter y Kirkland, 1998), y a un osteodermo similar a una espina descrito para “*Rhodanosaurus*” (Nopcsa, 1929, taf. V, fig. 1, 2; Pereda-Suberbiola, 1993b, fig. 3C, D).

Armadura postpectoral. Hay al menos tres morfologías distintas de osteodermos y osículos postpectoriales de la parte dorsal de la armadura (ya sea torácica o caudal), más una placa

caudal. Estos elementos son similares a los que suelen estar presentes en los nodosáuridos (ej., *Edmontonia*, *Europelta*, *Polacanthus* y *Sauropelta*; Ford, 2000; Arbour et al., 2011a; Burns y Currie, 2014; Burns, 2015; Raven et al., 2020). Osteodermos postcervicales con quillas longitudinales bajas como las de muchos anquilosaurios (ej., *Antarctopelta*, *Ankylosaurus*, *Euoplocephalus*, *Edmontonia*, *Hungarosaurus*, *Kunbarrasaurus*, *Stegouros* y *Struthiosaurus*; Ford, 2000; Pereda-Suberbiola y Galton, 2001; Carpenter, 2004; Ósi, 2005; Burns, 2015; Penkalski, 2018; Soto-Acuña et al., 2021; Capítulo 6 de esta tesis) por el momento están ausentes en *Patagopelta*. En todas las piezas, la textura externa es fuertemente rugosa y ornamentada con hoyos y surcos. Ventralmente, estos son mayormente lisos con una textura finamente entretejida y algunos forámenes, los más grandes cerca de los bordes. Un osteodermo postpectoral fue seccionado para estudiar su histología (ver “Histología de los osteodermos” más abajo).

El primer tipo de osteodermos postpectorales está compuesto por un osteodermo subcónico de ápice curvado (MPCA-Pv-41a, Fig. 11A-C). Esta pieza presenta un borde anterior marcado desde la base hasta el ápice. El ápice está desplazado posteriormente y ligeramente curvado hacia la derecha. El contorno de la base es subcuadrangular en vista ventral. Ventralmente, la base es fuertemente cóncava y los bordes anterior y posterior son más gruesos que los bordes lateral y medial. La superficie externa es rugosa y presenta un gran número de pequeños forámenes. Este elemento es muy similar a los osteodermos caudales del espécimen de anquilosáurido MPC 100/1305, donde se ubican dorsalmente en la región proximal a media de la cola (Carpenter et al., 2011), y a los osteodermos de la región torácica anterior de *Borealopelta* (Brown, 2017; Brown et al., 2017), *Edmontonia* (Gilmore, 1930) y *Sauropelta* (Ostrom, 1970; Pl. 27, B-F).

La segunda morfología se compone de cinco osteodermos con ápices romos, como domos, y con los bordes basales delgados y muy extendidos (MPCA-SM-41b, 43, 721, 724 y 725, Fig. 11D-G). Estos son muy similares a MACN-PV-RN-1149 (Murray et al., 2019, fig. 1A). El ápice romo es bajo (excepto en MPCA-SM-724) y desplazado posteriormente, con un borde anterior cóncavo y otro posterior convexo en vista lateral. Aunque los bordes de la base son irregulares (algo ondulados), los osteodermos son subovalados en vista dorsal. Ventralmente, la superficie es cóncava y presenta una textura mayormente lisa con finas estrías entretejidas. Dorsalmente, la textura es más rugosa y presenta numerosos forámenes pequeños, hoyos y surcos. MPCA-SM-43 se diferencia por estar comprimido lateralmente, con sus delgados bordes basales extendidos ventralmente (no radialmente como el resto). Este conserva solo el borde basal izquierdo, redondeado en vista lateral. Ventralmente, es fuertemente cóncavo. A diferencia de los otros osteodermos de este tipo, las estrías texturales en MPCA-SM-43 son entretejidas hacia el centro y longitudinales hacia los bordes. Debido a la fuerte extensión ventral de los bordes basales, este osteodermo es más alto y profundo ventralmente, lo que sugiere una posición en vida más lateral que los otros osteodermos de este tipo (Ford, 2000). La forma general de estos osteodermos es similar a la de los osteodermos bajos de la región torácica a sacra de *Edmontonia* (Gilmore, 1930), *Sauropelta* (Ostrom, 1970; Pl. 27, B-F), los osteodermos tipo F de *Europelta* (Kirkland et al., 2013) y los osículos más grandes de *Polacanthus* (Blows, 2015).

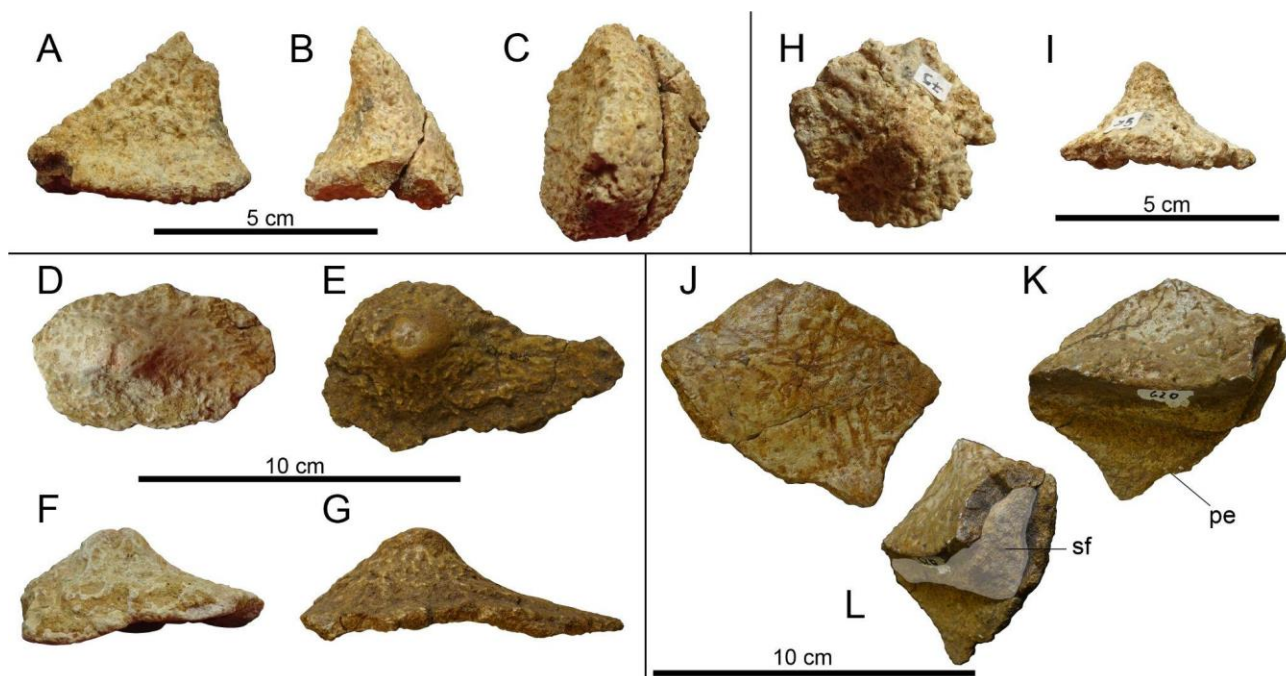


Figura 11. Osteodermos postpectoriales. A-C) osteodermo torácico MPCA-SM-41a en vistas lateral izquierda (A), posterior (B) y dorsal (C); D-G) osteodermos torácicos a sacros MPCA-SM-41b y MPCA-SM-721 en vistas dorsal (D, E) y lateral derecha (F, G); H-I) osteodermo caudal MPCA-SM-75 en vistas dorsal (H) y lateral derecha (I); J-L) placa caudal MPCA-SM-720 en vistas dorsal (J), ventral (K) y posteroventral (L). Abreviaturas: pe, borde basal proyectado; sf, relleno sedimentario. Tomado de Rigueti et al. (2022b).

La tercer morfología está compuesta por nueve osteodermos cónicos, “puntiagudos”, con altura apical y extensión de los bordes basales variables (MPCA-Pv-74,75,76, 716, 717, 718, 719, 722 y 723; Fig. 11H,I). Estos osteodermos son dorsalmente cónicos con un borde anterior sutilmente marcado desde la base hasta el ápice. El vértice está desplazado posteriormente en posiciones variables, por lo que el borde anterior de la base varía su extensión en las diferentes piezas. Los bordes basales se expanden con un contorno subovalado (rara vez subtrapezoidal) en vista dorsal. Ventralmente, las piezas más grandes son fuertemente cóncavas en el centro, con algunos forámenes centrales grandes (alterados con perforaciones en algunos osteodermos, ya sea por patología o bioerosión; ver Britt et al., 2008; Mathias et al., 2016), aunque el ápice parece macizo. La superficie ventral entre la concavidad y los bordes basales radiales es subhorizontal, aplanada y, por lo general, con forámenes y una fina textura entretejida. Estas piezas son muy similares a los osteodermos que suelen estar asociados con las vértebras caudales articuladas en los anquilosaurios (Carpenter et al. 2011; Raven et al. 2020), y a algunos descritos por Murray et al. (2019, fig. 2B, C).

Placa caudal. MPCA-SM-720 (Fig. 11J-L) es una placa caudal grande, de perfil subbromboidal, fuertemente comprimida y con un ápice bajo. El tercio distal está más comprimido que la base, y está ligeramente curvado anteroposteriormente. Los dos tercios proximales están compuestos principalmente por los bordes de la base, fuertemente proyectados proximalmente, por lo que la base es profundamente cóncava. En vista lateral, es simétrico distalmente y asimétrico proximalmente, debido a la extensión diferencial de los

bordes basales. La superficie externa está adornada por grandes surcos y forámenes. La superficie interna (basal) está parcialmente erosionada y la concavidad ventral está parcialmente rellena con sedimento, por lo que se han perdido y ocultado detalles texturales. Se seccionó un probable osteodermo caudal lateral para estudiar su histología (ver “*Histología de los osteodermos*” más abajo). Las placas caudales proximales con ápices bajos a redondeados como la de *Patagopelta* también se conocen en varios nodosáuridos como *Europelta* (Kirkland et al., 2013), *Struthiosaurus* (Pereda- Suberbiola y Galton, 2001) y *Sauropelta* (también con una placa transicional entre redondeada y triangular, con una pequeña espina posterior; Ostrom, 1970; Carpenter y Kirkland, 1998) y el anquilosáurido *Aletopelta* (Ford y Kirkland, 2001). En los paranquilosaurios *Kunbarrasaurus* (Molnar, 2001) y *Antarctopelta* (ver Capítulo 6 de esta tesis), los osteodermos caudales proximales también presentan ápices bajos a redondeados, pero no son placas comprimidas sino que mantienen la morfología más similar a un escudo. Los más distales de *Antarctopelta* sí son bastante similares a placas. Contrastando con todas estas morfologías se encuentran las placas caudales triangulares y alargadas proximodistalmente de nodosáuridos basales como *Gastonia* (Kinneer et al., 2016), *Polacanthus* (Blows, 2015; Raven et al., 2020) y *Dongyangopelta* (Rongjun et al., 2013), y anquilosáuridos como el espécimen MPC 100/1305 (*Saichania* para Carpenter et al., 2011; cf. *Pinacosaurus* para Arbour y Currie, 2013b) o *Zuul* (Arbour y Evans, 2017). Estos también son diferentes a los osteodermos caudales medios a distales triangulares y de base más ancha de los paranquilosaurios *Antarctopelta* y *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021).

Aunque los osteodermos descritos por Murray et al. (2019) son referidos a *Patagopelta* en este artículo, el osteodermo caudal descrito por los autores difiere anatómicamente de la placa caudal aquí presentada. Estos elementos podrían estar reflejando una variación de forma de los osteodermos caudales laterales en los nodosáuridos sudamericanos, donde los osteodermos anteriores tienen forma de placa y se vuelven más cónicos posteriormente a lo largo de la cola.

Osteodermo indeterminado. MPCA-Pv-42b (Fig. 12) es una espina baja anteriormente aguda por el borde anterior marcado y algo comprimido desde la base hasta el ápice, y posteriormente de sección redondeada. En vista lateral, el borde anterior de la espina vertebral es ligeramente convexo, el borde posterior es cóncavo a recto, con el ápice dirigido posteriormente. En vista anterior, la base expandida es fuertemente asimétrica y está escalonada entre los bordes de ambos lados. El borde izquierdo es más delgado y más extendido ventralmente que el borde derecho, más grueso y orientado lateralmente. Aunque está roto, el contorno basal tiene forma ovalada en vista ventral. La base del osteodermo es completamente maciza con varias crestas y proyecciones óseas cortas en la superficie ventral que están orientadas en varias direcciones (predominantemente hacia el lado derecho de la pieza). Ventralmente, no se ven forámenes. Dorsalmente, la textura es rugosa con algunos forámenes y surcos, similar a los demás osteodermos.

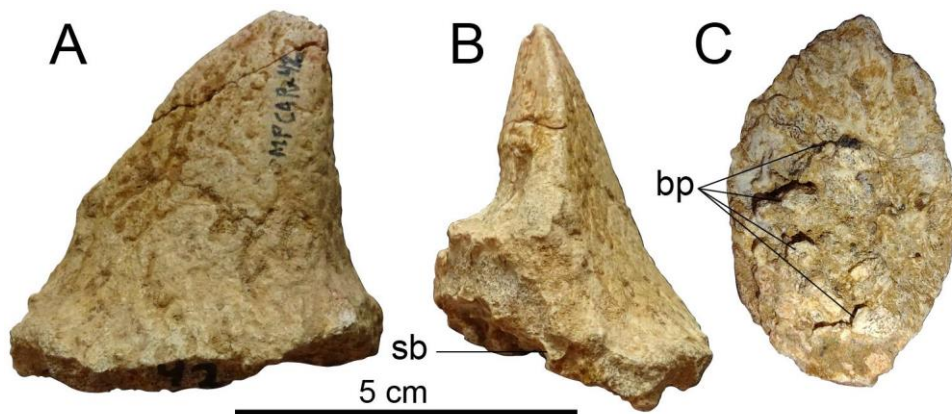


Figura 12. Osteodermo indeterminado. MPCA-SM-42b en vistas lateral izquierda (A), anterior (B) y ventral (C; anterior es hacia arriba). Abreviaturas: bp, proyecciones basales; sb, base escalonada. Tomado de Riguetti et al. (2022b).

La identificación de MPCA-Pv-42b es problemática. Aunque su forma se asemeja a la de los osteodermos cervicales distales, la base fuertemente asimétrica, sólida y de textura irregular de MPCA-Pv-42b es muy diferente a la de las piezas cervicales. Además, los osteodermos cervicales tienen bandas estriadas en torno de la base de la prominencia dorsal, ausentes en MPCA-Pv-42b. También se conoce una espina con base asimétrica en el osteodermo en forma de media luna de *Hungarosaurus* (Ősi, 2005; Ősi y Pereda-Suberbiola, 2017). Aunque la espina cilíndrica alta de *Hungarosaurus* difiere de la espina cónica baja de *Patagopelta*, su borde basal lateral está más desplazado ventralmente que el medial horizontal, de la misma manera que la base escalonada de MPCA-Pv-42b. Además, la extraña base maciza y con proyecciones de MPCA-Pv-42b podría sugerir una relación con otro elemento (por fusión o contacto), como ocurre con el hueso en forma de media luna de *Hungarosaurus*. El osteodermo fusionado y complejo del taxón europeo es posiblemente de la región pélvico-sacra (ver Ősi y Pereda-Suberbiola, 2017).

Histología de los osteodermos

Varios osteodermos (incluidos los cervicales, la gran espina pectoral y varios osteodermos postpectores) muestran superficies rotas en diferentes orientaciones (transversales, longitudinales, oblicuas) que exponen su microestructura. Todas las superficies rotas comparten patrones similares. La corteza ósea externa es mucho más gruesa que la corteza basal y entre ellas hay una capa gruesa de hueso esponjoso grueso a trabecular. La ruptura en la espina pectoral de mayor tamaño permite, además, observar que la corteza externa es ligeramente más gruesa en la espina hacia el ápice que en los bordes de la base.

Para analizar su histología, se ha tomado una muestra de cuatro osteodermos de tres tipos diferentes. El primer tipo incluye dos secciones delgadas de osteodermos bajos con bases cóncavas en sección transversal, similares a los osteodermos postpectores descritos anteriormente. El segundo tipo incluye una sección delgada de un osteodermo alto y con base profunda (un posible osteodermo caudal). Finalmente, el tercer tipo de osteodermo es el de mayor tamaño y pertenece a un osteodermo grande, macizo y cónico, con una base cóncava, similar a las espinas presacras descritas anteriormente.

En todas las piezas, la microanatomía muestra cortezas tanto externas como basales que encierran hueso esponjoso (Fig. 13A). La corteza externa es más gruesa que la corteza basal (2,5 mm frente a 1 mm en los osteodermos más pequeños, y 3-4 mm frente a 0,5-1 mm en las piezas más grandes), como se conoce en los nodosáuridos y el paranquilosaurio *Antarctopelta* (Cerde et al., 2019), y contrastando con las cortezas delgadas y homogéneas en osteodermos de anquilosáuridos y “polacantinos” (Burns y Currie, 2014, y referencias allí citadas; Brum et al., 2021). La corteza externa se compone de dos tejidos distintos, uno externo que está nula o escasamente vascularizado y una capa interna más vascularizada con predominio de canales vasculares longitudinales. El tejido cortical está compuesto por paquetes de fibras estructurales entrecruzados y altamente ordenados (ISFB o “interwoven structural fiber bundles”), como en los osteodermos de otros nodosáuridos y el paranquilosaurio *Antarctopelta* (Scheyer y Sander, 2004; Burns y Currie, 2014; Cerde et al., 2019). Las fibras están orientadas en un ángulo de 90° entre ellas, y en ángulos de aproximadamente 45° y 135° con respecto a la superficie externa del hueso (Fig. 13A-C). Entre las cortezas compactas, hay un núcleo esponjoso grueso. En el osteodermo postpectoral, está compuesto por un hueso esponjoso fino más externo y un hueso esponjoso grueso internamente (Fig. 13A). En los osteodermos más grandes, el núcleo esponjoso grueso es más voluminoso y alcanza la delgada corteza basal (que puede estar reabsorbida localmente; en la Fig. 13D la base es casi tan delgada como las trabéculas). No hay hueso esponjoso fino entre el hueso esponjoso grueso y la corteza basal en los osteodermos más grandes. Excepto en el osteodermo más grande, la corteza finamente esponjosa tiene pocas osteonas secundarias. No se encontró hueso haversiano en ningún osteodermo muestreado.

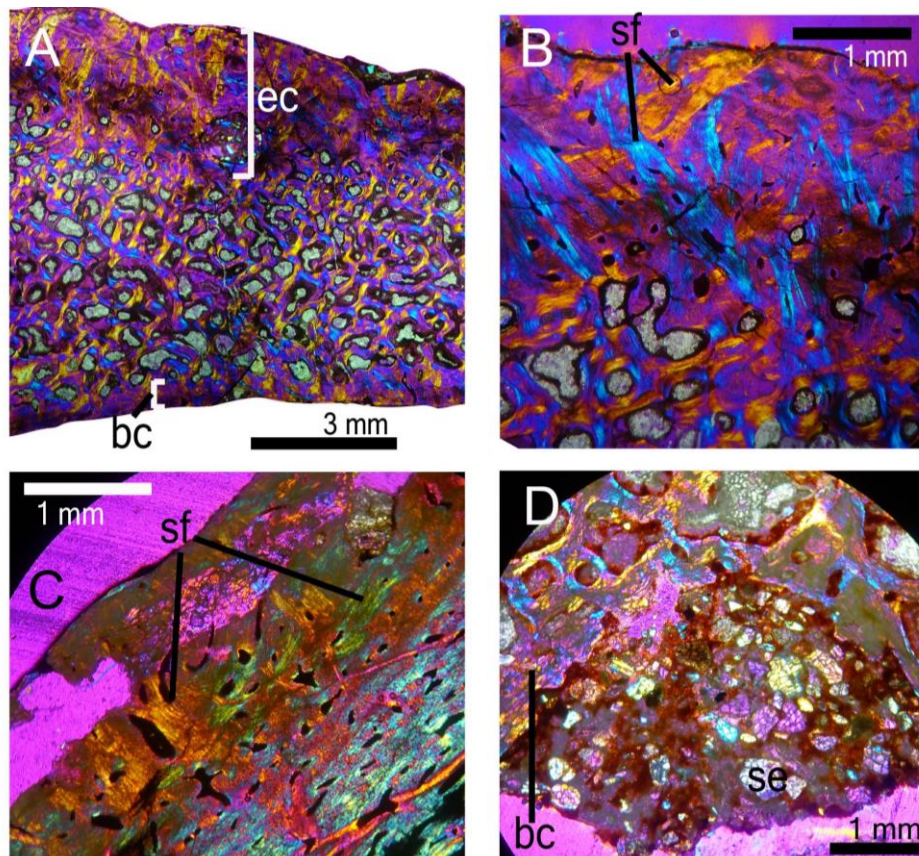


Figura 13. Histología de los osteodermos (bajo luz polarizada más filtro lambda). A) sección delgada de un osteodermo postpectoral que muestra la microestructura general del hueso

(composición de fotos); B) detalle de la corteza externa de un osteodermo postpectoral que muestra el tejido ISFB; C) detalle de la corteza externa de un osteodermo de base sólida (¿espinas presacras?) que muestra el tejido ISFB (grandes espacios en la corteza más externa es hueso roto); D) detalle de la corteza basal de un osteodermo de base profunda (¿placa caudal?) con relleno sedimentario. Abreviaturas: bc, corteza basal; ec, corteza externa; se, relleno sedimentario; sf, fibras estructurales (en coloración amarilla/anaranjada y azul/verdosa, según los ejes de luz que las atraviesan). Tomado de Rigueti et al. (2022b).

Morfometría femoral

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA o “principal component analysis”) para analizar la conformación del extremo proximal del fémur y las afinidades morfológicas entre diferentes grupos de tireóforos. Los resultados obtenidos en el análisis canónico (ver adjunto en el apéndice) soportan las diferencias entre grupos, permitiendo hacer la siguiente descripción de los resultados y comparaciones entre las conformaciones analizadas.

Los gráficos resultantes y las grillas de deformación se presentan en la Figura 14. El análisis arrojó 12 componentes principales (CPs), de los cuales los primeros cinco acumulan el 91,3% de la variabilidad total. La totalidad de los valores se adjuntan en el apéndice. El primer componente explica una proporción relativamente baja de la variación total (39,3%), similar a la del segundo componente (30,0%), y entre ambos cubren aproximadamente el 69,4% de la variación total. La variación explicada por los siguientes componentes es sensiblemente menor. El primer componente está principalmente asociado a la posición del cuarto trocánter sobre la diáfisis y al desarrollo del trocánter mayor, como puede verse en los esquemas de deformación esquematizados en la Figura 14. A lo largo de este componente hay una ubicación más proximal del cuarto trocánter hacia valores mayores del CP1. También sobre este componente se observa un crecimiento en altura del trocánter mayor hacia valores mayores del CP1. Estas características permiten una relativa separación entre grupos sobre el morfoespacio, con los Ankylosauridae con el trocánter mayor menos desarrollado y el cuarto trocánter ubicado a una distancia medio-distal de la diáfisis (hacia la izquierda, o en valores negativos del CP1), los taxones basales con un gran trocánter mayor y un cuarto trocánter bien proximal (hacia la derecha, o en los valores más positivos del CP1), y una gran superposición entre *Scelidosaurus*, Nodosauridae y Stegosauria, con morfologías intermedias (aunque marcadamente distinguibles de los Ankylosauridae anatómicamente). Como es de esperar, los “polacantinos” se recuperan en una región del morfoespacio superpuesta con los Ankylosauridae y los Nodosauridae. Estas variaciones en las características trocantéricas son caracteres muy utilizados en la sistemática de estos grupos, y estos resultados son consistentes con los arrojados por los análisis filogenéticos. Probablemente esta variación esté asociada a las diferencias locomotoras de los diferentes grupos. De hecho, los taxones ubicados en los valores más altos del CP1, *Lesothosaurus* y *Scutellosaurus*, se los considera taxones bípedos (Maidment y Barrett, 2014; Breeden et al., 2021). *Scelidosaurus*, considerado un cuadrúpedo facultativo (Maidment y Barrett, 2014; Norman, 2021), se encuentra en superposición con los estegosaurios y los nodosáuridos, ambos grupos considerados cuadrúpedos (Maidment y Barrett, 2014), aunque en varios casos con una textura general más grácil que los robustos anquilosáuridos cuadrúpedos (Maidment y Barrett, 2014; Ósi et al., 2014b). De hecho, se ha propuesto un estilo de vida más activo para los Nodosauridae que para los Ankylosauridae debido al tipo de alimentación y anatomía apendicular, entre otras (Coombs, 1979; Mallon y Anderson, 2014b; Ósi et al., 2016).

El segundo componente representa el grado de desarrollo de la región trocantérica lateralmente, con una disminución en el mismo hacia los valores mayores. Tanto en taxones basales como en estegosaurios, el extremo proximal es relativamente angosto, con pobre desarrollo lateral de los trocánteres. En Euankylosauria se observa una leve diferencia entre Ankylosauridae y la mayoría de los Nodosauridae, donde los segundos presentan la región trocantérica un poco más desarrollada laterodistalmente. *Nodosaurus* y posiblemente *Patagopelta* representan formas un poco más desarrolladas de esta característica. *Edmontonia* es un caso extremo y atípico, recuperado incluso fuera de la elipse de confianza de Nodosauridae, debido a la fuerte modificación en la región trocantérica dada por la lateralización del trocánter mayor. Ambos componentes también muestran una ligera variación en la robustez del fémur, representada mayormente en el extremo proximal (y bastante asociada al CP2), la cual disminuye hacia valores mayores en ambos componentes.

El PCA arrojó la conformación del material argentino dentro de la elipse de confianza de Nodosauridae y similar a la de los nodosáuridos nodosaurinos *Hungarosaurus*, *Nodosaurus* y *Sauropelta*, consistente con los resultados filogenéticos (ver Capítulo 7 de esta tesis). Si bien la conformación de *Hoplitosaurus* también es similar, el fémur de este taxón presenta una fuerte curvatura en la diáfisis, diferente de la de los taxones mencionados, y característica que no fue distinguida con un hito en este análisis. Por lo tanto, el efecto que esta característica tiene en la configuración del resto de los hitos podría estar mostrando una similitud aparente. Respecto de las deformaciones descriptas para cada componente, la unidad experimental Patago_N_N_A se ubica alrededor del 0,05 en el CP1, por lo que su conformación presenta una elevación del trocánter mayor y proximidad del cuarto trocánter por encima del promedio de este análisis, aunque los segundos valores más altos dentro de Ankylosauria (después de *Nodosaurus*) dan cuenta de un trocánter mayor elevado y un cuarto trocánter bien proximal para los anquilosaurios. A su vez, el valor de *Patagopelta* en el CP2 (aproximadamente -0,05) está por debajo del promedio, reflejando una mayor expansión lateral relativa del extremo proximal, más que la mayoría de las unidades muestrales, pero menos que *Nodosaurus* y *Edmontonia*.

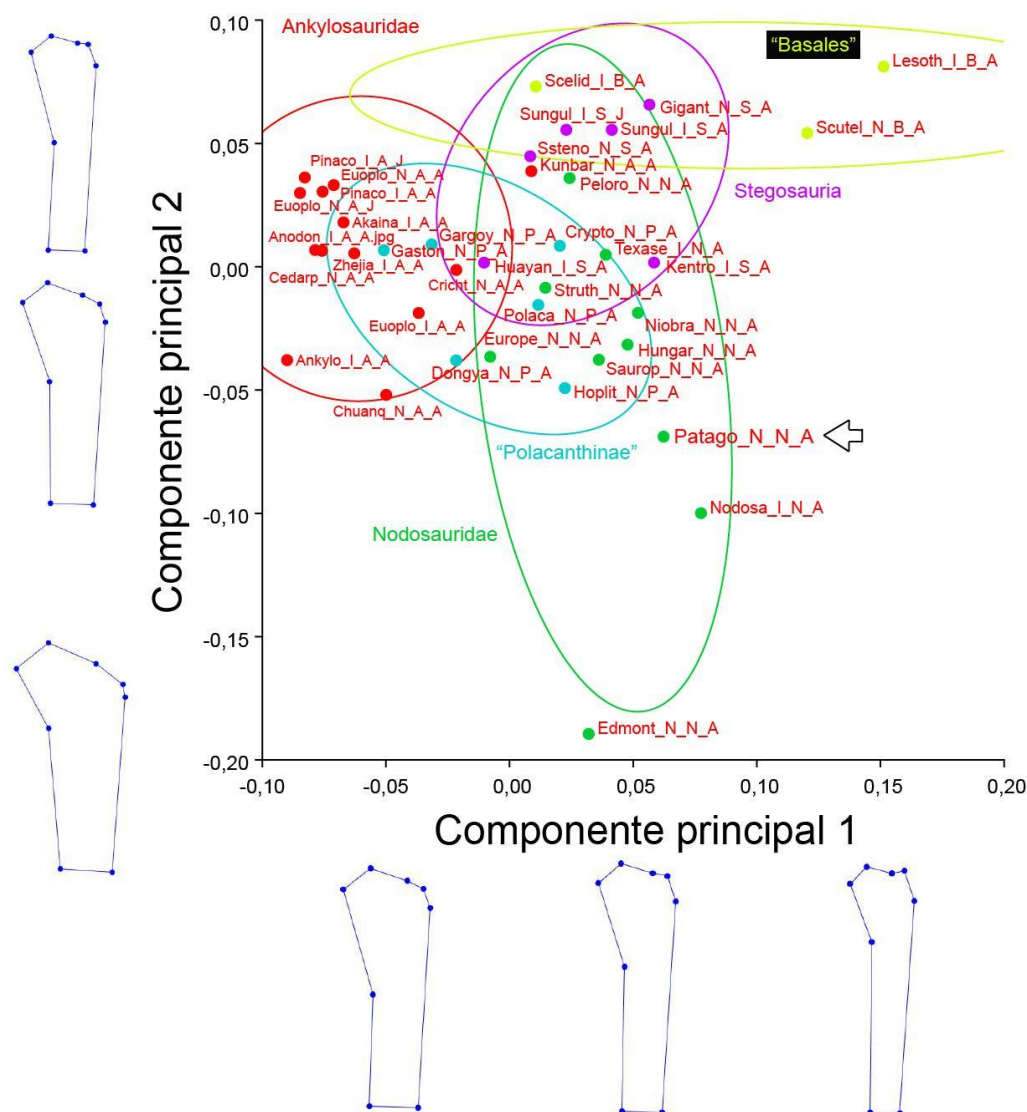


Figura 14. Resultados del PCA sobre MPCA-SM-1. El acrónimo de MPCA-SM-1 (Patago_N_N_A) se señala con una flecha. Sobre los componentes principales se ilustran las grillas de deformación de valores -0,05, 0,05 Y 0,15 en el CP1, Y -0,2, -0,05 Y 0,05 en el CP2. Se muestran las elipses de confianza de taxones basales (amarillo), Ankylosauridae (rojo), Nodosauridae (verde), “Polacanthinae” (celeste) y Stegosauria (violeta). En los sitios del morfoespacio con mucha superposición de acrónimos, los mismos fueron reubicados (por lo que la relación con el correspondiente punto en el morfoespacio no es la misma en todos los casos).

DISCUSIÓN

Comentarios taxonómicos

Los trabajos anteriores realizados sobre el material de Salitral Moreno concuerdan con la asignación del mismo al clado Nodosauridae (Salgado y Coria, 1996; Coria y Salgado, 2001; Arbour y Currie 2016). Con el trabajo realizado en esta tesis se ha propuesto erigir un nuevo género y especie, y sustentar su inclusión dentro de Nodosauridae (Riguetti et al., 2022b; ver análisis filogenético en el Capítulo 7). Además, esta es la primera declaración formal de un nuevo taxón de anquilosaurio para Argentina (y el segundo de América del Sur). Actualmente, los caracteres diagnósticos de los nodosáuridos (ver Coombs, 1978; Carpenter

y Kirkland, 1998; Blows, 2015; Arbour y Currie, 2016) en el material estudiado incluyen: un cóngulo asimétrico en la base de la corona del diente; una proyección del cuadradoyugal baja y roma; grandes procesos transversos conservados al menos hasta las caudales medias; un surco longitudinal poco profundo ventral a los centros vertebrales del sinsacro; una gran cabeza femoral hemiesférica dirigida dorsomedial (más de 120° desde la diáfisis femoral); cabeza femoral separada del trocánter mayor por una fosa profunda; cuarto trocánter ubicado proximalmente sobre la diáfisis femoral; medio anillo cervical compuesto de osteodermos fusionados transversalmente que carecen de una banda ósea accesoria basal; osteodermos cónicos en forma de espinas en los medios anillos cervicales; una espina presacra de base maciza.

Algunos caracteres anatómicos estudiados en *Patagopelta* parecen mostrar una potencial señal filogenética. Por ejemplo, la serie caudal parece mostrar una reducción de los procesos transversales caudalmente reconocible en varios estados morfológicos: los tireóforos basales, los paranquilosaurios y los nodosáuridos basales tienen procesos transversos bien desarrollados en las vértebras caudales medias. En algunos nodosáuridos, estos se reducen caudalmente a pequeños procesos, puntiagudos o en forma de botón, o bien a crestas laterales (ej., *Hungarosaurus*, *Niobrasaurus*, *Sauropelta* o *Struthiosaurus*; Carpenter et al., 1995; Pereda-Suberbiola y Galton, 2001; Arbour y Currie, 2011; Ősi et al., 2019), probablemente representando varios estados de una variación continua. Por el momento no abundan series caudales de nodosáuridos que sean lo suficientemente completas como para resolver esta problemática. En los anquilosáuridos la cola está muy modificada, y si bien los procesos transversos están sumamente reducidos en las vértebras caudales medias y distales, estudiar su anatomía en detalle es complicado (ver Arbour y Currie, 2016 y referencias allí citadas).

En cuanto al esqueleto apendicular, tanto el análisis anatómico como el morfogeométrico han mostrado algunos caracteres de importancia sistemática, ya sean nuevos caracteres o dando sustento a caracteres ya establecidos. El estudio de la anatomía de los fémures arrojó un carácter muy marcado en *Patagopelta* y aparentemente en otros taxones. El cóndilo lateral reducido posteriormente y asociado a una muesca está presente en un diverso espectro de nodosáuridos (ej., *Edmontonia*, *Gargoyleosaurus*, *Hoplitosaurus*, *Nodosaurus*, *Polacanthus*, *Sauropelta*, etc.; ver Gilmore, 2014; Lull, 1921; Ostrom, 1970; Kilbourne y Carpenter, 2005; Burns, 2015; Arbour y Currie, 2016; Raven et al., 2020) y ausente en paranquilosaurios y anquilosáuridos. Por su parte, el estudio morfogeométrico mostró una buena separación de las grandes familias de anquilosaurios utilizando las variaciones del CP1, vinculadas a la ubicación proximo-distal del cuarto trocánter y al desarrollo del trocánter mayor. Si bien el carácter relacionado a la ubicación del cuarto trocánter ya está formalmente establecido en las matrices de datos de anquilosaurios, este análisis refuerza su importancia en la sistemática del grupo. En cuanto al desarrollo del trocánter mayor, si bien ya existe en las bases de datos un carácter que hace referencia a la presencia de la fosa trocantérica (separa la cabeza del fémur del trocánter mayor en muchos nodosáuridos; carácter 145, ver Capítulo 7 de esta tesis), este no hace referencia al grado de desarrollo de la fosa, o del trocánter mayor asociado (se podrían considerar caracteres asociados: un mayor desarrollo del trocánter mayor es más visible cuando la fosa asociada es más profunda). Según el análisis morfogeométrico, el grado de desarrollo del trocánter mayor es más marcado en *Hungarosaurus* y algunos nodosáuridos nodosaurinos, como *Niobrasaurus*, *Nodosaurus*, *Patagopelta* y *Sauropelta*, lo cual es consistente con la anatomía (Ostrom, 1970; Carpenter et al., 1995; Carpenter y Kirkland, 1998; Ősi, 2005). Se requiere una revisión en mano y exhaustiva de la anatomía de las vértebras caudales y los

fémures de los anquilosaurios y una posterior definición formal de estos caracteres para testarlos en un análisis filogenético.

Los osteodermos cervicales de *Patagopelta* también son muy diagnósticos. La utilidad de los osteodermos en la taxonomía y la sistemática de los anquilosaurios ha sido bastante discutida (ej., Ford, 2000; Burns, 2008; Arbour et al., 2011a; Burns y Currie, 2014). Las características de los medios anillos cervicales son útiles a nivel taxonómico alfa y superiores para los anquilosáuridos (ej., Arbour y Currie, 2013a; Arbour y Currie, 2016), y se han utilizado para diferenciar algunos nodosáuridos laramidianos del Cretácico superior (Carpenter, 1990). Si bien la anatomía de los osteodermos cervicales de *Patagopelta* podría representar una forma intermedia entre distintos grupos de nodosáuridos, sobre todo en la naturaleza del osteoderma lateral de los medios anillos cervicales, todavía faltan caracteres formalmente definidos para los osteodermos cervicales de nodosáuridos. Análisis filogenéticos preliminares en esta tesis incorporando caracteres relativos a la configuración y morfología de los anillos cervicales fueron testados en el desarrollo de esta tesis sin resultados positivos (ver Capítulo 7), por lo que es necesaria una revisión en mano del material de Nodosauridae disponible.

Recientemente, Agnolin et al. (2023) han presentado nuevos materiales colectados de Salitral Moreno y que asignan a *Patagopelta cristata*. En base a estos materiales, los autores sugieren la inclusión de la especie dentro de Parankylosauria. Sin embargo, la evidencia provista en esta tesis difiere de esa interpretación. Las descripciones y comparaciones aquí presentadas muestran una marcada diferencia entre *Patagopelta* y los paranquilosaurios analizados (*Antarctopelta*, *Kunbarrasaurus* y *Stegouros*), principalmente en la morfología y anatomía femoral y de los osteodermos. En *Patagopelta*, la presencia de un trocánter mayor bien desarrollado y separado de la cabeza del fémur por un a marcada fosa, el cuarto trocánter ubicado proximalmente, y la presencia de osteodermos cervicales altos formando anillos heterogéneos son diagnósticas de Nodosauridae y están ausentes en los Parankylosauria. Además, las crestas musculares del fémur muy desarrolladas, la textura estriada en la cara posterior del fémur, el cóndilo lateral del fémur comprimido y reducido a una eminencia, y los osteodermos torácicos con un ápice subcentral redondeado, han sido descritos en varios nodosáuridos y en ningún paranquilosaurio. En cuanto al análisis morfogeométrico, la morfología general del fémur de *Patagopelta* es cercana a la de los Nodosauridae y bastante distante de *Kunbarrasaurus*. El análisis filogenético recupera a *Patagopelta* como un Nodosauridae Nodosaurinae de forma robusta frente a variaciones en el parámetro k (ver Capítulo 7 de esta tesis). Y finalmente, el registro icnológico también soporta la presencia de nodosáuridos en Sudamérica (ej., *Tetrapodosaurus* en Bolivia, ver Capítulo 2 de esta tesis). Por el momento, la evidencia soporta la asignación de *Patagopelta cristata* a Nodosauridae. De todas maneras, la nueva propuesta de Agnolin et al. (2023) ha de ser tomada en cuenta a la luz de nuevos hallazgos y de la revisión de todos los materiales colectados en Salitral Moreno, considerando también la posibilidad de la coexistencia de ambos grupos en la región.

Anquilosaurios pequeños

El material de anquilosaurio Salitral Moreno es en general mucho más pequeño que los elementos comparables de otros taxones de anquilosaurio. En particular, la longitud del fémur de 25,7 cm es aproximadamente la mitad de la longitud de los anquilosáuridos *Euoplocephalus*, *Anodontosaurus* y *Dyoplosaurus* (Arbour y Currie, 2013a), los nodosáuridos *Europelta* (Kirkland et al., 2013) y *Hungarosaurus* (Ősi, 2005), y mucho menor que el de otros nodosáuridos (ver más abajo). La vértebra dorsal MPCA-SM-69 de *Patagopelta* tiene un

ancho central de 30,40 mm y una longitud de 47,39 mm, que son aproximadamente el 35-45% de las mismas mediciones en especímenes de *Euoplocephalus* (Arbour y Currie, 2013a) y menos de la mitad del tamaño de los de *Europelta* (Kirkland et al., 2013). El material referido a *Patagopelta* es comparable en tamaño a los especímenes juveniles del anquilosáurido *Pinacosaurus* (Burns et al., 2015). Sin embargo, los materiales de *Patagopelta* representan un espécimen que no es juvenil en base a varias características anatómicas. En primer lugar, la ausencia total de suturas visibles en las vértebras dorsales y la fusión completa de los elementos vertebrales del sinsacro de mayor tamaño (MPCA-SM-703) es consistente con una edad no juvenil para este material (Coombs, 1986; ver también Burns et al., 2015). En segundo lugar, la presencia de osteodermos postcervicales bien desarrollados sugiere también un estadio ontogenético no juvenil para *Patagopelta*. Aunque sus dimensiones cervicales y femorales son similares a las de los *Pinacosaurus* juveniles, los especímenes de *Pinacosaurus* de este tamaño aparentemente carecen de osteodermos postcervicales (ver Maryńska, 1977; Jacobs et al., 1994; Burns et al., 2011; y “Caracteres ontogenéticos y codificación en *Jakapi*” en el Capítulo 7 de esta tesis). Finalmente, Salgado y Coria (1996) y Coria y Salgado (2001) propusieron que el fuerte desarrollo de crestas musculares en el fémur indican una etapa adulta del individuo. Sin embargo, los fémures adultos de varios taxones de anquilosaurios carecen de tal desarrollo de crestas musculares como las observadas en *Patagopelta cristata*. Esta característica se la considera diagnóstica de *Patagopelta*, pero también se reconoce que puede estar ligada a variaciones ontogenéticas, sobre todo teniendo en cuenta el gran desarrollo de las mismas respecto de algunos ejemplares de nodosáuridos adultos que también las presentan pero menos desarrolladas. Es necesario aumentar el muestreo y observación de esta característica en otros taxones para comprender mejor su naturaleza.

Teniendo en cuenta el largo del fémur, un individuo adulto de *Patagopelta cristata* habría sido un anquilosaurio muy pequeño. Con respecto a otros nodosáuridos, se estima que *Hungarosaurus tormai* tiene una longitud corporal de 4,0 m con una longitud máxima femoral de 47,0 cm (11,8 % de la longitud corporal; Ősi y Makádi, 2009). De la misma manera, la longitud del fémur de *Europelta carbonensis* (50,3 cm) es el ~11,2 % de una longitud corporal de ~4,5 m (Kirkland et al., 2013); en *Struthiosaurus* la longitud del fémur (26,5 cm) es el 8,8-13,3 % la longitud corporal de 2-3 m (Pereda-Suberbiola, 1992; Pereda-Suberbiola y Galton, 2001; Ősi y Prondvai, 2013); en *Edmontonia* la longitud del fémur (66 cm) es el 9,4-11 % de la longitud corporal de 6,0–7,0 m (Vickaryous et al., 2004; Paul, 2010; longitud del fémur 66 cm, Carpenter, 1990); y en *Sauropelta* la longitud del fémur (70 cm) es el 13,5 % de la longitud corporal de 5,2 m (Carpenter, 1984). Utilizando estas medidas (relación longitud femoral/longitud corporal ~11-13 %), la longitud del fémur de 25,7 cm para el individuo holotipo de *Patagopelta cristata* produce una longitud corporal estimada de 2-2,3 m, similar a *Struthiosaurus* (como fuera mencionado anteriormente por Salgado y Coria, 1996).

Los nodosáuridos del Aptiano-Cenomaniano de América del Norte muestran una variedad de longitudes corporales estimadas (ej., desde 3 m en *Animantarx* hasta 5–6 m en *Sauropelta*; Carpenter y Kirkland, 1998 y referencias allí citadas; Vickaryous et al., 2004), pero los linajes más derivados del Cretácico Superior siguieron diferentes tendencias en la longitud corporal. Los Struthiosaurini (Madzia et al., 2021; Struthiosaurinae sensu Kirkland et al., 2013) eran relativamente pequeños, mientras que los nodosáuridos norteamericanos del Cretácico Superior (*Edmontonia*, *Denversaurus*, *Panoplosaurus*, comúnmente agrupados dentro de los Panoplosaurini, polifiléticos en nuestro análisis; ver Capítulo 7) reflejan grandes longitudes corporales. Las estimaciones de masa corporal realizadas por Benson et al. (2018) también reflejan este patrón. Dentro de Struthiosaurini, la masa corporal oscila entre los

128,20 kg de *Struthiosaurus transylvanicus* y los 688,18 kg de *Hungarosaurus tormai*. En Panoplosaurini la media de masa corporal es mayor, *Edmontonia longiceps* (2.256,71 kg), *E. rugosidens* (1.530,51 kg) y *Panoplosaurus* (1.372,85 kg). Al igual que con las estimaciones de longitud, las estimaciones de masa corporal de los nodosáuridos del Cretácico “medio” norteamericano son más variables, incluyendo a *Animantarx* (764,11 kg), *Niobrasaurus* (1231,08 kg), *Nodosaurus* (1231,08 kg) y *Sauropelta* (3010,16 kg). Desafortunadamente, la ausencia de un húmero en *Patagopelta* impide la posibilidad de estimar la masa corporal, pero con base en las dimensiones del fémur, es esperable que *Patagopelta* tenga una masa corporal comparable a la de *Struthiosaurus*, en el rango de 100-400 kg (Pereda-Suberbiola, 1992; Benson et al., 2018), y con certeza muy por debajo de los 1000 kg.

Para analizar esta variación en cuanto a los patrones de tamaño corporal de los anquilosaurios, y testear la posibilidad de que el pequeño tamaño de *Patagopelta* refleje una señal filogenética y sus implicancias en la paleobiogeografía del taxón, en el Capítulo 7 de esta tesis se realiza un mapeo de los tamaños corporales sobre la topología consenso y se analizan los resultados.

CAPÍTULO 6

REVISIÓN DEL HOLOTIPO DE *ANTARCTOPELTA OLIVEROI*, DESCRIPCIÓN DE NUEVOS MATERIALES CRANEALES Y POSTCRANEALES E IMPLICANCIAS PALEOBIOLOGICAS

INTRODUCCIÓN

Una de las especies de dinosaurios ornitisquios más emblemáticas y problemáticas del hemisferio sur probablemente sea *Antarctopelta oliveroi*. Esta especie fue descubierta en la Isla James Ross de la Península Antártica, siendo el primer registro de un dinosaurio encontrado en la Antártida (Gasparini et al., 1987). Sus restos fueron colectados en 1986, en las areniscas marinas del Miembro Gamma de la Formación Santa Marta (¿Santoniano?-Campaniano; Olivero et al., 1986; hoy reubicado en la Formación Snow Hill Island, Campaniano superior-Maastrichtiano inferior; Olivero, 2012), muy fragmentados por el permafrost (Gasparini et al., 1996). Durante los años subsiguientes a su descubrimiento, relativamente pocos elementos pertenecientes a este ejemplar de anquilosaurio fueron publicados. Su incompletitud fue problemática a la hora de asignar el material a una de las dos grandes familias de Ankylosauria, y más aún a un género o especie.

Gasparini et al. (1987) realizan una descripción preliminar de los materiales y lo identificaron como un Ankylosauridae indeterminado, a partir de la ausencia de un cíngulo bien desarrollado en los dientes dentarios (basándose en un diente de reemplazo), las proyecciones laterales bien desarrolladas de los elementos supraorbitales y la presencia de un mazo caudal (grandes osteodermos fusionados en el extremo de la cola). A su vez, proponen tres posibles escenarios biogeográficos: (1) los Ankylosauridae tienen un origen jurásico, cuya distribución era Pangeica; (2) los Ankylosauridae de Antártida provienen de América del Norte, formando parte del proceso migratorio llamado FABI ("First American Biotic Interchange"; Bonaparte, 1986; Goin et al., 2012), ocurrido durante el Campaniano-Maastrichtiano; y (3) que los Ankylosauridae del Cretácico Superior hayan evolucionado a partir de los Nodosauridae en dos linajes independientes tanto en Laurasia como en Gondwana (esta última poco soportada en ese momento, y hoy descartada a la luz de la evidencia).

Posteriormente, Gasparini et al. (1996) incorporan nuevos materiales y realizan una nueva asignación de la totalidad del material a un Nodosauridae indeterminado, basados en la presencia de un cíngulo marcado y asimétrico en la corona de dos nuevos dientes. Consideran también como soporte a la asignación a Nodosauridae el hecho de que *Antarctopelta* fue encontrado en sedimentos marinos de latitudes altas, condición conocida para algunos nodosáuridos pero desconocida en anquilosáuridos. A su vez, mencionan la posibilidad de que los elementos representen dos ejemplares, basados en el tamaño diferencial de algunas piezas (ej. falanges, considerando también la posibilidad de que se tratase de falanges manuales y pedales de diferente tamaño), aunque las evidencias no fueron concluyentes. Basándose en la variable fusión de diferentes elementos (esplénial y dentario no fusionados vs vértebras completamente fusionadas), Gasparini et al. (1996) consideraron que el ejemplar era un anquilosaurio ontogenéticamente inmaduro y de unos 3-4 m de largo. Con esta nueva información, Gasparini et al. (1996) consideraron dos escenarios para explicar la presencia de un Nodosauridae en el Maastrichtiano de Antártida: (1) pertenece a un linaje de anquilosaurios que migró desde Europa o Norteamérica durante el Jurásico Tardío a través de África o Sudamérica, respectivamente, hacia la Antártida; y (2) producto de una migración desde Norteamérica, pasando por Sudamérica, durante el

Campaniano, soportado en la presencia de Nodosauridae en Patagonia en esa época (Salgado y Coria, 1996; Capítulo 5 de esta tesis).

Finalmente, Salgado y Gasparini (2006) revisan los materiales previamente publicados, describen nuevos elementos y diagnostican la nueva especie *Antarctopelta oliveroi*. Entre los nuevos materiales figurados se encuentran un fragmento de parietal, una osificación del cuadradoyugal y una vértebra cervical posterior completa, cuyas características son consistentes con la asignación a Nodosauridae. También reorganizan los tipos de osteodermos propuestos por Gasparini et al. (1996) y consideran diagnósticos 6 morfotipos distintos de osteodermos para *Antarctopelta oliveroi*. Además, consideran que todos los elementos pertenecen a un único ejemplar. Interpretan también que el ejemplar presenta una mixtura de características que se observan tanto en Nodosauridae como en Ankylosauridae, y que no permiten una asignación precisa a ninguna de las dos familias. Características como el tamaño de los dientes y presencia de un cóngulo asimétrico en la corona dentaria, utilizadas mayormente para diagnosticar nodosáuridos, no son concluyentes y son compartidas por algunos Ankylosauridae. A su vez, ven similitudes con la armadura pélvica del nodosáurido *Sauropelta*. Por otra parte, las caudales distales son deprimidas y presentan tendones osificados, condición solo vista en los Ankylosauridae. Por estos motivos, Salgado y Gasparini (2006) consideran a *Antarctopelta oliveroi* como un Ankylosauria *incertae sedis*. Estas afinidades problemáticas impiden a los autores proponer un potencial escenario biogeográfico para esta especie.

El primer análisis filogenético en incorporar a *Antarctopelta oliveroi* fue el realizado por Thompson et al. (2012). La topología recupera a la especie como un Nodosauridae, y como taxón hermano de todos los otros Nodosauridae. Sin embargo, esta posición está pobremente soportada debido a la baja cantidad de información filogenética en un material tan fragmentario (90,2% de datos faltantes). Posteriormente, Arbour y Currie (2016) realizaron una revisión taxonómica de los Ankylosauria, y concluyen que muchas de las características de la diagnosis están ampliamente distribuidas en dentro de Ankylosauria y que no hay caracteres diagnósticos propios de *Antarctopelta oliveroi*, por lo que lo consideran un *nomen dubium* y al ejemplar como un Nodosauridae indeterminado. Más aún, remueven del holotipo algunos materiales reasignándolos a plesiosaurios y mosasaurios. De todas formas, incluyen el material en su filogenia y es recuperado como un Nodosauridae, más emparentado con los nodosáuridos del Cretácico “medio” y Tardío de Norteamérica que con los “polacantinos de Europa”. De esta forma, consideran más probable que la presencia de anquilosaurios en la Antártida se deba a una migración ocurrida durante el Cretácico Superior, desde Norteamérica a Antártida, a través de Sudamérica.

La última mención en la literatura relativa a la validez taxonómica de *Antarctopelta* es realizada por Rozadilla et al. (2016). Estos autores reincorporan al holotipo las vértebras caudales reasignadas por Arbour y Currie (2016) fundamentando su reasignación en la presencia de tendones osificados en estas vértebras (ausentes en elasmosáuridos y mosasaurios). Si bien recuperan la validez de *Antarctopelta oliveroi*, los análisis filogenéticos de Ankylosauria subsiguientes continuaron sin incluir a esta especie (Arbour et al., 2016; Rivera-Sylva et al., 2018; Zheng et al., 2018). Posteriormente, la especie ha sido recuperada dentro de un nuevo clado llamado Parankylosauria, que incluye a *Antarctopelta*, *Kunbarrasaurus* y *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021).

En resumen, una revisión detallada de los materiales colectados en Antártida es necesaria para comprender mejor la historia de este anquilosaurio. A su vez, una gran cantidad de material colectado aún no fue preparado. Los restos publicados hasta ahora, pertenecientes a diversas regiones del esqueleto, tanto craneal como postcraneal (incluyendo

osteodermos), han permitido hacer una diagnosis de la especie (Salgado y Gasparini, 2006). Sin embargo, el material fragmentario y pobremente informativo dificulta su taxonomía y el análisis de sus relaciones de parentesco y patrones de dispersión biogeográfica.

En este capítulo se buscará cumplir con los objetivos específicos:

- *Objetivo específico 2:* analizar los restos óseos de especímenes publicados de las colecciones nacionales y del exterior para aumentar el conocimiento anatómico de los tireóforos del hemisferio sur.
- *Objetivo específico 4:* establecer relaciones de parentesco entre los taxones de Thyreophora de Gondwana mediante un análisis cladístico lo más inclusivo posible.
- *Objetivo específico 5:* contrastar resultados filogenéticos con las evidencias paleogeográficas utilizando metodologías filogenéticas de análisis biogeográficos.

Hipótesis: la información vertida en este capítulo se utilizará para testear las hipótesis:

H4: Los tireóforos del Cretácico Superior sudamericano y antártico constituyen un clado monofilético dentro de Nodosauridae.

H5: Los anquilosaurios del Cretácico Superior sudamericano y antártico pertenecen a linajes laurásicos que migraron al hemisferio sur en el Campaniano-Maastrichtiano (Coria y Salgado, 2001).

MATERIALES Y MÉTODOS

El holotipo de *Antarctopelta oliveroi* está ingresado en la colección del Museo de La Plata bajo el número de colección MLP 86-X-28-1. Este incluye materiales publicados y no publicados. En 2017, una gran cantidad de materiales óseos fósiles sin preparar fueron tomados en préstamo al Museo de La Plata para ser preparados en la Fundación Azara. Se realizó tanto preparación química como mecánica. De manera preliminar se intentó realizar la preparación con martillo neumático, y se encontraron dificultades al momento de identificar visualmente la corteza más externa del hueso bajo la acción rotopercutora. Para evitar el riesgo de dañar los fósiles se recurrió al debilitamiento de la matriz y la posterior preparación con arenadora. Primeramente, los elementos fueron sumergidos en una fuente con ácido acético (vinagre de concentración comercial) durante unos 5-15 minutos, según el espesor del sedimento circundante al fósil. Posteriormente, los elementos fueron sumergidos en agua seis veces el tiempo que estuvieron en ácido (Rudner, 1972). Una vez secos, los materiales fueron sometidos a la acción mecánica de una arenadora. Para eliminar el sedimento debilitado previamente por el ácido por abrasión se utilizaron óxido de aluminio (mallas de 180 y 220: 63-90 y 53-75 micrones, respectivamente) y esferas de vidrio (malla fina, 18-50 micrones). Los resultados obtenidos con las esferas de vidrio son mucho mejores y conservan mejor la textura externa del hueso. El óxido de aluminio genera un deterioro mayor y la regulación de su desgaste es más dificultosa. El resultado final obtenido con la arenadora es prístino, mucho mejor en cuanto a la textura del hueso que el obtenido mediante el uso de martillos neumáticos. Estos trabajos fueron realizados en acción conjunta entre quien suscribe y el técnico de la Fundación Azara, Leonardo “Harry” Pazo.

En los casos en que fuese necesario analizar estructuras internas como cavidades, vascularización, contactos internos entre huesos no visibles externamente, o materiales aún sin preparar, se realizaron tomografías de los materiales en el tomógrafo de la Universidad Maimónides (SIEMENS/SOMATOM). Para ello se utilizaron los parámetros 130 kV de voltaje y 25-69 mA de amperaje.

Las comparaciones anatómicas fueron tomadas mayormente de la literatura. Debido al contexto filogenético de *Antarctopelta* (ver Arbour et al., 2016 y Soto-Acuña et al., 2021), las comparaciones se realizan con otros miembros del grupo Ankylosauria, pero se consideran también algunos taxones basales emparentados (ej., *Jakapil* y *Scelidosaurus*) para comprender las características en contexto y las tendencias de sus variaciones dentro del Thyreophora.

RESULTADOS

Contexto geológico y tafonómico

En la Isla James Ross de la Península Antártica se pueden localizar dos unidades estratigráficas principales, el Grupo Gustav (Aptiano-Coniaciano) y el Grupo Marambio (Santoniano-Daniano; Fig. 1) (Olivero, 2012). El Grupo Marambio tiene unos 3 km de potencia, y sus depósitos representan un contexto general de plataforma progradante (Olivero, 2012). La fracción mesozoica del Grupo Marambio está representada por la Formación Snow Hill Island (Campaniano tardío-Maastrichtiano temprano), dentro de la cual se encuentra el Miembro Gamma (previamente incluido en la Formación Santa Marta del infrayacente Grupo Gustav; Olivero, 1991), donde fue encontrado el esqueleto de *Antarctopelta oliveroi*.

De los casi 300 m de potencia del Miembro Gamma, los dos tercios superiores son muy fosilíferos, con abundancia y diversidad de invertebrados marinos, y algunos restos de vertebrados. Los dos tercios inferiores, correspondientes a depósitos de areniscas y coquinas de plataforma interna, presentan un menor registro fósil, incluyendo restos de gastrópodos, bivalvos y amonites (Olivero, 1991, 2012). Varios dientes de Chondrichthyes fueron encontrados en cercana asociación al esqueleto. Estas areniscas están muy bioturbadas e intercaladas con niveles de lutitas carbonosas, con abundantes restos de madera carbonizada o silicificada, lo que sugiere un ambiente depositacional de tipo lagoon o litoral a marino poco profundo (Olivero, 1991). Unos 90 m por encima de la base del Miembro Gamma, en una superficie de 2x3 m fueron encontrados los restos aquí estudiados (Olivero, 1991; Salgado y Gasparini, 2006).

Como mencionan Olivero (1991) y Salgado y Gasparini (2006), los restos de *Antarctopelta* sugieren, por diversos motivos, no haber sido retrabajados. Desarrollando un poco más esta idea, los materiales muestran diversos índices tafonómicos que sugieren una muerte y enterramiento in situ del ejemplar de anquilosaurio, sin un retrabajo posterior. Si bien el esqueleto se ha encontrado sumamente fragmentado, esto no se debe a un extenso transporte del mismo, sino a los sucesivos ciclos de congelamiento de la roca contenedora (Olivero, 1991; Salgado y Gasparini, 2006). De hecho, los fragmentos presentan tamaños muy variables, son muy angulosos, y conservan los contactos entre los elementos fracturados. Aportando sustento a esta interpretación, muchas partes del esqueleto se han encontrado articuladas, incluyendo elementos sumamente pequeños (ej., osículos, dientes dentarios alineados casi en posición y por fuera de los alvéolos, diente de reemplazo in situ) que podrían ser fácilmente transportados por un flujo de agua. Esto también sugiere una muy

baja energía del ambiente en el momento del enterramiento, consistente con la interpretación paleoambiental de Olivero (1991). Este contexto tafonómico permite también realizar aproximaciones sobre la posición en vida de los elementos de la armadura de *Antarctopelta* con cierta confianza.

Muchos de los elementos pueden ser reconocidos mediante sus moldes en el sedimento, a veces aislados (ej., costillas, dígitos pedales), a veces aún en contacto con el elemento original (ej., vértebras presacras). La forma en que se encuentran, sin fracturas asociadas, o con los bordes redondeados de los huesos asociados, sugieren la disolución de los mismos posiblemente debido a condiciones ambientales particulares (ej., ambiente ácido). Para ser conservativo con la terminología, y para no proponer causas aún desconocidas para este fenómeno, en las descripciones se utilizará la palabra “erosionado” para describir las ausencias de hueso ya sea por presunta acción mecánica o química.

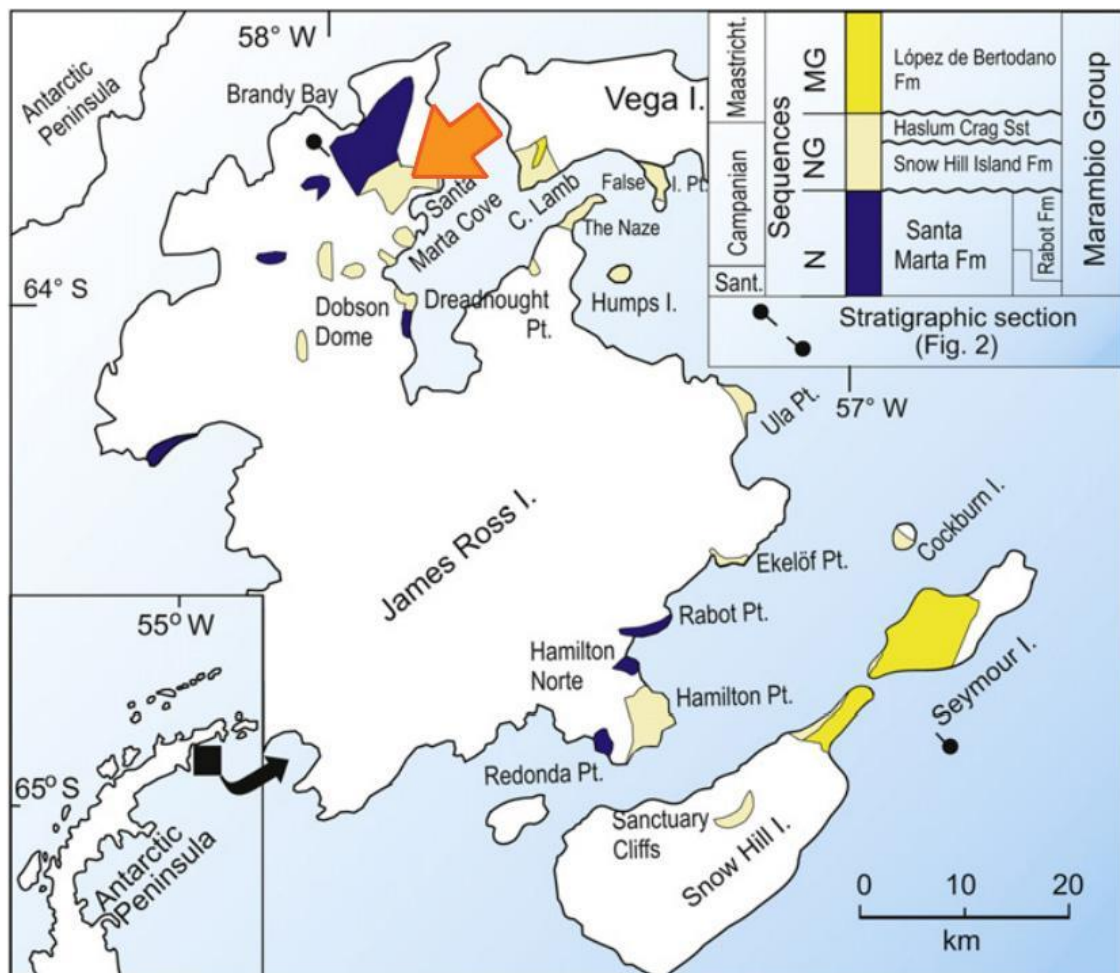


Figura 1. Ubicación geográfica y estratigráfica del holotipo de *Antarctopelta oliveroi*. Mapa de la isla James Ross de la Península Antártica con los afloramientos del Grupo Marambio (la flecha naranja señala la ubicación geográfica del sitio del hallazgo). Arriba a la derecha, detalle de la columna estratigráfica del Grupo Marambio. Modificado de Olivero (2012).

Sistemática paleontológica

Dinosauria	Owen, 1842
Ornithischia	Marsh, 1888
Thyreophora	Nopcsa, 1915
Ankylosauria	Osborn, 1923
<i>Antarctopelta oliveroi</i>	Salgado y Gasparini, 2006.

Holotipo: MLP 86-X-28-1: parte del techo craneano en las zonas supraorbitales, basioccipital, posible molde endocraneano, elementos craneales indet., dentario izquierdo con un diente *in situ*, huesos postdentarios de la rama mandibular derecha, tres dientes aislados, dos vértebras cervicales y un calco de látex de tres cervicales articuladas, fragmentos de vértebras dorsales, varios fragmentos de costillas cervicales y dorsales, dos centros dorsales fusionados (elemento del sinsacro), sacro, varias vértebras caudales parciales, región glenoidea del coracoides y de la escápula, varios fragmentos de húmero, extremo proximal de la ulna derecha, extremos proximales de los radios y distal de un radio, fragmentos de varios metacarpianos, tres falanges manuales y una ungueal manual, fragmento del proceso preacetabular del ilion, fragmento distal de fémur izquierdo, extremo proximal de fíbula, calcáneo derecho, fragmentos de varios metatarsianos, fragmentos y moldes de varias falanges no ungueales pedales parciales, una falange no ungueal completa y dos ungueales parciales, osteodermos cervicales, torácicos y caudales, y osículos.

Diagnosis original (Salgado y Gasparini, 2006). Es un anquilosaurio de tamaño mediano, estimado en no más de 4 m; centros cervicales cortos (longitud del centro alrededor de 70% la altura del centro), morfológicamente más similar a *Silvisaurus* Eaton, 1960, con las caras articulares anteriores más altas que las posteriores, como en *Edmontonia rugosidens* Gilmore, 1930; vértebras caudales anteriores con procesos transversos relativamente delgados; centros de las vértebras caudales más posteriores notablemente deprimidos dorsoventralmente, con caras articulares ligeramente inclinadas anteriormente y expandidas lateralmente, procesos transversos de las caudales posteriores bien desarrollados (longitud de los procesos transversos aproximadamente el 40% del ancho del centro), deprimidos dorsoventralmente, y posicionados dentro de la mitad anterior del centro vertebral; al menos seis tipos de osteodermos postcraneales, incluyendo 1-angostos y en forma de espina, 2-ovoides en forma de placa con una textura superficial rugosa, 3-placa con una textura superficial lisa, 4-polygonales con textura rugosa, 5-en forma de escudo con una quilla dorsal, y 6-pequeños (menos de 5 mm de diámetro) en forma de botón.

Diagnosis modificada. Es un paranquilosaurio de tamaño pequeño a mediano, y difiere del resto de los anquilosaurios en poseer una ornamentación en las superficies laterales del supraorbital y prefrontal formada por crestas verticales; centros de las vértebras caudales más posteriores deprimidos dorsoventralmente, con caras articulares ligeramente inclinadas anteriormente y expandidas lateralmente; crestas longitudinales a ambos lados de los arcos neurales y sobre la superficie dorsal de las vértebras caudales distales; procesos transversos deprimidos cuya base nace en la cara articular anterior y se extiende hasta la mitad anterior de los centros vertebrales distales. Son características de los paranquilosaurios también presentes en *Antarctopelta*, la presencia de un único elemento supraorbital, un sacro formado por cuatro vértebras sacras sin sacrocaudales y la abundancia de osículos milimétricos en todo el cuerpo, incluso en los miembros.

Reinterpretación de elementos previamente descriptos

Si bien se publicaron varios trabajos sobre materiales del “anquilosaurio antártico” (Gasparini et al., 1987; Olivero et al., 1991; Gasparini et al., 1996), se consideraron las interpretaciones de Salgado y Gasparini (2006), donde finalmente se realiza una descripción y diagnóstico de la especie *Antarctopelta oliveroi*. Allí, incluyen en el holotipo de la especie materiales pertenecientes a un esqueleto parcial que comprende un fragmento de dentario con un diente in situ, tres dientes aislados, varias osificaciones craneales, dos vértebras cervicales y tres moldes de cervicales, aproximadamente ocho fragmentos de costillas, dos vértebras dorsosacras, un sacro parcial, ocho vértebras caudales, la región glenoidea de la escápula, un fragmento de ilion, un extremo distal de fémur, cinco metapodiales, dos falanges no ungueales y muchos osteodermos agrupados en seis morfotipos. La mayoría de los elementos son claramente identificables en el mismo sentido que Salgado y Gasparini (2006). Sin embargo, aquí se propone una reinterpretación de algunos, principalmente de las osificaciones craneales y la diversidad de osteodermos.

En cuanto a los elementos craneales, Salgado y Gasparini (2006; fig. 3A,B) identifican un fragmento subtriangular, anguloso y rugoso como una posible osificación del supraorbital, similar a las que se encuentran en Ankylosauridae. Esta pieza es reinterpretada aquí como un fragmento de osteodermo caudal, evidenciado en la morfología interna del elemento, la textura externa similar a estas placas, y en la presencia de grandes vasos de disposición radial en la cara interna, como se ve en otras placas caudales de *Antarcopelta*. Esta pieza conserva su corteza ósea interna, la cual no muestra estructuras propias de la cavidad ocular (como superficies lisas, forámenes craneales, o secciones rotas o de sutura con otros elementos craneales) pero sí de osteodermos (uniformemente cóncava y rugosa). Los nuevos materiales preparados y reconocibles como la región orbital de *Antarctopelta* avalan esta reasignación (ver abajo *Elementos nuevos*, *Elementos craneales*). Gasparini et al. (1987) habían reconocido un elemento como co-osificación craneal, pero este material no está incluido en la diagnosis de Salgado y Gasparini (2006). Durante el desarrollo de esta tesis dicho elemento no fue localizado.

Otro elemento craneal es presentado por Salgado y Gasparini (2006) como un parietal derecho, el cual presenta la superficie externa plana y lisa, una protuberancia lateral, y una superficie redondeada ventralmente que se correspondería con la cámara aductora. En los anquilosaurios, la cámara aductora es más reducida que la cavidad ocular (ahora conocida en *Antarctopelta*) y presenta una forma oblonga, arriñonada o irregular, no redondeada (ver, *Denversaurus*, Burns, 2015; *Gastonia*, Kinneer et al., 2016; *Tarchia*, Penkalski y Tumanova, 2017). Por otra parte, el parietal propuesto presenta bordes que se adelgazan gradualmente hasta un límite muy agudo, algo inconsistente con un hueso del techo craneano, cuyo espesor es mayor aún en los puntos de contacto con otros elementos. De hecho, los nuevos elementos craneales descriptos más abajo muestran una sección ósea de mucho mayor espesor. Esta pieza presenta también grandes crestas ventrales de dirección oblicua a la orientación propuesta del parietal (Salgado y Gasparini, 2006, fig. 3D), estructuras que no tienen anatomía de contacto sutural con otro elemento, ni se corresponden en esa posición y orientación con el parietal ni con la fosa aductora asociada. La pieza es aquí interpretada como un osteodermo caudal (ver “*Osteodermos caudales laterales*” más abajo).

El último elemento propuesto como posible osificación craneal es un cuerno del cuadradoyugal (Salgado y Gasparini, 2006, fig. 3C). Si bien la morfología general recuerda al cuerno cuadradoyugal de algunos anquilosáuridos (ej., Arbour y Currie, 2013a; no así del nodosáurido *Edmontonia* como citan Salgado y Gasparini, 2006, donde es más redondeado y sin una quilla marcada; ver Burns, 2015), este elemento carece de elementos fusionados

ventralmente que puedan identificarse con el yugal o el cuadradoyugal (ver esta estructura en *Patagopelta*, Capítulo 5 de esta tesis). Este elemento es aquí reinterpretado como un osteodermo de la región pélvica (ver descripción más abajo, “*Osteodermos, Osteodermos pélvicos*”).

Por otra parte, Salgado y Gasparini (2006; fig. 9C,D) asignan osteodermos subcirculares (Gasparini et al., 1987, tipo “c”) asociados a otros aplanados e irregulares a la región sacra, comparándolos con los de *Sauropelta*. Estos elementos son aquí reinterpretados como pertenecientes a la región caudal, basado en 1) la presencia de procesos transversos asociados a los osteodermos aplanados poligonales en otro fragmento, 2) que estos están asociados a uno de los bordes de la base del osteodermo mayor, la cual es profunda y está rellena de sedimento, y 3) que el osteodermo circular que figuran presenta la misma textura cortical externa a ambos lados de la pieza, no hay una de las partes que haya estado dentro de la dermis del animal en vida. Por otra parte, Arbour y Currie (2016) utilizan estos osteodermos irregulares para incluir a *Antarctopelta* en su categorización de armaduras pélvicas con la categoría 3 de Arbour et al. (2011), similar a las de *Aletopelta*, *Glyptodonpelta*, *Nodosaurus* y *Stegopelta*. Sin embargo, estos elementos dérmicos están en contacto con los mencionados arriba, y corresponden a la cobertura ventral de la cola, no de la región pélvica. Más abajo se provee una nueva descripción de estos dos tipos de osteodermos (*Elementos nuevos, Osteodermos*).

Una pieza no figurada por Salgado y Gasparini (2006), de superficie externa convexa y asociada a osículos, e internamente cóncava, fue interpretada primeramente como un fragmento del mazo caudal, típico de los Ankylosaurinae (ver también Olivero et al., 1991, fig. 2d; Gasparini et al., 1996, tipo “b”), y luego como la región anterior de la base de una espina (Salgado y Gasparini, 2006). Sin embargo, este elemento es aquí reinterpretado como un fragmento de epífisis de un hueso largo asociado a osículos. En general, la preservación del material muestra que los huesos largos están frecuentemente erosionados a través de las fracturas, no así los osteodermos (probablemente debido a diferencias estructurales). El espesor de la corteza externa es homogéneo en todos los cortes visibles, algo común en los huesos largos y no en los osteodermos, cuyo espesor aumenta hacia el ápice. La presencia de osículos asociados puede sugerir una rugosidad externa que no es tal, como suele ocurrir en otros elementos del holotipo que también están asociados a osículos. Finalmente, la región ventral de la pieza es uniformemente convexa y no muestra una delimitación para la superficie ventral, la base propiamente dicha, algo típico de los osteodermos.

Las vértebras caudales de *Antarctopelta* han sido motivo de discusión. La vértebra caudal proximal ilustrada por Gasparini et al. (1996) y por Salgado y Gasparini (2006) es considerada por Arbour y Currie (2016) como una probable vértebra pigal o caudal proximal de mosasaurio basada en la morfología triangular y los procesos transversos ventrolaterales. Sin embargo, aquí surgen algunos errores de interpretación. Por un lado, el centro vertebral no es triangular, sino que está roto por el medio. Esto también permite una reorientación del proceso transverso, el cual no se dirige ventrolateral sino lateralmente (como proponen Salgado y Gasparini, 2006), y de la faceta articular para el chevrón, que se dirige ventralmente. Además, las vértebras pigales de mosasaurios son suavemente procélicas (ver, Lindgren, 2005; Lindgren y Siverson, 2005) mientras que la de *Antarctopelta* es anfiplana a anficóncava, con la concavidad posterior un poco más marcada que la anterior. Por otra parte, Arbour y Currie (2016) no consideran a las vértebras caudales distales como asignables a Ankylosauria debido a que 1) procesos transversos grandes están ausentes en las vértebras caudales distales asociadas al “garrote” o “handle” de los Ankylosauridae, y que 2) en los Nodosauridae los procesos transversos en caudales distales no son deprimidos y alargados

anteroposteriormente. En su lugar, las consideran vértebras cervicales de Elasmosauridae, lo que resulta consistente con los centros vertebrales “binoculares” y capítulos alargados anteroposteriormente. Si bien los centros son binoculares, bilobados, o con un claro surco ventral (además del canal neural dorsal), los mismos son mucho más deprimidos que los presentes en los elasmosáuridos, incluso en las mismas citas provistas por Arbour y Currie (Hiller et al., 2005; O’Keefe y Street, 2009; ver también Noe et al., 2017). Por otra parte, las costillas cervicales se ubican en el centro anteroposterior del centro vertebral y se dirigen lateroventralmente, de un modo distinto a la condición presente en las vértebras caudales distales de *Antarctopelta*, donde los procesos transversos se ubican en la mitad anterior del centro vertebral, y se dirigen bien laterales (subparalelos a la horizontal). Además, estos elementos en *Antarctopelta* conservan tendones osificados (ausentes en sauropterigios; Rozadilla et al., 2021), osteodermos asociados (ver abajo “*Osteodermos caudales*”), y carecen de los grandes forámenes paramediales ventrales diagnósticos de los plesiosaurios (Julia D’Angelo, com. pers.). Por lo tanto, tanto la vértebra caudal proximal como las distales deben ser consideradas como correspondientes al holotipo de *Antarctopelta oliveroi*.

Es importante mencionar que, durante el proceso de desarrollo de la presente tesis, algunas de las reinterpretaciones aquí propuestas fueron también realizadas de manera independiente por Soto-Acuña et al. (2021). Sin embargo, no hago mención de ellas en este capítulo por tratarse de interpretaciones propias, alcanzadas previa e independientemente (y algunas de las cuales guardan diferencias con Soto-Acuña et al., 2021).

Descripción de elementos nuevos

Si bien hay una gran cantidad de restos nuevos, muchos aún requieren preparación, y muchos otros se encuentran muy fragmentados, con lo que su identificación es parcial o problemática. A continuación se hace una descripción y comparación de los elementos novedosos identificables y más informativos.

Esqueleto craneal

Entre los nuevos materiales se conservan varios fragmentos del techo craneano, algunos identificados y otros indeterminados, pero cuya estructura y ornamentación sugieren una procedencia craneana. Se conserva la región interorbitaria, incluyendo supraorbitales, frontales, prefrontales, un lacrimal, un postorbital, y posibles fragmentos de nasales y de un escamoso (Figs. 2-3). Como suele ocurrir en los anquilosaurios (Vickaryous et al., 2004), las suturas entre huesos no son visibles en la superficie externa del cráneo. Por lo tanto, se han buscado indicios o suturas en las secciones visibles que fueran producto de fracturas naturales, o a través del uso de tomografías. En el caso del prefrontal y el supraorbital, es posible ver su contacto en sección y seguirlo en la cara dorsal externa, el cual se desarrolla como un suave surco discontinuo, que de otra forma pasaría inadvertido como si fuera parte de la ornamentación. En el caso de los contactos frontal-nasal y frontal-prefrontal es imposible distinguir estructuras obvias en la superficie externa que se continúen con el contacto visible en sección. Un fragmento conserva lo que podría ser (basado en las texturas interna y externa) el contacto nasal-frontal ó frontal-prefrontal, el cual no es digitado sino recto, y presenta una ligera superposición del frontal sobre el otro elemento. En el caso del contacto supraorbital-postorbital, lateralmente el mismo se superpone con el surco que bordea anteriormente el postorbital. El contacto frontal-postorbital es visible en sección por las fracturas naturales, y dorsalmente se evidencia como un surco somero e irregular de dirección posteromedial. En las tomografías parecería verse que el contacto entre estos elementos se

ubica formando la pared medial del foramen de la vena supraorbital (ver abajo) en el techo de la cavidad ocular. A su vez, este límite podría corresponderse con un suave surco en el techo de la cavidad ocular que se extiende por delante del foramen. Sin embargo, la resolución de las tomografías y la completa fusión de los elementos no permiten más precisiones. El contacto prefrontal-postorbital es muy difuso en las tomografías e invisible externamente. Considerando que el surco dorsal delimita el contacto supraorbital-postorbital, es probable que dorsalmente delimite también el contacto con el prefrontal, de modo similar a la condición en *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015). La reconstrucción propuesta de suturas se ilustra en la Figura 4A. Esta recuerda más a la que se observa en *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015) que la de los euanquilosaurios como *Cedarpelta* (Carpenter et al., 2001) o *Pinacosaurus* (Hill et al., 2003; Burns et al., 2011).

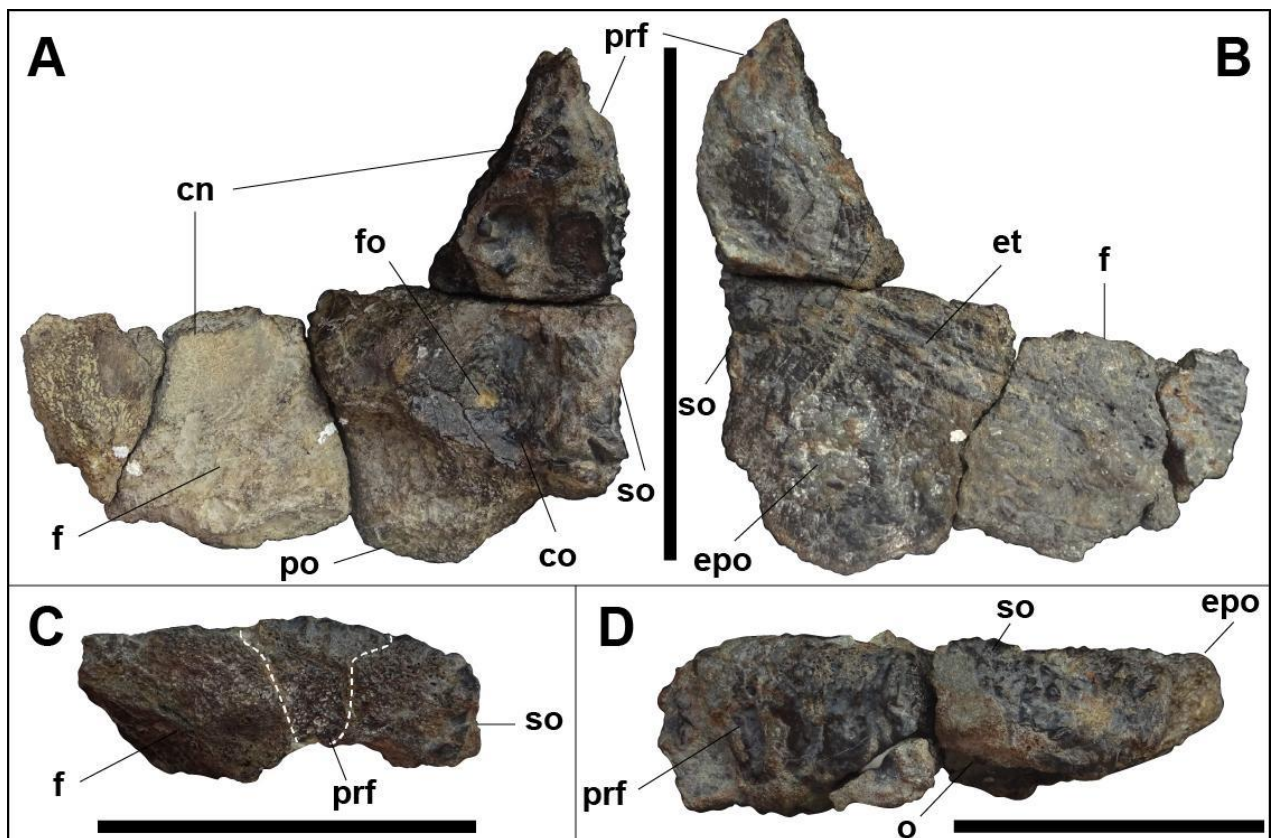


Figura 2. Techo craneano. A,B) Elementos del techo craneano en vistas ventral (A) y dorsal (B); C) fractura natural del fragmento mayor en vista anterior (la línea punteada muestra los contactos entre elementos); D) elementos orbitales en vista lateral. Abreviaturas: cn, cavidad nasal; co, cavidad ocular; epo, elevación del postorbital; et, estrías transversales (ornamentación craneal); f, frontal; fo, foramen; o, órbita; po, postorbital; prf, prefrontal; so, supraorbital. Escalas= 10 cm (A,B), 5 cm (C,D).

La morfología general de la porción preservada del cráneo es ligeramente convexa en su perfil transversal, intermedia entre la condición marcadamente aplanada presente en *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015) o del cráneo en forma de domo de muchos nodosáuridos (ej., Bakker, 1988; Pereda-Suberbiola y Galton, 1994). En la porción más medial del frontal, una marcada depresión podría sugerir una estructura similar a la depresión medial continua entre los nasales y el frontal presente en *Kunbarrasaurus*.

El **frontal** (Fig. 2A-C) es un hueso muy expandido lateralmente entre las órbitas respecto de la condición presente en otros anquilosaurios (Carpenter et al., 2001; Vickaryous et al., 2004; Leahey et al., 2015). Ventralmente forma parte de la pared posterior de la cavidad nasal, de la porción medial del techo de la cavidad ocular, y por lo tanto del septo que divide ambas cavidades. La mitad posterior es bastante gruesa, posiblemente con componentes de los huesos del condrocráneo cuyas suturas no son visibles. Hacia la mitad anterior, y en participación de la cavidad nasal, se adelgaza mucho dorsoventralmente hasta el contacto con el nasal. En la porción lateral del frontal, justo por detrás del septo preorbital, las tomografías permiten observar lo que parece ser una gran cavidad en el centro del hueso esponjoso (Fig. 4B). Esta “cavidad” no conserva una corteza ósea que la delimite, lo que no permite discernir si se trata de una cavidad craneana, de hueso esponjoso grueso, o incluso alteración fósil-diagenética del esponjoso (por pérdida o reemplazo el tejido esponjoso más grueso). En un ejemplar de *Euoplocephalus*, Mishayita et al. (2011) describen un tubo transversal no olfatorio ubicado en el frontal por delante del neurocráneo y por detrás de la órbita, posiblemente asociado a las venaciones presentes en el techo de la cavidad nasal. Algunas venaciones están presentes en la cavidad nasal de *Antarctopelta*, similares a las que se ven en *Euoplocephalus*. Es probable que se trate de estructuras similares en ambos taxones. En esta región del frontal, Kuzmin et al. (2020) describen en *Bissektipelta* los plexos ramificados anteriores, plexos vasculares posiblemente vinculados a la disipación del calor de la cavidad encefálica.

En vista dorsal, el **prefrontal** (Fig. 2A-D) es curvado lateralmente, envolviendo posterolateralmente al supraorbital. La sección transversal es triangular invertida. El límite anterior no está conservado en ninguno de los dos prefrontales. En vista lateral, la porción conservada es subcuadrangular y no forma parte de la órbita. El prefrontal de *Antarctopelta*, sin embargo, recuerda más al de *Pinacosaurus* (Burns et al., 2011) que al de *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015), ya que es visible también en el perfil lateral del cráneo y su superficie lateral es convexa. Una marcada superficie lateral convexa en la región anterodorsal a la órbita, como ocurre en *Antarctopelta*, está presente también en los Shamosaurinae y *Gastonia* (Tumanova 1987; Vickaryous et al., 2001b; Arbour y Currie, 2016; Kinneer et al., 2016). En vista dorsal, el supraorbital es algo recto y el prefrontal es convexo, con lo que el adelgazamiento anterior del cráneo no ocurre a la altura del supraorbital convexo como en *Kunbarrasaurus* sino anteriormente. Las superficies laterales del supraorbital y del prefrontal son continuas (también presente en *Kunbarrasaurus* y *Gargoyleosaurus*; Kilbourne y Carpenter, 2005; Leahey et al., 2015) y no se separan por una muesca o desplazamiento lateral de la órbita, como en muchos euankylosaurios (Lee, 1996; Vickaryous et al., 2001b; Carpenter et al., 2008; Burns et al., 2011; Burns, 2015; Kinneer et al., 2016; Zheng et al., 2018). Internamente, el prefrontal participa de las cavidades ocular y nasal, y por lo tanto, del septo que separa ambas cavidades.

El **supraorbital** (Fig. 2A,B,D) presenta una forma subcuadrangular en vista dorsal, con una pequeña cuña posterolateral. En vista lateral es subtriangular, acunándose posteriormente. El límite anterior se ve en el corte ventralmente y se continúa lateralmente con una de las crestas más pronunciadas de la ornamentación externa. Transversalmente presenta una sección subcuadrangular de bordes redondeados. A diferencia de lo que ocurre en otros tireoforoides (*Scelidosaurus*+*Eurypoda*), que poseen tres supraorbitales, *Antarctopelta* y *Kunbarrasaurus* cuentan con un único supraorbital (ver Maidment y Porro, 2009). Viendo el cráneo dorsalmente, las órbitas se ubican ligeramente más laterales que en *Kunbarrasaurus*. El borde dorsal de la órbita carece de caputegulae (ornamentos óseos craneales e individualizables; ver Blows, 2001a, 2015, y Arbour y Currie, 2013a) asociados o

de un borde fuertemente marcado, contrario a los caputegulae comúnmente presentes en los euanquilosaurios, y en general de mayor tamaño en los Ankylosaurinae (Vickaryous et al., 2001; Vickaryous et al., 2004; Parsons y Parsons, 2009). Este borde es redondeado en toda su extensión en *Antarctopelta*. Ventralmente, se conservan parte de la cavidad ocular, la porción más posterior y dorsal de la cavidad nasal y una pequeña parte de la fosa aductora, pobremente preservada. Entre esta y la órbita se conserva sólo la base de lo que podría ser un septo postocular (apomorfía de Ankylosauria según Vickaryous y Russell, 2003; cierra la cavidad ocular completamente en Ankylosaurinae, Vickaryous et al., 2004), pero no es posible saber la extensión de esta estructura erosionada. En el techo de la cavidad orbital se ubica un foramen, posiblemente la salida de la vasculatura supraorbital (Fig. 4B,C), en una posición similar a la que se observa en *Bissektipelta* y *Euoplocephalus* (Porter, 2015; Kuzmin et al., 2020). Además de su ubicación en lo alto de la cavidad ocular, las tomografías permiten descartar que se trate de la salida de los Nervios Craneales II o IV, o de la vena orbitocerebral, ya que internamente el canal asociado al foramen se dirige dorsalmente, con comunicación con vasos que se dirigen hacia el exterior del techo craneano, no hacia la cavidad endocraneal. Posterior a este foramen se disponen alineados otros dos pequeños forámenes, el más posterior ubicado justo sobre el contacto supraorbital-postorbital.

Al igual que en otros anquilosaurios (ej. *Kunbarrasaurus* y *Pinacosaurus*; Hill et al., 2003; Burns et al., 2011; Leahey et al., 2015), el **postorbital** (Fig. 2A,B,D) de *Antarctopelta* está expandido medialmente, en forma de placa, y no presenta forma de barra, como sí ocurre en tireóforos basales (ej. *Scelidosaurus*; Norman, 2020a; *Scutellosaurus*; Breeden et al., 2021). Si bien no se encuentra la región temporal completa, la gran expansión medial del postorbital en *Antarctopelta* sugiere la ausencia de una fenestra supratemporal (como en todos los Ankylosauria; Vickaryous et al., 2004), o al menos una extrema reducción de la misma. El gran espesor de este elemento en *Antarctopelta*, y la similitud de morfologías de los huesos craneales con *Kunbarrasaurus*, sustenta la ausencia de la fenestra. La expansión de este elemento también es visible anteriormente, donde las tomografías revelan que forma parte del techo de la cavidad ocular. La elevación del postorbital, que no es un osteodermo accesorio, es similar a la de *Kunbarrasaurus* en su porción anterior (la parte posterior está ausente), y difiere de lo que se ve en nodosáuridos y anquilosáuridos, donde comúnmente son más altas ó presentan bordes más agudos. El postorbital de *Kunbarrasaurus* es visible lateralmente y está ornamentado por surcos subparalelos de dirección dorsoventral. Un postorbital ornamentado también está presente en estegosaurios y *Scelidosaurus* (Leahey et al., 2015). En *Antarctopelta* la región lateral del postorbital está perdida, aunque de presentar una ornamentación de este tipo sería una continuación posterior de la ornamentación presente en el supraorbital y prefrontal (ver descripción más abajo).

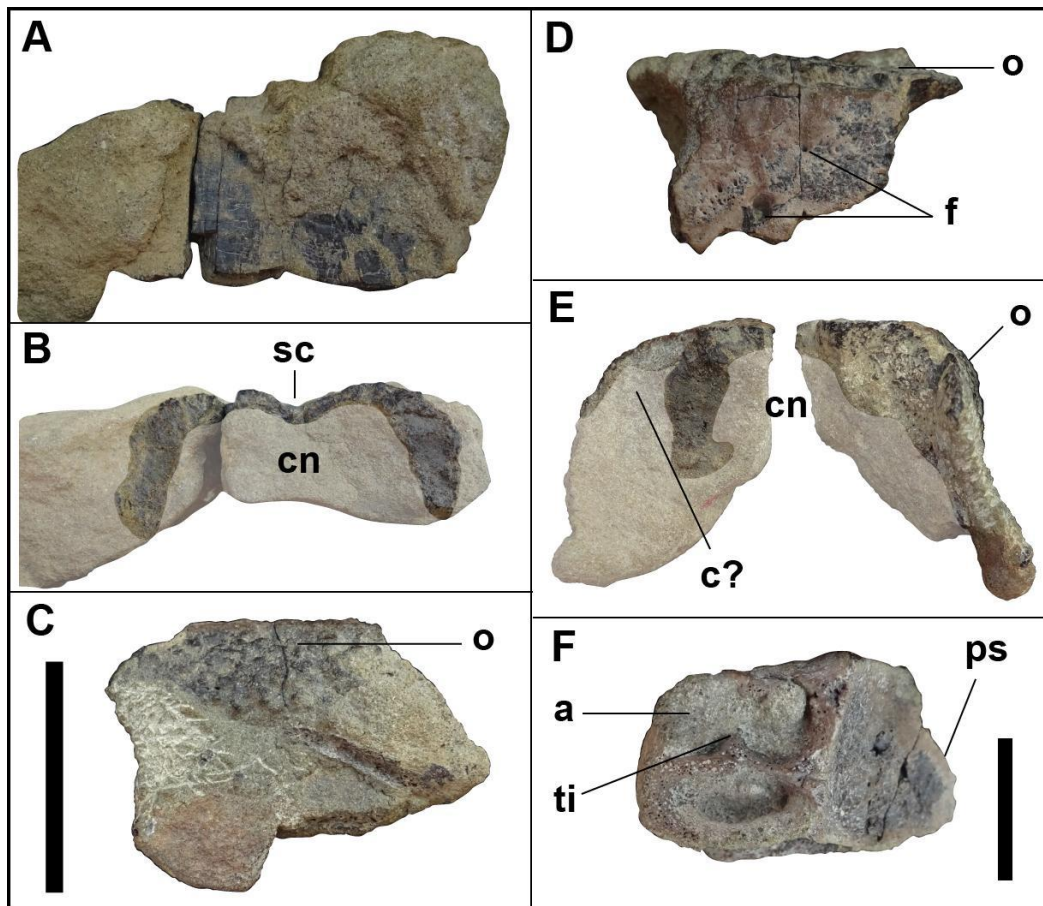


Figura 3. Elementos correspondientes al hocico. A,B) Fragmento anterior del nasal en vistas dorsal (A) y posterior (B); C,D,E) fragmento posterior del nasal en vistas lateral (C), dorsal (D), anterior (E, izquierda) y posterior (E, derecha); fragmento de maxilar en vista ventral (F). Abreviaturas: a, alvéolo; c?, posible cavidad interna ó accesoria del nasal; cn, cavidad nasal; f, foramen; o, ornamentación lateral; ps, paladar secundario; sc, surco central; ti, tabique interno. Escalas= 3 cm (la escala en C aplica para A, B, C, D y E) y 1 cm (F).

Se conservan varios fragmentos del hocico, principalmente de los **nasales** (Fig. 3). Si bien los contactos entre elementos no suelen ser limpios en el material holotipo de *Antarctopelta*, dos de los fragmentos nasales contactan entre sí. Dorsalmente no presenta ornamentaciones. De la misma forma que en *Kunbarrasaurus*, los nasales se unen en la línea media, trazando un surco anteroposterior a lo largo del contacto entre ellos (Leahey et al., 2015), aunque es menos marcado en *Antarctopelta* (Fig. 3B, sc). La vista a través de la sección rota permite apreciar el surco central entre los nasales, los cuales se arquean lateralmente alojando dentro de sí la cavidad nasal (Fig. 3B, E). Ventralmente, ambos nasales conservan un borde neto, sugiriendo el contorno dorsal de las fosas nasales. Otro fragmento (Fig. 3C-E) representa una región del hocico un poco más posterior, aunque la erosión de los bordes no permite reconocer una clara conexión con el primer fragmento. Este segundo fragmento conserva solo el nasal derecho. En el corte natural se reconoce una sección del nasal similar a la que se aprecia en la pieza anterior, mostrando así nasales alargados y delgados en su porción anterior, al igual que en *Kunbarrasaurus*. Esta pieza posterior muestra también una lámina ósea vertical del mismo hueso ubicada más lateral que el nasal visible en sección. Ambos elementos están unidos dorsalmente. En *Kunbarrasaurus*, la porción

posterior del nasal presenta una cámara interna (“basin-shaped depression” en Leahey et al., 2015). Es probable que *Antarctopelta* presente una cavidad similar, delimitada por los elementos mencionados (Fig. 3E, c?). La sección interna no sería circular como se ve en *Kunbarrasaurus*, sino dorsoventralmente alargada. Dorsalmente, el techo del nasal es aplanado y suavemente rugoso con algunos forámenes, pero la pared lateral está fuertemente ornamentada en su región más dorsal, por una superficie fuertemente rugosa y con presencia de hoyos. Si bien esta ornamentación sobresale lateralmente al nasal, una vista en sección a través de los cortes naturales muestra que la misma parece formarse directamente desde el hueso nasal, y no sería parte de un osteodermo accesorio. Tanto en el nasal como en el prefrontal, se forma un borde entre el techo y la pared lateral del hueso, y ambas superficies se ubican a un ángulo de 90 grados una de la otra. Esta situación es intermedia entre el ángulo agudo visible en el hocico de *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015, fig. 5C) y los ángulos más amplios (y techos más convexos) de los euankilosaurios (ej., *Euoplocephalus*, *Pawpawsaurus* y *Panoplosaurus*; Paulina Carabajal et al., 2016; Bourke et al., 2018).

Se conserva también un pequeño fragmento del **maxilar** (Fig. 3F), correspondiente a la porción alveolar medialmente desplazada, respecto de la emarginación bucal típica de los ornitisquios, pero muy marcada en anquilosaurios (Butler et al., 2008a). Por lo tanto, los bordes oral, medial y dorsal están completos. Conserva dos alvéolos sin dientes, pero uno de ellos conserva una pequeña división interna, sugiriendo la presencia de un diente funcional y uno de reemplazo. Medialmente, una fina lámina horizontal señala la presencia de un incipiente paladar secundario anterior, como suele ocurrir en anquilosaurios (Bourke et al., 2018).

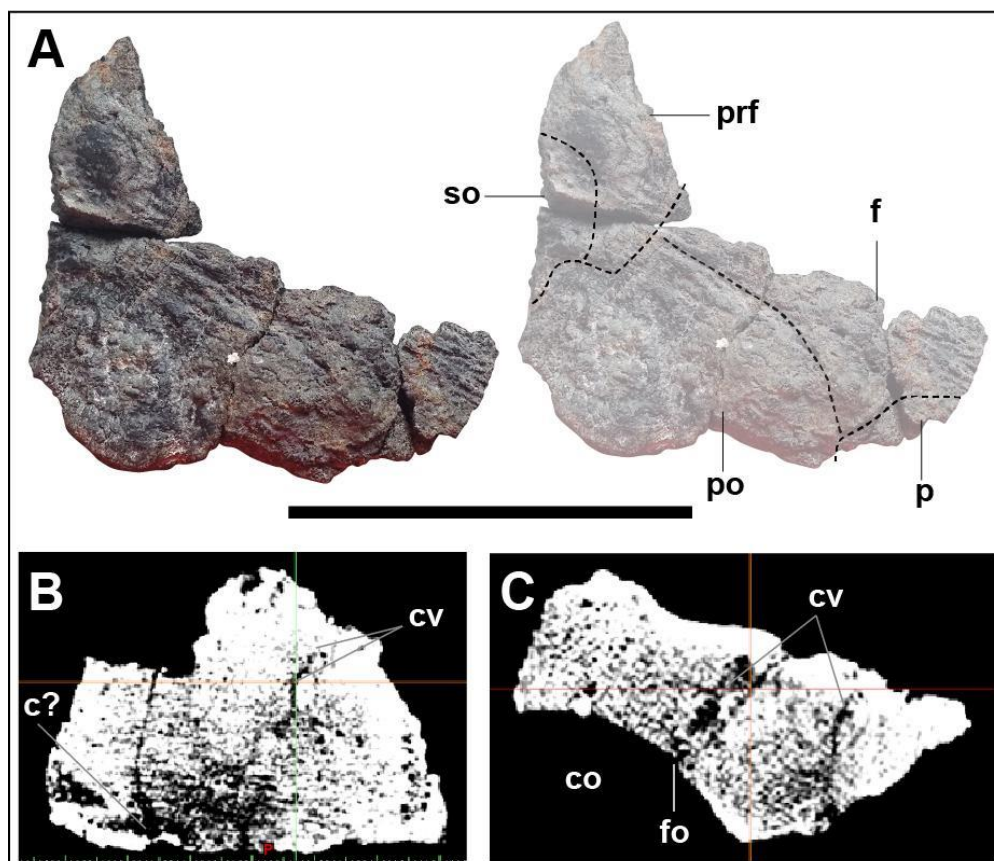


Figura 4. Techo craneano, elementos y vascularización. A) Techo craneano en vista dorsal (izquierda) y el mismo transparentado mostrando los límites entre huesos en los fragmentos

conservados (derecha); B) imagen de la tomografía del fragmento de mayor tamaño del techo craneano en vista dorsal (anterior es hacia abajo); C) imagen de la tomografía del fragmento de mayor tamaño del techo craneano en vista lateral (anterior es hacia la izquierda). Abreviaturas: c?, posible cavidad vascular interna del frontal; co, cavidad ocular; cv, cavidades vasculares; f, frontal; fo, foramen; p, parietal; po, postorbital; prf, prefrontal; so, supraorbital. Escala= 10 cm (A).

El **patrón general de ornamentación** del techo craneano (Fig. 4) recuerda al de *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015). Además del surco medial mencionado más arriba, un suave surco (posiblemente límite entre caputegulae) delimita los bordes medial y anterior de la elevación del postorbital, y luego se curva hacia el supraorbital, donde desaparece en la órbita. Medial a este surco, hay otro surco, menos marcado y subparalelo al anterior, correspondiente al contacto postorbital-frontal. Además de estos grandes surcos, el techo craneano está muy ornamentado, con variaciones locales. Sobre el frontal se extienden crestas delgadas (o estrías) y surcos en sentido anterolateral-posteromedial, principalmente en la mitad anterior. La mitad posterior es irregularmente rugosa. Los surcos y crestas transversales sobre el frontal de *Antarctopelta* (Fig. 4A), están presentes también en el paranquilosaurio *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015) y los euanquilosaurios no Ankylosaurini *Edmontonia* (Sternberg, 1928; Russell, 1940; Burns 2015), *Gargoyleosaurus* (Kilbourne y Carpenter, 2005), *Gastonia* (Kinneer et al., 2016), *Panoplosaurus* (Lambe, 1919), *Shamosaurus* (Tumanova, 1983), *Tarchia* (Tumanova, 1977), *Zhongyuansaurus* (Xu et al., 2007; *Gobisaurus* para Arbour y Currie, 2016). El postorbital está fuertemente ornamentado por rugosidades irregulares, aunque algo de erosión no permite observar la presencia de patrones claros. La superficie dorsal de los supraorbitales carece de ornamentación, pero sí presenta lateralmente. Supraorbitales ornamentados son comunes en los tireóforos (Galton y Upchurch, 2004; Vickaryous et al., 2004; Norman, 2020a). Si bien en *Kunbarrasaurus* también hay ornamentación solo lateralmente, se trata de tres grandes osificaciones dérmicas rugosas mientras que en *Antarctopelta* la ornamentación está dada crestas dorsoventrales sobre las superficies laterales del supraorbital y el prefrontal (Fig. 2D). Estas crestas son de bordes continuos y agudos en torno al límite supraorbital-prefrontal, e irregulares tanto anterior como posteriormente. Por el contrario, el prefrontal de *Kunbarrasaurus* no está ornamentado. En el resto de los anquilosaurios, la ornamentación de la región anterodorsal de la órbita (recurso a la topología porque la remodelación craneal no permite precisar las homologías anatómicas de los contactos entre huesos; ej. Ankylosaurinae en Arbour y Mallon, 2017) presenta rugosidades o caputegulae, pero no fuertes crestas dorsoventrales a lo largo del borde dorsal de la órbita y su región anterodorsal como las de *Antarctopelta* (Lambe, 1919; Gilmore, 1930; Sternberg, 1928; Maryańska 1977; Godefroit et al., 1999; Carpenter et al., 2001; Carpenter, 2004; Kilbourne y Carpenter 2005; Carpenter et al., 2008 describe surcos “anastomosados”; Parsons y Parsons, 2009; Carpenter et al., 2011; Kirkland et al., 2013; Burns, 2015; Arbour y Mallon 2017; Zheng et al., 2018; Ősi et al., 2019). Si bien en la literatura no se suelen detallar las descripciones referidas a las ornamentaciones craneanas (con excepción de los caputegulae), las figuras de la literatura y fotografías provistas por diversos medios permiten proponer que esta ornamentación particular es diagnóstica de *Antarctopelta*.

Un pequeño fragmento de base esponjosa gruesa y una cresta con una corteza ósea muy rugosa es muy similar y podría corresponderse con la osificación accesoria ubicada en la zona de contacto entre el postorbital y el escamoso en *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015). Esta está ornamentada de la misma forma que los osteodermos postcraneales, con

fuertes arrugas y forámenes entre ellas, pero la base esponjosa mucho más gruesa que la cresta, y el fuerte ángulo de esta con la “base” sugiere que no se trata de un osteodermo postcraneal sino de un elemento craneal.

Leahey et al. (2015) mencionan que los grandes **surcos** del exterior del techo craneano del holotipo de *Kunbarrasaurus* podrían sugerir o bien la presencia de grandes escamas epidérmicas, o de osteodermos que en ese ejemplar no estarían fusionados. Considerando la madurez del ejemplar holotipo de *Antarctopelta* (ver Cerda et al., 2019), su grado de osificación, fusión y articulación de elementos en todo el esqueleto, el mismo patrón de ornamentación del techo craneano que en *Kunbarrasaurus*, y la presencia de estriaciones del frontal también presentes en varios otros anquilosaurios, podría rechazarse la idea de que haya osteodermos faltantes “por fusionar”, y considerar que estas ornamentaciones estén asociadas a estructuras epidérmicas. Además, y en acuerdo con Leahey et al. (2015), el desarrollo de estas ornamentaciones es más probable que se haya dado por remodelación de los elementos más que por fusión de osteodermos accesorios (ver también Vickaryous et al., 2001a). La ausencia de elementos accesorios a los huesos del cráneo también es visible a través de las secciones naturalmente fracturadas de *Antarctopelta*.

Debido a la dificultad de reconocer suturas o contactos en los cráneos de anquilosaurios, el término **caputegulae** (plural de caputegulum) se utiliza para llamar a los ornamentos óseos craneales e individualizables de los anquilosaurios (Blows, 2001a, 2015; Arbour y Currie, 2013a). Estos son mayormente producto de la remodelación de la corteza externa de los huesos del cráneo (Vickaryous et al., 2001a; Miles y Miles, 2009; Carpenter et al., 2011). De hecho, tanto Miles y Miles (2009) como Carpenter et al. (2011) reconocen en *Minotaurasaurus* y *Saichania*, respectivamente, que los contactos que se ven ventralmente en el cráneo siguen patrones similares a los dorsales, algo que no sería esperable si se tratase de osteodermos accesorios y de origen independientes de los huesos craneales. En *Antarctopelta*, las fracturas naturales y tomografías demuestran que, al igual que en los taxones mencionados, la ornamentación craneal no está dada por fusión de osteodermos, sino que más probablemente se deba a remodelación de la corteza externa de los huesos del cráneo. Por otra parte, es probable que los “cuernos” del escamoso, cuadrado-yugal y/o postorbital de los euankilosaurios sí tengan una componente de desarrollo vinculada a la fusión de elementos dérmicos accesorios (Vickaryous et al., 2001a). En el caso de *Kunbarrasaurus*, y posiblemente en *Antarctopelta*, solo se podría mencionar la osificación rugosa entre postorbital y escamoso (Leahey et al., 2015). Ausencia de marcados caputegulae y ornamentación similar a la de los parankilosaurios, se ve en varios Euanquilosauria basales (ej. *Gastonia*, Kinneer et al., 2016; *Gobisaurus*, Vickaryous et al., 2001b; *Shamosaurus*, Tumanova, 1983; *Zhongyuansaurus*, Xu et al., 2007).

Basioccipital. Este elemento (Fig. 5) conserva el basioccipital (con excepción del cóndilo occipital) y una pequeña proporción del basiesfenoides. La parte conservada está dividida naturalmente en dos partes a lo largo de una fractura que corre casi por el plano sagital. Sólo la parte ventral conserva la corteza ósea, mientras el resto de la pieza está erosionada y exhibe el hueso esponjoso. Al igual que en *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015) y *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021), las túberas o tubérculos basales presentan forma de robustas cresta transversales en vista ventral, guardando alguna similitud con la forma de cresta transversal que presentan en los anquilosáuridos (Sternberg, 1929; Maryańska 1971, 1977; Tumanova, 1987; Sullivan, 1999; Vickaryous y Russell, 2003; Lü et al., 2007a; Milner y Milner, 2009; Carpenter et al., 2011; Arbour y Currie, 2013a; Arbour et al., 2014a; Burns et al., 2015; Arbour y Evans, 2017; Arbour y Mallon, 2017; Paulina Carabajal et al., 2018; Penkalski y

Tumanova 2017; Yang et al., 2017; Wiersma e Irmis, 2018; Park et al., 2019; Kuzmin et al., 2020), y diferenciándose de los tubérculos separados y ubicados lateralmente de *Scelidosaurus* (Norman, 2020a) y los nodosáuridos (Sternberg, 1928; Gilmore 1930; Russell 1940; Ostrom, 1970; Pereda-Suberbiola y Galton 1994; Carpenter y Kirkland, 1998; Kilbourne y Carpenter 2005; Carpenter y Everhart, 2007; Parsons y Parsons, 2009; Ősi et al., 2014b; Burns, 2015; Kinneer et al., 2016; Paulina Carabajal et al., 2016), y de los grandes tubérculos globosos presentes en algunos euanquilosaurios (Carpenter et al., 2008; Kirkland et al., 2013). Sin embargo, en los paranquilosaurios los tubérculos están subdivididos medialmente (poco marcado en *Antarctopelta*) y dispuestos en dirección anteromedial-posterolateral, en forma de flecha en vista ventral. En *Antarctopelta*, se desarrolla una amplia pero suave fosa de contorno subovalado en el centro de cada una de las superficies subverticales anteriores de los tubérculos. Cada tubérculo basal presenta una rugosidad medial y subvertical, subparalelas entre ellas, y entre las cuales pasa el surco que divide ambos tubérculos. El cuerpo principal de cada tubérculo se continúa posteriormente con un soporte de sección redondeada que se dirigen posteromedialmente hacia el cóndilo. El corte a lo largo del plano sagital permite ver el contacto vertical entre el basioccipital y el basiesfenoides que se extiende hasta justo por delante de los tubérculos basales, con lo que los mismos están formados por ambos huesos, pero con una componente mayoritaria del basioccipital (Fig. 5D). Lo mismo ocurre en *Stegouros*, pero en *Kunbarrasaurus* se describe la condición inversa (Leahey et al., 2015). El contacto que Leahey et al. (2015) identifican entre basioccipital y basiesfenoides parecería ser una fractura del hueso más que un contacto natural. En *Antarctopelta*, el contacto entre estos huesos es difícil de ver externamente, solo fue posible gracias a la fractura del mismo. Es probable que en *Kunbarrasaurus* ocurra algo similar y que el contacto propuesto en realidad sea una fractura. En vista ventral, los tubérculos reflejan la parte más ancha conservada del basioccipital y posteriormente se adelgazan. Es probable que el cóndilo represente una expansión posterior del hueso. Ventralmente también, en el centro del hueso, y justo por detrás de los tubérculos, se localiza una fosa triangular (con el ápice dirigido posteriormente) que aloja al foramen basioccipital. Como externamente está relleno por sedimento, el foramen es visible a través del corte medial del hueso gracias a su relleno sedimentario. En el centro de la superficie anterior a los tubérculos, se conserva otro foramen (y su correspondiente canal interno, visible medialmente), el cual es visible en la mitad derecha. Un foramen entre los tubérculos, y el foramen basioccipital por detrás de ellos inmerso en una fosa, son descritos también en *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015). El foramen basioccipital también está presente en los Ankylosaurinae *Ziapelta* (Arbour et al., 2014a), *Crichtonpelta* (Lü et al., 2007a), *Zaraapelta* (Arbour et al., 2014b), *Nodocephalosaurus* (Sullivan, 1999), *Saichania* (Maryńska, 1977; Carpenter et al., 2011), *Pinacosaurus* (Burns et al., 2015), *Tarchia* (Tumanova 1977; Paulina Carabajal et al., 2018; Park et al., 2021b), *Minotaurasaurus* (Milner y Milner, 2009), *Bissektipelta* (Kuzmin et al., 2020). Tanto la porción posterior (cóndilo) como la dorsal están erosionadas, y solo se preserva hueso esponjoso y dos cavidades internas. Estas cavidades están rellenas de sedimento y se corresponden con la región coclear (o de la lagena) del oído interno que, por comparación con los otros paranquilosaurios, se ubica ventral y medial a la fenestra oval. Al igual que la porción ventral del oído interno de *Kunbarrasaurus*, esta estructura es problemática ya que no se encuentra bien preservada. En *Antarctopelta*, el borde lateral de estas cavidades está roto, con lo que no es posible saber si estas abren también al exterior, denotando una fenestra oval exageradamente grande, o si una fina capa de hueso cubre las mismas lateralmente. Medialmente sí se observa a través de las tomografías la presencia de una fina corteza medial. El tamaño de estas cavidades también es coincidente con las de

Kunbarrasaurus, mucho mayor que en los euanquilosaurios. Aunque la morfología de la lagena en *Kunbarrasaurus* no se conoce bien, en *Antarctopelta* el extremo distal de la misma es ovalado y dirigido anteromedialmente.

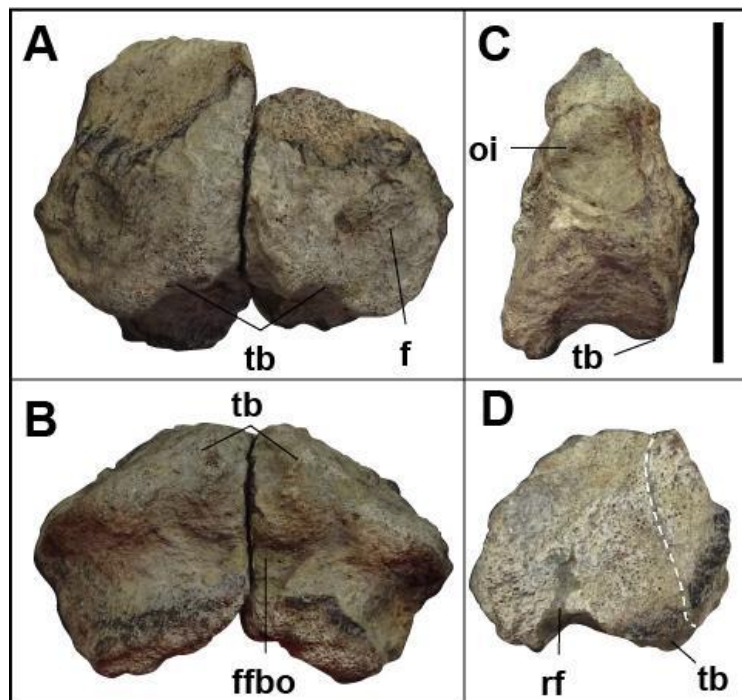


Figura 5. Basioccipital en vistas dorsal (A), ventral (B), lateral derecha (C) y medial a través de una fractura natural (D; anterior es hacia la derecha; la línea punteada marca el contacto basioccipital-basiesfenoides). Abreviaturas: f, fosa; ffbo, fosa y foramen basioccipital; oi, relleno sedimentario del oído interno; rf, relleno sedimentario del foramen basioccipital; tb, tubérculo basal. Escala= 5 cm.

Posible molde endocraneano. Se conserva lo que podría ser un fragmento de la mitad derecha del molde endocraneano (Fig. 6A). Si bien la preservación no es la mejor y la mayor parte de las estructuras son de difícil identificación o están erosionadas, se pueden hacer algunas aproximaciones. El elemento es similar al molde endocraneano de *Kunbarrasaurus*, corto y alto, con una disposición similar de los elementos (Fig. 6B). En la región cerebral anterodorsal se observa el molde de la base de la vena orbitocerebral (+Nervio Craneal IV?), que abre un poco más anterior que en *Kunbarrasaurus*, y más anterodorsal que en *Euoplocephalus* y *Pawpawsaurus* (Paulina Carabajal et al., 2018). Justo dorsal a la misma se desarrolla un marcado borde o repisa de dirección anteromedial a posterolateral, similar al presente en *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015, fig. 10, cer: "hemisferio cerebral"). En vista dorsal, esta repisa representa la parte más ancha del molde preservado, y posteriormente toda la pieza se angosta. Dorsalmente, y cercana al límite posterior del molde se conserva el molde de la base de la vena dorsal de la cabeza (dhv, en Leahey et al., 2015 y Paulina Carabajal et al., 2018), que se ubica bien dorsal, no laterodorsal como en *Kunbarrasaurus*, *Euoplocephalus* y *Pawpawsaurus* (Leahey et al., 2015; Paulina Carabajal et al., 2016). Probablemente esto se deba a que la pieza no representa la mitad exacta del molde endocraneano sino una porción ligeramente más lateral. En vista lateral, la expansión dorsal (asociada al seno longitudinal dorsal) forma un marcado escalón o inflexión que separa la

porción anterior de la posterior, similar a lo que ocurre en *Kunbarrasaurus*. En algunos nodosáuridos se observa una mayor expansión dorsal, asociada a la morfología más sigmoidal del molde endocraneano en esta familia, muy diferente de la condición en los anquilosáuridos, donde el borde dorsal es relativamente continuo (Paulina Carabajal et al., 2018). En *Kunbarrasaurus* esta inflexión se da a la misma altura que la ubicación de la vena dorsal, mientras que en *Antarctopelta* la inflexión se ubica un poco más anterior a la vena. La pared lateral está algo erosionada, y son pocas las estructuras que pueden reconocerse. Anteriormente, un marcado borde separa la superficie anterior de la lateral, y es curvado en vista lateral (anteriormente convexo). Es posible que esta región esté denotando la presencia del molde del nervio V y la vena transversotrigeminal ("rostral middle cerebral"; +Nervio Craneal IV?), estructuras asociadas y en dirección posteroventral-anterodorsal, más similar a lo que ocurre en *Kunbarrasaurus* que en los otros anquilosaurios, donde la base de los nervios y venas se ubican más ventralmente y con una orientación más horizontal (Leahey et al., 2015; Paulina Carabajal et al., 2018). Anterior a esta estructura, sobre la pared anterior, se conserva una pequeña parte del molde no erosionado, y justo por debajo un sector erosionado podría estar señalando la región del molde de la base del nervio VI, considerando la erosión de los relieves positivos. El tercio posterior de la cara lateral presenta otra estructura en relieve positivo, ovalada y con el eje mayor dirigido anterodorsal-posteroventralmente. En vista posterior, un surco dorsal y uno ventral separan esta estructura del cuerpo principal del molde. Teniendo en cuenta la ubicación, la morfología, y la suave separación del molde principal, esta estructura podría estar asociada al oído interno. En caso de serlo, las dimensiones del oído interno serían relativamente grandes y más similares a las de *Kunbarrasaurus* que a otros anquilosaurios, donde el mismo es mucho menor (tanto en tamaño real, como relativo al tamaño de los respectivos cráneos; Leahey et al., 2015). La ausencia de una lámina ósea conservada en el molde podría sugerir que, al igual que en el taxón australiano, parte del oído interno esté conectada al resto de la cavidad endocraneana (como en otros saurópsidos no dinosaurios; Leahey et al., 2015). Ventral a esta estructura, el molde endocraneano se angosta, a diferencia de *Kunbarrasaurus* y los otros anquilosaurios, donde la sección ventral es más ancha. La porción más ventral coincide topológicamente con la parte más proximal de la fosa pituitaria, pero no se reconocen estructuras homólogas.

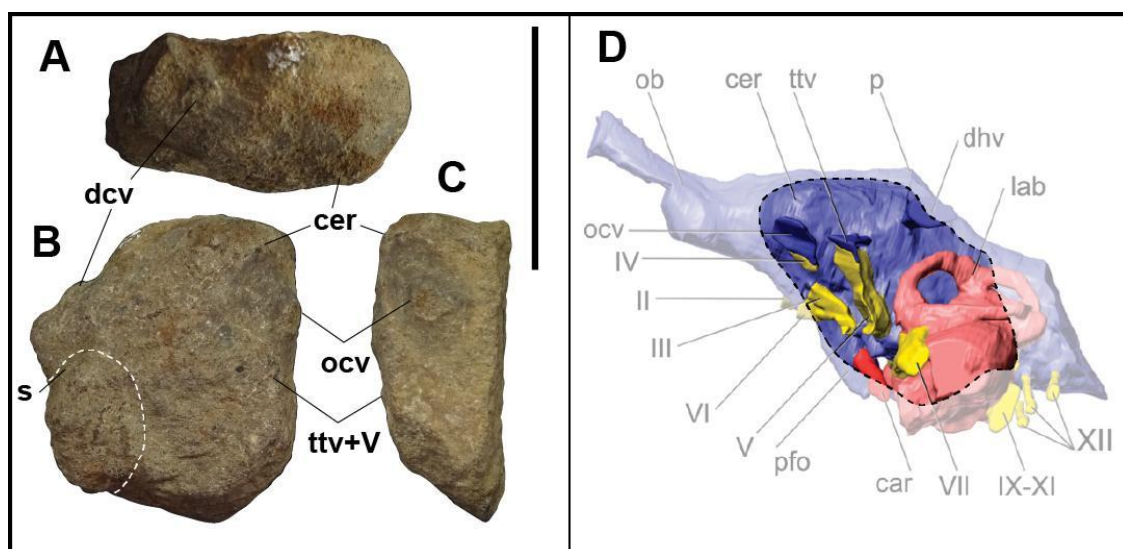


Figura 6. Posible molde endocraneano de *Antarctopelta* en vistas dorsal (A), lateral derecha (B; la línea punteada muestra la región que ocuparía el canal semicircular anterior del oído

interno) y anterior (C); D) molde endocraneano de *Kunbarrasaurus* transparentado y resaltando la región representada por el molde de *Antarctopelta* (modificado de Leahey et al., 2015; fuera de escala). Abreviaturas: dcv, vena cerebral dorsal; ocv, vena orbitocerebral; s, surco; cer, hemisferio cerebral (sensu Leahey et al., 2015); ttv+v, región de la salida de la vena transversotrigeminal y el nervio craneal V. Escala= 3 cm.

Fragmento de mejilla-paladar. Una pieza conserva varios elementos que podrían corresponder a la zona de la mejilla y paladar del ejemplar holotipo (Fig. 7). Ventralmente, la presencia de dientes alineados permite la identificación de un elemento craneal. Las coronas de los mismos se dirigen apuntando a una serie de elementos en forma de placa que podrían corresponderse con elementos palatales, con lo que serían dientes del dentario. En base a comparaciones con los paladares de paranquilosaurios (Leahey et al., 2015; Frauenfelder et al., 2022, reinterpretan el paladar de *Kunbarrasaurus*), nodosáuridos (Gilmore, 1930; Lee, 1996; Bourke et al., 2018) y anquilosáuridos (Maryańska, 1977; Vickaryous, 2001b; Bourke et al., 2018), podrían reconocerse los elementos palatino, ectopterigoides y un posible fragmento de maxilar, todos desarticulados.

Las tomografías de los materiales inmersos en la matriz (Fig. 7B,C) permiten identificar tentativamente a la porción lateral del ectopterigoides en base a la presencia de una gran superficie de contacto de este con el maxilar, asociado a elementos mediales que podrían corresponderse con un fragmento medial del mismo hueso. Cerca de este conjunto de huesos, un elemento en forma de placa triangular, con una superficie de contacto ubicada lateralmente, y lo que pareciera ser un foramen que lo atraviesa (foramen mencionado en varios trabajos, ej. Norman 2020a, Vickaryous, 2001b), podría corresponderse con el palatino. Ambos elementos parecerían estar rotados respecto de la hilera dentaria y el posible maxilar: el ectopterigoides estaría algo rotado sobre su eje lateromedial, mientras que el posible palatino parece rotado a través de su eje anteroposterior, con el contacto con el vómer ubicado lateralmente. A su vez, el posible palatino se encuentra por delante (o detrás) del ectopterigoides, cuando se esperarían encontrarlos uno al lado del otro según Frauenfelder et al. (2022).

El paladar de los paranquilosaurios es similar al de los nodosáuridos y, por lo tanto, estos tienen un paladar plesiomórfico respecto del de los anquilosáuridos. Esta condición basal exhibe grandes coanas (o fenestras exocoanales según Bourke et al., 2018), bien extendidas posteriormente, y delimitadas en su borde posterior por el palatino medialmente y por el ectopterigoides lateralmente. En anquilosáuridos, el palatino se ubica más anteriormente, por detrás de él una fenestra la separa del ectopterigoides, y posteriormente el pterigoides delimita la fenestra exocoanal. En los primeros, el ectopterigoides contacta el maxilar lateralmente, y se interpone entre este y el palatino, definiendo una fenestra grande anteriormente; en los segundos, el palatino contacta con el maxilar lateralmente (Bourke et al., 2018; Frauenfelder et al., 2022).

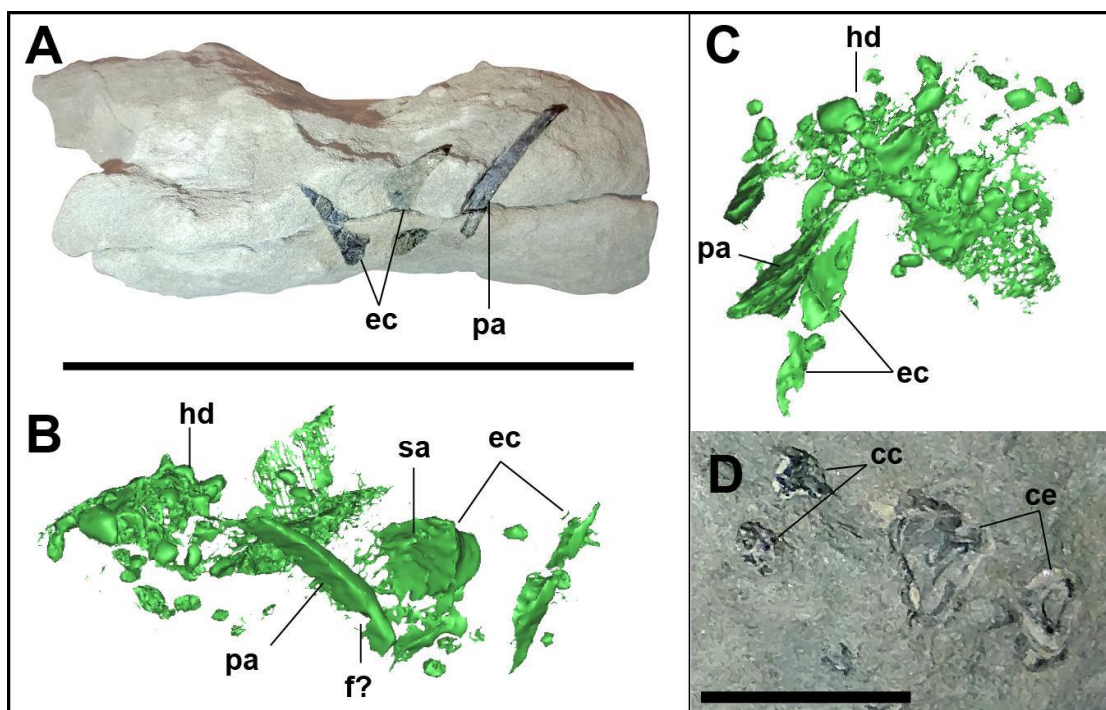


Figura 7. Elementos palatales. A) Vista anterior del bloque con los elementos del paladar; B) vista anterior del modelo 3D reconstruido a partir de tomografías (espejado); C) vista lateral oblicua del mismo modelo 3D de B; D) detalle de las coronas dentarias expuestas. Abreviaturas: cc, corona dentaria completa; ce, corona dentaria erosionada; ec, ectopterygoides; f?, posible foramen palatino; hd, hilera dentaria; pa, palatino; sa, superficie articular del ectopterygoides. Escalas= 10 cm (A; la misma para B y C) y 1 cm (D).

Mandíbula

Se encontraron tres fragmentos nuevos, dos pertenecientes a la rama mandibular izquierda, y que contactan anterior y posteriormente con la pieza previamente publicada por Salgado y Gasparini (2006), y un fragmento de la parte posterior de la rama mandibular derecha. Por lo tanto, se puede hacer una descripción más completa de la mandíbula de *Antarctopelta*.

Dentario. El dentario (Fig. 8A,B) es relativamente bajo anteriormente (no tanto como en algunos Euankylosauria basales como *Gargoyleosaurus*, *Sauropelta* y *Shamosaurus*; Carpenter y Kirkland, 1988; Tumanova, 2000; Kilbourne y Carpenter, 2005), y carece de un marcado salto en la porción anterior hacia la sínfisis, como sí ocurre en *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021) y euankylosaurios derivados (ej. *Ankylosaurus*, *Edmontonia*, *Euoplocephalus*, *Hungarosaurus*, cf. *Pinacosaurus*, *Sauropelta*, *Silvisaurus*, *Struthiosaurus*, *Tarchia*, etc.; Tumanova, 2000; Pereda-Suberbiola et al., 1995; Carpenter y Kirkland, 1998; Carpenter, 2004; Arbour y Currie 2013a; Carpenter et al., 2011; Burns, 2015; Arbour y Mallon, 2017; Ōsi et al., 2019), por lo que conserva dimensiones similares a las presentes en *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015). Anteriormente, la rama mandibular rota medialmente, con el borde oral inclinado hacia lateral y el ventral hacia medial, como ocurre comúnmente en los anquilosaurios (Vickaryous et al., 2004; Soto acuña et al., 2021). El borde ventral es muy agudo y presenta un suave surco longitudinal medialmente, que representa la continuación anterior del canal de Meckel (“mandibular sulcus” sensu Vickaryous et al., 2004).

Este surco está cerrado medialmente por el esplenial en *Gargoyleosaurus*, pero en *Antarctopelta*, *Stegouros*, *Sauropelta* y *Euoplocephalus* es abierto (Kilbourne y Carpenter, 2005; Soto-Acuña et al., 2021). La pared lateral está fuertemente ornamentada por rugosidades, crestas y forámenes. Si bien no es posible reconocer un osteodermo mandibular sobre el dentario, no se puede descartar su presencia o si la misma ornamentación es producto de la remodelación ósea del dentario (caputegulum). La hilera dentaria en *Antarctopelta* es sinuosa en vista lateral (sinapomorfía de Thyreophora, muy marcada en anquilosaurios; Baron et al., 2017). En vista oclusal, la hilera alveolar del dentario es suavemente curva (cóncava lateralmente), como ocurre en *Gargoyleosaurus*, *Parankylosauria* y *Shamosaurinae* (Tumanova, 2000; Vickaryous et al., 2001b; Vickaryous et al., 2004; Kilbourne y Carpenter, 2005; Soto-Acuña et al., 2021), a diferencia de la marcada concavidad que ocurre en la mayoría de los Euankylosauria. El dentario cuenta con al menos 17 alvéolos, aunque la porción anterior de la hilera dentaria está parcialmente conservada, y posteriormente tampoco es posible saber cuántos faltan ya que el hueso se corta bruscamente a través de un alvéolo. Por lo tanto, no es posible definir un número total de alvéolos dentarios. Se conocen 10 alvéolos en el tireóforo basal *Jakapil* (Capítulo 4 de esta tesis), 14 en *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021), 16 en *Pinacosaurus* (Maryńska, 1977), 17 en *Saichania* (Maryńska, 1977), 18-21 en *Edmontonia* (Gilmore, 1930), 19-20 en *Struthiosaurus* (Pereda-Suberbiola y Galton, 2001), 21 en *Euoplocephalus* (Vickaryous y Russell, 2003), 27 en *Sauropelta* (Ostrom, 1970) y 26 estimados para el tireóforo basal *Scelidosaurus* (Norman, 2019). Los alvéolos son transversalmente ovalados. Algunos aún conservan dentro parte del hueso alveolar que rodeara a los dientes en su base. Los bordes lateral y medial de los alvéolos están escalopados (cóncavos en vista lateral/medial, con pequeños picos en los tabiques interalveolares), como es descrito también para *Scelidosaurus* (Norman, 2020a). No presenta forámenes especiales para los dientes de reemplazo, sino que estos se ubican dentro del mismo alvéolo que el diente funcional pero separados de éste por un pequeño tabique anteroposterior. La pared lateral del dentario presenta tres grandes forámenes nutricios en el fragmento originalmente publicado, pero el nuevo fragmento está mal preservado en su cara lateral como para asegurar la presencia de más forámenes.

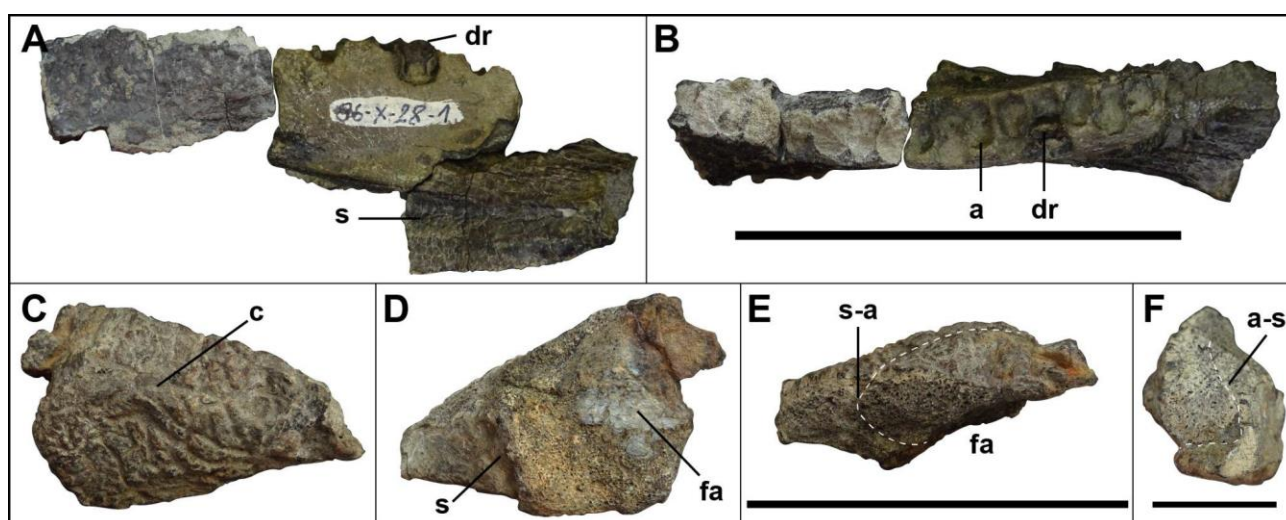


Figura 8. Elementos mandibulares. A,B) Fragmentos del dentario izquierdo en vistas medial (A) y oclusal (B); C-F) fragmento postdentario derecho en vistas lateral (C), medial (D), oclusal (E) y anterior (F). Abreviaturas: a, alvéolo; a-s, contacto angular-esplenial; c, cresta; dr, diente

de reemplazo; fa, fosa aductora; s, surangular; s-a, contacto surangular-angular. Escalas: 10 cm (A-E) y 2 cm (F).

Elementos postdentarios. Se conserva un fragmento de la región postdentaria de la rama mandibular derecha (Fig. 8C-F). La porción glenoidea está ausente. La pieza carece de fenestra mandibular visible lateralmente, como ocurre en *Jakapil*, *Scelidosaurus* y los Ankylosauria (con excepción de *Liaoningosaurus*; Vickaryous et al., 2004; Norman, 2020a; Capítulo 4 de esta tesis). El **surangular** conserva su mitad anterior. El borde anterior es ancho y posteriormente se vuelve una lámina delgada (Fig. 8E), con una textura cortical en la sección dorsal, sugiriendo la proximidad al margen oral. Sin embargo, la región anterodorsal del surangular está rota, con lo que no es posible saber la altura de la mandíbula sobre la eminencia/proceso coronoides. Medial a su porción laminar, el surangular exhibe una superficie lisa y suavemente cóncava que ocupa más de la mitad de la altura de toda la pieza, y que corresponde a la fosa aductora mandibular. La misma no conserva ninguno de los bordes naturales, pero es evidente su gran tamaño. La superficie lateral del surangular es mucho más rugosa. El contacto del surangular anteroventralmente con el angular es convexo en sentido lateromedial. El angular se conserva parcialmente, y es difícil localizar el límite con los otros huesos postdentarios, tanto en corte como en superficie. En vista lateral, el angular parece conservar su límite posterior, redondeado dorsoventralmente. La superficie lateral está fuertemente ornamentada (más que la del surangular) por grandes surcos, que a su vez delimitan crestas y elevaciones puntuales entre ellos. El patrón de surcos profundos y curvos, a veces con gran extensión a lo largo de la porción central del hueso, posiblemente sugiera que los surcos originales hayan sido alterados por bioerosión. La porción posterior del angular presenta rugosidades aparentemente inalteradas y similares a las del surangular. El borde dorsal del angular se eleva lateralmente formando una cresta, la cual delimita dorsalmente el contacto con el surangular de forma muy similar a lo que ocurre en algunos anquilosáuridos (ver Arbour et al., 2014b, fig. 7). La cresta se extiende desde el borde posterior del angular hasta el extremo anterior conservado del surangular. Anteriormente, la cresta desaparece. El grado de desarrollo de esta cresta es comparable al que ocurre en los euankylosaurios basales *Gargoyleosaurus* (Kilbourne y Carpenter, 2005) y *Shamosaurus* (Tumanova, 1983), bastante menos desarrollada que en los anquilosaurinos y los panoplosaurinos (Maryánska, 1977; Tumanova, 2000; Arbour y Currie, 2013a; Arbour et al., 2014b; Burns, 2015; Arbour y Evans, 2017). Si bien no es obvia la presencia de un elemento dérmico accesorio fusionado a la mandíbula, estas características describen la presencia de un caputegulum mandibular. La ausencia de límites claros entre el angular y los huesos de la cara medial de la mandíbula (ej. prearticular, **esplenial**) no permite reconocer si esto se debe a la reducción del número de elementos mandibulares (poco probable, por ser conservados dentro de Ankylosauria), a la pérdida de las suturas por fusión total de los elementos, o a la ausencia de los contactos por la preservación parcial del fragmento (lo que tampoco permitiría conocer una nueva configuración de los mismos propia de los parankylosaurios). A diferencia de los panoplosaurinos y muchos anquilosaurinos, donde el caputegulum mandibular forma un borde ventral que sobresale ventralmente a lo largo de la rama mandibular (Maryánska, 1977; Tumanova, 2000; Vickaryous y Russell, 2003; Arbour y Currie, 2013a; Arbour et al., 2014b; Burns, 2015; Arbour y Evans, 2017; Arbour y Mallon, 2017), en *Antarctopelta* el borde ventral es de hueso liso no ornamentado. La superficie anterior rota muestra una sección redondeada a cuadrangular que parecería mostrar el esplenial formando el borde ventral de la mandíbula, bordeando por debajo al angular (Fig. 8F). Posteriormente sobre la superficie medial, un surco

profundo vertical por delante de la fosa aductora podría estar mostrando el contacto esplenial-prearticular.

La extensión anterior del caputegulum en *Antarctopelta* es problemática. Gran parte del borde ventral de la mandíbula está ausente, y si bien la ornamentación en la parte anterior de la misma podría sugerir una extensa remodelación, no es posible asegurarlo. De hecho, la porción anterior de la mandíbula de *Stegouros* presenta rugosidades y forámenes grandes similares a los presentes en *Antarctopelta* (Soto-Acuña et al., 2021). Por lo tanto, pese a la ausencia del borde ventral de la mandíbula de *Antarctopelta*, es posible afirmar la presencia de un caputegulum mandibular sobre el angular, y es probable que el mismo no tenga una gran extensión anterior. Esto ocurre también en la mayoría de los anquilosáuridos asiáticos y nodosáuridos, que presentan el caputegulum mandibular relativamente corto, circunscripto a la mitad posterior de la mandíbula, mientras que en las formas más derivadas de euanquilosaurios norteamericanos (y en *Sauropelta* y *Tarchia*) el mismo excede la mitad de la mandíbula anteriormente (Ostrom, 1970; Maryńska, 1977; Tumanova, 1983; Arbour y Currie, 2013a; Arbour et al., 2014b; Burns, 2015; Arbour y Evans, 2017; Brown et al., 2017). En un análisis ontogenético de *Pinacosaurus*, Hill et al. (2003) describen la variación ontogenética del osteodermo mandibular. En un individuo juvenil la mandíbula solo presenta una rugosidad en el angular, en un individuo inmaduro el osteodermo está presente pero pobremente unido a la mandíbula, y en los individuos adultos hay un osteodermo fusionado a la mandíbula. La presencia de un caputegulum en el holotipo de *Antarctopelta*, el cual consiste de un ejemplar maduro (Cerdeña et al., 2019) es consistente con esta observación de Hill et al. (2003).

Esqueleto axial

Vértebras cervicales y dorsales anteriores. Se conservan dos bloques nuevos sin preparar que contactan entre sí y que conservan los arcos neurales de vértebras presacras parciales (Fig. 9) que se incorporan a las cinco cervicales previamente descritas por Salgado y Gasparini (2006). Las mismas están articuladas y tienen asociado un osteodermo sobre ellas (ver “Osteodermos torácicos” más abajo). Las espinas neurales son relativamente bajas, cortas anteroposteriormente, y dirigidas posteriormente. La más anterior presenta un ápice agudo, una morfología más cilíndrica que las otras, y se inclina posteriormente más allá de las postzigapófisis, mientras que la siguiente es un poco más aplanada dorsalmente, algo más alargada anteroposteriormente y sobresale muy poco posteriormente. El molde de la tercer espina parecería ser subtriangular y bastante más alargado anteroposteriormente que su anterior. Otra marcada diferencia entre la primer y tercer vértebra son las zigapófisis. En la más anterior, la postzigapófisis es grande y subcircular, y por lo tanto también lo es la prezigapófisis de la vértebra siguiente. Por otra parte, en la tercer vértebra, el molde conservado de la prezigapófisis es pequeño y subcuadrangular. Ambas tienen una inclinación similar (suavemente más vertical en la vértebra posterior). Si bien no abundan las series cervicodorsales completas en Ankylosauria, para identificar las vértebras y su posición se utilizaron las descripciones de *Ankylosaurus* (Carpenter, 2004), *Edmontonia* (Burns, 2015), *Euoplocephalus* (Arbour y Currie, 2013a) y *Scelidosaurus* (Norman, 2020b). En ellas se analizó la variación morfológica de las espinas neurales, procesos transversos y prezigapófisis entre las últimas cervicales y las primeras dorsales. En todos los anquilosaurios analizados, los procesos transversos son más alargados en las dorsales, pero en la primera dorsal se mantiene la robustez y horizontalidad de los procesos cervicales, mientras que en la segunda son más anchos anteroposteriormente y comienzan a inclinarse; las espinas neurales cambian la morfología de aguda en las cervicales, un poco más alargada

anteroposteriormente en la primer dorsal, y mucho más alargadas en la segunda; y las prezigapófisis son relativamente altas en vista lateral en las vértebras cervicales y la primer dorsal, mientras que en la segunda dorsal son un poco más bajas (por lo que la primer dorsal tiene postzigapófisis también bajas). En *Scelidosaurus* la morfología es más conservada entre cervicales posteriores y dorsales anteriores, con excepción de la espina neural, que sigue una transición similar a la de los anquilosaurios. De esta forma, la primer vértebra dorsal en los anquilosaurios representa formas “transicionales” entre cervicales y dorsales para varias estructuras, y lo mismo se observa en *Antarctopelta*. Por lo tanto, en este bloque se reconocen la última cervical y las tres primeras dorsales. El osteodermo asociado se ubica directamente sobre la segunda dorsal. Considerando las vértebras cervicales ya publicadas por Salgado y Gasparini (2006), se puede estimar que el cuello de *Antarctopelta* estaba formado por, al menos, 6 vértebras cervicales postaxiales (5-6 es lo común en anquilosaurios; Vickaryous et al., 2004).

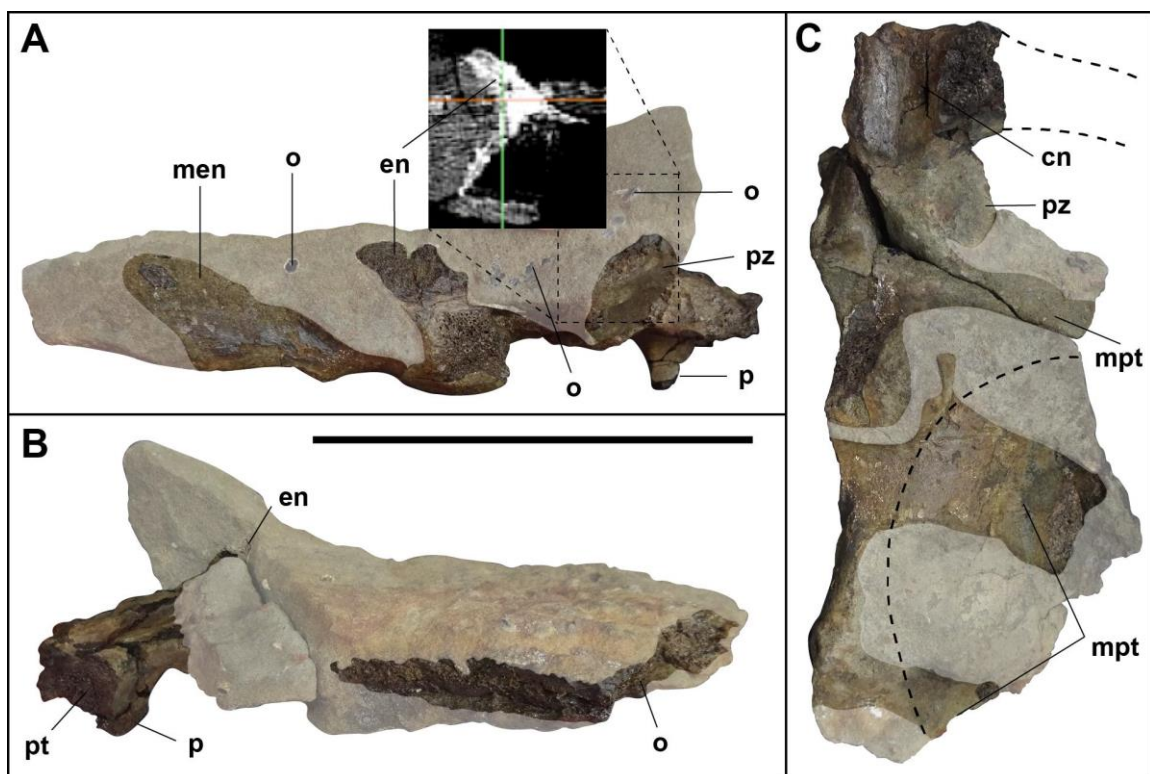


Figura 9. Arcos neurales cervicales asociados a osteodermos, resaltados sobre los bloques transparentados, en vistas lateral derecha (A; más detalle de la tomografía sobre la espina neural más anterior), lateral derecha (B) y ventral (C; las líneas punteadas muestran el proceso transversal más anterior, y la posición del gran osteodermo dorsal visible en B). Abreviaturas: cn, canal neural; en, espina neural; men, molde de la espina dorsal; mpt, molde del proceso transversal; o, osteodermo/osículo; p, pedicelo del arco neural; pt, proceso transversal; pz, postzigapófisis. Escala= 10 cm (A,B,C).

Un bloque separado conserva dos cuerpos vertebrales articulados y parcialmente erosionados (Fig. 10). El cuerpo anterior es cervical y las tomografías permiten ver que conserva la base de una costilla articulando el capítulo con la parapófisis. La parapófisis se encuentra alta sobre el cuerpo vertebral, con lo que se infiere una posición posterior de las vértebras en la serie cervical. De hecho, las cuatro cervicales completamente previamente

publicadas conservan sus cuerpos vertebrales completos y con las parapófisis ubicada a una altura media sobre el cuerpo, por lo tanto, estos dos nuevos cuerpos vertebrales se corresponden a vértebras cervicales posteriores. La parcialidad de conservación de la vértebra anterior permite ver la cara articular de la costilla cervical en articulación, la cual es de forma arriñonada y de superficie mayormente aplanada. Ambos cuerpos vertebrales son un poco más altos que largos, pero es probable que mantengan dimensiones similares a la vértebra cervical completa ya publicada (Salgado y Gasparini, 2006), la cual es bastante corta anteroposteriormente, y que las diferencias en estos elementos se deba a la conservación parcial de los mismos. Por este motivo tampoco es posible conocer su ancho. En ambos, los bordes de las caras articulares sobresalen mucho respecto del centro del cuerpo vertebral. Al tratarse de una pequeña porción lateral derecha de los cuerpos vertebrales, no es posible conocer la morfología general de las caras articulares, aunque la sección vertical es aplanada en ambas.

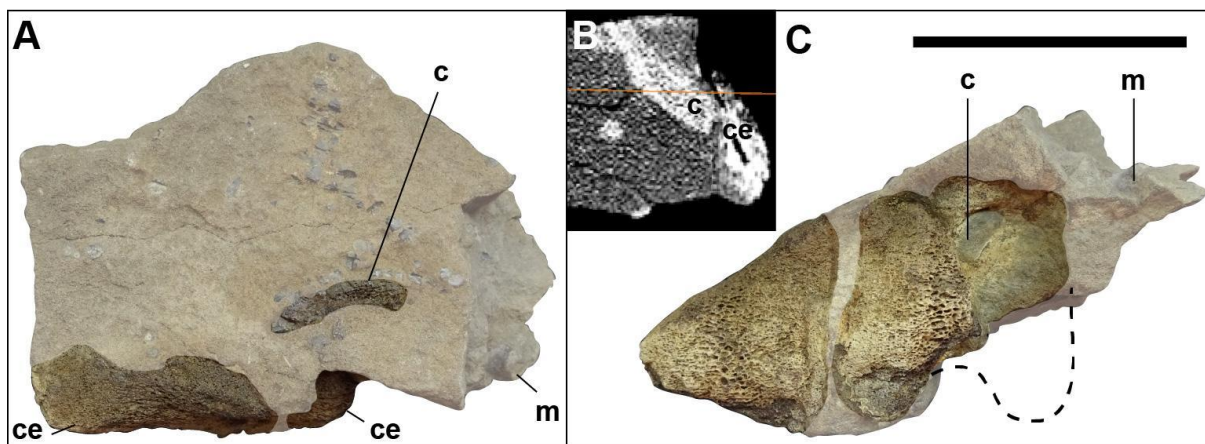


Figura 10. Centros cervicales, resaltados sobre la matriz transparentada. A) Bloque de matriz rocosa conteniendo los centros en vista dorsal; B) imagen tomográfica del mismo en vista transversal detallando el centro y la costilla cervical; C) el mismo en vista lateral derecha. Abreviaturas: c, costilla cervical; ce, centro vertebral; m, matriz. Escala= 5 cm (A-C).

Estos elementos también evidencian la ausencia de tendones osificados al menos en la transición de la serie cervical a dorsal. El fragmento con las cervicales posteriores y las dorsales anteriores carece de tendones osificados entre las espinas neurales. Por otra parte, en un elemento un poco más posterior, que conserva un osteodermo y el techo de una espina neural dorsal asociada (ver más abajo "*Osteodermos, osteodermos torácicos*"), esta carece de tendones osificados asociados.

Costillas dorsales. Si bien Salgado y Gasparini (2006) mencionan al menos ocho fragmentos de costillas dorsales, hay en realidad muchísimos fragmentos más, la mayoría de los cuales están muy fragmentados. No hay costillas completas. Tanto Gasparini et al. (1987) como Salgado y Gasparini (2006) hacen énfasis en la sección en T de las costillas dorsales. Sin embargo, la misma costilla figurada por Gasparini et al. (1987, fig. lám. 1, figs. 3 y 4; hoy en día tiene pegado un nuevo fragmento) muestra una transición morfológica interesante. El límite proximal es cercano al capítulo y muestra una inflexión visible en su borde dorsal. La sección proximal es subtriangular y alargada dorsoventralmente. Distal a la mencionada inflexión, rápidamente se desarrolla la sección en T por proyección de los bordes dorsales

anterior y posterior. Ambos bordes tienen un desarrollo similar, al menos en el fragmento conservado, aunque una enorme cantidad de fragmentos de costilla con esta sección y muy pocos sin ella sugiere que los mismos se extenderían bastante a lo largo del cuerpo de las mismas, algo común en anquilosaurios (Vickaryous et al., 2004). Los bordes crecen de manera asimétrica, el borde anterior formando un ángulo agudo con el cuerpo vertebral, y el borde posterior un ángulo más abierto. Medial a ambas expansiones de bordes corren los surcos costales a lo largo del cuerpo costal. Aproximadamente la mitad proximal de la pieza conserva tendones osificados de dirección paralela al eje mayor de la costilla. Los mismos corren junto a la superficie externa de la costilla y en el punto de la inflexión arriba mencionada se separan de la misma y se dirigen posiblemente en dirección de las espinas neurales de las vértebras.

Se conserva también un extremo distal de costilla dorsal asociado a un osteodermo. La sección transversal distalmente es subovalada, con uno de los bordes (anterior o posterior) agudo.

Sinsacro. Los anquilosaurios presentan usualmente vértebras dorsales y/o caudales fusionadas a las sacras, formando un sinsacro (Vickaryous et al., 2004). Sin embargo, los trabajos de descripción anatómica de anquilosaurios no suelen especificar los criterios empleados para la identificación y diferenciación entre estos tipos vertebrales. Uno de los pocos fue el de Carpenter et al. (2013; Kinneer et al., 2016 y Wiersma e Irmis, 2018, utilizan un criterio similar), quienes tomaron las definiciones de Osborn (1899) y Owen (1848, 1866). El primero señala que las vértebras dorsales fusionadas a las sacras formando un “presacral rod” (tradicionalmente llamado así en la literatura angloparlante) debían enumerarse desde atrás hacia adelante. Sin embargo, la identificación de las sacras debe realizarse previamente bajo el criterio de Owen, basado principalmente en las costillas sacras, que son 1) cortas y de sección alta, 2) se extienden parcialmente entre cuerpos vertebrales sucesivos, 3) se contactan entre ellas distalmente (“sacricostal yoke” en la literatura angloparlante), y 4) contactan al ilion en su cara medial. Bajo esta definición, no toda costilla sacral que contacta el ilion corresponde a una vértebra sacra, y es muy útil para diferenciarlas de las dorsosacras, cuyas costillas también contactan el ilion. Sin embargo, hay algunos problemas con esta definición. Por ejemplo, en *Scelidosaurus* y varios anquilosaurios, es posible identificar las costillas de la última sacra fusionadas a un único cuerpo vertebral (Norman, 2020b). Por otra parte, la definición de Owen está basada en la morfología y posición relativa únicamente de las costillas sacras, con lo que, en un material como *Antarctopelta*, que carece de las costillas sacras completas, de su fusión distal y del contacto con el ilion, su uso carece de sentido. Otros trabajos, como el de Arbour y Currie (2013a), solo consideran sacras a las vértebras cuyas costillas contactan distalmente con la porción acetabular del ilion.

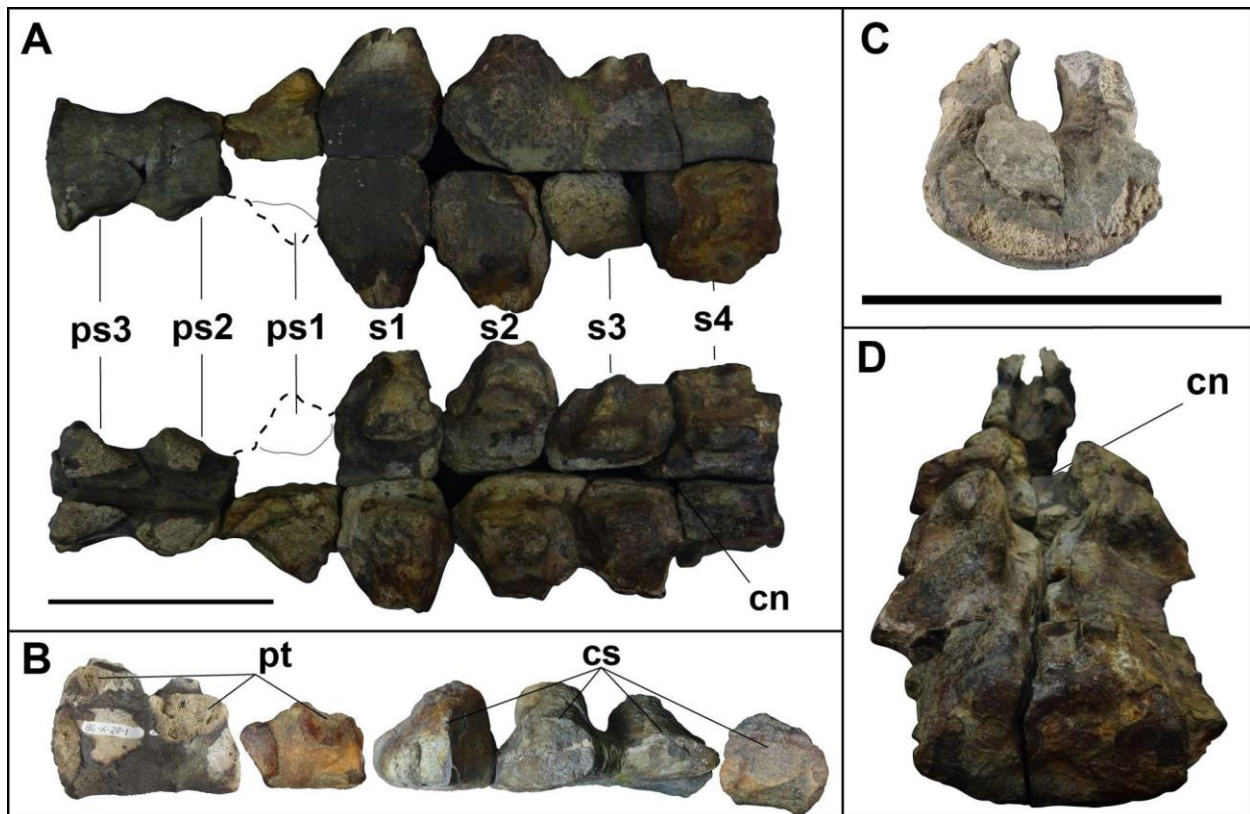


Figura 11. Sinsacro. A) Sinsacro casi completo y en contacto en vistas ventral (arriba) y dorsal (abajo); B) sinsacro en vista lateral izquierda (fragmentos separados); C) vértebra presacra 3 en vista anterior; D) sinsacro en vista posterodorsal. Abreviaturas: cn, canal neural; cs, costillas sacras; ps1, vértebra presacra 1; ps2, vértebra presacra 2; ps3, vértebra presacra 3; pt, procesos transversos dorsales (no se detallan las diapófisis por estar rotas y conservar sólo las bases); s1, vértebra sacra 1; s2, vértebra sacra 2; s3, vértebra sacra 3; s4, vértebra sacra 4. Escalas= 10 cm (A-D).

Para superar este obstáculo, aquí se recurrió a otras características, como la posición relativa y morfología de la sección transversal proximal de las costillas sacras, y la morfología de los cuerpos vertebrales. Para el reconocimiento de los elementos se utilizaron las descripciones y figuras de los sacros de anquilosaurios disponibles (ej., *Akainacephalus*, *Europelta*, *Gargoyleosaurus*, *Nodosaurus*, *Pinacosaurus*, *Polacanthus*, *Stegouros* y el ejemplar Ankylosauridae MPC 100/1305; Lull, 1921; Maryañska, 1977; Pereda-Suberbiola, 1994; Carpenter et al., 2011; Arbour y Currie, 2013b; Carpenter et al., 2013; Kirkland et al., 2013; Blows, 2015; Wiersma e Irmis, 2018; Raven et al., 2020; Soto-Acuña et al., 2021).

La identificación de posibles sacrocaudales es aún más problemática. En la literatura no hay un criterio unificado. Si bien en muchos casos las vértebras sacrocaudales son fácilmente reconocibles por poseer una morfología diferente de las sacras o procesos transversos dirigidos caudolateralmente (como en muchos Nodosauridae; ej., *Edmontonia*, *Gargoyleosaurus*, *Gastonia*, *Hungarosaurus*, *Nodosaurus*, *Panoplosaurus*, *Peloroplites*, *Silvisaurus*, *Struthiosaurus languedocensis*; Lull, 1921; Carpenter, 1990; Carpenter y Kirkland, 1998; García y Pereda-Suberbiola, 2003; Carpenter et al., 2008, 2013; Burns, 2015; Ősi et al., 2019), en *Antarctopelta* la morfología de los cuerpos vertebrales no dorsosacras del sinsacro es idéntica, y las costillas parecen dirigirse lateralmente. Algo similar ocurre en *Scelidosaurus* (Norman, 2020b) y *Polacanthus*, aunque en el segundo se reconoce una única

sacrocaudal (Pereda-Suberbiola, 1994; Raven et al., 2020). En algunos anquilosáuridos como el ejemplar MPC 100/1305, *Akainacephalus*, *Dyoplosaurus*, *Euoplocephalus* y *Cedarpelta* se reconocen sacrocaudales cuyas costillas se dirigen lateral o anterolateralmente (Carpenter et al., 2008; Arbour et al., 2009; Carpenter et al., 2011; Arbour y Currie, 2013a), lo cual vuelve aún más problemática la identificación en *Antarctopelta*. Sin embargo, en algunos de estos casos es posible reconocer la sutura o una fuerte constricción entre los centros vertebrales de la última sacra y la primer sacrocaudal, que en algunos casos permiten individualizar claramente las sacrocaudales, que a veces son más cortas anteroposteriormente que las sacras. Estas características están ausentes en *Antarcotopelta*, con lo que carecería de sacrocaudal.

A diferencia de lo previamente publicado (Salgado y Gasparini, 2006; Soto-Acuña et al., 2021), nuevos restos permiten reconstruir el sinsacro completo de *Antarctopelta* (Fig. 11; con la única excepción de la mitad derecha de la primer dorsosacra, según Osborn, 1899). El sinsacro está fracturado entre todas las costillas y a lo largo del plano sagital. Este está compuesto de tres vértebras dorsosacras (“rod” presacro, común en los anquilosaurios; Vickaryous et al., 2004; Carpenter et al., 2013) y cuatro sacras (Fig. 11A,B). En vista anterior, la cara articular de la dorsosacra más anterior (la tercera) es subovalada a arriñonada, más ancha que alta, y su superficie es aplanada a sutilmente convexa (Fig. 11C). En vista posterior, la cara articular de la cuarta sacra es también deprimida, ovalada transversalmente, y cóncava centralmente, mientras que los bordes son fuertemente convexos (Fig. 11D). La zona de los contactos entre las vértebras dorsosacras (las suturas no son visibles) sólo se reconocen por un suave relieve que bordea todo el contorno de los centros, mientras que en las sacras los contactos no son claros debido a la fuerte fusión de los mismos (y a las fracturas naturales). Las dos dorsosacras más anteriores tienen cuerpos vertebrales más anchos que altos en las caras articulares, aunque son subiguales sobre el medio anteroposterior. En la primer dorsosacra comienza a expandirse posteriormente el centro vertebral para alcanzar el ancho máximo del sinsacro en las siguientes cuatro vértebras sacras. A lo largo de las dorsosacras, la sección a la altura media del cuerpo vertebral es subcuadrangular, y se expande en los bordes, mientras que en las sacras la sección de los cuerpos es deprimida y ovalada a arriñonada transversalmente. En todas las piezas solo se conservan los pedicelos de los arcos neurales y las bases de las costillas sacras, en todos los casos fuertemente fusionadas y sin suturas visibles. En la dorsosacra más anterior los procesos transversos se ubican muy altos, posiblemente solo conservando su porción más ventral en esta vértebra. En las dos vértebras siguientes, los mismos se ubican gradualmente más ventrales sobre los pedicelos del arco neural y el cuerpo vertebral, para finalmente llegar a la altura más baja en las tres vértebras sacras anteriores. Allí, los procesos transversos nacen casi desde la base de los cuerpos vertebrales. En la sacra más posterior nacen a media altura del cuerpo vertebral. La sección transversal de los procesos transversos también varía a lo largo de la serie: en las tres dorsosacras, si bien están mal preservados, tienen una sección subcircular, en las dos sacras más anteriores son sub triangulares y altos, en la tercer sacra es subovalado y de dirección anterodorsal a posteroventral, y en la cuarta son subcuadrangulares, deprimidos y de dirección anteroposterior (con lo que la orientación del sacro es invertida a la propuesta por Salgado y Gasparini, 2006). Esta sección transversal deprimida de los procesos transversos de las últimas sacras relativas a las sacras anteriores también están presentes en otros anquilosaurios de diferentes grupos (ej., espécimen de Ankylosauridae de Mongolia MPC 100/1305, *Gargoyleosaurus*, *Nodosaurus*, *Panoplosaurus* y *Polacanthus*; Lull, 1921; Sternberg, 1921; Carpenter et al., 2011; Arbour y Currie, 2013b; Carpenter et al., 2013; Burns, 2015; Raven et al., 2020).

Ventralmente, la superficie del sinsacro es transversalmente convexa a ligeramente aplanada, con excepción de las dos vértebras más posteriores, que en vista lateral muestran una curvatura hacia ventral respecto de las precedentes. Una curvatura similar se observa en las sacras posteriores de diversos anquilosaurios como *Akainacephalus* (Wiersma e Irmis, 2018), *Anoplosaurus* (Kirkland et al., 2013), *Europelta* (Kirkland et al., 2013), *Gargoyleosaurus* (Carpenter et al., 2013), *Hungarosaurus* (Ósi, 2005; Ósi et al., 2019), *Silvisaurus* (Carpenter y Kirkland, 1998; Kirkland et al., 2013), *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021), *Struthiosaurus* *languedocensis* (García y Pereda-Suberbiola, 2003), y el ejemplar de Nodosauridae MTM PAL 2013.59.1 (cf. *Struthiosaurus*; Ósi y Pereda-Suberbiola, 2017). Por el contrario, la flexura ventral de la región proximal de la cola en otros anquilosaurios no ocurre en el sacro sino en las caudales más proximales, como en *Mymoorapelta* y *Euoplocephalus* (Kirkland et al., 2013). La curvatura ventral del sacro también está ausente en *Polacanthus* (Raven et al., 2020), *Zhejiangosaurus* (Lü et al., 2007b; nomen dubium y Ankylosauria indet. para Arbour y Currie, 2016), el ejemplar de Ankylosauridae MPC 100/1305 (*Saichania* para Carpenter et al., 2011; cf. *Pinacosaurus* para Arbour y Currie, 2013b) y posiblemente *Panoplosaurus* (Burns, 2015). No hay presencia de un surco ventral en el sinsacro de *Antarctopelta*, rasgo también ausente en *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021) y los Ankylosauridae (Arbour y Currie, 2016), pero presente en varios Nodosauridae (ej., *Edmontonia*, *Hungarosaurus*, *Niobrariasaurus*, *Nodosaurus*, *Peloroplites*, *Polacanthus*, *Sauropelta* y *Struthiosaurus*; Lull 1921; Gilmore, 1930; Pereda-Suberbiola, 1994; Carpenter et al., 1995; García y Pereda-Suberbiola, 2003; Ósi, 2005; Carpenter et al. 2008; Raven et al. 2020). En vista dorsal, el canal neural experimenta un gradual incremento en su diámetro transversal, alcanzando en las dos sacras anteriores el doble del ancho que presenta en las dorsosacras, y se angosta gradualmente hacia posterior.

Considerando la identificación de elementos mencionada más arriba, y por comparación con *Antarctopelta*, aquí se propone una reinterpretación para el paranquilosaurio *Stegouros* como poseedor de un sinsacro compuesto por seis elementos, tres de los cuales corresponden a vértebras dorsosacras y tres a vértebras sacras (contra las 2 y 4 respectivamente, propuestas por Soto-Acuña et al., 2021). En *Stegouros*, sólo las tres costillas de las vértebras más posteriores contactan la región acetabular del ilion, y además, las costillas de la vértebra inmediatamente por delante son más delgadas, se ubican más altas sobre su respectivo centro vertebral, y contactan distalmente con el proceso preacetabular. Además, por comparación con *Antarctopelta*, el cuerpo vertebral de esta vértebra es el que experimenta la transición entre el ancho de las dorsosacras a las sacras. Por lo tanto, se propone aquí su reidentificación como la dorsosacra más posterior.

Vértebras caudales distales. Se han preparado y encontrado nuevas vértebras y fragmentos caudales distales, además de las cuatro vértebras descritas por Salgado y Gasparini (2006), y que permiten ampliar la descripción (al menos catorce vértebras caudales, de las cuales siete son medias o distales, con varias relativamente completas; Figs. 12 y 13). Estos elementos están asociados a grandes osteodermos en forma de escudos, de placas y a otros más pequeños poligonales (ver “Osteodermos” más abajo). Al igual que mencionan Salgado y Gasparini (2006), todas las caudales distales carecen de arco neural. Comparadas con los pocos fragmentos de caudales anteriores, los cuerpos vertebrales distales son más largos y muy deprimidos, con una gran expansión lateral de las caras articulares, lo cual les da márgenes laterales fuertemente cóncavos en vista dorsal por detrás de los procesos transversos (Fig. 12). Posteriormente, la expansión de las caras articulares se va haciendo menos marcada. Este patrón de caudales anteriores con caras articulares ovaladas

transversalmente con arcos neurales altos (Salgado y Gasparini, 2006) a caudales posteriores marcadamente diferentes y deprimidas, recuerda a la condición en anquilosáuridos, aunque en *Antarctopelta* no se conoce con claridad la transición entre los dos tipos, si es abrupta o gradual. El hallazgo de *Stegouros* reveló que este cambio en la morfología vertebral de los paranquilosaurios es gradual y no abrupto como en Ankylosauridae. Las distales anteriores son aproximadamente tan largas como anchas en su parte posterior (la anterior es difícil delimitarla por su transición continua hacia los procesos transversos), como en *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021). Posteriormente, estas reducen ligeramente su longitud, pero más fuertemente su ancho. En vista lateral, la cara articular anterior es sutilmente cóncava mientras que la posterior es aplanada a sutilmente convexa. El borde dorsal de la cara anterior está un poco más proyectado anteriormente que el ventral (con su correspondientes contrapartes en la cara posterior), lo que recordaría a un paralelogramo (Fig. 13D), como fuera descrita por Salgado y Gasparini (2006). El contorno de las caras articulares está irregularmente conservado, pero parece ser subhexagonal en las distales más anteriores y subcuadrangular en las más posteriores (Fig. 13A,C), similar a lo que ocurre en *Kunbarrasaurus* (Molnar, 1996) y *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021). Una sección subhexagonal también ocurre en las caudales del Ankylosauridae *Zhejiangosaurus*, aunque las mismas presentan algún grado de deformación (Lü et al., 2007b; nomen dubium y Ankylosauria indet. para Arbour y Currie, 2016). En vista dorsal, las caudales distales anteriores muestran un ligero contorno cóncavo de las caras articulares anteriores y convexo en las posteriores, por la curvatura anterior de los respectivos bordes. En las caudales distales posteriores las caras articulares son rectas en vista dorsal. En estas últimas, los centros vertebrales experimentan una marcada constricción en el medio anteroposterior, dándoles una morfología general que recuerda a un reloj de arena en vista dorsal o ventral (Fig. 12).



Figura 12. Serie caudal conservada (vértebras completas y parciales) en vista ventral (excepto la anteúltima vértebra, en vista dorsal). Notar el alargamiento anteroposterior de los cuerpos vertebrales caudalmente y la mayor compresión lateral en las más posteriores. Escala= 5 cm.

La morfología y posición de los procesos transversos en las caudales distales de *Antarctopelta* es diagnóstica. En las distales más anteriores estos nacen directamente desde la cara articular anterior y se extienden hasta más de la mitad del centro posteriormente (Fig. 13B), mientras que en *Kunbarrasaurus* y *Stegouros* estos son centrales (o un poco desplazados anteriormente). Anteriormente en la serie caudal, estos son muy deprimidos y de sección ovalada y posteriormente son un poco más cilíndricos, reduciendo su longitud anteroposterior. Los procesos transversos se dirigen posterolateralmente. Son bastante grandes aún en las caudales distales (Fig. 22), y se continúan posteriormente con un marcado borde lateral sobre el cuerpo vertebral, que se extiende hasta la cara articular posterior (Fig. 13B,D). Procesos transversos bien desarrollados en caudales medias y/o distales también están presentes, aunque con otra morfología y ubicación, en los otros parankilosaurios (*Kunbarrasaurus* y *Stegouros*; Molnar, 1996; Soto-Acuña et al., 2021) y en varios tireóforos y euanquilosaurios basales (ej., *Europelta*, *Gargoyleosaurus*, *Nodosaurus*, *Polacanthus*, *Scelidosaurus*, *Scutelloosaurus* y el ejemplar de Nodosauridae NHMUK PV OR3789; Lull, 1921; Pereda-Suberbiola, 1993; Kilbourne y Carpenter, 2005; Kirkland et al., 2013; Blows, 2015; Norman, 2020b; Raven et al 2020; Breeden et al., 2021).

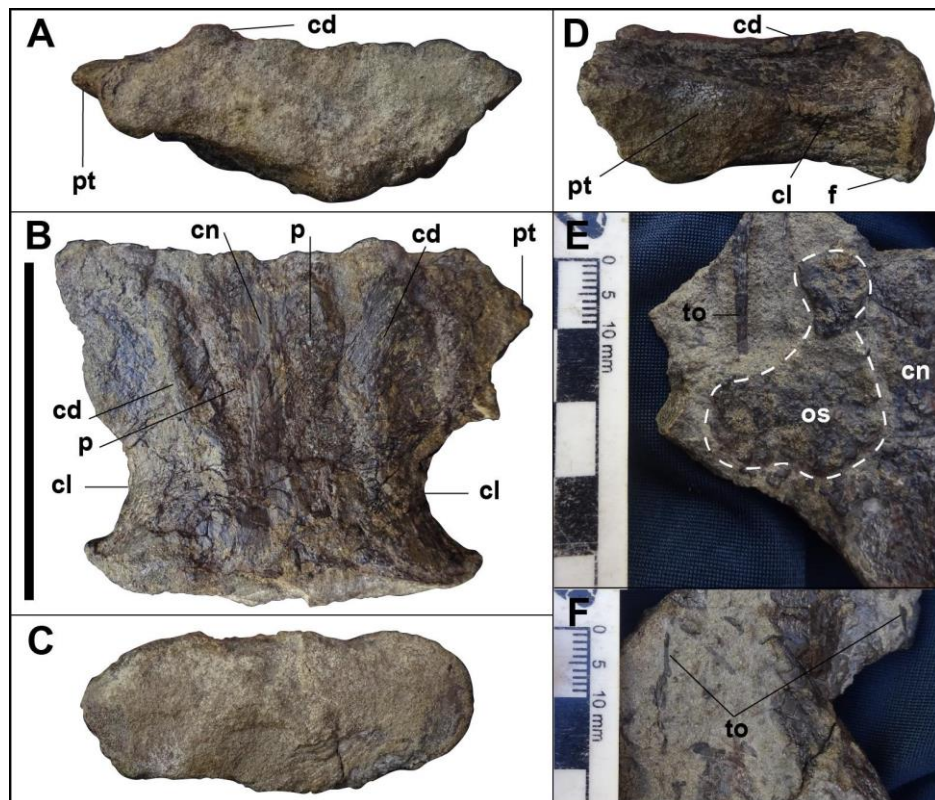


Figura 13. Morfología de una vértebra caudal distal en vistas anterior (A), dorsal (B), posterior (C) y lateral izquierda (D); E) detalle del osteodermo (en línea punteada) sobre el proceso transverso en vista dorsal; F) detalle de tendones osificados en vista ventral. Abreviaturas: cd, cresta dorsal; cl, cresta lateral; cn, canal neural; os, osteodermo; p, base del pedicelo del arco neural; pt, proceso transverso; to, tendones osificados. Escala= 5 cm (A-D).

Si bien en la mayoría de las vértebras se conservan tendones osificados corriendo longitudinalmente por encima de los procesos transversos (Salgado y Gasparini, 2006), una vértebra bastante distal muestra también tendones osificados de dirección anteroposterior por

debajo del cuerpo vertebral y los procesos transversos (Fig. 13F). En otra caudal distal anterior se tuvo que remover un tendón osificado ubicado ventral al surco ventral del mismo para permitir su preparación (aunque la fragilidad del material solo permitió preparar la porción más posterior del mismo), por lo que la presencia de tendones por encima y por debajo de las vértebras caudales en *Antarctopelta* se extiende, al menos, a lo largo de las caudales distales. Tendones osificados corriendo por arriba y debajo de los procesos transversos también se encuentran en las caudales medias y distales de *Kunbarrasaurus* (Molnar, 1996) y los ankylosáuridos (en las caudales no libres, las que forman parte de una estructura axial distal fuertemente unida o “handle” (en la literatura angloparlante) caudal (Arbour y Currie, 2015). El otro parankilosaurio, *Stegouros*, carece de tendones osificados (Soto-Acuña et al., 2021).

Ventralmente, la mayoría de las caudales (excepto las más anteriores) conservan un suave surco anteroposterior delimitado lateralmente por dos crestas bajas y redondeadas, como ocurre en *Kunbarrasaurus* (Molnar, 1996) y posterior a la caudal 12 en *Stegouros* (las más distales y deprimidas; Soto-Acuña et al., 2021). Las crestas se continúan posteriormente con las facetas de articulación para los chevrones. Estas facetas están moderadamente desarrolladas y están presentes en casi toda la serie, con excepción de las más anteriores, y muy reducidas en las más distales. No hay evidencia de fusión de los chevrones a los cuerpos vertebrales en toda la serie.

Si bien el arco neural no está conservado, en las distales más anteriores la base rota de los pedicelos son extensas anteroposteriormente y se ubica sobre los 3/4 anteriores del cuerpo vertebral, similar a lo que ocurre en *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021), en ambos casos más anteriores que los de *Kunbarrasaurus* (Molnar, 1996), ubicados en el tercio central (aunque se extienden un poco más). Posteriormente en la serie caudal, el arco neural se acorta, ocupando sólo la mitad anterior del centro vertebral. Lateral a cada pedicelo del arco neural se extiende una cresta anteroposterior que marca un fuerte escalón entre la superficie dorsal del centro vertebral y la superficie lateral. En vista dorsal, estas crestas no son paralelas, se separan ligeramente hacia la cara anterior. La presencia de estas crestas no ha sido descrita en ningún anquilosaurio previamente, con lo que es un carácter diagnóstico de *Antarctopelta*. En las distales más posteriores los arcos neurales también están ausentes, pero no son claramente visibles los pedicelos. En estas, la corteza ósea visible en la mitad posterior de los centros vertebrales sugiere un desplazamiento anterior de los arcos neurales.

Esqueleto apendicular

Coracoides. Se conservan la región glenoidea y el borde anterior del coracoides derecho, complementando la escápula derecha publicada por Salgado y Gasparini (2006; Fig. 14A-C). La componente de la articulación glenoidea del coracoides presenta un contorno hexagonal de unos 63,25 mm de ancho y 43,82 mm de largo, siendo este de un ancho similar pero bastante más corto que la contribución glenoidea de la escápula (58,04 mm de ancho y 72,95 mm de largo; 1,66 la relación de longitud entre ambos). La pieza se adelgaza rápidamente en dirección anterodorsal. El contacto con la escápula conserva un contorno subtrapezoidal, pero está roto dorsalmente (la superficie complementaria en la escápula es un poco más completa y de sección subtriangular). Las texturas del hueso en la articulación glenoidea y en la superficie de contacto con la escápula son rugosas de manera similar, aunque la primera conserva grandes surcos que nacen a ambos lados del borde proximal de la superficie glenoidea y se dirigen hacia el centro del mismo. Estos se disponen en dos conjuntos de surcos, cada uno formado por al menos dos surcos subparalelos. Anterodorsalmente se conserva la base del foramen coracoides, relativamente grande, y que atraviesa la pieza de

lado a lado. Este que se ubica relativamente lejos del contacto con la escápula (en comparación con *Stegouros*, donde el mismo es de mayor tamaño y más cercano al contacto; Soto-Acuña et al., 2021).

El borde anterior del coracoides no es mayormente informativo por sí solo. El fragmento es corto y alto, abarcando toda la altura anterior del coracoides (de 9,2 cm) y muestra una rápida expansión distal del borde respecto de la parte proximal que le da una sección ovalada en vista anterior (respecto de la forma placoide o comprimida lateromedialmente que conserva su porción proximal). Este borde anterior es suavemente convexo en vista lateral, subvertical, similar a los de *Kunbarrasaurus* (Molnar, 1996) y *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021). La superficie anterior presenta un suave surco dorsoventral central y que delimita dos bordes, el medial un poco más pronunciado.

Salgado y Gasparini (2006) sugieren que la falta de fusión entre el coracoides y la escápula podría deberse a la inmadurez del ejemplar. Sin embargo, los resultados histológicos de Cerda et al. (2019) sustentan un estadio maduro de desarrollo del ejemplar holotipo de *Antarctopelta*. La fusión de estos elementos en los tireóforos es variable y en algunos casos parece estar sujeta a variables ontogenéticas (ver Capítulo 7 de esta tesis, “*Caracteres Ontogenéticos y codificación en Jakapil*”). En ejemplares juveniles y adultos de *Scelidosaurus* y en el ejemplar subadulto de *Jakapil*, ambos tireóforos basales cercanamente emparentados a los Ankylosauria, no hay fusión de coracoides y escápula (Norman, 2020b; Capítulo 4 de esta tesis). En Stegosauria, el grupo hermano de Ankylosauria en la mayoría de los análisis (ej., Maidment et al., 2008, 2020), la fusión de estos elementos parecería estar sujeta a variaciones ontogenéticas, si bien por ahora el muestreo es reducido (Gilmore, 1914; Galton, 1982a,b; Maidment et al., 2015). En los Ankylosauria la situación es un poco más problemática. En la mayoría de los anquilosaurios estos elementos se fusionan a lo largo del desarrollo (Coombs, 1971; Burns et al., 2015; Kinneer et al., 2016), con excepción de los paranquilosaurios, *Chuanqilong*, *Hylaeosaurus* (Pereda-Suberbiola, 1993; Blows y Honeysett, 2014), el problemático *Liaoningosaurus* (discutido en sus caracteres, ya sean juveniles o asociados a hábitos acuáticos; Ji et al., 2016), *Akainacephalus* (Wiersma e Irmis, 2018), y algunos ejemplares de *Euoplocephalus* (Arbour y Currie, 2013a) y *Edmontonia* (Carpenter, 1990). Como puede verse, son varios Ankylosauria basales y algunos muy derivados en los que no suelen fusionarse coracoides y escápula, dificultando la búsqueda de una señal filogenética en el carácter. Para complejizar aún más el escenario, los trabajos sobre ontogenia e histología de desarrollo de anquilosaurios aún son muy escasos, al igual que el muestreo de juveniles. Por lo tanto no se puede ser conclusivo a nivel Ankylosauria.

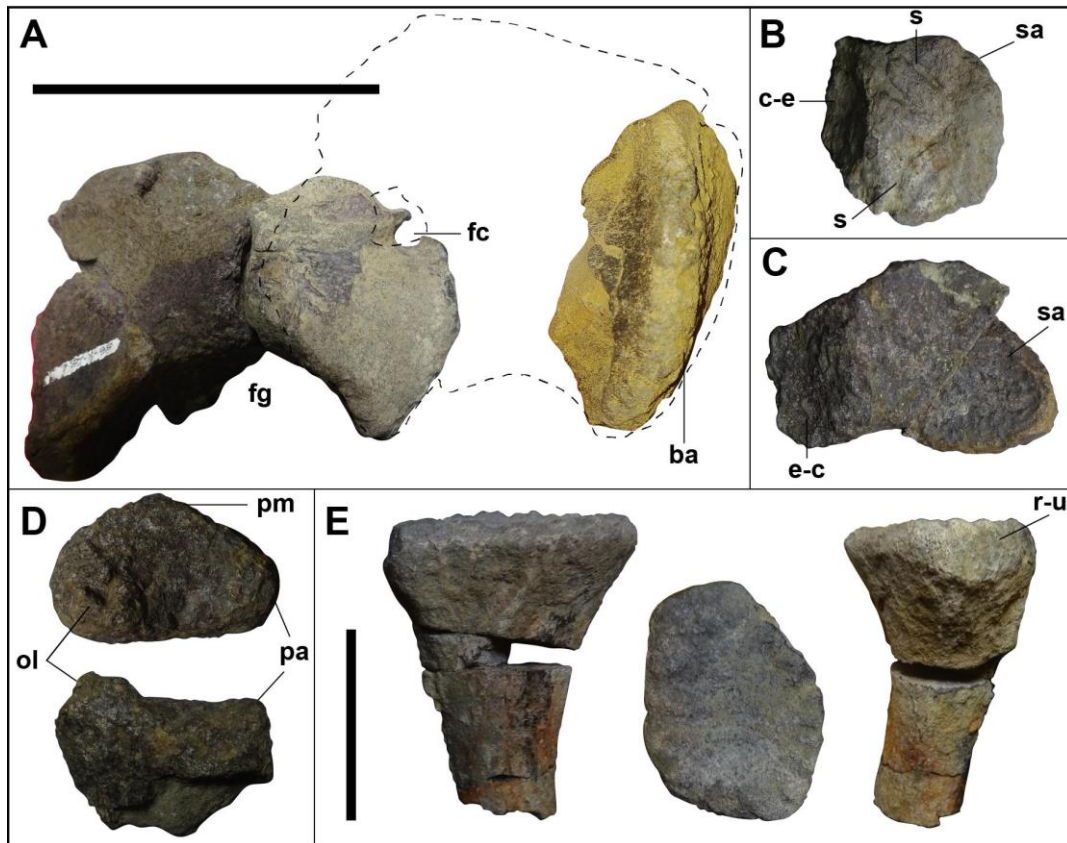


Figura 14. Cintura pectoral, ulna y radio. A) Fragmentos del coracoides y escápula derechos dispuestos en posición de vida (los fragmentos de coracoides se acomodaron siguiendo la silueta del coracoides de *Stegouros*; modificado de Soto-Acuña et al., 2021); B) componente glenoidea del coracoides; C) componente glenoidea de la escápula; D) extremo proximal de ulna en vistas proximal (arriba; anterior es hacia la izquierda) y lateral (abajo); E) extremo proximal del radio izquierdo en vistas lateral (izquierda), proximal (centro) y posterior (derecha). Abreviaturas: ba, borde anterior; c-e, superficie de contacto del coracoides para la escápula; e-c, superficie de contacto de la escápula para el coracoides; fc, foramen coracoides; fg, fosa glenoidea; ol, proceso olécranon; pa, proceso anterior; pm, proceso medial; r-u, superficie de contacto de la ulna para el radio; s, surco; sa, superficies articulares (glenoidea). Escalas= 10 cm (A-C) y 5 cm (D,E)

Ulna. El extremo proximal de la ulna derecha conserva solo la cara articular y el proceso olécranon (Fig. 14D). El resto del elemento está ausente. Los procesos anterior y medial están poco desarrollados. En vista proximal no hay una fosa que separe ambos procesos, y en vista anterior ambas estructuras son continuas y delimitan un alero que separa la superficie proximal de la medial. El proceso olécranon es cónico y bajo, más reducido que en la mayoría de los anquilosaurios, tanto en el paranquilosaurios *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021), como en los euanquilosaurios (ej., *Mymoorapelta*, Foster et al., 2018; *Gastonia*, Kinneer et al., 2016; *Peloroplites*, Carpenter et al., 2008; *Sauropelta*, Ostrom, 1970; *Euoplocephalus*, Arbour y Currie, 2013a). La morfología general del elemento recuerda mucho a la que se observa en *Kunbarrasaurus* (Molnar, 1996), aunque con el olécranon un poco más desarrollado. La textura de la pieza es rugosa y ornamentada por numerosos hoyuelos, posiblemente asociados al desarrollo de los cartílagos articulares.

Radio. Se conservan los dos extremos proximales, el izquierdo más completo, con una porción de la diáfisis (Fig. 14E). Sin embargo, no se observa el sitio de inserción de los músculos bíceps supracoracoideus y brachialis (Coombs, 1978). Una fina capa de sedimento sobre la cara anterior del radio izquierdo no permite discernir entre la ausencia del sitio de inserción o de un pobre desarrollo del mismo. En los euanquilosaurios *Hungarosaurus*, *Sauropelta* y *Pinacosaurus*, este sitio de inserción es más pronunciado y se ubica anteriormente, en el primero más distal que en los segundos (Coombs, 1978; Ósi, 2005; Currie et al., 2011; Burns et al., 2015). En vista proximal, el contorno de la cara proximal es subovalada, ligeramente más ancha en la mitad posterior. Posteriormente se desarrolla un suave ápice que delimita medialmente una pequeña superficie aplanada que evidencia el contacto con la ulna. La superficie proximal es ligeramente cóncava, para recibir el cóndilo radial del húmero. Los bordes son redondeados y rugosos. En vista anterior la epífisis es simétrica, aunque si ésta se ubica horizontal la diáfisis se dirige lateralmente. En vista lateral, el ápice posterior de la cara articular sobresale más que el borde anterior. La epífisis distal presenta dimensiones similares a la proximal, un poco más robusta, y de contorno subtriangular con bordes redondeados en vista distal. La superficie articular es mayormente convexa, con excepción de un pequeño proceso que se dirige distalmente.

La diáfisis es muy delgada comparada con las epífisis, similar a la condición presente en *Kunbarrasaurus*, *Stegouros* y *Stegopelta* (Molnar, 1996; Carpenter y Kirkland, 1998; Soto-Acuña et al., 2021). Radios más robustos y de epífisis proximal más expandida se encuentran en los euanquilosaurios *Cedarpelta*, *Chuanqilong*, *Edmontonia*, *Euoplocephalus*, *Gastonia*, *Hungarosaurus*, IGM 100/1305 cf. *Pinacosaurus*, *Saichania*, *Talarurus* (Maleev, 1956; Maryañska, 1977; Carpenter y Kirkland, 1998; Carpenter et al., 2008; Carpenter et al., 2011; Arbour y Currie, 2013a,b; Han et al., 2014; Burns, 2015; Kinneer et al., 2016; Ósi et al., 2019). Los radios de los nodosáuridos *Nodosaurus*, *Peloroplites* y *Sauropelta* (Coombs, 1971; Carpenter y Kirkland, 1998; Carpenter et al., 2008), e incluso de ejemplares juveniles del anquilosáurido *Pinacosaurus* (Currie et al., 2011; Burns et al., 2015), son ligeramente más robustos que el de *Antarctopelta*. Un radio relativamente delgado es la condición basal presente en paranquilosaurios y nodosáuridos basales, a su vez reflejada en la ontogenia del anquilosáurido *Pinacosaurus* (Burns et al., 2015).

Ilión. Un fragmento de ilion, correspondiente a la región central del proceso preacetabular derecho, fue brevemente descrito por Gasparini et al. (1996). A este fragmento se le suman en esta descripción nuevos materiales del ilion izquierdo (Fig. 15A,B). El proceso preacetabular en *Antarctopelta* es mayormente angosto (similar a los de *Chuanqilong* y *Sauropelta*; Coombs, 1971; Han et al., 2014), de bordes lateral y medial subparalelos, con una muy sutil expansión terminal, a diferencia de lo que ocurre en *Stegouros*, que se angosta distalmente (Soto-Acuña et al., 2021). Dorsalmente, la pieza es convexa en sentido lateromedial y aplanada ventralmente (Gasparini et al., 1996). No se registran marcas que sugieran la fusión de las costillas dorsales. Un fragmento distal del proceso preacetabular del ilion izquierdo conserva ventralmente el molde de una costilla que, por lo tanto, no está fusionada al mismo (Fig. 15B). De la misma manera, en *Stegouros* las costillas dorsosacras no se fusionan al proceso preacetabular del ilion (Soto-Acuña et al., 2021). Las dorsosacras más posteriores se fusionan con el proceso preacetabular del ilion en varios euanquilosaurios (Vickaryous et al., 2004).

Sobre la cara lateral, Gasparini et al. (1996) describen un “borde lateral ligeramente sigmoides”. Sin embargo, es posible reconocer esta estructura. Arbour (2009; ver también

Coombs, 1979) reconoce crestas en la misma región del ilion de *Euoplocephalus*, y las interpreta como la inserción del músculo longissimus caudae (dorsalis caudae en Coombs, 1979). En *Antarctopelta*, esta cresta rugosa está muy desarrollada y se ubica sobre el borde lateral del proceso preacetabular del ilion, el cual a la altura de la cresta pasa de ubicarse del lado dorsal del elemento al lado ventral en vista lateral. Anteriormente, esta cresta lateral coalesce con la robusta cresta preacetabular ventral que soporta al proceso homónimo, la cual se origina anterior al acetábulo y se extiende a lo largo de todo el proceso (ver Lull, 1921; Arbour, 2009; Arbour y Currie, 2013a; Carpenter et al., 2013; Wiersma e Irmis, 2018). La curvatura que presenta la cresta (convexa ventralmente) genera el perfil sigmoideo en vista lateral. La misma cresta puede verse a una altura media del proceso preacetabular en *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021, Extended Data fig. 4a; no descripta). El tamaño de esta cresta en *Euoplocephalus* es de algo más de 5 cm, similar a la de *Antarctopelta*, lo que sugiere un gran músculo longissimus caudae. El desarrollo de este músculo, asociado al gran tamaño de los procesos transversos caudales, sugiere un fuerte movimiento lateral de la cola en estos animales (Arbour, 2009). Lamentablemente, esta estructura ilíaca no ha sido mencionada o descripta tradicionalmente en las osteologías de anquilosaurios, con lo que las comparaciones son limitadas.

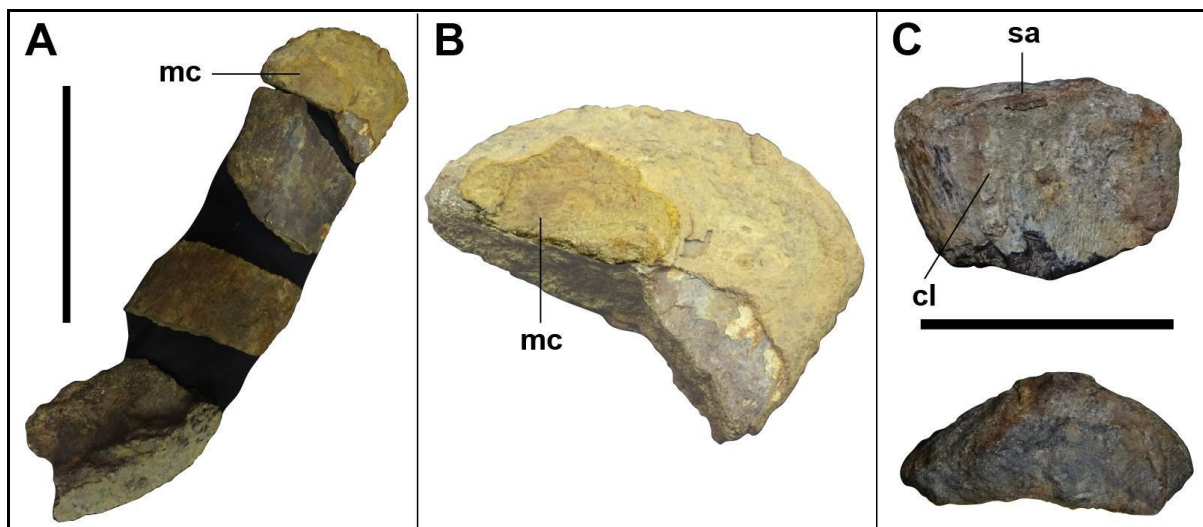


Figura 15. Ilium y fíbula. A) Fragmentos del proceso preacetabular del ilion izquierdo en vista ventral; B) detalle del fragmento más distal de A transparentado y destacando el molde de costilla; C) extremo proximal de la fíbula derecha en vistas lateral (arriba) y proximal (abajo). Abreviaturas: cl; cresta lateral; mc, molde de costilla; sa, superficie articular. Escalas= 10 cm (A,B) y 5 cm (C).

Fíbula. Se conserva el extremo proximal de la fíbula derecha (Fig. 15C). La misma está muy comprimida lateromedialmente. La superficie medial es cóncava anteroposteriormente y la lateral convexa en el mismo sentido. La superficie proximal presenta un contorno en forma de D, con la cara lateral convexa y la medial suavemente cóncava a recta. La misma es aplanada a ligeramente convexa medialmente. El borde anterior de la pieza es más angosto que el posterior (sección en forma de cuña), marcando el origen de una cresta anterior que, en las fíbulas completas de otros anquilosaurios, rota distalmente sobre su superficie lateral hasta el extremo distal (ej., *Ankylosaurus*; Carpenter, 2004). Sobre la superficie lateral de la fíbula, y desde el borde de la superficie proximal, se

extiende una pequeña cresta rugosa de dirección próximo-distal y posición subcentral (a posterior), similar a la que se observa en *Ankylosaurus* (Carpenter, 2004), el ejemplar de Ankylosaurini juvenil AMNH 5266 (*Euoplocephalus* para Coombs, 1986; *Anodontosaurus* para Arbour y Currie, 2013a) y el ejemplar de Ankylosauridae MPC 100/1305 (*Saichania* para Carpenter et al., 2011; cf. *Pinacosaurus* para Arbour y Currie, 2013b), aunque en ningún caso ha sido descrita. En *Antarctopelta*, por delante de esta cresta y hasta el borde anterior la textura de la superficie lateral es ligeramente rugosa. Coombs (1979) reconoce una rugosidad proximal en la fíbula que serviría como sitio de inserción para el músculo ilio-fibularis (desde la región posterior del ilion). Es probable que esta región represente el sitio de inserción en *Antarctopelta*, aunque, nuevamente, la literatura no es específica al respecto.

El perfil de la pieza es subcuadrangular, recordando más a las fíbulas de algunos anquilosáuridos y euanquilosaurios basales (ej., *Ankylosaurus*, *Euoplocephalus*, *Gastonia*, y el Ankylosaurini AMNH 5266; Coombs, 1971; Coombs, 1986; Carpenter, 2004; Kinneer et al., 2016; ver también Carpenter et al., 2011 y Arbour y Currie, 2013a,b) que a las fíbulas de extremo proximal redondeado de los nodosáuridos (ej., *Europelta*, *Hungarosaurus*, *Sauropelta*; Coombs, 1971; Ósi, 2005; Kirkland et al., 2013).

Calcáneo. El calcáneo derecho de *Antarctopelta* tiene forma de bloque irregular (Fig. 16). Es subovalado en vista proximal, con los bordes medial y posteromedial rectos, producto del contacto medial con el astrágalo y posteromedial con la tibia. Este contacto con la tibia es cóncavo y ocupa casi toda la mitad posterior del calcáneo. La textura no es muy rugosa, y presenta varios hoyuelos superficiales. Justo anterior al contacto con la tibia, y ubicada sobre el tope de la pared anterior de la concavidad posterior, está el contacto con la fíbula. Esta faceta es ovalada, con el eje mayor orientado en dirección anteromedial-posterolateral y está medialmente desplazada respecto de la pieza completa. La misma presenta una suave concavidad central y su textura es mayormente lisa. Si bien posteriormente está delimitada por la fuerte depresión, los bordes lateral y anterior se delimitan por un surco que separa la faceta del borde anterior y lateral de la pieza. Las superficies anterior y lateral del calcáneo son convexas y están muy ornamentadas por rugosidades amplias y surcos, seguramente asociado a una cápsula cartilaginosa articular no preservada. La superficie lateral es la parte más alta del calcáneo, y sus bordes proximal y distal sobresalen un poco del resto de la pieza. La superficie medial es aplanada y subovalada en vista medial, de dirección anteroproximal-posterodistal, y es el sitio de contacto con el astrágalo. Su textura está ligeramente erosionada. En vista dorsal, el calcáneo se acuña posteriormente. La cara distal presenta una gran concavidad en casi toda su superficie, menos profunda que la superficie de contacto con la tibia pero con una textura similar, donde contactaría el tarsal distal IV (osificado en *Pinacosaurus* y *Stegouros*; Currie et al., 2011; Soto-Acuña et al., 2021). Esta faceta presenta un contorno rectangular de bordes redondeados, con el eje mayor dirigido anteromedial-posterolateral.

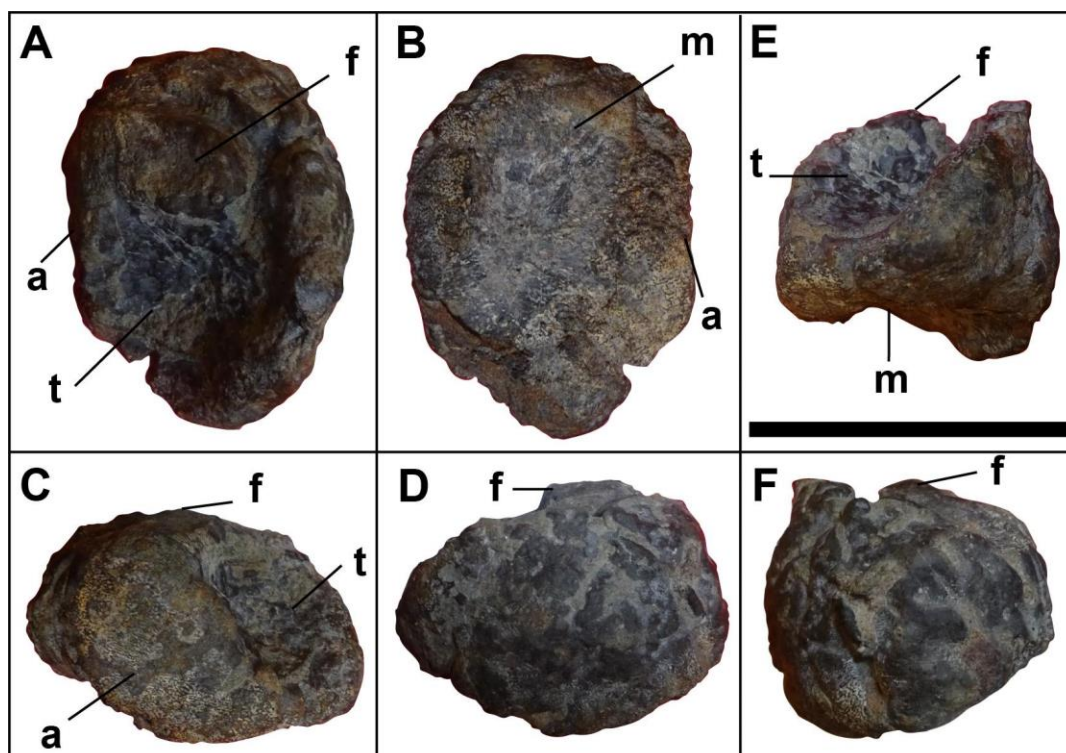


Figura 16. Calcáneo en vistas proximal (A; anterior hacia arriba), distal (B; anterior hacia abajo), medial (C), lateral (D), posterior (E) y anterior (F). Abreviaturas: a, superficie de contacto con el astrágalo; f, superficie de contacto con la fíbula; m, superficie de contacto con el metatarsiano IV; t, superficie de contacto con la tibia. Escala= 4,5 cm.

Si bien no es un elemento que se conserve comúnmente en los anquilosaurios, el calcáneo se conoce en *Niobrassaurus* (Mehl, 1936), *Pinacosaurus* (varios ejemplares, Currie et al., 2011; Sissons, 2011), *Saichania* (Carpenter et al., 2011; cf. *Pinacosaurus* para Arbour y Currie, 2013b), *Talarurus* (Arbour y Currie, 2016), *Zhejiangosaurus* (Lü et al., 2007b; nomen dubium y Ankylosauria indet. para Arbour y Currie, 2016), *Euoplocephalus* (AMNH 5266, juvenil, Coombs, 1986; *Anodontosaurus* para Arbour y Currie, 2016), *Liaoningosaurus* (Xu et al., 2007), *Europelta* (Kirkland et al., 2013) y *Euoplocephalus* (referido según Arbour y Currie, 2013a), y la mayoría no ha sido figurado ni descritos en detalle, o las figuras son muy pobres en su definición, lo que no permite comparaciones. Sissons (2011) reconoce en *Minmi* un calcáneo asociado a metatarsales. En base a su anatomía y el nuevo conocimiento sobre los paranquilosaurios, estos elementos los reconozco como metacarpianos, y el posible calcáneo no presenta las dimensiones ni las características esperables para dicho elemento. A grandes rasgos, el calcáneo de *Antarctopelta* es similar al del anquilosáurido AMNH 5266 (*Euoplocephalus* sensu Coombs, 1986; *Anodontosaurus* sensu Arbour y Currie, 2013a) y el nodosáurido *Europelta* (Kirkland et al., 2013), aunque en este último la cara medial es cóncava.

La presencia de claras facetas de contacto en el calcáneo muestra que este no está fusionado a la fíbula, a la tibia, ni al astrágalo, en este ejemplar no juvenil y sexualmente maduro de *Antarctopelta* (ver también Cerda et al., 2019). En ejemplares juveniles de *Pinacosaurus* el calcáneo no se fusiona con ningún elemento (Currie et al., 2011), mientras que en adultos de este último están firmemente unidos, aunque las suturas aún están visibles (*Saichania* para Carpenter et al., 2011). Esto soportaría la propuesta tradicional de que el

calcáneo se fusiona ontogenéticamente con la fíbula, y que ambos elementos sólo están separados en juveniles (Carpenter, 2012). Sin embargo, en ejemplares adultos de *Europelta* y *Hungarosaurus* el calcáneo es un elemento que se mantiene independiente (Ósi, 2005; Kirkland et al., 2013). Si bien no se puede descartar el carácter ontogenético de esta fusión, es probable que la misma ocurra a muy avanzados estadios de desarrollo. En *Talarurus* (material referido MPC-KID 162, Arbour y Currie, 2016; según Maleev, 1956 el holotipo no tiene tarsales) y *Zhejiangosaurus* (Lü et al., 2007b; taxón inválido para Arbour y Currie, 2016), el calcáneo está fusionado a la fíbula.

Metacarpianos. En los anquilosaurios, la disposición del metacarpo ha sido propuesta como semitubular (Currie et al., 2011; Senter, 2011; Sissons, 2011; también en el Ornithischia cuadrúpedo *Triceratops*; Fujiwara, 2009). Para evitar confusiones con la homología de los caracteres producto de esta orientación se los considerará como elementos aislados.

El metacarpiano I (Fig. 17A-C) derecho se conserva completo, pero la preparación no se pudo efectuar en su totalidad. El elemento es relativamente corto y con los extremos muy expandidos respecto de la diáfisis, siendo más robusto que el de *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021), los ejemplares juveniles de *Pinacosaurus* (Sissons, 2011), y *Scelidosaurus* (Norman, 2020b), pero no tanto como en *Sauropelta* (Sissons, 2011) y *Peloroplites* (Senter, 2011). En vista dorsal, la cara articular distal se curva medialmente a unos 30-40° de la paralela a la cara articular proximal, como también ocurre en *Talarurus* (Maleev, 1956). La cara articular proximal está cubierta de sedimento, aunque sus bordes sugieren una superficie aplanada o algo cóncava, más propia del McI, como ocurre en otros anquilosaurios (Senter, 2011; Sissons, 2011; en *Stegouros* es algo más convexo; Soto-Acuña et al., 2021). La superficie proximal presenta un contorno en forma de D, con el borde dorsal recto y el resto subredondeado, aunque el borde de contacto con el McII es un poco más recto. La cara articular distal está rotada medialmente respecto de la proximal (tomando como referencia el borde de contacto con el McII, la cara distal está rotada unos 30°). Distalmente, la cara medial conserva una fosa ligamentaria bien desarrollada. El contorno de la cara articular distal es pentagonal asimétrico, con el ápice dirigido anteriormente (ó extensor; medial en el metatarso articulado) y sutilmente desplazado hacia lateral (ó anterior en el metatarso articulado). Un suave surco divide la cara articular central y posteriormente. La presencia de muchos osículos asociados al metacarpiano, considerando la abundancia de material articulado en el ejemplar holotipo, podría sugerir que la ubicación de estos elementos dérmicos se extiende hasta el autopodio en los miembros anteriores.

Se conservan al menos ocho fragmentos de metacarpianos, de los cuales cinco conservan parte de la cara articular proximal. Estos han sido identificados tentativamente como dos fragmentos de la cara articular proximal del McII (Fig. 17D,E), dos del McIII (Fig. 17F,G) y uno del McIV (Fig. 17H). Las caras articulares son subtriangulares en vista proximal (más irregular a cuadrangular en el McIV) y fuertemente convexas (Currie et al., 2011; Senter, 2011; Sissons, 2011; Soto-Acuña et al., 2021). La parcialidad de los mismos no permite mayores consideraciones.

El McV izquierdo (Fig. 17I) conserva la cara articular proximal y parte de la diáfisis. La morfología y tamaño del mismo recuerdan bastante al presente en *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021) y *Scelidosaurus* (Norman, 2020b), mucho más reducido que en euankilosaurios (Maleev, 1956; Senter, 2011; Sissons, 2011). La cara articular proximal está ligeramente expandida y la diáfisis está lateralmente comprimida. La superficie articular es recta anteroposteriormente y convexa transversalmente. En vista proximal, el contorno de la

articulación es subovalado anteroposteriormente, con una pequeña expansión medial, el sitio de contacto con el McIV. El mismo se ubica en el centro (hacia anterior) de la cara medial del elemento, y presenta un contorno en forma de D, con el borde dorsal recto.

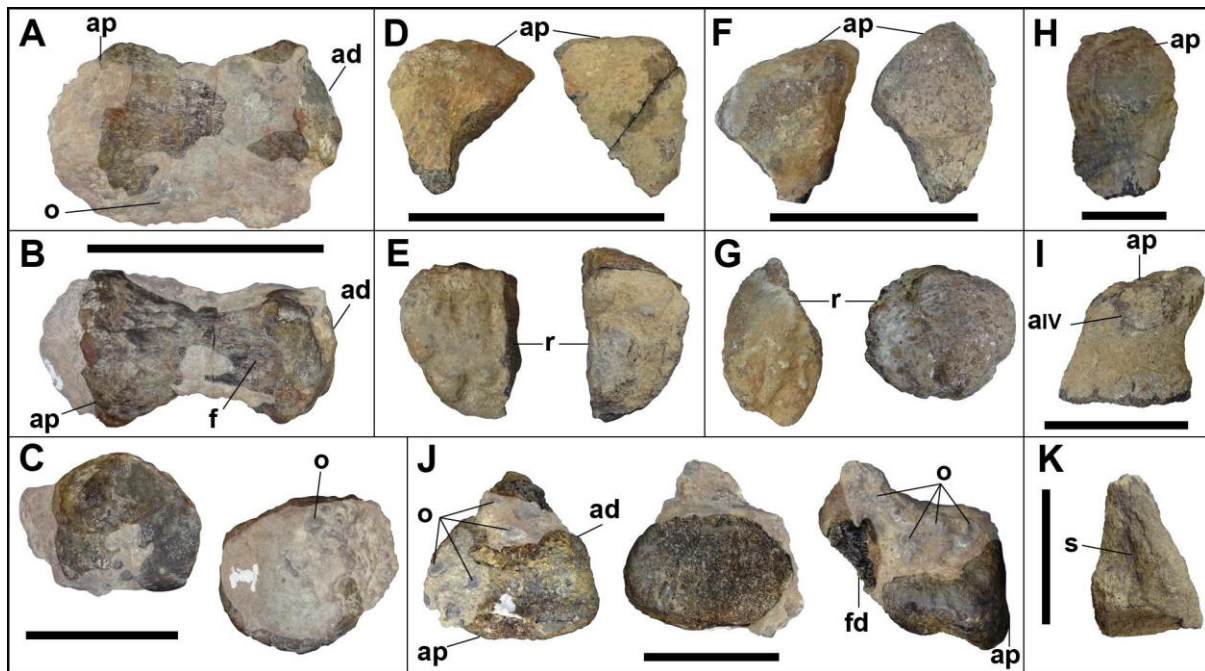


Figura 17. Metacarpo y falanges manuales. A,B,C) Metacarpiano I en vistas dorsal (A), medial (B), distal (C, izquierda) y proximal (C, derecha); D,E) fragmentos proximales de metacarpianos II en vistas laterales (D) y proximales (E); F,G) fragmentos proximales de metacarpianos III en vistas laterales (F) y proximales (G); H) fragmento proximal de metacarpiano IV; I) mitad proximal de metacarpiano V; J) falanges no ungueales asociadas/articuladas en vistas dorsal (izquierda), proximal (centro) y lateral (derecha); K) falange ungueal en vista ventral. En A-C y J se resalta el hueso respecto de la matriz sedimentaria transparentada. Abreviaturas: aIV, superficie de contacto con el metacarpiano IV; ad, articulación distal; ap, articulación proximal; f, fosa ligamentaria; fd, falange distal; o, osículos; r, superficie rota; s, surco ungueal. Escalas= 5 cm (A,B,D-G), 3 cm (C) y 2 cm (H-K).

Falanges manuales. Solo se conocen cuatro falanges manuales. Dos son falanges no ungueales preparadas para estudiar en esta tesis, asociadas en contacto (casi articuladas) entre ellas, y con el Mcl (Fig. 17J). La falange proximal está completa y otra muy rota y cubierta parcialmente de sedimento (no es posible avanzar en su preparación por su fragilidad). La falange completa es corta y ancha, tan alta como larga y casi el doble de ancho que de alto. En vista proximal, la cara articular es ovalada transversalmente, simétrica, y ligeramente cóncava hacia el centro. La superficie articular distal está parcialmente cubierta de sedimento pero parece presentar una suave depresión central en forma de surco vertical que separa dos cóndilos. Solo la cara lateral izquierda de la falange es visible. La misma es convexa dorsoventralmente, y carece de fosa ligamentaria. De la falange distal sólo se conserva una muy pequeña parte que no permite hacer una descripción detallada. La misma es muy corta (presenta la mitad de la longitud que su precedente), con lo que posiblemente tenga forma de disco, como usualmente ocurre en los anquilosaurios (Pereda-Suberbiola et

al., 2005; Sissons, 2011). Al igual que el Mcl, estas falanges presentan una gran cantidad de osículos asociados. Si bien están asociadas al Mcl, son dos falanges que contactan, son anchas y cortas proximodistalmente (más aún en la distal) y sin una gran concavidad proximal, lo que sugiere que corresponden a las falanges del dedo III o IV (ver Maleev, 1956; Pereda-Suberbiola et al., 2005; Sissons, 2011; Norman, 2020b).

Otro nuevo elemento es una posible falange ungueal manual (Fig. 17K). Si bien está muy rota y carece de su extremo proximal, la pieza es suavemente curva longitudinalmente y conserva el surco ventral del lado izquierdo y la rugosidad asociada a este surco y a la cara proximal. Si bien es muy fragmentaria, carece de una fuerte expansión lateral al surco ventral, lo que sugiere una ungueal de forma subtriangular, más similar a las de *Dracopelta* (Pereda-Suberbiola et al., 2005), *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021) o del dedo II de *Pinacosaurus* (Sissons, 2011), que las ungueales en forma de pala de *Peloroplites* (Senter, 2011), *Talarurus* (Maleev, 1956) o del dedo I de *Pinacosaurus* (Sissons, 2011). Dorsalmente el fragmento carece parcialmente de la capa más externa de hueso, y no permite observar la presencia de ornamentaciones. Ungueales manuales en tireóforos solo se conocen para los dígitos I-III (Pereda-Suberbiola et al., 2005; Sissons, 2011; Norman, 2020b).

Salgado y Gasparini (2006) describen una posible falange manual que identifican como la primera del dedo uno. La falange es subrectangular, más larga que ancha y aproximadamente tan alta como ancha. En vista proximal, la articulación es subcuadrangular y uniformemente cóncava. En vista lateral, el borde dorsal de la cara articular proximal se extiende un poco más que el ventral. La cara articular distal es subcuadrangular, un poco más baja que la proximal, y uniformemente convexa. En vista dorsal, la cara articular distal está rotada unos 30° hacia lateral respecto de la articulación proximal. Distalmente, ambos laterales presentan una fosa ligamentaria poco desarrollada. Las características son compatibles con la primer falange de los dedos I-III de la mano derecha, que las mismas son más alargadas que el resto de las falanges en el anquilosaurio jurásico *Dracopelta* (Pereda-Suberbiola et al., 2005) y *Scelidosaurus* (Norman, 2020b), aunque en la mayoría de los anquilosaurios puede haber un o más acortamientos de las primeras falanges (Maleev, 1956; Senter, 2011; Sissons, 2011). Sin embargo, el mayor desarrollo de los cóndilos distales hacia los dedos externos (Sissons, 2011) y la rotación de la cara articular distal como en *Edmontonia* (Carpenter, 1990), sugieren que la misma es la primer falange del dígito I de la mano derecha.

Metatarsianos. Los elementos del metatarso están muy fracturados y su identificación es problemática, aunque se reconocen cinco morfologías diferentes en los extremos proximales, consistentes con la literatura (Maleev, 1956; Coombs, 1986; Currie et al., 2011; Sissons, 2011; Norman, 2020b; Soto-Acuña et al., 2021). Los extremos distales están aislados y su identificación es incierta. Con excepción del MtV, tan reducido como el McV, los metatarsianos de *Antarctopelta* presentan dimensiones mayores que los metacarpianos. En los anquilosaurios, las superficies proximales de los metatarsianos son diferentes entre ellas y más fácilmente identificables, con lo que la descripción se puede hacer de modo más específico que con los metacarpianos (más similares entre ellos).

En vista proximal, el Mtl (Fig. 18A-C) tiene una morfología en D, al igual que en *Nodosaurus* (fotografías Universidad de Yale) y *Sauropelta* (Sissons, 2011), diferente de la morfología en *Stegouros*, muy comprimido lateralmente contra el MtlI (Soto-Acuña et al., 2021). En Ankylosaurinae hay tres dígitos pedales, con ausencia del Mtl (Sissons, 2011). En el Ankylosauridae *Talarurus* no se figura ni se describe el Mtl (Maleev, 1956). En *Antarctopelta*

se conserva la mitad posterior del extremo proximal del Mtl derecho y gran parte del extremo proximal del Mtl izquierdo (Soto-Acuña et al., 2021 lo identifican como el MtlII). La superficie articular es aplanada a ligeramente convexa hacia el centro.

El MtlI (Fig. 18D,E) es subcuadrangular y alargado anteroposteriormente en *Scelidosaurus* y los anquilosaurios analizados (Coombs, 1986; Sissons, 2011; Norman, 2020b; fotos de la Universidad de Yale), con excepción de *Pinacosaurus*, que presenta un contorno un poco subtriangular o en forma de D (Currie et al., 2011; Sissons, 2011). En *Stegouros*, si bien no se figura la superficie proximal, el MtlI es comprimido lateralmente respecto de los otros metatarsianos, y muestra anchos anterior y posterior similares, consistente con el patrón observado en otros anquilosaurios (Soto-Acuña et al., 2021). En *Antarctopelta*, el MtlI derecho es el más completo. Conserva la mitad anterior de la cara articular proximal, subcuadrangular con el borde anterior algo inclinado hacia el Mtl (al igual que en *Sauropelta*; Sissons, 2011). La superficie articular es ligeramente cóncava a aplanada. El extremo proximal está muy expandido respecto de la diáfisis.

El MtlII (Fig. 18F,G) es subtriangular en los anquilosáuridos y en los nodosáuridos presenta un pequeño borde posterior que le da un contorno subtrapezoidal, pero la morfología general es similar (Coombs, 1986; Currie et al., 2011; Sissons, 2011; fotos de la Universidad de Yale). En *Stegouros* no se figura la superficie proximal pero el MtlII es comprimido lateralmente respecto de los otros metatarsianos, y muestra el ancho anterior mayor al posterior, consistente con el patrón observado en otros anquilosaurios (Soto-Acuña et al., 2021). En *Antarctopelta*, el MtlII conserva el extremo proximal con la cara articular completa. El contorno de la misma en vista proximal es subtriangular y alargado anteroposteriormente. El borde anterior está inclinado hacia el MtlIV, como suele ocurrir en anquilosaurios (Sissons, 2011). La mitad anterior es más ancha que la posterior, y su superficie articular es aplanada. La mitad posterior de la superficie articular es convexa. El extremo proximal no está muy expandido respecto de la diáfisis. El borde anterior es vertical, casi a 90° de la superficie articular.

El MtlIV (Fig. 18H,I) fue descrito previamente por Gasparini y Salgado (2006). Este es el metatarsiano más robusto en su extremo proximal, al igual que en otros anquilosaurios (Maleev, 1956; Coombs, 1986; Currie et al., 2011; Sissons, 2011; Soto-Acuña et al., 2021; fotos de la Universidad de Yale; menos marcado en *Scelidosaurus*, Norman, 2020b). La superficie articular es cóncava y su contorno triangular, pero su orientación es transversal a la de los otros metatarsianos, siendo este el metatarsiano más ancho lateromedialmente, como suele ocurrir en anquilosaurios (Maleev, 1956; Coombs, 1986; Currie et al., 2011; Sissons, 2011; Soto-Acuña et al., 2021; fotos de la Universidad de Yale; menos marcado en *Scelidosaurus*, Norman, 2020b).

El MtV (Fig. 18J) es un elemento reducido y con la mitad o menos de la longitud del MtlV en *Scelidosaurus*, *Stegouros* y *Sauropelta* (Sissons, 2011; Norman, 2020b; Soto-Acuña et al., 2021). En los primeros es más delgado y se reduce gradualmente hacia distal, mientras que en *Sauropelta* el extremo distal se ensancha respecto de la diáfisis. En todos los casos ambos extremos son convexos y no articulan con falanges. En los anquilosáuridos analizados el MtV está ausente (Maleev, 1956; Coombs, 1986; Currie et al., 2011; Sissons, 2011). En *Antarctopelta*, el MtV está reducido, al igual que el McV. Se conserva solo una epífisis, suavemente expandida transversalmente respecto de la diáfisis (no así en vista lateral), y cuya sección es ovalada en toda la pieza. La cara articular conservada es fuertemente convexa. Una pequeña faceta aplanada medial podría sugerir el sitio de contacto con el MtlIV.

En general, las caras articulares de los metatarsianos de *Antarctopelta* presentan surcos y rugosidades que sugieren la presencia de cartílagos articulares (una reconstrucción

tentativa se presenta en la Fig. 18K). En los ejemplares juveniles de *Pinacosaurus* las articulaciones son lisas, lo que se ha propuesto como una posible variación ontogenética (Sissons, 2011), sustentando la identificación del holotipo de *Antarctopelta* como un ejemplar maduro.

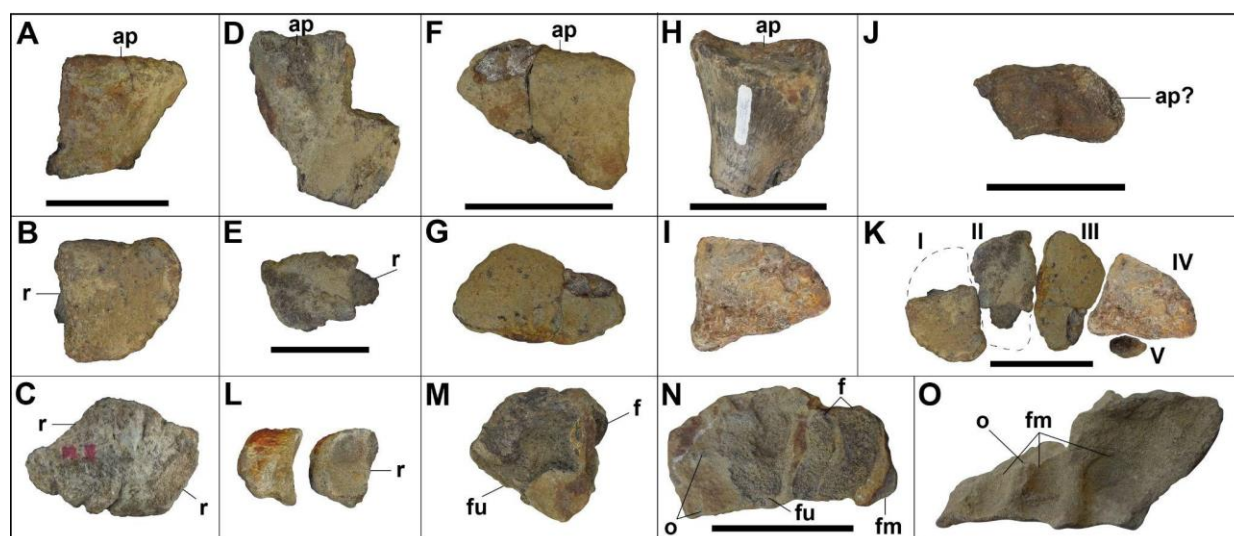


Figura 18. Metatarso y falanges pedales. A,B) Metatarsiano I derecho en vistas lateral (A) y proximal (B, anterior hacia la izquierda); C) metatarsiano I izquierdo en vista proximal (anterior hacia la derecha); D,E) metatarsiano II derecho en vistas medial (D, anterior hacia la izquierda) y proximal (E, anterior hacia la izquierda); F,G) metatarsiano III derecho en vistas lateral (F, anterior hacia la derecha) y proximal (G, anterior hacia la izquierda); H,I) metatarsiano IV derecho en vistas posterolateral (H, anterior hacia la derecha) y proximal (I, anterior hacia arriba); J) metatarsiano V en vista lateral; K) reconstrucción del metatarso articulado de *Antarctopelta* en vista proximal en base a *Sauropelta* (Sissons, 2011) y *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021) (los metatarsianos se señalan con números romanos); L) fragmento de falange no ungueal en vistas lateral (izquierda) y proximal (derecha); M) fragmento distal del dígito II en vista dorsal; N) fragmento distal del dígito III en vista dorsal; O) molde natural del dígito IV en vista lateral. Abreviaturas: ap, articulación proximal; ap?, posible articulación proximal; f, falange no ungueal; fm, molde de falange; fu, falange ungueal; o, osículos; r, superficie rota. Escalas: 3 cm (A-E, J) y 5 cm (K-O).

Falanges pedales. Al igual que la relación de tamaño entre metatarso y metacarpo, las falanges pedales son mayores que las manuales. Hay varias falanges pedales conservadas de diversos modos: hay dos fragmentos de falanges aislados, dos fragmentos de roca (1 y 2) que contienen falanges articuladas y parcialmente conservadas, y un fragmento de roca que conserva el molde de tres falanges articuladas (3). A continuación se describe la morfología de las falanges y luego la asignación de los elementos pedales a cada dígito.

En general, las falanges son cortas y anchas (más anchas y altas que largas, y un poco más anchas que altas; Fig. 18L). Si bien las dimensiones generales son similares, algunas son más cortas anteroposteriormente, con menor desarrollo de las convexidades articulares distalmente. A estas se las suele describir como discoidales, como la falange pedal descrita por Salgado y Gasparini (2006). En todos los casos son más cortas que las presentes en *Scelidosaurus* (Norman, 2020b) y *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021), y por lo tanto mostrando una morfología más euanquilosauriana (ej., Sissons, 2011). Posteriormente,

son todas ligeramente cóncavas (algunas con una suave convexidad central que contacta con el surco distal de la falange posterior) y presentan todos los bordes bien desarrollados, sobresaliendo dorsal y ventralmente en vista lateral. Se conservan dos falanges ungueales parciales, las cuales son triangulares y muy anchas en vista dorsal recordando más a las de los Ankylosauridae (Currie et al., 2011; Sissons, 2011), y las ungueales manuales de *Minmi* y *Hungarosaurus* (Molnar, 1980; ver también Arbour y Currie, 2016; Ósi, 2005; Ósi et al., 2019), diferenciándose de las ungueales pedales más uniformes subtriangulares más redondeadas de los Nodosauridae (Carpenter et al., 1995; Sissons, 2011; fotos de la Universidad de Yale y del Museo Sternberg de Kansas), el ejemplar de Ankylosaurini juvenil AMNH 5266 (*Euoplocephalus* para Coombs, 1986; *Anodontosaurus* para Arbour y Currie, 2013a) y *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021). Proximalmente, una marcada constricción separa el cuerpo principal triangular de un “cuello” proximal, mucho más desarrollado en una de las dos falanges. La corteza conservada en sección sugiere una superficie externa muy rugosa. Una tercer ungueal pedal podría estar representada por un elemento parcial asociado a un gran escudo, y que parece mostrar una gran extensión proximal de las proyecciones laterales que cubrirían proximalmente el “cuello” de la ungueal, como ocurre en *Dyoplosaurus* (Sissons, 2011). Si bien está parcialmente preparada, su fragilidad obligó a detener el proceso.

A diferencia de lo que ocurre con algunas falanges manuales, los bloques con falanges pedales articuladas presentan muy pocos osículos asociados. Es probable que la cobertura de osteodermos alcance las manos o una zona relativamente distal de los miembros anteriores, y no así en los miembros posteriores, o bien una cobertura menos abundante.

Utilizando la literatura disponible (Maleev, 1956; Carpenter et al., 1995; Pereda-Suberbiola et al., 2005; Currie et al., 2011; Sissons, 2011; Soto-Acuña et al., 2021; fotos de la Universidad de Yale y del Museo Sternberg de Kansas), centrando el análisis principalmente en *Scelidosaurus*, *Stegouros*, *Talarurus* y los Nodosauridae (debido a que en los Ankylosaurinae más derivados hay reducciones de falanges y dígitos propias de ese grupo), y aprovechando los elementos articulados de *Antarctopelta*, es posible hacer algunas identificaciones tentativas de los dígitos en este último.

El fragmento 1, con una ungueal y una falange distal articulada (Fig. 18M), se reconoce como perteneciente al dígito II por varios motivos. Por un lado, la falange articulada a la ungueal es corta. Por otra parte, la constricción proximal o “cuello” de la ungueal es muy elongado comparado con la ungueal del otro fragmento, algo que es más marcado de medial a lateral en la serie digital de los anquilosaurios (la ungueal del dígito III puede salirse de este patrón en algunos ejemplares). Esta observación no ha sido mencionada previamente en la literatura. Y finalmente, la media falange aislada es reconocida anatómicamente como la falange dos del dedo II, además de que la misma se encontraba en estrecha asociación al fragmento arriba mencionado. El fragmento 2, con una ungueal, dos falanges articuladas y el molde de una tercera (también articulada; no es metatarsiano por la morfología del molde y el número de falanges cortas distales a este) es identificado como el dígito III (Fig. 18N) debido al número y tamaño relativo de las falanges (la anteúltima falange no ungueal es mucho más robusta que la última; en el dígito IV de los anquilosaurios suelen ser discoidales ambas y de largo similar). Salgado y Gasparini (2006) reconocen una falange completa como la primer falange del dígito IV, asignación que se comparte aquí, y a la que se le añade un pequeño fragmento de falange que sería la misma del pie opuesto. El fragmento 3, de matriz con molde de tres falanges, también es identificado como perteneciente al dígito IV (Fig. 18O), ya que posee una gran falange proximal (no es un metatarsiano porque por detrás de la cara

articular proximal se cierra el molde) continuada de dos muy cortas (seguramente discoidales) en un cambio muy brusco de dimensiones, algo que suele darse en el dígito IV de los anquilosaurios. Como se menciona más arriba, en los taxones que conservan un metatarsiano V reducido este no articula con falanges, por lo que se asume la misma condición en *Antarctopelta*. Por lo tanto, la fórmula falangeal de los pies de *Antarctopelta* podría aproximarse tentativa y parcialmente como ?-3-¿4-¿4-0.

Armadura dérmica

Osteodermos torácicos. El fragmento con arcos neurales cervicales y dorsales conserva un osteodermo asociado en posición de vida (Fig. 9B,C). El mismo se ubica sobre la entera longitud de la segunda vértebra dorsal, por lo que no corresponde a la serie cervical sino torácica (ver *Scolosaurus*, Penkalski y Blows, 2013). Las rupturas naturales del bloque y las tomografías permiten observar que el osteodermo es muy bajo, de contorno subredondeado a subovalado, y que carece de una cresta o quilla dorsal, a diferencia de lo que se observa en los osteodermos torácicos de muchos ejemplares articulados de otros tireóforos. En *Scelidosaurus* todos los osteodermos son de sección triangular o con una quilla prominente (Norman, 2020c). En los Nodosauridae *Edmontonia*, *Boralopelta* y *Sauropelta*, las primeras dorsales están asociadas a bandas transversales de pequeños escudos quillados ó con ápices agudos y fuertemente unidos lateralmente (Carpenter y Kirkland, 1998; Brown, 2017; Brown et al., 2017). Los Ankylosauridae *Scolosaurus* y varios especímenes asiáticos (Maryńska, 1977; Carpenter et al., 2011; Penkalski y Blows, 2013; Arbour y Currie 2013a) presentan bandas transversales de escudos cónicos o quillados mayores que en los nodosáuridos, pero más espaciados entre ellos. En el paranquilosaurio *Kunbarrasaurus* (Molnar, 2001) estos osteodermos torácicos anteriores son grandes, de contorno subcircular y sin quilla/cresta dorsal ó pobremente desarrollada, de la misma forma que ocurre en *Antarctopelta*.

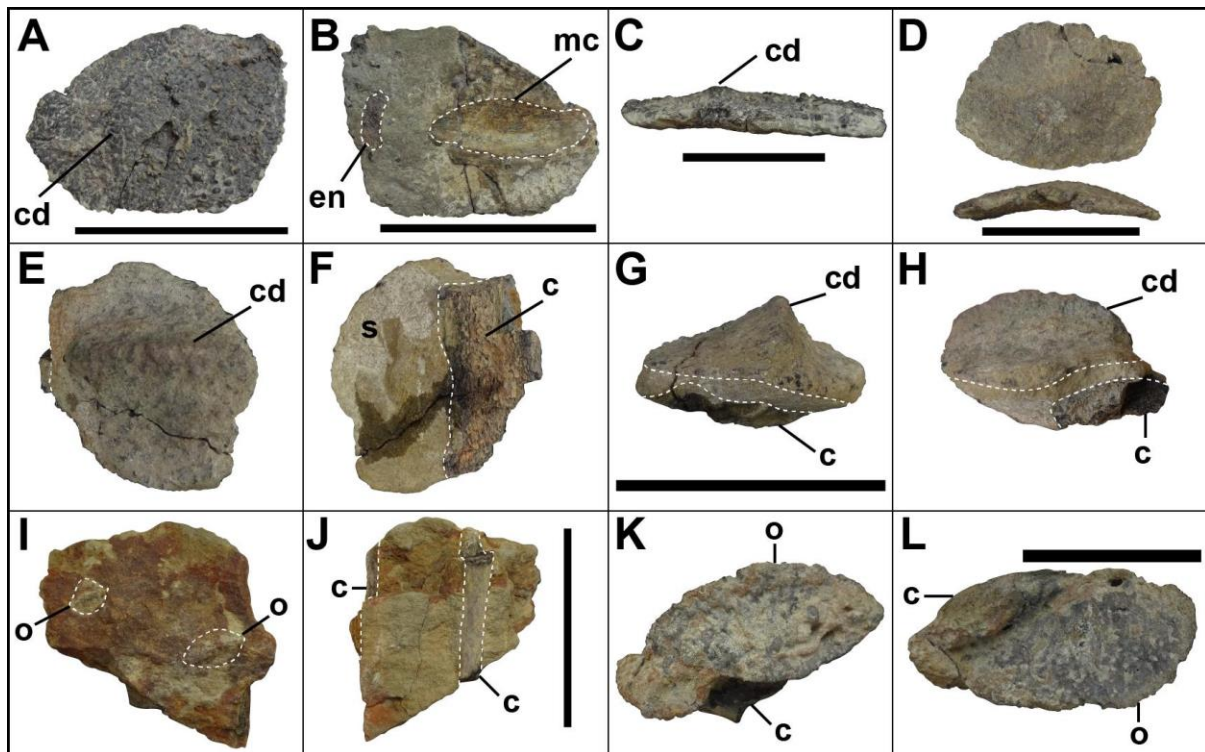


Figura 19. Osteodermos torácicos. A,C) Osteodermo plano grande en vistas dorsal (A, anterior hacia arriba), ventral (B, la línea punteada destaca el extremo de espina neural y el molde de costilla dorsal) y posterior (C); D) osteodermo plano chico en vistas dorsal (arriba) y anterior (abajo); E-H) osteodermo con quilla/cresta chico asociado a costilla dorsal en vistas dorsal (E), ventral (F), anterior (G) y lateral (H) (las líneas punteadas muestran los límites del osteodermo y de la costilla respecto de la matriz sedimentaria); I,J) fragmento con costillas dorsales y osteodermos asociados en posición de vida, en vistas dorsal (I) y ventral (J) (las líneas punteadas muestran los límites del osteodermo y de la costilla respecto de la matriz sedimentaria); K,L) osteodermo con quilla/cresta grande asociado a extremo distal de costilla dorsal, en vistas ventral (K) y lateral (L). Abreviaturas: c, costilla; cd, cresta dorsal; en, espina neural; mc, molde de costilla dorsal; o, osteodermo. Escalas: 10 cm (A,B,I,J) y 5 cm (C-H,K,L).

Otro osteodermo torácico fue preparado casi en su totalidad, mostrando la superficie externa completa, aunque carece del borde anterior (Fig. 19A-C). La superficie ventral no fue preparada, ya que conserva el molde de una costilla dorsal y el extremo distal de la espina neural de la vértebra asociada. Una posición cervical, sacra o caudal está descartada por la morfología del molde de costilla y su relación espacial con la espina neural. Varios osículos están asociados tanto a la parte dorsal como ventral del osteodermo. El mismo es muy deprimido, con una suave cresta dorsal de dirección longitudinal (perpendicular al molde de la costilla) y desplazada lateralmente, y presenta un contorno subcircular a subcuadrangular. En general es muy parecido al osteodermo descrito más arriba (asociado a las vértebras dorsales anteriores) y al osteodermo pectoral más grande de *Kunbarrasaurus* (Molnar, 2001), y por comparación tendría una ubicación paramedial en el lateral izquierdo del cuerpo. Dorsalmente presenta una textura rugosa y algunos hoyos (posiblemente forámenes).

Estos grandes osteodermos aplanados se encuentran asociados a la región anterior del tórax (pectorales sensu Ford, 2000), consistente con lo observado en otros anquilosaurios articulados, donde los osteodermos mayores se ubican más anteriormente sobre el tórax

(Carpenter, 1984; Ford, 2000; Molnar, 2001; Brown, et al., 2017). En *Antarctopelta*, otros osteodermos subcirculares a ovalados, deprimidos y sin quilla dorsal (Fig. 19D) han sido descritos por Salgado y Gasparini (2006, fig. 9A,B). Estos son más pequeños que los descritos más arriba, pero de mantener las relaciones espaciales descritas en otros anquilosaurios, los mismos se ubicarían paramediales y posteriores a los descritos arriba.

Además de estos osteodermos aplanados, una gran cantidad de fragmentos contienen otra morfología de osteodermos, muchos de los cuales se encuentran íntimamente asociados a costillas dorsales. Si bien todos los osteodermos cervicales de *Antarctopelta* entrarían en la categoría “escudo” de Blows (2015), aquí sólo se utiliza el término para los osteodermos quillados torácicos. Estos presentan una marcada quilla central longitudinal de altura variable y son relativamente simétricos respecto a esta quilla (Fig. 19E-L). En general, y como ocurre en otros anquilosaurios (ej., *Borealopelta*, Brown et al., 2017; *Euoplocephalus*, Carpenter, 1982; *Kunbarrasaurus*, Molnar, 2001; *Sauropelta*, Carpenter, 1984), el tamaño de estos escudos es mayor hacia las hileras laterales de osteodermos (Fig. 19K,L). En este caso, no solo el tamaño varía (crece) lateralmente, sino que las quillas de estos escudos se vuelven más pronunciadas, al punto de pasar de un escudo relativamente bajo y de sección subtriangular con una pequeña quilla en el centro, a escudos laterales de sección triangular casi equilátera. El contorno de la base parecería variar también, de osteodermos más subcirculares medialmente a elípticos lateralmente. La disposición de estos elementos torácicos en *Kunbarrasaurus* se da en varias hileras parasagitales, con los escudos ubicados mayormente entre las costillas (Molnar, 2001). Los fragmentos de *Antarctopelta* que conservan costillas dorsales y escudos muestran el mismo patrón, con la diferencia de que los escudos se ubican parcialmente sobre las costillas (Fig. 19E-L).

Molnar (2001) menciona la posible fusión de osículos con escudos formando rosetas. En *Antarctopelta*, los osículos son tan abundantes que están asociados a muchas partes del esqueleto, incluídos los otros osteodermos. Sin embargo, no hay evidencia de fusión de estos elementos, de hecho los patrones de asociación que se encuentran son muy variables. Teniendo esto en cuenta, es probable que en *Kunbarrasaurus* lo que ocurra es que los osículos estén fuertemente unidos a los escudos por procesos diagenéticos, así como probablemente también ocurra con elementos de *Antarctopelta* (ej., extremo de hueso largo previamente identificado como base de una espina por Salgado y Gasparini, 2006).

Osteodermos pélvicos. Dos osteodermos de *Antarctopelta* entran en esta categoría, uno de ellos bastante completo (Fig. 20A,B), el otro solo conserva el ápice y es el elemento previamente identificado como un cuerno del cuadradoyugal por Salgado y Gasparini (2006). El osteoderma más completo es alargado desde la base hasta el ápice y más corto anteroposteriormente. En vista dorsal, el contorno general es subovalado, con los bordes medial y posterior redondeados, y el ápice, fuertemente desplazado lateralmente, también subredondeado. El borde anterior está roto. El ápice desarrolla un marcado borde anterior. Debido a que el mismo está fuertemente desplazado lateralmente, los lados de la pieza a ambos lados del ápice son fuertemente asimétricos, lo que sugiere una orientación subhorizontal. El lado más corto está roto ventralmente, aunque un borde ligeramente redondeado sugiere un límite próximo. En vista posterior, el elemento es horizontal, con una muy pequeña componente del lado derecho dirigida ventralmente, y el ápice dirigido laterodorsalmente. Si bien la parte interna está mayormente erosionada, las partes conservadas, y la comparación con osteodermos similares en otros anquilosaurios permiten esta orientación. Más aún, la morfología de este escudo es intermedia entre los torácicos y los caudales. Si bien estos osteodermos tienen una morfología similar a los osteodermos

pélvicos de *Kunbarrasaurus* (en este último los mismos presentan un ápice agudo; Molnar, 2001), es probable que los mismos se ubiquen en esta zona, o en la región proximal de la cola, en una transición hacia las morfologías más caudales, de escudos un poco más bajos y simétricos.

Osteodermos caudales. La región caudal es la que más variedad de osteodermos muestra, incluyendo escudos ventrales y laterales, estos últimos mostrando una marcada variación a lo largo de la serie. Esta configuración de osteodermos es novedosa para el taxón, y se estimó a partir de elementos asociados, algunos previamente publicados (Salgado y Gasparini, 2006, y referencias allí citadas) y otros nuevos. Configuraciones similares han sido documentadas en los ejemplares articulados de *Kunbarrasaurus* (Molnar, 2001) y *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021). La fuerte unión de los elementos caudales distales da cuenta de una estructura caudal rígida, de manera muy similar a lo que ocurre en *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021). En los euanquilosaurios (ver Ford, 2000; Carpenter et al., 2011), suele haber grandes osteodermos dorsales, ausentes en los paranquilosaurios.

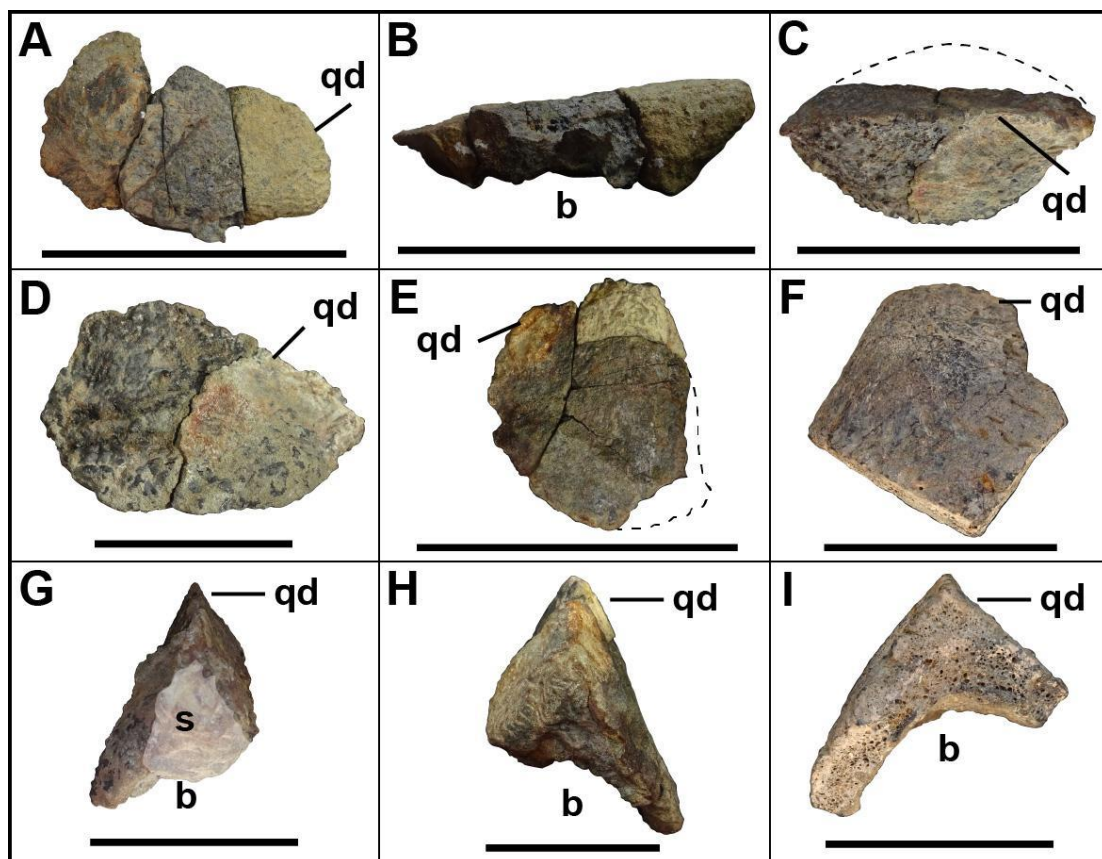


Figura 20. Osteodermos pélvico y caudales. A,B) Osteodermo pélvico en vistas dorsal (A, anterior hacia arriba) y posterior (B, lateral hacia la derecha); C,D,G) osteodermo caudal en vistas dorsal (C), lateral derecha (D) y anterior (G); E,H) osteodermo caudal en vistas lateral (E) y anterior (H); F,I) osteodermo caudal en vistas lateral (F) y anterior (I). Abreviaturas: b, base; qd, quilla dorsal; s, matriz sedimentaria. Escalas= 10 cm (A-C,E) y 5 cm (D,F-I).

Osteodermos caudales laterales: hay al menos siete osteodermos grandes y parcialmente completos, además de varios restos muy fragmentarios e identificables como osteodermos

caudales (Figs. 20-22). Debido a su similitud morfológica, bien podría haberse incorporado en este grupo al osteodermo considerados pélvico, aunque la similitud con los osteodermos pélvicos de *Kunbarrasaurus* permiten dicha asignación. De todas maneras, todos estos elementos muestran una variación morfológica gradual entre ellos apreciable desde las posiciones más proximales a más distales.

Los osteodermos que se consideran aquí como caudales laterales se presentan en las Figuras 20 y 21. La comparación principal, por similitudes morfológicas y ubicación de los mismos, es con *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021). Con excepción de los osteodermos más distales conservados, el resto son elementos grandes y masivos (Fig. 20D-I). Los bordes de la base son redondeados anteroposteriormente. La base es fuertemente cóncava transversalmente (y suele contener osículos dentro), lo que da cuenta de bordes basales fuertemente extendidos proximalmente. Estas características de la base son típicas de los osteodermos caudales de los anquilosaurios (ver Ostrom, 1970; Ford, 2000; Molnar, 2001; Carpenter et al., 2011; Arbour et al., 2013c; Blows, 2015; Arbour y Evans, 2017; Soto-Acuña et al., 2021; Capítulo 5 de esta tesis). La presencia de una base fuertemente cóncava en estos osteodermos estaría asociada a la ubicación de los procesos transversos internamente (ej., *Stegouros*, *Kunbarrasaurus*, *Sauropelta*, el Ankylosauridae MPC 100/1305; Molnar, 2001; Carpenter et al., 1999, 2011; Soto-Acuña et al., 2021). El osteodermo más completo de la serie (Fig. 20E,H) es alto y relativamente corto anteroposteriormente, con una morfología subcónica. El borde anterior desde el ápice está comprimido en forma de quilla. El siguiente osteodermo (Fig. 20F,I) tiene la misma morfología, con la excepción de que los bordes de la base se encuentran formando un ángulo ligeramente más abierto, y que el ápice en este ya definitivamente es la extensión posterior del borde anterior en forma de quilla. En vista lateral es asimétrico, con la parte más alta desplazada bien posteriormente, y el borde posterior subvertical. Este último osteodermo es el que previamente fue interpretado por Salgado y Gasparini (2006) como posible supraorbital. El último de los osteodermos aislados (Fig. 20C,D,G) presenta una morfología más alargada anteroposteriormente que los más anteriores. En vista lateral también es asimétrico, con la parte más alta ubicada posteriormente. En este elemento, el borde anterior y dorsal está enteramente formado por una quilla lateralmente comprimida. El mismo es más alargado anteroposteriormente que los otros osteodermos caudales, con excepción de los más distales, pero es mucho más robusto que estos últimos. Tentativamente se le asigna una posición caudal, posiblemente proximal ya que se sale de la serie observada en *Stegouros* y es similar a los osteodermos caudales proximales de *Kunbarrasaurus*.

El osteodermo más grande, y posiblemente el primero de la armadura caudal distal (Fig. 21A-C; similar a la de *Stegouros*), es el previamente propuesto por Salgado y Gasparini (2006) como un fragmento de parietal (ver “Reinterpretación de elementos previamente descritos”). El mismo presenta una inflexión entre la prominencia dorsal y los bordes de la base. Esto podría sugerir la asociación de otros elementos dérmicos dorsales fuertemente unidos (no se ven suturas), ya que no se ve esta estructura en los otros osteodermos caudales. La superficie ventral de la expansión medial presenta tendones osificados de dirección anteroposterior fusionados, lo que sugiere una posición en la mitad distal de la cola para este elemento. En todos estos osteodermos la textura externa es ligeramente rugosa y presenta hoyos y surcos, mayormente de dirección baso-apical. La textura externa hacia los bordes de la base e interna a la misma es mucho más rugosa, ornamentada por pequeñas crestas irregulares.

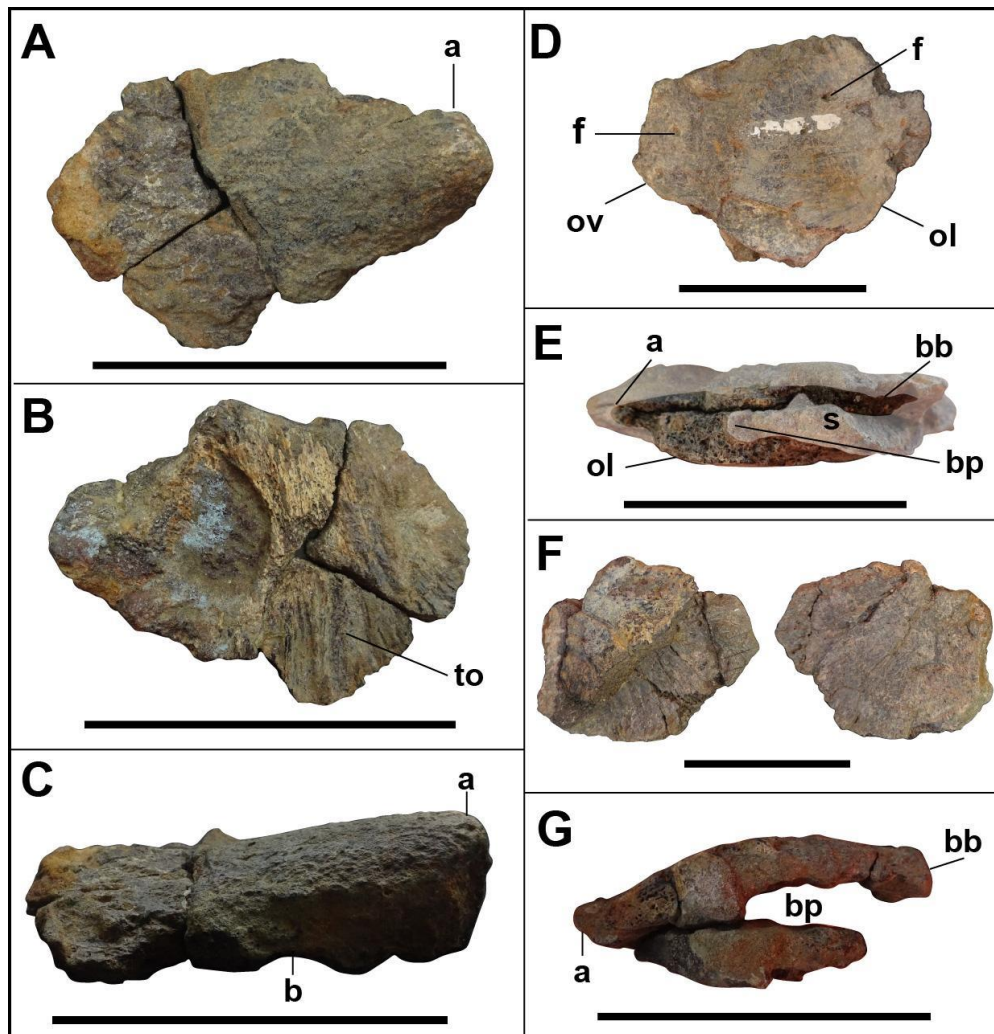


Figura 21. Osteodermos caudales. A-C) Osteodermo caudal en vistas dorsal (A), ventral (B) y posterior (C); D,E) fragmento caudal distal con osteodermos lateral y ventrales en vistas ventral (D) y transversal (E, relleno sedimentario transparentado); F,G) osteodermo caudal distal en vistas dorsal (F, izquierda), ventral (F, derecha) y transversal (G). Abreviaturas: a, ápice; b, base; bb, bordes basales proyectados; bp, base profunda; f, foramen; ol, osteodermo lateral; ov, osteodermo ventral; s, relleno sedimentario; to, tendones osificados. Escalas= 10 cm (A-C) y 5 cm (D-G).

Posteriormente, los osteodermos laterales son muy comprimidos, tradicionalmente llamados placas (sensu Blows, 2015; Figs. 21D-G y 21A,B). Esta fuerte compresión de los elementos viene acompañada de grandes cambios anatómicos. Los osteodermos son subtriangulares a ovalados en vista lateral, más simétricos que los escudos anteriores, y con el borde de la base redondeado anteroposteriormente. La quilla distal pasa a ocupar todo el borde distal del osteodermo. Los bordes de la base son muy delgados y se ubican en una posición subparalela, formando una base muy estrecha. La ornamentación sobre ambos laterales es diferente. La superficie que en posición de vida se dirige dorsal presenta grandes forámenes asociados a surcos y una textura rugosa a entretejida. La superficie ventral en posición de vida es más lisa y con presencia de algunos forámenes más pequeños. Entre estas placas, y dorsal a los procesos transversos (y por lo tanto dorsales en la cola como posición en vida), se extienden osteodermos en forma de láminas, aunque por el momento

están parcialmente visibles (Fig. 22C,D). Una clara deformación por compresión litostática sobre los osteodermos caudales dorsales y ventrales más distales, que presentan morfología laminar, podría sugerir compresión también de las placas caudales asociadas. Si fuese el caso, la deformación no es significativa, ya que la morfología que presentan no se ve alterada ni fracturada, y es típica de las placas caudales en anquilosaurios (ver Ostrom, 1970; Ford, 2000; Molnar, 2001; Carpenter et al., 2011; Blows, 2015; Soto-Acuña et al., 2021; Capítulo 5 de esta tesis). Estos fueron previamente asignados por Salgado y Gasparini (2006) como pertenecientes a la armadura de la región sacra.

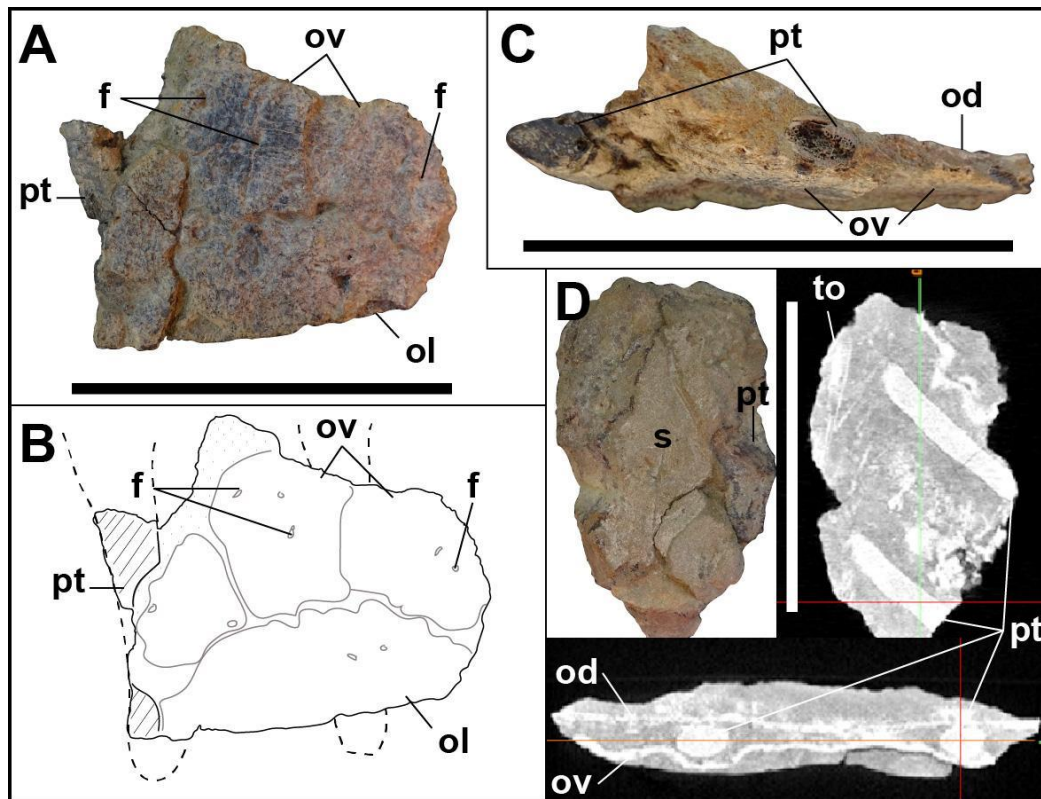


Figura 22. Osteodermos y armadura distal. A-C) Fragmento de armadura distal con osteodermos y procesos transversos, en vista ventral (A), esquema del mismo (B) y vista medial (C); D) fragmento de armadura distal en vista dorsal (arriba, izquierda), y tomografías del mismo en vistas dorsal (arriba, derecha) y lateral (abajo). Abreviaturas: f, foramen; od, osteodermo dorsal; ol, osteodermo lateral; ov, osteodermo ventral; pt, proceso transverso; s, matriz sedimentaria. Escalas: 10 cm (A-D).

Osteodermos caudales ventrales: un mosaico de osteodermos poligonales cubre ventralmente la cola (Figs. 21D y 22). Si bien su preservación dificulta la comprensión de sus márgenes, hay formas claramente pentagonales y otras más cuadrangulares. Estos carecen de crestas o quillas, la textura es mayormente lisa, y presentan unos pocos forámenes grandes. Entre ellos están fuertemente suturados por contactos digitados, de forma similar a como lo hacen con los osteodermos laterales. La sección de algunos fragmentos muestra los escudos individuales muy delgados (2-3 mm de espesor mínimo en algunos sectores) y superpuestos entre ellos. Algunos fragmentos parecen mostrar una disposición en, al menos, cuatro hileras longitudinales parasagitales (dos paramediales y dos laterales a estas).

Salgado y Gasparini (2006, fig. 9C,E) describen que estos están fuertemente unidos a escudos de mayor tamaño, representando las "rosetas" de la armadura sacral. Tiempo después, estos elementos son incorporados a la categoría 3 en la clasificación Arbour et al. (2011) de armaduras sacras, siguiendo el mismo criterio. Sin embargo, estas interpretaciones no han tenido en cuenta la presencia de osteodermos dorsales y laterales, con procesos transversos caudales articulados.

Osteodermos caudales ventrales han sido también descritos en *Kunbarrasaurus* (Molnar, 2001) y *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021). Estos presentan fuertes quillas centrales en la superficie externa y están asociados a los osteodermos caudales laterales de la región proximal de la cola en el primero, y de la región media en el segundo. En *Antarctopelta*, los osteodermos ventrales conservados son de la región distal y carecen de quilla, lo que podría mostrar una variación a lo largo de la cola en los paranquilosaurios. Una reconstrucción tentativa de la armadura dérmica de *Antarctopelta* se presenta en la Figura 23.

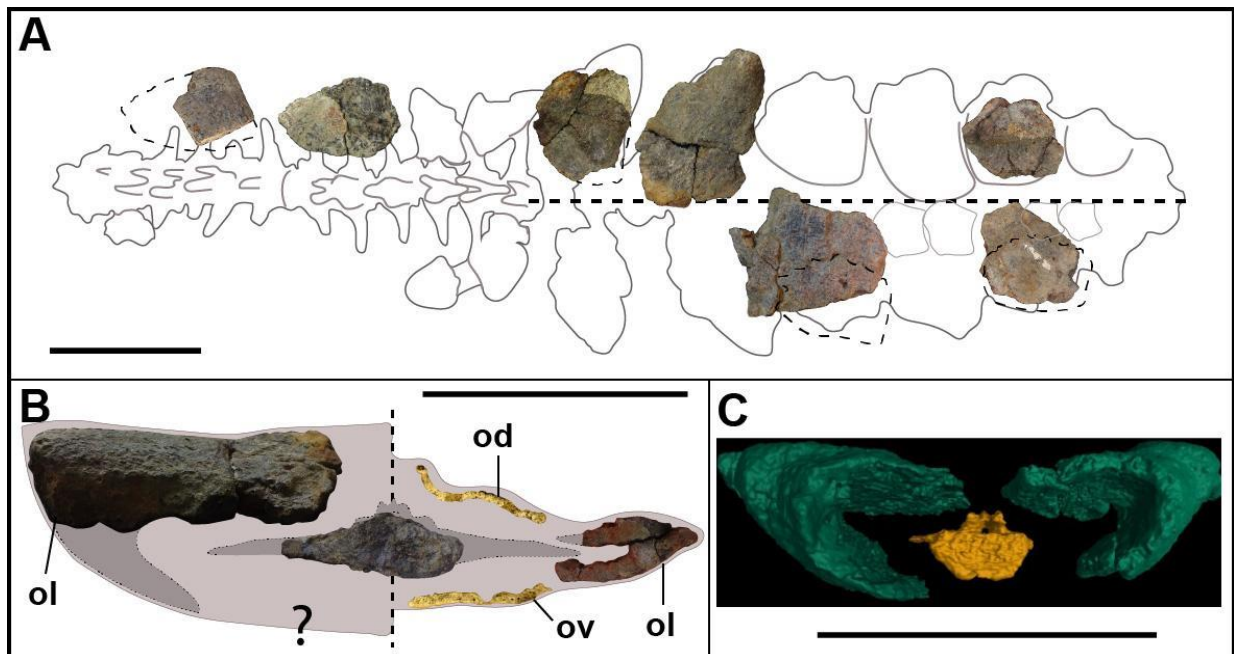


Figura 23. Reconstrucción de la armadura caudal. A) Osteodermos caudales de *Antarctopelta* ubicados en posición tentativa sobre el esquema de *Stegouros* (modificado de Soto-Acuña et al., 2021); B) sección caudal en vida tentativa de *Antarctopelta* en una posición proximal a media (mitad izquierda) y distal (mitad derecha) de la serie caudal (el signo “?” representa la ausencia de información en la porción ventral de la cola proximalmente); C) imagen del modelo 3D de la armadura caudal articulada de *Stegouros* (tomada de Soto-Acuña et al., 2021). Abreviaturas: od, osteodermo dorsal; ol, osteodermo lateral; ov, osteodermo ventral. Escalas= 10 cm (A-C).

Osículos. Los elementos dérmicos más representados son los osículos. Estos son pequeños osteodermos, de 2-5 mm y morfología irregular (algunos son más ovoides, otros más cuadrangulares, y hay un amplio abanico de formas intermedias). Estos elementos han sido descritos previamente en su anatomía (Salgado y Gasparini, 2006) e histología (de Ricqlès et al., 2001), no así en su distribución.

Estos están distribuidos por todo el esqueleto, aunque son muy escasos entre los elementos craneales, mandibulares y caudales distales. Los osículos asociados a las vértebras cervicales y dorsales, y a las costillas dorsales, se extienden agrupados formando mantos de un único o unos pocos osículos de espesor. Estos se ubican aproximadamente en posición de vida, externos a las vértebras e íntimamente asociados a la parte ventral de los osteodermos, y a la superficie externa de las costillas. Esta distribución generalizada contrasta con la propuesta de Gasparini et al. (1987) de que los osículos sólo se ubican en la porción central de las costillas. Una distribución similar, aunque con una extensión más continua, está presente en *Kunbarrasaurus* (Molnar, 2001). Sin embargo, a diferencia de este, no se distinguen claros patrones en forma de rosetas en *Antarctopelta*. También se han descrito osículos o pequeños osteodermos en varios euanquilosaurios (ej., *Edmontonia*, *Hylaeosaurus*, *Jinyunpelta*, *Polacanthus*, *Sauropelta*, *Scolosaurus*; Ostrom, 1970; Penkalski y Blows, 2013; Blows, 2015; Burns, 2015; Zheng et al., 2018), pero son mayores que los presentes en *Antarctopelta* y *Kunbarrasaurus* (Molnar, 2001).

Los osículos en *Antarctopelta* están asociados en gran cantidad también a elementos apendiculares (ej., metapodiales y falanges), sugiriendo una extensa cobertura también en los miembros, posiblemente mayor en los miembros anteriores. Este patrón de cobertura mayor en los miembros anteriores ha sido descrito previamente en los ejemplares de Ankylosauridae MPC 100/1305 (*Saichania* para Carpenter et al., 2011; cf. *Pinacosaurus* para Arbour y Currie, 2013b) y MPC-D 100/1359 (Park et al., 2021a). En el casi completo y articulado ejemplar holotipo de *Kunbarrasaurus* se han descrito mantos de osículos y escudos asociados al antebrazo y al tobillo, con lo que la cobertura de osteodermos cubriría ambos miembros (Molnar 2001; Leahey et al., 2015). En el Nodosauridae articulado *Borealopelta* hay osteodermos asociados a regiones distales tanto del miembro anterior como del posterior (Brown et al., 2017).

DISCUSIÓN

Revisión del holotipo de *Antarctopelta oliveroi* y nuevos materiales

Se realizó la revisión del holotipo de *Antarctopelta oliveroi*, de los materiales previamente publicados con redescrición en caso de ser necesario, y se prepararon y describieron nuevos materiales que permitieron ampliar la diagnosis de la especie. La revisión y reinterpretación de los materiales publicados en sucesivas visitas a la colección del MLP durante 2017-2019 arrojaron resultados con algunas coincidencias con los publicados posteriormente por Soto-Acuña et al. (2021). Independientemente de ello, los resultados propios fueron presentados aquí.

La reinterpretación de los materiales publicados por Salgado y Gasparini (2006), principalmente las osificaciones craneales reinterpretadas como osteodermos caudales, fueron los primeros elementos que sustentaron una nueva morfología de la cola en este anquilosaurio. Y ponía fin también a algunos de los caracteres problemáticos para el taxón, como la presencia de grandes caputegulae sobre el hueso escamoso y vértebras caudales distales muy deprimidas, similitudes con los Ankylosauridae y que soportaba una mixtura de plesiomorfías y caracteres derivados que a priori no permitían una precisa aproximación sistemática. Las nuevas interpretaciones no sólo soportan similitudes entre los taxones gondwánicos (*Antarctopelta* y *Kunbarrasaurus* en ese entonces; posteriormente también a *Stegouros*) sino que dieron sustento al clado de anquilosaurios gondwánicos Parankylosauria (Soto-Acuña et al., 2021).

Se han añadido al holotipo de *Antarctopelta oliveroi* la descripción de varios elementos novedosos, incluyendo elementos del techo craneano, de la región nasal, palatal y basicraneal, de la mandíbula, vértebras cervicales y dorsales parciales, sinsacro, vértebras caudales, coracoides, radio, ulna, ilion, fíbula, calcáneo, y una asignación más precisa de los elementos autopodiales integrados y de la cobertura de osteodermos. También se han reinterpretado algunos elementos respecto de la diagnosis original (Salgado y Gasparini, 2006). Por lo tanto, nuevas características diagnósticas pueden ser incorporadas, tales como la presencia de una ornamentación formada por crestas verticales en las superficies laterales del supraorbital y prefrontal, crestas longitudinales a ambos lados de los arcos neurales y sobre la superficie dorsal de las vértebras caudales distales, y procesos transversos deprimidos que nacen de la cara articular anterior y se extienden hasta la mitad anterior de los centros vertebrales distales.

Varios caracteres fueron removidos de la diagnosis original de *Antarctopelta oliveroi* (Salgado y Gasparini, 2006) debido a que los mismos tienen una distribución amplia o conservada entre los Ankylosauria (ej., centros vertebrales cervicales cortos anteroposteriormente). Merece un comentario la mención de seis morfotipos diferentes de osteodermos en la diagnosis original, la cual fue removida por dos motivos: por un lado, la reinterpretación de algunos elementos (ej., osteodermos previamente considerados como de la región sacra aquí se entienden como caudales distales) eliminó algunas de estas categorías; por otra parte, la morfología de los osteodermos en los anquilosaurios es muy variable en todo el grupo, dentro de cada familia e incluso dentro de un mismo individuo (ver Ford, 2000; Carpenter et al., 2011; Blows, 2015; Brown, 2017). En muchos casos, la morfología de los escudos cervicales, torácicos y caudales tienen gran superposición morfológica entre diferentes taxones, respectivamente (ej., placas caudales de *Sauropelta* y *Polacanthus*, o escudos torácicos de *Akainacephalus*, *Antarctopelta*, *Hungarosaurus*, *Kunbarrasaurus* y *Struthiosaurus*; Ostrom, 1970; Molnar, 2001; Pereda-Suberbiola y Galton, 2001; Blows, 2015; Wiersma e Irmis, 2018; ver también Ford, 2000). También son comunes las variaciones graduales a lo largo de una misma hilera de osteodermos, cuyas morfologías en ambos extremos son sumamente diferentes. Por lo tanto, carece de sentido definir estrictamente morfotipos, ni su utilización como diagnósticos de un taxón. Distinto es el caso de los osteodermos de morfología específica y únicamente encontrados en un taxón particular (ej., “esplacas” en los “polacantinos” o los escudos cervicales de *Shamosaurus*; Blows, 2015; Arbour y Currie, 2016), pero no es el caso de *Antarctopelta*.

Anatomía de los Parankylosauria

El recientemente definido grupo Parankylosauria, si bien hasta el momento es poco diverso específicamente, representa un clado novedoso con nuevas morfologías para los anquilosaurios, con caracteres particulares. El grupo incluye a las especies *Antarctopelta oliveroi*, *Kunbarrasaurus ieveri* (y posiblemente a *Minmi paravertebra*) y *Stegouros elengassen*. Recuperado como grupo hermano de los tradicionalmente conocidos anquilosaurios (hoy Euankylosauria), Parankylosauria muestra una serie de características plesiomórficas para Ankylosauria, compartiendo varias similitudes con los Nodosauridae más que con los Ankylosauridae. Por ejemplo, el techo craneal ornamentado por extensos surcos y rugosidades localizadas, y no por pequeños caputegulae y cuernos craneales recuerdan más a la condición en *Scelidosaurus* y los Nodosauridae. Estos también presentan un sistema de cámaras nasales de complejidad intermedia entre la condición en *Scelidosaurus* (al menos osteológicamente representa la condición plesiomórfica; Norman, 2020a) y los euanquilosaurios. Otros caracteres más similares a los presentes en *Scelidosaurus* y los

Euankylosauria basales incluyen la forma y disposición de los tubérculos basales del basioccipital-basiesfenoides (pares y bulbosos, no como una cresta transversal), un caputegulum mandibular que no se extiende anteriormente, aportes del coracoides y la escápula a la articulación glenoidea en proporciones comparables, sacro formado por cuatro vértebras y la similar configuración de los autopodios.

La morfología de los cuerpos vertebrales caudales recuerda más a la de los presentes en Ankylosauridae, donde los mismos son deprimidos en la mitad distal y desarrollan muchos tendones osificados, aunque también comparten con los Nodosauridae la presencia de procesos transversos muy desarrollados en las caudales distales. Esta combinación de caracteres, en conjunto con una armadura caudal conformada por osteodermos laterales y ventrales fuertemente fusionados en la mitad distal de la cola, son una de las características más distintivas del grupo. A su vez, los paranquilosaurios comparten varias características como un tamaño corporal relativamente pequeño, ausencia de caputegulae supraorbital elevado o de un borde marcado, presencia de un osteoderma nasal lateral, ausencia de vértebras sacrocaudales, elementos del esqueleto apendicular relativamente delgados y sin extremos muy expandidos (en estilopodio y zeugopodio). En los elementos articulados de la región cervicodorsal de *Kunbarrasaurus* y *Antarctopelta* no se conservan osteodermos muy altos o espinas.

Pese a ser tireóforos pequeños y más gráciles que los otros anquilosaurios, la presencia de prezigapófisis en forma de U, vértebras dorsales fusionadas en un sinsacro y a sus propias costillas, falanges cortas y anchas con ungueales en forma de pezuña y la retención de una extensa armadura, muestran una rigidización corporal y una limitación de movimiento persistente dentro de Ankylosauria. Estas características, complementadas con la morfología de la hilera dentaria, de los dientes, y del desgaste dentario, sugieren un rol ecológico relativamente similar a los Euankylosauria, sin una fuerte influencia del tamaño.

Pese a las similitudes dentro del grupo, hay claras variaciones en la robustez del esqueleto de los paranquilosaurios. *Antarctopelta* es la forma más robusta y *Stegouros* la más grácil, lo cual contrasta con características como el desarrollo del proceso olecranon, mucho menos desarrollado en *Antarctopelta*. Un gran prefrontal, visible en vista lateral, y los tubérculos basales no muy bulbosos ni separados en *Antarctopelta*, difieren de *Kunbarrasaurus* y se asemejan más a lo que ocurre en los Euankylosauria. El basicráneo de *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021) es más angosto que el de *Kunbarrasaurus* (Leahey et al., 2015), y seguramente también menor que el de *Antarctopelta*. Las falanges cortas y las ungueales de *Antarctopelta* y *Minmi* también difieren marcadamente de las de *Stegouros*, siendo más cortas en los primeros, y recordando a las de los Ankylosauridae. En este contexto, *Antarctopelta* muestra ser la forma de Parankylosauria que más recuerda a los Euankylosauria en contraposición a *Stegouros*.

Combinando anatomía e icnología

Como se menciona en el Capítulo 1, los icnogéneros tradicionalmente asociados a un productor anquilosauriano son *Tetrapodosaurus* y *Metatetrapous*. El primero, tradicionalmente asociado a productores de la familia Nodosauridae, muestra rastrilladas con huellas de manos digitígradas, pentadáctilas y mesaxónicas con los dígitos dispuestos en arco, borde manual posterior recto a cóncavo, largo de la mano de unos 2/3 el largo del pie, huellas de pies tetradáctilos, semiplantígradas, con meso a ectaxonía, y ligeramente más largos que anchos (Sternberg, 1932; McCrea et al., 2001; Capítulo 2 de esta tesis). Por otra parte, *Metatetrapous* ha sido asignado a Ankylosauria sin mayores detalles. Este icnogénero se caracteriza la presencia de impresiones manuales digitígradas y tetradáctilas y con dígitos

en arco, meso a entaxónica y ancha, impresiones pedales tetradáctilas semiplantígradas, y con el dígito I dirigido medialmente y el resto hacia anterior relativamente simétricos (Hornung y Reich, 2014). A diferencia de *Tetrapodosaurus*, *Metatetrapous* presenta una fuerte heteropodia dimensional, con una impresión manual mucho más reducida que la impresión del pie.

En cuanto a la anatomía anquilosauriana de los autopodios, la misma es pobremente conocida para el grupo en general, y los pocos casos bien conocidos corresponden a euanquilosaurios (McCrea et al., 2001; Currie et al., 2011; Senter, 2011; Sissons, 2011; Zheng et al., 2018). La anatomía manual de los Parankylosauria es parcialmente conocida y más o menos similar en *Antarctopelta*, *Minmi* y *Stegouros* (Molnar, 1980; Soto-Acuña et al., 2021). Esta consta de los metacarpianos I-IV bien desarrollados y portadores de falanges, y un metacarpiano V reducido y cuya articulación con falanges es desconocida. Esta configuración sugiere una mano con cuatro dígitos, o cinco con uno poco desarrollado. Si bien no se conoce el número exacto de falanges, el tamaño relativo de los metacarpianos y las falanges conservadas sugieren una mano meso a entaxónica.

La anatomía pedal de *Antarctopelta* y *Stegouros* es más completa y refleja los siguientes caracteres en común: los elementos autopodiales pedales tienen aproximadamente el doble de tamaño que los manuales, los metatarsianos tienen aproximadamente el doble de la longitud y ancho proximal que los metacarpianos, y dimensiones similares a estas se aprecian en las falanges; el número de dígitos pedales es de 4. Pero también presentan algunas diferencias. En *Antarctopelta*, las falanges no ungueales pedales son mucho más cortas que lo que en general ocurre en *Stegouros*. El patrón general del pie de *Stegouros* recuerda más al de *Scelidosaurus* (Norman, 2020b), donde hay un gran desarrollo de los dígitos II-IV, con reducción del dígito I y ausencia de falanges articulando con el metatarsiano V. Por lo tanto, es de esperar que las huellas producidas por estos taxones muestren tres dedos muy desarrollados y un primer dígito más corto, como ha sido propuesto por Gierliński (1999) para las huellas pedales de *Moyenisauripus*, *Anomoepus* y *Shenmuichnus*, comúnmente asignadas a ornitisquios (Xing et al., 2016). Sin embargo, el patrón en *Antarctopelta* es diferente. Si bien no se conoce la longitud relativa de los metatarsianos, lo cual dificulta su contrastación con huellas, el mismo presenta los metatarsianos I-IV de dimensiones comparables y portadores de falanges, lo que arrojaría una huella tetradáctila (el metatarsiano V es muy similar al de *Stegouros*, reducido y no porta falanges). Las falanges en *Antarctopelta* son diferentes de las de *Stegouros*, sugiriendo un pie más corto y simétrico.

Como se menciona más arriba, las manos de los Parankylosauria portarían cuatro dígitos y serían mucho menores que los pies (alrededor de la mitad en ancho y longitud), con lo que es posible descartar a *Tetrapodosaurus* como producido por ejemplares de este clado. La diagnosis de *Metatetrapous* a grandes rasgos se acopla mejor a la anatomía descrita para *Antarctopelta* y *Stegouros*, si bien el tamaño relativo de los dígitos en este último es mayor.

Metatetrapous fue recientemente descripto para el Jurásico Superior de Brasil (Francischini et al., 2018) y se mantuvo una asignación anquilosauriana pese a no conocerse restos osteológicos en el Jurásico de Sudamérica que respalden esa asignación. Actualmente, el reconocimiento de los paranquilosaurios como grupo de distribución gondwánica y con un posible origen jurásico (ver Capítulo 7 de esta tesis), y el entendimiento de su morfología autopodial, permiten soportar la identificación de *Metatetrapous* como un anquilosaurio, y más específicamente, un paranquilosaurio. Si así fuese, el biocrón de los paranquilosaurios se remontaría al menos hasta el Jurásico Tardío de Sudamérica. Esta idea

ya ha sido propuesta también por Gasparini et al., 1987 y Agnolín et al., 2010 basándose en los anquilosaurios de Australia y haciendo referencia a un clado gondwánico de origen Jurásico, hoy representado por los Parankylosauria. Por otra parte, el único otro registro global de *Metatetrapous* es su icnotipo, que proviene del Berriasiano de Alemania, no de una región gondwánica. Esto podría estar mostrando una migración del grupo hacia Europa posterior a su origen en Gondwana a través de una región muy conectada geográficamente, como lo fue el norte de Sudamérica y África con Europa durante el Jurásico-Cretácico Inferior (ver Ezcurra y Agnolín, 2012; Francischini et al., 2018; ver también Capítulo 7 de esta tesis).

CAPÍTULO 7

FILOGENIA Y BIOGEOGRAFÍA DE LOS THYREOPHORA SUDAMERICANOS

Parte de los resultados de este capítulo fueron publicados por el tesista (ver Riguetti et al., 2022a,b).

INTRODUCCIÓN

La sistemática filogenética es una herramienta que permite conocer los agrupamientos y relaciones de parentesco entre los taxones a estudiar. Esta metodología utiliza el criterio de parsimonia (menor número de transformaciones) para buscar las topologías que reflejan la historia evolutiva de los grupos a partir de su ancestralidad común (Hennig, 1965; de Queiroz y Gauthier, 1990). Los trabajos pioneros fueron realizados por Hennig a mediados del siglo XX, y no fue hasta la década de 1980 que se estableció definitivamente su uso en la paleontología de vertebrados, más específicamente de dinosaurios (Benton, 2004). Actualmente es una herramienta fundamental en el estudio de la sistemática y evolución de los grupos.

La taxonomía y sistemática de los tireóforos tiene una extensa discusión, desde los orígenes del descubrimiento de los primeros materiales (un resumen detallado de las variaciones en los agrupamientos de tireóforos es presentada por Coombs, 1971). Entre los primeros tireóforos conocidos se encuentran, en orden de descubrimiento, el anquilosaurio *Hylaeosaurus*, el tireóforo basal *Scelidosaurus*, el anquilosaurio *Polacanthus* y los estegosaurios "*Omosaurus*" (= *Dacentrurus*) y *Stegosaurus*, entre otros menos representativos (Mantell, 1832; Owen, 1859; Anónimo, 1865; Owen 1875; Marsh 1877). Entre 1870 y 1902, Marsh incluyó a los estegosaurios en la familia Stegosauridae y a los anquilosaurios más *Scelidosaurus* en la familia Scelidosauridae. En 1889, el mismo Marsh incorporó ambas familias dentro de Stegosauria, junto con varios nuevos tireóforos, sobre la base de que todos poseen armadura dérmica, eran animales cuadrúpedos y presentaban dientes similares. Curiosamente, incluyó al anquilosaurio *Nodosaurus* en la familia Nodosauridae pero dentro de Ceratopsia, debido a la presunta presencia de armadura similar entre este género y los ceratopsios de la época (Marsh, 1890). Posteriormente, el mismo Marsh (1895) reordenó los grupos y subdividió a Stegosauria en Stegosauridae (*Stegosaurus* + anquilosaurios norteamericanos), Scelidosauridae (*Scelidosaurus* + anquilosaurios europeos) y Nodosauridae (*Nodosaurus*), y *Struthiosaurus* fue movido a Ceratopsia. Posteriormente, Nopcsa (1901) creó Acanthopholididae para los anquilosaurios europeos, dejando así solo a *Scelidosaurus* en su familia nominal, y Brown (1908) crea la familia Ankylosauridae e incluye dentro a *Ankylosaurus*, "*Stereocephalus*" (= *Euoplocephalus*) y "*Palaeoscincus*" (= *Edmontonia*) (y *Troodon*), aunque la familia seguía perteneciendo a Stegosauria.

A partir de aquí, las familias se mantuvieron más o menos estables en el tiempo, aunque intercambiando taxones entre ellas según las diferentes interpretaciones de los autores, e incluídas en grupos suprafamiliares variables (ej. Orthopoda según von Huene 1909, o Stegosauria según Gilmore, 1914; ver detalles en Coombs, 1971). Con el descubrimiento de *Kentrosaurus*, Hennig (1915) establece las bases de la familia Stegosauridae que perduraría hasta hoy. Paralelamente, y tras varios rearrreglos, Nopcsa (1918) creó el grupo Thyreophora para los ornitisquios cuadrúpedos, y volvió a modificar las familias, quedando Stegosauridae (*Scelidosaurus*, los estegosaurios y algunos anquilosaurios) y Acanthopholididae (el resto de los anquilosaurios, con *Nodosaurus* dentro, cuya asociación con Ceratopsia sería ya eliminada definitivamente).

En 1927, Romer le dió la misma jerarquía a las categorías Stegosauria y Ankylosauria, algo que sería más aceptado por científicas/os de Norteamérica, pero no así en Europa. En 1929 crea la subfamilia Panoplosaurinae, dentro de la familia Nodosauridae, la cual se incluía dentro de Thyreophora junto con Stegosauridae, Ceratopsidae y Psittacosauridae. En esta clasificación, Nopcsa incluye dentro de Nodosaurinae al primer anquilosaurio sudamericano, propuesto por von Huene (1929), *Loricosaurus* (cuyos materiales fueron luego reinterpretados como osteodermos de Titanosauria; Salgado, 2003). Gilmore (1930, 1933) modifica las familias de Nopcsa, y recupera por primera vez una clasificación de Ankylosauria similar a la actual. Posteriormente, von Huene (1948) incluye dentro de Thyreophora las familias Stegosauridae (estegosaurios) y Apraudentalia (anquilosaurios), separando a los ceratopsios, y agrupando los tireóforos de la forma que se utiliza hasta nuestros días. En palabras de Coombs (1971), “Si alguna palabra puede describir esto, es caótico” (traducción del tesista). En ese trabajo, el autor realiza una revisión histórica de la taxonomía y sistemática de los anquilosaurios, y termina de organizar Ankylosauria en las dos grandes familias que utilizamos hasta el día de hoy, Ankylosauridae y Nodosauridae (esta última homóloga al Panoplosaurinae de Nopcsa).

Los primeros análisis filogenéticos bajo una metodología cladística en ornitisquios fueron realizados por Norman (1984) y Sereno (1984, 1986), ambos recuperando al grupo Thyreophora, y que a su vez incluye dos grandes grupos, uno con anquilosaurios y otro con estegosaurios (Stegosauridae+Ankylosauroidea y Stegosauria+Ankylosauria, respectivamente). Posteriormente, Sereno (1998) estableció las definiciones de grupos filogenéticos (de tipo nodo o troncal) para Dinosauria y sus clados internos, aportando estabilidad a los grupos pese a las variaciones en los taxones que los componen. Finalmente, tras sucesivos trabajos durante las décadas de 1990 y 2000 donde se presentaron descripciones de nuevas especies acompañadas de análisis filogenéticos incompletos (en algunos casos con asignación a priori de taxones en grupos o con terminales supragenéricas), Thompson et al. (2012) y su posterior modificación por Arbour y Currie (2016) realizaron los análisis filogenéticos más completos para Ankylosauria. Estos trabajos recuperan Ankylosauria subdividida en las familias Ankylosauridae y Nodosauridae. Ankylosauridae se divide en las subfamilias Shamosaurinae y Ankylosaurinae, esta última incluyendo los taxones más derivados del grupo dentro de la tribu Ankylosaurini (Arbour y Currie, 2016). Las relaciones internas de los Nodosauridae son un poco más problemáticas, si bien se diferencian claramente los taxones basales previamente incorporados en “Polacanthidae”/“Polacanthinae” (sensu Kirkland, 1998) de los más derivados o Nodosaurinae sensu Madzia et al. (2021). Algunos trabajos recientes comienzan a recuperar subfamilias cada vez mejor definidas como Panoplosaurinae o Struthiosaurinae (Arbour et al., 2016; Yang et al., 2017) (Panoplosaurini y Struthiosaurini sensu Madzia et al., 2021). Finalmente, el reciente descubrimiento del anquilosaurio *Stegouros* de Chile aportó a la resolución de dos grandes grupos dentro de Ankylosauria, y que hacía tiempo era sugerido por la problemática posición del taxón basal *Kunbarrasaurus* (ex *Minmi* sp.; Leahey et al., 2015), Parankylosauria y Euankylosauria (este último incluyendo los tradicionales Ankylosauridae y Nodosauridae; Soto-Acuña et al., 2021).

Retomando la sistemática de los estegosaurios, los primeros restos de estegosaurios fueron encontrados a mediados-fines del siglo XIX, y el primer ordenamiento de la familia Stegosauridae se alcanzó con los trabajos de Hennig a comienzos del siglo 20 (ej. Hennig, 1915). Sin embargo, no fue hasta el descubrimiento de estegosaurios asiáticos, como *Wuerhosaurus* (Dong, 1973), *Tuojiangosaurus* (Dong et al., 1977) y *Huayangosaurus* (Dong et al., 1982), que comenzó a reconocerse un Stegosauria más diverso. Con la revisión de

Huayangosaurus de Sereno y Dong (1992), se establecieron las dos familias de estegosaurios que se reconocen actualmente, Huayangosauridae y Stegosauridae, en el primer análisis filogenético realizado para el grupo. Al igual que con los anquilosaurios, luego de varios trabajos durante las décadas de 1990 y 2000 que realizaron análisis filogenéticos incompletos ó con terminales supragenéricas (ver resumen en Maidment et al., 2006), los trabajos de Maidment et al. (2006, 2008) revisaron la taxonomía y sistemática de Stegosauria, y definieron las relaciones internas de cada familia. Huayangosauridae es una familia muy poco diversa que incluye usualmente a *Huayangosaurus* y *Chungkingosaurus* (ej., Maidment et al., 2020). Stegosauridae, mutuamente excluyente con Huayangosauridae, incluye las subfamilias Dacentrurinae y Stegosaurinae (Maidment et al., 2008; Costa y Mateus, 2019; Maidment et al., 2020).

Los tireóforos basales incluyen unas pocas formas como *Scutellosaurus* (Colbert, 1981), *Emausaurus* (Haubold, 1990) y *Scelidosaurus* (Owen, 1861, 1863), este último incorporado en la familia Scelidosauridae desde el comienzo del estudio de la sistemática de los tireóforos (ver más arriba). Sin embargo, desde el ordenamiento de la mayoría de los tireóforos en Stegosauria y Ankylosauria (=Eurypoda), *Scelidosaurus* se ha recuperado como un tireóforo por fuera de estos grandes grupos. *Scutellosaurus*, por su parte, fue primeramente incorporado en la familia Fabrosauridae dentro de Ornithopoda (Colbert, 1981). Posteriormente, y desde los primeros análisis filogenéticos en ornitisquios, ambos taxones se recuperaron como grupos hermanos sucesivos por fuera de Eurypoda, con *Scelidosaurus* como el más emparentado a estos (Sereno, 1986; Haubold, 1990). Algunas grandes revisiones de ornitisquios más recientes, como la de Butler et al. (2008a), no solo mantienen estos taxones como hermanos sucesivos de los Eurypoda, sino que incluyen a *Lesothosaurus* como un tireóforo. Si bien el consenso actual soporta a *Scelidosaurus* como el taxón hermano de Eurypoda (Stegosauria+Ankylosauria sensu Sereno, 1986), para algunos autores la relación es más cercana a Ankylosauria y lo consideran un Anquilosauromorpha (ej., Carpenter et al., 2001; Norman, 2021).

Los materiales de tireóforos colectados en continentes gondwánicos rara vez son lo suficientemente completos, y pocas veces han sido incluídos en análisis filogenéticos (ver Pereda-Suberbiola et al., 2015). *Isaberrysaura*, *Kentrosaurus*, *Paranthodon* y *Adratiklit* son los únicos estegosaurios que se incluyen en los análisis. Por el lado de los anquilosaurios, *Antarctopelta*, *Minmi*, *Kunbarrasaurus* (=Minmi sp. de Molnar, 1996), el ejemplar de Salitral Moreno o *Patagopelta* (Riguetti et al., 2022b; Capítulo 5 de esta tesis), y *Stegouros* (Soto-Acuña et al., 2021). A estos taxones se suma el tireóforo recientemente descubierto *Jakapil* (ver Capítulo 4 de esta tesis). Con la excepción de *Kentrosaurus* y *Kunbarrasaurus*, el resto de los taxones son muy incompletos, o ambiguos en sus caracteres (ej., *Antarctopelta*; ver Salgado y Gasparini, 2006; Arbour y Currie, 2016; Capítulo 6 de esta tesis) y problemáticos en los análisis. De todas maneras, algunos taxones como *Isaberrysaura*, *Adratiklit*, *Minmi* o *Patagopelta*, han contribuido o bien a la resolución de la filogenia de los grupos y la polaridad de los caracteres (*Minmi* sp.=*Kunbarrasaurus* siempre recuperado como un taxón basal; ver Arbour y Currie, 2016), o bien al soporte de hipótesis biogeográficas para el grupo (hipótesis de un clado gondwánico de origen Jurásico sustentada por *Minmi*, *Kunbarrasaurus* o *Isaberrysaura*, vs hipótesis de migraciones desde el hemisferio norte sustentadas en *Kentrosaurus* y *Patagopelta*; ver Coria y Salgado, 2001; Arbour y Currie, 2016; Riguetti, 2017a,b).

El primer análisis filogenético que incluyó a *Antarctopelta* y *Patagopelta* es el de Arbour y Currie (2016; "Argentinian ankylosaur" o "Salitral Moreno ankylosaur"). Allí, ambos se recuperan como Nodosauridae, pero el clado presenta una pobre resolución y ambas

terminales dentro de una gran politomía. Arbour y Currie (2016) no consideran la validez de *Antarctopelta* como taxón ya que interpretan las vértebras caudales como elementos diagnósticos de otros grupos: la caudal proximal como una pigal de mosasaurio, y las caudales distales como cervicales de plesiosaurio. Posteriormente, estos elementos fueron re-analizados y sustentados en su asignación original como pertenecientes al anquilosaurio (Rozadilla et al., 2019; Capítulo 6 de esta tesis), e incluídos nuevamente en los análisis más recientes (Soto-Acuña et al., 2021; este capítulo). Por otra parte, la posición filogenética del material argentino fue resuelta dentro de los Panoplosaurinae en el análisis de Arbour et al. (2016) y los trabajos sucesivos sobre el mismo conjunto de datos (ej. Zheng et al., 2018; Soto-Acuña et al., 2021).

En el presente capítulo se presenta un análisis filogenético lo más inclusivo posible de los materiales más completos estudiados en esta tesis (ver Capítulos 4, 5 y 6), buscando testear las respectivas posiciones filogenéticas y tratando de poner en contexto evolutivo y paleobiogeográfico los materiales de tireóforos más representativos de Sudamérica y Antártida.

En este capítulo se buscará cumplir con los objetivos específicos:

- *Objetivo específico 4:* establecer relaciones de parentesco entre los taxones de Thyreophora de Gondwana mediante un análisis cladístico lo más inclusivo posible.
- *Objetivo específico 5:* contrastar resultados filogenéticos con las evidencias paleogeográficas utilizando metodologías filogenéticas de análisis biogeográficos.

Hipótesis: en este capítulo se busca testear las hipótesis:

H4: Los tireóforos del Cretácico Superior sudamericano y antártico constituyen un clado monofilético dentro de Nodosauridae.

H5: Los anquilosaurios del Cretácico Superior sudamericano y antártico pertenecen a linajes laurásicos que migraron al hemisferio sur en el Campaniano-Maastrichtiano (Coria y Salgado, 2001).

MATERIALES Y MÉTODOS

La búsqueda de resultados en este capítulo se abordará desde dos aspectos. Por una parte, se buscará testear la posición filogenética del taxón *Jakapil kaniukura* (ver descripción en el Capítulo 4 de esta tesis) y la ubicación del mismo dentro de Thyreophora utilizando diferentes conjuntos de datos (Análisis 1). Por otra parte, mediante un análisis filogenético se testearán las hipótesis de monofilia y se analizará la paleobiogeografía de las terminales en estudio en el contexto general de Thyreophora (Análisis 2).

Matrices de datos

- 1) *Análisis 1 - Jakapil* como Thyreophora: se buscará testear la pertenencia de *Jakapil* al clado Thyreophora mediante el uso de la matriz de datos de Han et al. (2017; con las modificaciones incorporadas por Soto-Acuña et al., 2021; de aquí en adelante notada como Soto-Acuña et al., 2021*Han et al., 2017), donde se estudia la sistemática de

Ornithischia. Esta matriz no solo es la más actualizada que se utiliza para el clado, sino que además presenta un muestreo amplio y acorde con los objetivos de este capítulo, con diversos taxones basales de varios grupos (ver también Raven y Maidment, 2018). Es importante la presencia de muchos ceratopsios basales para contrastar las características de *Jakapil* también presentes en algunos de estos. Se utilizarán también las matrices de Wiersma e Irmis (2018) y Norman (2021) como conjuntos de datos complementarios para testear la ubicación de *Jakapil* dentro de Thyreophora, y considerando la posición alternativa de *Scelidosaurus* dentro de Ankylosauria. Estos resultados, a su vez, se contrastarán con los del Análisis 2 para analizar la posición filogenética de *Jakapil* en el contexto de los tireóforos de Sudamérica. No se incluyen aquí a *Antarctopelta* ni a *Patagopelta* porque el muestreo de tireóforos en las tres matrices no son lo suficientemente amplios como para conocer sus relaciones de parentesco dentro de Ankylosauria. Las matrices fueron editadas con el software Mesquite (versión 3.2; Maddison y Maddison, 2019) y el bloc de notas de Windows. En cada una se incluyó y codificó a *Jakapil* siguiendo la descripción realizada en su respectivo capítulo de esta tesis. Teniendo en cuenta el estadio subadulto del ejemplar holotipo de *Jakapil*, no se codificaron algunos caracteres bajo posible influencia ontogenética (ver análisis de “*Caracteres Ontogenéticos y codificación en Jakapil*” más abajo).

- Matriz de Soto-Acuña et al. (2021*Han et al., 2017): contiene 75 terminales y 383 caracteres morfológicos (adjunta en el Apéndice; ver lista de caracteres en Han et al., 2018 y Soto-Acuña et al., 2021). *Marasuchus* se fijó como el grupo (más) externo. No se utilizó pesado de caracteres en ningún caso. Los caracteres 2, 23, 31, 39, 125, 163, 196, 203, 204, 222, 227, 238, 243, 247, 268, 292, 296, 302, 306, 320 y 361 son aditivos, siguiendo el criterio de la publicación original. El carácter 269 (fusión del coracoides y escápula, ausente/presente), probablemente bajo control ontogenético (ver Burns, 2015; Maidment et al., 2015), no fue codificado en *Jakapil* (estado: “?”).
- Matriz de Norman (2021): contiene 19 terminales y 115 caracteres morfológicos (adjunta en el Apéndice; ver lista de caracteres en Norman, 2021). *Silesaurus* se fijó como el grupo (más) externo. No se utilizó pesado de caracteres y ninguno fue tratado como aditivo, siguiendo el criterio de la publicación original. El carácter 35 (fusión de basiesfenoides y basipterigoides, ausente/presente), probablemente bajo control ontogenético (ver Norman, 2020a), no fue codificado en *Jakapil* (estado: “?”).
- Matriz de Wiersma e Irmis (2018): presenta 36 terminales y 293 caracteres morfológicos (se adjunta en el Apéndice; ver lista de caracteres en Wiersma y Irmis, 2018). No se utilizó pesado de caracteres. Los caracteres 1, 2, 3, 7, 10, 13, 16, 18, 23, 25, 30, 36, 38, 48, 49, 54, 64, 87, 98, 101, 103, 104, 105, 140, 141, 143, 145, 148, 149, 156, 162, 165, 174, 177, 194, 201, 205, 209, 217, 229, 231, 232, 236, 237, 238, 260, 268, y 279 son aditivos, siguiendo el criterio de la publicación original. Los caracteres 74 (fusión de basiesfenoides y basipterigoides, ausente/presente), 172 (fusión del coracoides y escápula, ausente/presente), y 228 (hoyuelos o “pitting” sobre la armadura dérmica), probablemente bajo control ontogenético (ver Galton, 1982a,b; Hayashi et al., 2009; Norman, 2020a), fueron codificados como dato faltante para *Jakapil*.

- 2) Análisis 2 - Monofilia de los Thyreophora estudiados en esta tesis: se buscará estudiar las relaciones de parentesco de *Antarctopelta*, *Jakapil* y *Patagopelta* dentro de Thyreophora, y testear la pertenencia a un mismo clado. Para ello se utilizará la matriz de datos de Arbour et al. (2016) con las modificaciones incorporadas por Soto-Acuña et al. (2021; a partir de ahora notada como Soto-Acuña et al., 2021*Arbour et al., 2016). Este conjunto de datos son los más completos y actualizados para el estudio de la sistemática de los Ankylosauria. La matriz fue editada con el software Mesquite (versión 3.2; Maddison y Maddison, 2019) y el bloc de notas de Windows.
- Matriz de Soto-Acuña et al. (2021*Arbour et al., 2016): incluye 66 terminales y 190 caracteres morfológicos. *Lesothosaurus* fue fijado como el grupo (más) externo. Ningún carácter fue pesado ni tratado como aditivo, siguiendo el criterio de la publicación original. Se incluyeron como terminales a *Jakapil* y *Patagopelta*, y se recodificó a *Antarctopelta* (todos codificados siguiendo las descripciones en sus respectivos capítulos en esta tesis). Sobre este conjunto de datos se realiza la propuesta de un nuevo carácter, cuya metodología empleada se desarrolla a continuación.

Análisis de diversidad y propuesta de nuevo carácter

Con el objeto de refinar la topología de los Nodosauridae, clado en el que han sido recuperados tanto *Antarctopelta* como *Patagopelta*, se propone la inclusión de nuevos caracteres. Teniendo en cuenta los materiales disponibles de estos taxones, se analizó la diversidad de estos elementos presentes en los taxones más representativos de Ankylosauria utilizando la información disponible en la literatura, y las fotografías cedidas por colegas y disponibles en las páginas de internet de varios museos. Con toda la información recabada, se confeccionó un listado de potenciales caracteres (ver Apéndice, “*Listado de taxones y bibliografía utilizada*” y “*Listado de caracteres analizados*”). Los mismos se sometieron a una serie de análisis filogenéticos preliminares para testear su viabilidad y la mayoría arrojó una resolución aún peor que la original. El único carácter nuevo viable e incluido en la matriz es:

Carácter nuevo. *Relación de longitudes coracoides/escápula: longitud del coracoides menor a la mitad de la longitud de la escápula (0), igual o mayor a la mitad (1).*

Este carácter fue modificado de Carpenter et al. (2008), utilizado en la diagnosis de *Peloroplites cedrimontanus*, pero que definió utilizando relaciones de tercios: “Coracoid:scapula proportions about 2:3, similar to *Animantarx*, *Edmontonia*, unlike 1:3 in *Sauropelta*”. Sin embargo, debido a la falta de mediciones en varios taxones, se prefiere la relación de mitades ya que es más fácil de identificar y codificar cualitativamente. La codificación se realizó con la información disponible en la literatura. El carácter se incluyó en la última posición en la matriz. La codificación final para cada terminal es: *Lesothosaurus*, 0; *Scelidosaurus*, 0; *Huayangosaurus*, 0; *Animantarx*, 1; *Ankylosaurus*, 0; *Crichtonpelta*, 0; *Edmontonia rugosidens* y *longiceps*, 1; *Euoplocephalus*, 0; *Hungarosaurus*, 0; *Liaoningosaurus*, 0; *Panoplosaurus*, 1; *Peloroplites*, 1; *Pinacosaurus*, 0; *Gastonia*, 0; *Sauropelta*, 0; *Scolosaurus*, 0; *Shamosaurus*, 0; *Struthiosaurus austriacus*, 0; *Talarurus*, 0; el resto se codificaron como “?”.

El resto de los caracteres potenciales fueron rechazados ya que presentaron diferentes dificultades, o bien para su codificación (descripciones pobres, falta de

mediciones o malas figuras), o bien que su inclusión arrojó topologías muy poco resueltas o fuertemente contradictorias con los consensos establecidos sobre los grupos de nodosáuridos. Por ser preliminares y no concluyentes, estos análisis no se consideran en la presente tesis, pero serán considerados en análisis futuros mediante testeo en primera mano.

Caracteres ontogenéticos y codificación en *Jakapil*

El ejemplar holotipo de *Jakapil kaniukura* es un subadulto (ver Capítulo 4 de esta tesis), y por lo tanto las características bajo una fuerte impronta de variación ontogenética no fueron codificadas en las matrices. Para ello se realizó previamente una revisión de las propuestas de caracteres con variación ontogenética en la literatura, tanto para estegosaurios, anquilosaurios y tireóforos basales, con el objeto de tener un muestreo más completo y analizar variaciones.

Para los estegosaurios se colectó información de los trabajos de Galton (1982a,b; estudio de ejemplares juveniles, subadultos y adultos de *Stegosaurus* y *Kentrosaurus*), Sereno y Dong (1992), Galton y Upchurch (2004) y Maidment et al. (2008, 2015). Los caracteres con variación ontogenética incluyen: tamaño de la fenestra mandibular (mayor en juveniles), fusión de elementos vertebrales (fusión del proceso odontoideo al axis, fusión de los arcos neurales a los cuerpos vertebrales, fusión de costillas sacras a las vértebras y al ilion, y el consecuente tamaño de las fenestras intercostales, fusión de vértebras dorsales al sacro), fusión del escapulocoracoides en algunos ejemplares, tamaño de los forámenes coracoides y obturador (muy reducidos o ausentes en adultos), robustez y expansión distal de la hoja escapular (más delgada y elongada en juveniles, con menor expansión distal), ángulo del acromion respecto de la hoja escapular (mayor en juveniles; aunque también hay variación taxonómica), textura de las superficies articulares (lisa en juveniles), desarrollo de estructuras de inserción o articulares (cresta tríceps y supinador, surco intercondilar posterior del húmero, proceso olécranon, cabeza del fémur, más desarrolladas en adultos), fusión de carpianos (en adultos), robustez de metapodiales (mayor en adultos), ancho de falanges ungueales (más anchas proximalmente en adultos), forma del proceso prepúbico (más expandido y lateralmente comprimido en adultos), trocánter menor (fusionado al mayor en adultos), cuarto trocánter (visible en adultos), extremos distales de tibia y fíbula respecto de astrágalo y calcáneo (fusionados en adultos) y la cresta proximal en la fíbula (desarrollada en adultos). Algunos caracteres son discutidos en cuanto a su variación ontogenética, intraespecífica o taxonómica, como la presencia de osículos gulares en *Stegosaurus* y el tamaño de las espinas dérmicas caudales (Maidment et al., 2015; Galton, 2016). Hayashi et al. (2012) muestran que en ejemplares adultos de *Stegosaurus* y *Hesperosaurus* las espinas caudales desarrollan un gran canal central de extensión apico-basal rodeado por una corteza ósea gruesa.

En los tireóforos basales no hay muchos estudios relativos a caracteres ontogenéticos. La reciente revisión de varios ejemplares en diferentes estadios ontogenéticos de *Scelidosaurus* realizada por Norman (2020a,b,c) menciona los siguientes caracteres (complementado con comentarios realizados por Baron et al., 2017 para *Lesothosaurus* y Breeden et al., 2021 para *Scutellosaurus*): cantidad de forámenes expuestos en los huesos (más abundante en juveniles), rugosidad o exostosis del hueso angular (ausente o con textura lisa en juveniles), estado de la sutura neurocentral (aún visible en subadultos), centros de vértebras dorsales (más alargados en juveniles), costillas dorsales con sitios de unión de placas intercostales y placas intercostales calcificadas (ausentes en juveniles), superficie

proximal del húmero (mayormente redondeada en juveniles, con tubérculos medial y lateral desarrollados en adultos), robustez de la escápula (más grácil y alargada en juveniles), orientación del proceso preacetabular del ilion (alargado y curvado lateralmente en adultos) y la hoja ilíaca (lateralizada en adultos), trocánter menor (distalmente en forma de cresta y rotada medialmente en adultos), cuarto trocánter (delgado y proximalmente ubicado en juveniles, robusto y subcentral en adultos) y superficie anterior y distal del fémur (plana en juveniles, con muesca intercondilar en adultos). La cresta y foramen surangular, el proceso olécranon de la ulna poco desarrollado y la presencia de tendones osificados no están influenciados por la ontogenia, ya que aparecen en juveniles y adultos.

Las variaciones ontogenéticas en anquilosaurios fueron estudiadas principalmente por Coombs (1986; a partir de los trabajos de Galton 1982a,b en estegosaurios), Burns et al., (2011, 2015) con el estudio de varios ejemplares de *Pinacosaurus* juveniles, y se añaden caracteres de Pereda-Suberbiola y Barrett (1999), Arbour y Currie (2016), Jacobs et al. (1994), Blows y Honeysett (2014), Maryńska (1977), Hill et al. (2003), Stanford et al. (2011) y Thompson et al. (2012). Se destacan: número de dientes en la hilera dentaria (menor en algunos juveniles; común en Ornithischia; Raven y Maidment, 2018), dentículos de las coronas dentarias (mayor número en adultos), contactos entre huesos craneales (ej., cuadrado-escamoso no fusionados en juveniles; otros como el pterigoides-basiesfenoides varían taxonómicamente), órbita ocular (mayor en juveniles), ornamentación craneal (suturas visibles en juveniles con presencia de rugosidades locales; fusión de cuernos cuadradoyugal y escamoso en adultos; decrecimiento del cuerno cuadradoyugal relativo a la longitud craneal en *Euoplocephalus*), osteodermo mandibular (ausente en juveniles, presente y fusionado en adultos), fusiones en elementos vertebrales (entre cuerpos vertebrales y arcos neurales, entre sucesivos cuerpos vertebrales, y entre costillas sacras, vértebras e ilion, ausente en juveniles), escapulocoracoides y arcos hemales (fusionados en adultos, aunque también hay variaciones taxonómicas), textura de superficies articulares (lisas en juveniles), proceso olécranon (muy desarrollado y agudo en adultos), extremos de huesos largos (no calcificados en ejemplares muy juveniles), cabeza femoral (menos marcada en juveniles), extremos distales de tibia y fíbula, astrágalo y calcáneo (fusionados a sus respectivas contrapartes proximodistales en adultos), morfología de las ungueales (más angostas y alargadas en juveniles) y osteodermos postcervicales (ausentes en juveniles).

También se ha estudiado la alometría durante el desarrollo de algunas características. Burns et al. (2015) analizaron las variaciones alométricas con el crecimiento en *Pinacosaurus* y recuperaron alometrías positivas en el miembro anterior, principalmente en el extremo distal del húmero y radio, y el extremo proximal de la ulna, que explican el desarrollo de un miembro relativamente robusto ya desde estadíos juveniles. De manera similar, Stanford et al. (2011) observaron en *Propanoplosaurus* que las alometrías relativas al tamaño del cráneo y la longitud de los miembros anteriores escalan de forma negativa a lo largo del desarrollo. En contraposición, estos autores también ven que los elementos craneales o caputegulae de la región frontoparietal crecen en todas direcciones (en detrimento de los elementos del hocico) a lo largo del desarrollo en algunos nodosáuridos. Jacobs et al. (1994) observaron una reducción en la relación largo húmero/fémur entre un ejemplar juvenil de Nodosauridae (93 %) y algunos nodosáuridos adultos (ej., *Sauropelta* 72-77 %).

Algunos caracteres son discutidos en cuanto a si su variación es ontogenética, intraespecífica o taxonómica, como ser la expansión relativa de las caras articulares de los cuerpos vertebrales (Coombs, 1986; Pereda-Suberbiola y Barrett, 1999; Arbour y Currie, 2016), la morfología de las diapófisis, del isquion (comprimida y en forma de espada en un ejemplar de Ankylosaurini juvenil), el número de sacrocaudales, la extensión distal de la

cresta deltopectoral y el cóndilo radial del húmero en Ankylosaurini, o los cambios en la ornamentación craneal y de los anillos cervicales en *Euoplocephalus* (Arbour y Currie, 2013a). En un caso problemático y único entre los tireóforos, los caracteres relacionados a la falta de fusión de elementos vertebrales o de las cinturas, complementados con caracteres como el proceso olécranon moderadamente desarrollado han sido utilizados por Xu et al. (2001) y Ji (2016) para justificar un estilo de vida acuático en *Liaoningosaurus*. Sin embargo, la discusión sigue vigente ya que análisis histológicos han sugerido menos de 12 meses de edad para los ejemplares (Xiaobo y Reisz, 2019). Variaciones en los garrotes caudales de los Ankylosaurinae también han sido propuestas como ontogenéticas (Coombs, 1995b), pero no se consideran en esta tesis ya que no hay registro de anquilosaurinos en el hemisferio sur.

Procedimiento del análisis filogenético

Todos los análisis fueron realizados en TNT v1.5 (Goloboff y Catalano, 2016).

Análisis 1:

- Matriz de Soto-Acuña et al. (2021*Han et al., 2017): se utilizó memoria para 2.000.000 de árboles. Se hizo una búsqueda tradicional ("Traditional search"), con 10.000 réplicas de árboles de Wagner bajo el algoritmo TBR ("tree bisection reconnection"), guardando 10 árboles por réplica. Los árboles guardados en memoria fueron remuestreados por una ronda adicional de TBR. Los soportes de Bremer se calcularon con búsquedas tradicionales hasta los árboles subóptimos de 22 pasos extra. Para los soportes de Bootstrap se realizaron 10.000 pseudoréplicas con una búsqueda tradicional y frecuencias absolutas.
- Matriz de Norman (2021): se utilizó memoria para 2.000.000 árboles, y los AMP se buscaron con una búsqueda exacta ("implicit enumeration").
- Matriz de Wiersma e Irmis (2018): se utilizó memoria para 2.000.000 árboles. Se hizo una búsqueda tradicional, con 10.000 réplicas de árboles de Wagner bajo el algoritmo TBR, guardando 10 árboles por réplica. Los árboles guardados en memoria fueron remuestreados por una ronda adicional de TBR. Los soportes de Bremer se calcularon con búsquedas tradicionales hasta los árboles subóptimos de 6 pasos extra. Para los soportes de Bootstrap se realizaron 10.000 pseudoréplicas con una búsqueda tradicional y frecuencias absolutas.

Análisis 2:

- Matriz de Soto-Acuña et al. (2021*Arbour et al., 2016): la búsqueda se realizó utilizando nuevas tecnologías, corriendo 10.000 RAS ("random-addition sequences") bajo el conjunto de los algoritmos Ratchet, Tree Fusing, Sectorial Search and Drift (parámetros por defecto), en un espacio para 2.000.000 árboles. A los AMP guardados en memoria se los remuestreó una ronda del algoritmo TBR hasta llenar la memoria de árboles. El comando "pcrprune" se utilizó para remover los taxones inestables del consenso estricto (*Ziapelta*, *Zhejiangosaurus*, *Sauroplices*, *Dongaygopelta*, *Denversaurus*, *Jakapil*, *Ahshislepelta*, *Borealopelta*, *Polacanthus*, *Stegopelta*, *Patagopelta*, *Pawpawsaurus*, *Nodosaurus*, *Hoplitosaurus*; por supuesto, los dos taxones a estudiar no fueron removidos). Los soportes de Bootstrap se calcularon con 1.000 pseudoréplicas y frecuencias absolutas. Además, se realizó un análisis de

sensitividad aplicando pesos implicados para testear la estabilidad de los grupos cuando se pesa contra la homoplasia, y usando un amplio espectro de valores del parámetro k ($k=1-10, 15, 20, 25, 30, 40$ y 50). Las búsquedas bajo pesos implicados se realizaron de la misma manera que bajo pesos simples.

Enanismo en anquilosaurios

Complementando los objetivos principales arriba mencionados, se propone aquí también analizar las variaciones de tamaño en los anquilosaurios, considerando el pequeño tamaño de *Patagopelta* (ver Capítulo 5). Las búsquedas preliminares sugirieron relaciones de parentesco no esperada previamente para *Patagopelta*, dentro del clado Struthiosaurini, compuesto también por otras formas muy pequeñas como *Struthiosaurus*. Esto motivó el análisis preliminar de esta característica en el contexto de este análisis filogenético.

Para testear el enanismo filético en *Patagopelta* (y otros anquilosaurios), se utilizó la longitud femoral como un indicador de la longitud corporal y se mapeó sobre la topología consenso del Análisis 2. Se generó un archivo de datos que incluye cada nodo terminal, con un único carácter (longitud femoral) codificado para cada taxón (utilizando tanto literatura como mediciones de primera mano), y el árbol consenso estricto reducido del Análisis 2. Se utiliza esta topología por estar mejor resuelta que la del consenso estricto, y porque los taxones removidos no poseen tamaños comparables al de *Patagopelta*. El mapeo se realizó en Mesquite (Versión 3.2, ver Maddison y Maddison, 2019) bajo el criterio de parsimonia.

RESULTADOS

Análisis 1

*Matriz de Soto-Acuña et al. (2021)*Han et al., 2017)*

El análisis recupera a *Jakapil* dentro de Thyreophora y como taxón hermano de Eurypoda (Fig. 1). El resto de los grupos coincide con los recuperados tanto por Han et al. (2017) como por Soto-Acuña et al. (2021). El soporte de rama para los tireóforos basales es considerablemente menor al obtenido por Soto-Acuña et al. (2021), aunque el soporte de Stegosauria y algunos clados menos inclusivos de eurípodos es ligeramente mayor (ceratopsios y paquicefalosaurios también muestran un soporte más bajo).

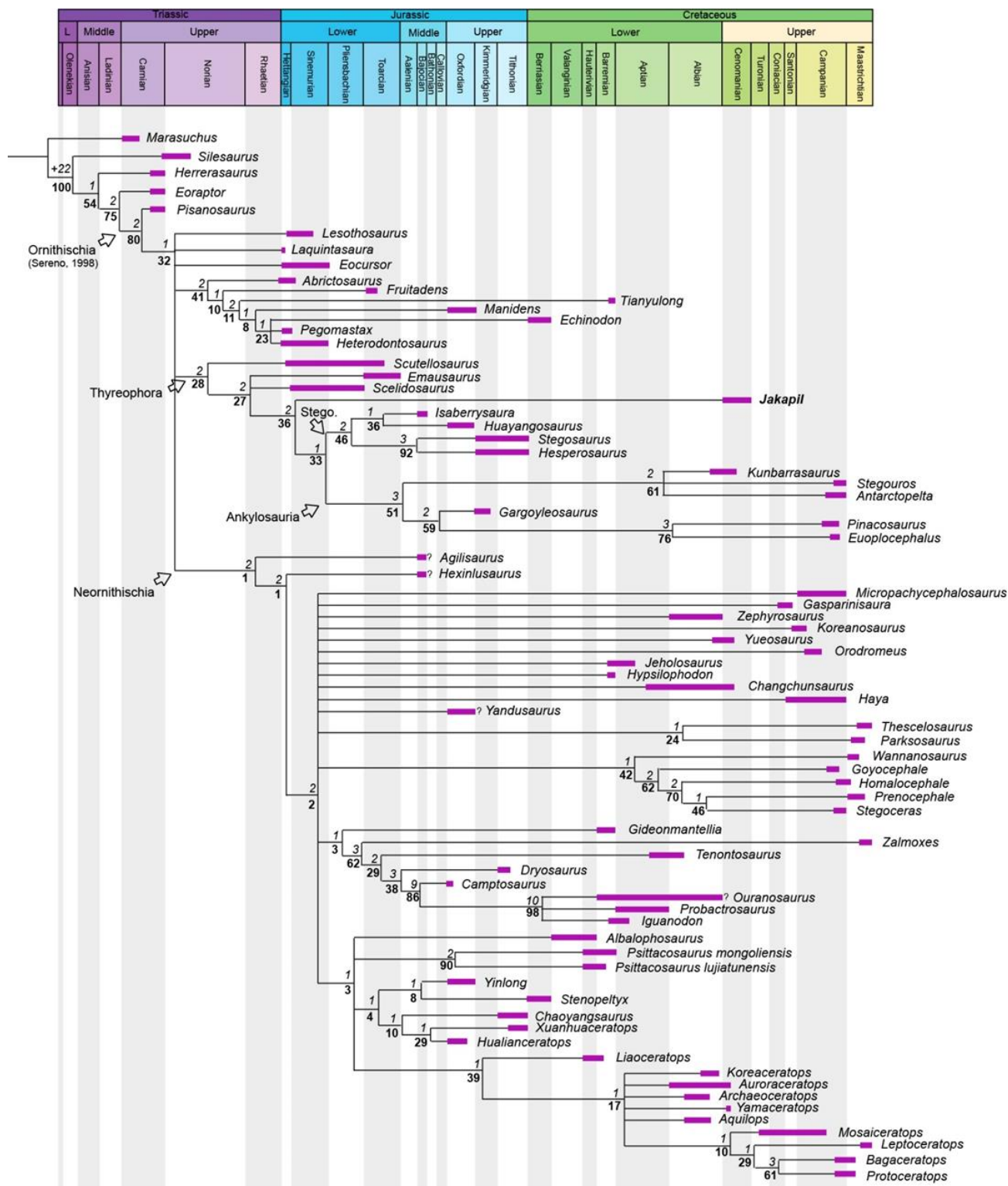


Figura 1. Consenso estricto de 26.784 AMP (L=1268) calibrado temporalmente. IC: 0,359, IC: 0,708. Los soportes de rama están incluidos (Bremer /Bootstrap). Las edades de cada registro fueron tomadas de Norman (2002), Barrett et al. (2005), Butler y Zhao (2009), Ohashi y Barrett (2009), Pol et al. (2011), Ruiz Omeñaca et al. (2012), Sereno (2012), Ōsi et al. (2016), Bertozzo et al. (2017), Maiorino et al. (2017), Dieudonné et al. (2020), Maidment et al. (2020), Müller y Silva García (2020) y Soto-Acuña et al. (2021).

Sinapomorfías de Thyreophora presentes en Jakapil:

Car. 259: 0->1: osteodermos postcraneales: presente.

Autapomorfías de Jakapil:

Car. 134: 0->1: procesos basipterigoideos, orientación: ventral (compartido con *Agilisaurus*, *Hypsilophodon*, *Zalmoxes*, *Tenontosaurus*, *Dryosaurus*, *Liaoceratops*, *Yamaceratops*, *Leptoceratops*, *Bagaceratops* y *Protoceratops*).

Car. 136: 0->1: faceta articular de los procesos basipterigoideos, orientación: lateral (compartida con *Homalocephale*, *Prenocephale*, *Stegoceras* and *Yinlong*).

Car. 166: 1->0: hilera de dientes del dentario (y porción anterior edéntula) en vista lateral: recta (compartida con los ornitisquios *Lesothosaurus*, *Eocursor*, *Scutellosaurus*, *Pinacosaurus*, *Euoplocephalus*, los heterodontosáuridos y los neornithisquios).

Car. 170: 0->1: reborde ventral del dentario: presente (compartido con *Psittacosaurus*, *Yamaceratops* y *Protoceratops*).

Car. 174: 0->1: proceso coronoide: bien desarrollado, distintivamente elevado, profundidad de la mandíbula a la altura del coronoides es más del 150% la profundidad de la mandíbula bajo la hilera dentaria (compartida con los heterodontosáuridos y los neornithisquios).

Car. 183: 0->1: longitud del surangular: más del 50% la longitud mandibular (compartido con *Stegoceras*, *Psittacosaurus*, *Yinlong*, *Chaoyangsaurus* y *Hualianceratops*).

Car. 204: 1->0: dientes del dentario, número de alvéolos: menos de 15 (compartido con los heterodontosáuridos, *Gasparinisaura*, *Hypsilophodon*, *Wannanosaurus*, *Tenontosaurus*, *Dryosaurus* y los ceratopsios).

Car. 205: 1->0: dientes de la mejilla, forma de la corona: apicobasalmente altos y en forma de hoja (compartido con *Laquintasaura*, *Psittacosaurus*, *Yinlong*, *Chaoyangsaurus* y *Hualianceratops*).

Car. 256: 1->0: tendones osificados epaxiales presentes a lo largo de la columna vertebral: ausente.

Matriz de Norman (2021)

Se recupera a *Jakapil* dentro de Ankylosauromorpha, como el taxón hermano de Ankylosauria (sensu Norman, 2021; Fig. 2). Dado que Norman (2021) utilizó otro software diferente de TNT para realizar las búsquedas y los soportes, aquí se testeó el soporte de rama previo a la inclusión de *Jakapil*, y en general fueron similares a los de Norman. La inclusión de *Jakapil* disminuyó considerablemente el soporte de rama para los anquilosauromorfos no anquilosaurios, al igual que el soporte de Bremer para Ankylosauria (sensu Norman, 2021) y Stegosauria. De todas maneras, *Jakapil* está bien soportado dentro de Thyreophora.

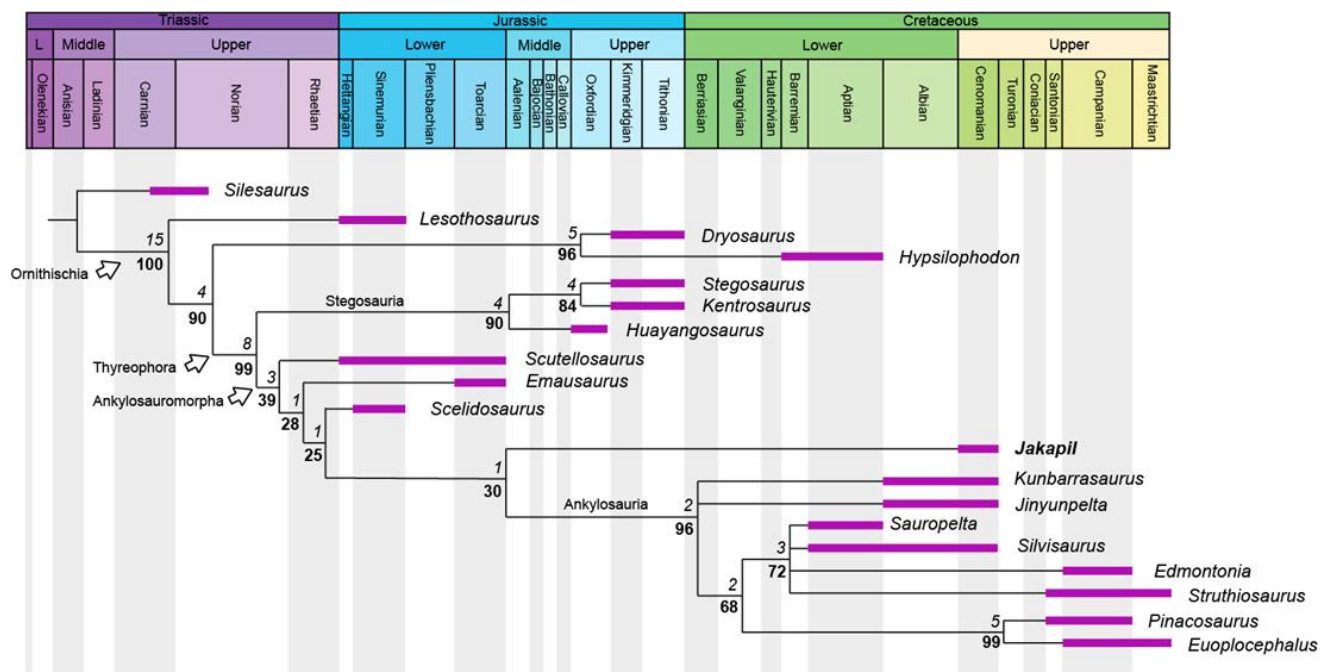


Figura 2. Consenso estricto de 6 AMP (L=232) calibrado temporalmente. IC: 0,702, IR: 0,867. Los soportes de rama están representados (Bremer /Bootstrap). Las edades de los registros fueron tomadas de Ősi y Prondvai (2013), Boyd (2015), Norman (2020a), Maidment et al. (2020) y Breeden et al. (2021).

Sinapomorfías de Thyreophora presentes en Jakapil:

- Car. 29: 0->1: cóndilos mandibulares del cuadrado: el cóndilo medial mayor que el lateral.
- Car. 42: 0->1: margen dorsal del dentario en vista oclusal: levemente curvado medialmente.
- Car. 95: 0->1: cuarto trocánter, posición: media.
- Car. 96: 0->1: ancho transversal del extremo distal del fémur: >150% la profundidad del cóndilo medial.
- Car. 104: 0->1: osteodermos forman hileras parasagiales a cada lado de la línea media dorsal: presente.

Sinapomorfías de Ankylosauromorpha presentes en Jakapil:

- Car. 105: 0->1: osteodermos formando múltiples hileras parasagiales sobre el torso: presente.

Autapomorfías de Jakapil:

- Char. 41: 1->0: margen dorsal del dentario en vista lateral: recto (compartido con *Silesaurus*, *Lesothosaurus*, *Dryosaurus*, *Hypsilophodon*, *Huayangosaurus*, *Kentrosaurus*, *Stegosaurus* y *Scutelosaurus*).
- Car. 65: 0->1: relación húmero:fémur: <80% (compartido con *Lesothosaurus*, *Dryosaurus*, *Hypsilophodon*, *Kentrosaurus* y *Stegosaurus*).
- Car. 103: 1->0: tendones osificados epaxiales a lo largo de la columna vertebral: ausente (compartido con *Silesaurus* y *Stegosaurus*).

Matriz de Wiersma e Irmis (2018)

Al igual que en el análisis de Wiersma e Irmis (2018), aquí se recuperan Stegosauria y Ankylosauria como grupos hermanos (Eurypoda), al igual que los taxones hermanos sucesivos *Emausaurus* y *Scutellosaurus*. También, Wiersma e Irmis (2018) recuperan *Scelidosaurus* como el taxón hermano de todos los otros Ankylosauria (Ankylosauromorpha sensu Norman, 2020b). Sin embargo, la inclusión de *Jakapil* generó una politomía (de grado 3) entre *Jakapil*, *Scelidosaurus* y el tradicional Ankylosauria (Fig. 3). El soporte de rama muestra un descenso general, aunque el soporte de Bootstrap no es tan bajo para Eurypoda, Stegosauria y Ankylosauromorpha. El descenso considerable en Ankylosauria comparado con Wiersma e Irmis (2018) puede estar relacionado a una cercana relación de *Jakapil* a este clado. Esto también se sustenta en varias autapomorfías de *Jakapil* compartidas con muchos anquilosáuridos. A pesar de la baja en los soportes comparados con los de Wiersma e Irmis (2018), *Jakapil* está bien soportado dentro de Ankylosauria junto con *Scelidosaurus* en nuestro análisis.

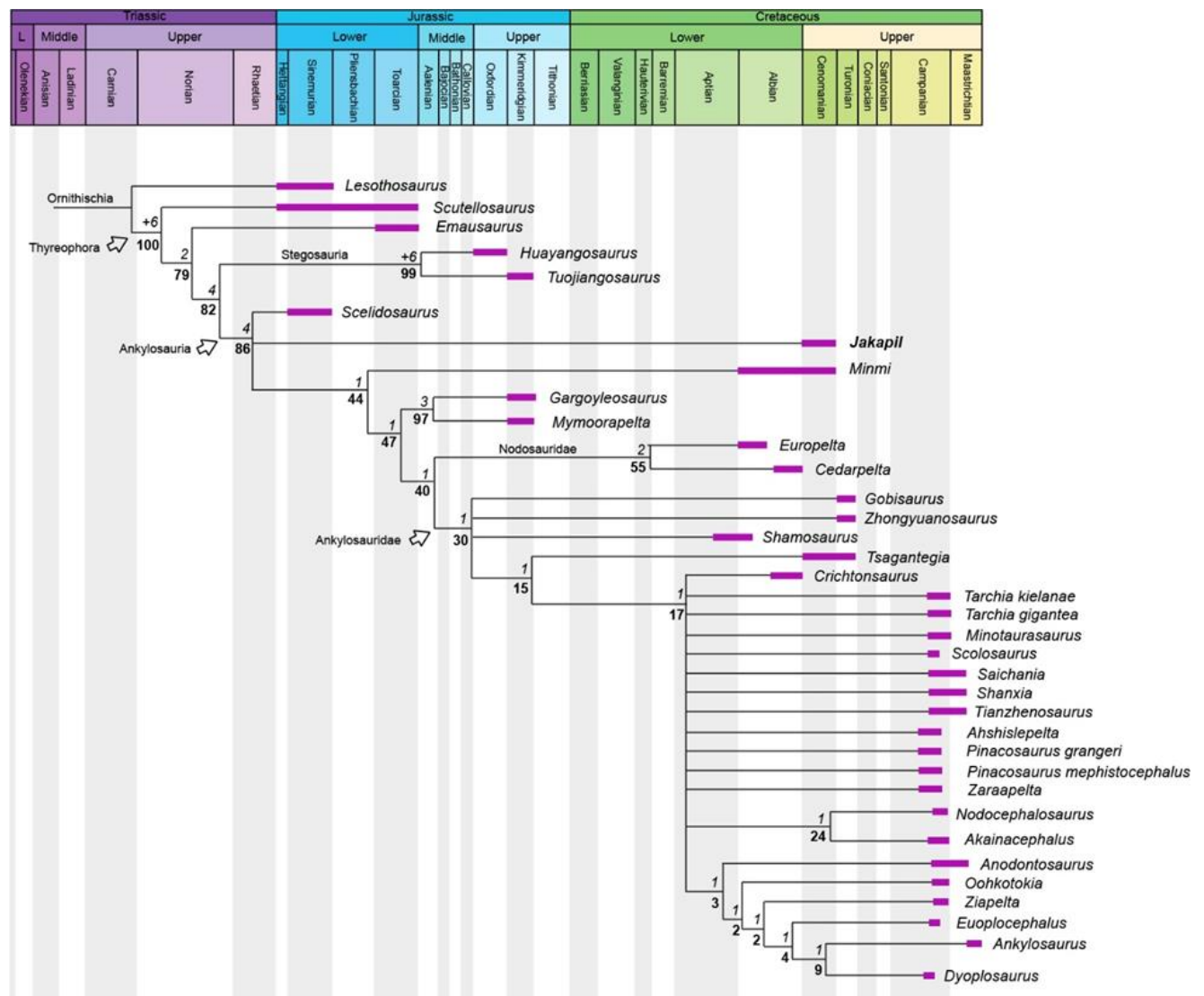


Figura 3. Consenso estricto de 40 AMP (L=652) calibrado temporalmente. IC: 0,421, IR: 0,677. Los soportes de rama están representados (Bremer /Bootstrap). Las edades de los registros fueron tomadas de Kirkland et al. (2013), Penkalski (2014), Arbour y Currie (2016), Foster et al. (2018), Wiersma e Irmis (2018) y Maidment et al. (2020).

Sinapomorfías de Thyreophora presentes en Jakapil
Ninguna.

Sinapomorfías de Ankylosauria presentes en Jakapil

Car. 88: 0->1: dentario, tamaño y proyección del proceso surangular dorsal: bien desarrollado con una proyección dorsal posicionada medialmente (revertido en Ankylosaurinae).

Car. 90: 0->1: surangular, proceso coronoide: presente.

Car. 93: 0->1: fenestra mandibular externa: ausente.

Car. 120: 0->1: ornamentación mandibular, presencia de ornamentación en la superficie lateral de la mandíbula: presente.

Car. 229: 0->1: armadura cervical, fusión de osteodermos en la superficie dorsal de la región del cuello en bandas o “anillos”: suturados entre ellos, a veces formando cuartos anillos pero no medios anillos (cambia a 2 en *Shamosaurus* y los Ankylosaurinae).

Autapomorfías de Jakapil

Can. 83: 0->1: dentario, profundidad de la rama sinfisial dentaria relativa a la profundidad máxima del dentario en vista lateral: baja, menos del 45% la profundidad máxima del dentario (compartido con *Ankylosaurus*, *Euoplocephalus*, *Shamosaurus*, *Minotaurosaurus*, *Tarchia*, *Pinacosaurus*, *Anodontosaurus*, *Akainacephalus* y *Saichania*).

Car. 84: 1->0: dentario, forma del margen dorsal del dentario en vista lateral: recto (compartido con *Scutellosaurus* y *Lesothosaurus*).

Car. 94: 0->1: premaxilar, dientes premaxilares: ausentes (compartido con *Shamosaurus*, *Gobisaurus*, *Zhongyuanosaurus*, *Tsagantegia*, *Minotaurosaurus*, *Tarchia*, *Saichania*, *Pinacosaurus*, *Tianzhenosaurus*, *Crichtonsaurus*, *Akainacephalus*, *Nodocephalosaurus*, *Anodontosaurus*, *Oohkotokia*, *Ziapelta*, *Euoplocephalus* y *Ankylosaurus*).

Car. 96: 0->1: dentario, dientes extendidos hasta la sínfisis o el contacto con el predentario: ausente, hay una diastema entre la sínfisis y el diente más anterior (compartido con *Ankylosaurus*, *Euoplocephalus*, *Shamosaurus*, *Minotaurosaurus*, *Tarchia*, *Pinacosaurus*, *Anodontosaurus*, *Akainacephalus* y *Saichania*).

Análisis 2

Se recuperaron 177.480 AMP (L=706). IC= 0,356 y IR 0,649. Los consensos estricto y de mayoría se muestran en la Figura 4 y el consenso reducido en la Fig. 5. Los soportes son en general bastante bajos, como ocurre en los trabajos previos con este conjunto de datos (Arbour et al. 2016; Zheng et al. 2018; Soto-Acuña et al. 2021), debido a la gran cantidad de datos faltantes y homoplasias. Por tal motivo, para testear la estabilidad de los grupos recuperados se realizaron análisis bajo pesado de caracteres en contra de la homoplasia.

En el consenso estricto, *Jakapil* se recupera en una politomía con *Scelidosaurus* y *Eurypoda*, en una posición consistente con los resultados del Análisis 1. *Antarctopelta* se recupera en una politomía con los otros dos taxones que conforman Parankylosauria. *Patagopelta* se recupera en la base de Euankylosauria formando parte de una gran politomía (de grado 33) formada por anquilosaurios usualmente recuperados como nodosáuridos, anquilosáuridos basales y el clado Ankylosaurinae.

El consenso estricto reducido presenta una mejor resolución para *Patagopelta*, que se recupera como un Nodosaurinae (sensu Madzia et al. 2021), en una politomía con

Animantarx, *Niobrarsaurus*, *Silvisaurus*, *Sauropelta*, *Tatankacephalus*, un clado formado por *Texasetes* y el juvenil de Paw Paw, y el clado *Struthiosaurini*. Por lo tanto, se ubica en una posición similar a la recuperada por Riguetti et al. (2022b). En este sentido, *Patagopelta* está más cercanamente emparentado con los nodosáuridos del Cretácico "medio" de Norteamérica y los nodosáuridos del Cretácico Tardío de Europa, que con los *Panoplosaurini* de Norteamérica (contra Arbour et al. 2016; Zheng et al. 2018; Soto-Acuña et al. 2021). Estos resultados muestran también la estabilidad de *Patagopelta* dentro de *Nodosaurinae* obtenida por Riguetti et al. (2022b) pese a la inclusión de *Jakapil* y la recodificación de *Antarctopelta*.

La topología general es similar a las de trabajos previos (Soto-Acuña et al. 2021 y referencias allí citadas), recuperando los clados más inclusivos *Parankylosauria*, *Euankylosauria*, *Nodosauridae* y *Ankylosauridae*. También el agrupamiento interno de los *Ankylosauridae* es el mismo que en Soto-Acuña et al. (2021), pero la resolución de *Nodosauridae* es bastante diferente. Si bien aquí se recupera una buena resolución de la base de *Nodosauridae*, los grupos menos inclusivos internos están menos resueltos. Al remover al inestable *Borealopelta* se recuperan las tres especies de *Struthiosaurus* agrupadas. Sorpresivamente, *Edmontonia* y *Denversaurus* del Cretácico Superior de Norteamérica, se recuperan como estrechamente relacionados no con el otro panoplosaurino *Panoplosaurus*, sino con *Mymoorapelta* (Jurásico superior de Norteamérica) y *Taohelong* (Cretácico Inferior de Asia). Esto también ocurrió en el análisis de Soto-Acuña et al. (2021; contra los análisis tradicionales que recuperan el clado *Panoplosaurini*, que suele incluir a los nodosáuridos del Cretácico Superior de Norteamérica; ver Ősi, 2005; Lü et al., 2007a,b; Burns, 2015; Arbour et al., 2016). *Mymoorapelta* y *Taohelong* se recuperaron previamente como nodosáuridos basales (ej., Arbour y Currie, 2016). Estas variaciones topológicas en los análisis filogenéticos podrían estar asociadas a la gran cantidad de datos faltantes en los taxones asiáticos (solo 6-13 caracteres codificados), con una fuerte influencia de algunos pocos caracteres (ej., el carácter 172: forma de osteodermos pélvicos). Además, es importante mencionar que los nodosáuridos suelen presentar holotipos más incompletos y, por lo tanto, menos soportados y más colapsados que los anquilosáuridos. Es necesaria más información para resolver y comprender mejor esta agrupación de nodosáuridos basales y primitivos con los más derivados y recientes.

El uso de pesos implicados (pesado frente a caracteres homoplásicos) en un amplio rango de valores de k también respalda el resultado obtenido por el árbol consenso sin pesado de caracteres. Todas las topologías bajo pesos implicados están incluidas en el apéndice. Los grandes grupos se estabilizan hacia $k=4-7$, con las topologías más consistentes con el análisis sin pesado bajo $k=7,8$. El rango $k=25-50$ recupera una agrupación mayormente similar. Los *Parankylosauria*, incluyendo *Antarctopelta*, se recuperan agrupados y en la base de *Ankylosauria* bajo todos los k (con excepción de $k=1$). *Jakapil* es recuperado como taxón hermano de *Ankylosauria* bajo las k más bajas, pero en $k=7-50$ se ubica como un tireóforo basal. *Patagopelta* se recupera en una politomía dentro de *Nodosauridae* hasta $k=7$ que ingresa en *Nodosaurinae*, y bajo $k=25-50$ se recupera estrechamente relacionado con los nodosáuridos del Cretácico "medio" de Norteamérica. También se recupera el clado *Struthiosaurini*, pero colapsa la agrupación taxonómica de *Edmontonia* con los taxones tradicionalmente basales mencionada más arriba, evidenciando la homoplasia alta presente en esa agrupación. Por lo tanto, una variación en parámetros como k muestra una posición relativamente estable de *Patagopelta* en *Nodosaurinae*, lo que respalda el resultado del análisis bajo pesos iguales (ver Goloboff et al. 2008).

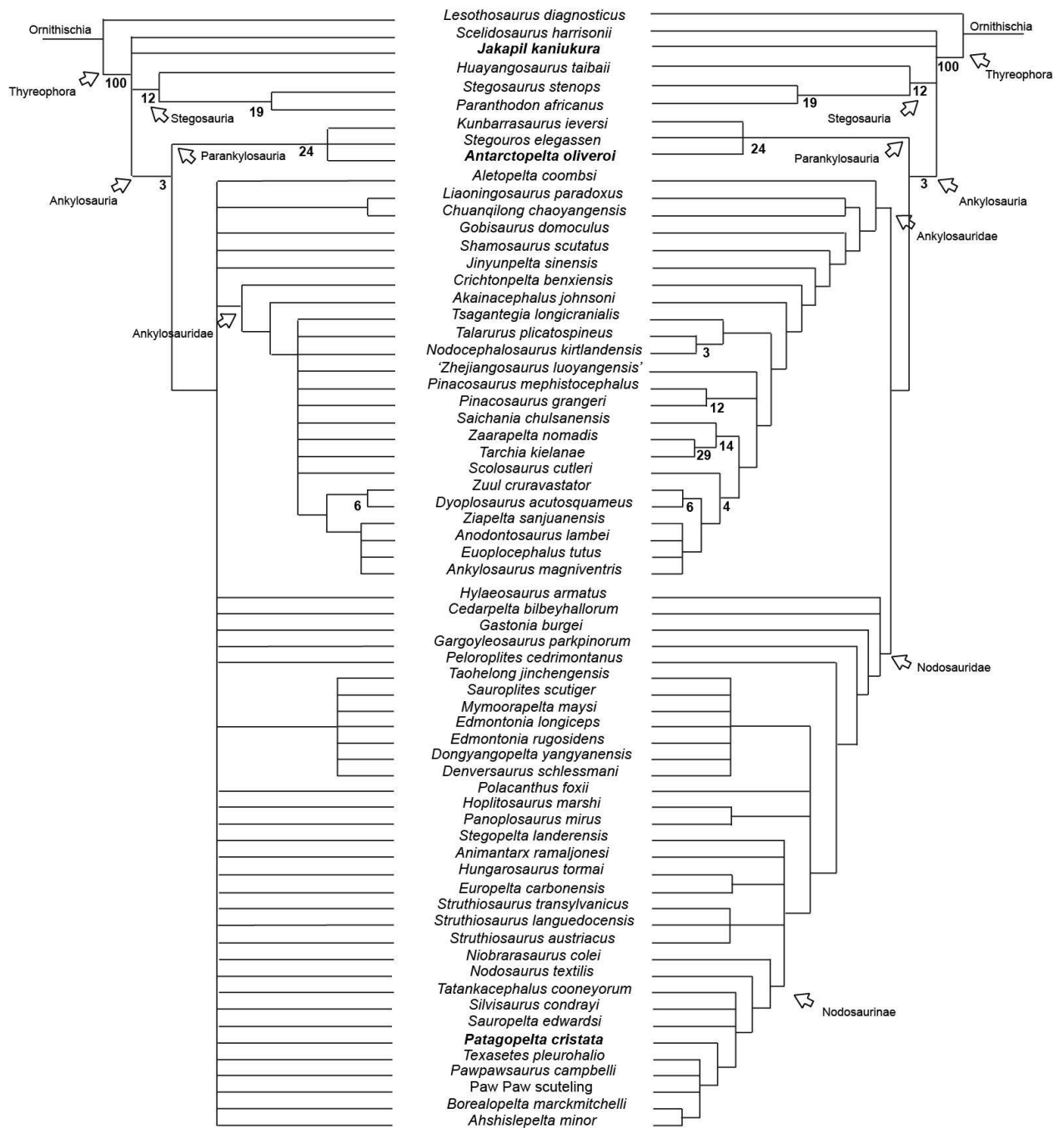


Figura 4. Consensos estricto y de mayoría (75%) de 177.480 árboles más parsimoniosos (L=706). IC= 0,356 y IR 0,649. Los soportes de las ramas están calculados (bootstrap).

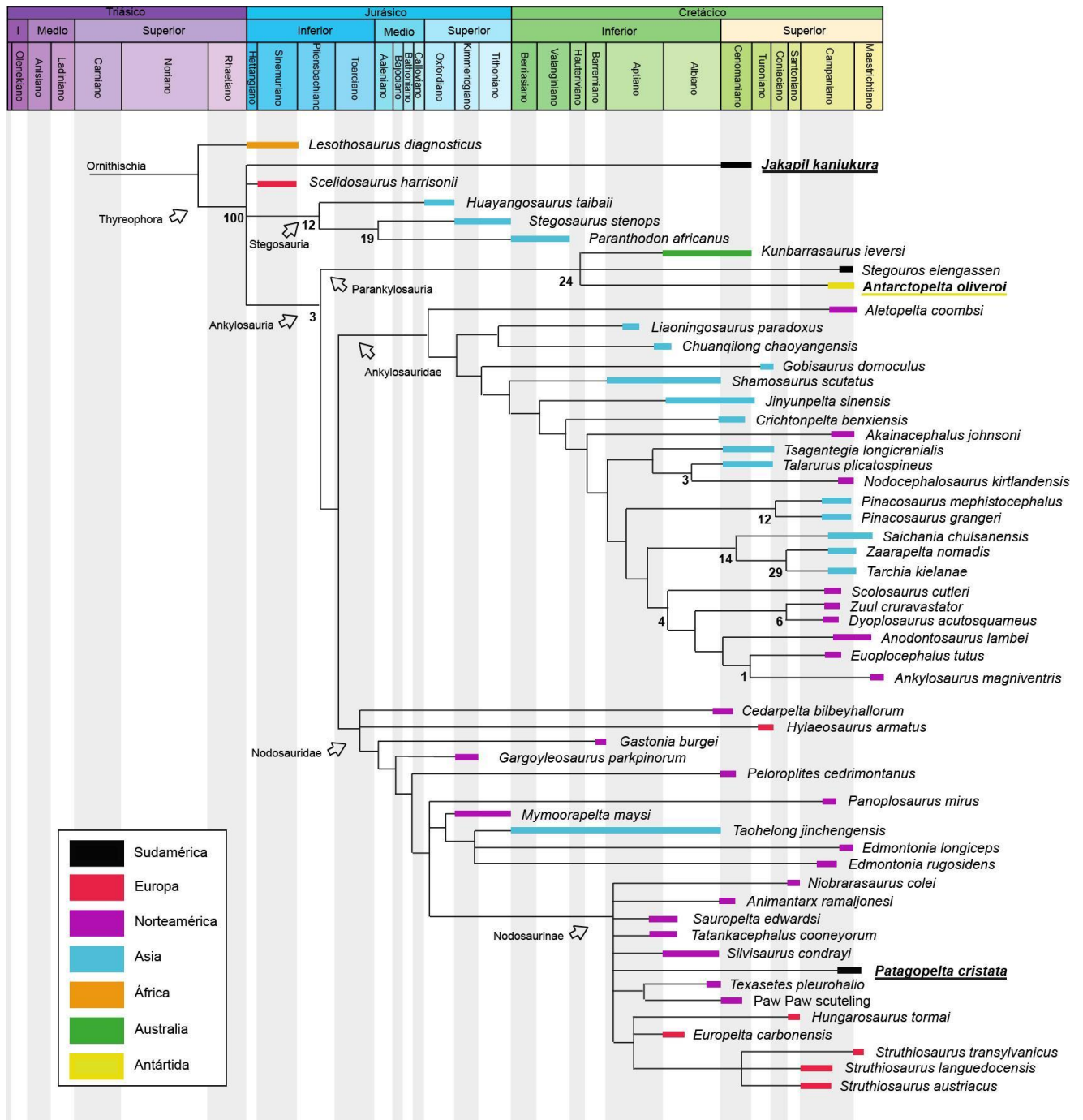


Figura 5. Consenso estricto reducido calibrado temporalmente. Los soportes de las ramas están calculados (bootstrap). Los registros fósiles de cada especie están representados por líneas de colores considerando su procedencia continental. Edades tomadas de Ostrom (1970), Jacobs (1996), Carpenter y Kirkland (1998), Arbour y Currie (2016), Brown et al. (2017), Zheng et al. (2018) y Raven et al. (2020).

Autapomorfías de *Jakapil*

Car. 1: 0->1: fenestra antorbital: ausente (compartido con Ankylosauria).

Car. 81: 1->0: forma del margen dorsal del dentario en vista lateral: recta (compartida con *Lesothosaurus*).

Car. 87: 0->1: dientes premaxilares: ausentes (compartido con Eurypoda).
Car. 88: 1->0: cíngulo en los dientes maxilares y/o dentarios: ausente (compartido con *Lesothosaurus*, *Cedarpetta*, *Gargoyleosaurus*, *Gastonia* y *Peloroplites*).

Sinapomorfías de Ankylosauria

Car. 1: 0->1: fenestra antorbital: ausente.
Car. 2: 0->1: fenestra temporal lateral, visible en vista lateral: no visible.
Car. 3: 0->1: fenestra supratemporal: cerrada.
Car. 31: 0->1: paladar secundario caudoventral: presente.
Car. 33: 0->1: espacio entre el paladar y el neurocráneo: cerrado por una proyección dorsal del pterigoides.
Car. 57: 0->1: forma de la superficie anterior del cuadrado: no cóncava.
Car. 60: 0->1: inclinación de la superficie articular del cóndilo del cuadrado en vista posterior: inclinada ventromedialmente a aproximadamente 45° de la horizontal.
Car. 62: 0->1: profundidad dorsoventral del proceso pterigoides del cuadrado: bajo.
Car. 67: 0->1: posición del margen ventral de la quilla pterigovomeriana relativa al margen alveolar: en el mismo nivel.
Car. 112: 0->1: tendones osificados en la región distal de la cola: presente.
Car. 115: 0->1: proceso craneoventral del coracoides: presente.
Car. 118: 0->1: orientación del glenoide de la escápula: ventral.
Car. 126: 0->1: ángulo de la deflexión lateral del proceso preacetabular del ilion: 45°.
Car. 143: 0->1: forma de las falanges ungueales manuales y pedales: anchas, en forma de pezuña, contorno de U en vista dorsal.
Car. 168: 0->1: osteodermos aplanados dorsoventralmente y profundamente excavados: triangulares de ángulo recto u obtuso.

Sinapomorfías de Parankylosauria

Car. 28: 0->1: forma de la hilera dentaria maxilar: medialmente convexa (presente en *Antarctopelta*).
Car. 99: 0->1: forma de la sección transversal del canal neural de las dorsales posteriores: elíptica con el eje más largo vertical (presente en *Antarctopelta*).
Car. 106: 1->2: dirección de los procesos transversos de las caudales proximales: proyectados lateralmente.
Car. 166: 0->2: osteodermos en los segmentos proximales de los miembros: presente en la parte proximal y distal (presente en *Antarctopelta*).
Car. 167: 0->1: osículos milimétricos abundantes en los espacios entre osteodermos en las regiones torácica o caudal (excluyendo la región pélvica): presente (presente en *Antarctopelta*).
Car. 172: 0->3: forma de los osteodermos pélvicos: poligonales de tamaño medio y co-ossificados.
Car. 180: 0->1: coronas dentarias: las estriaciones se extienden hasta el cíngulo (presente en *Antarctopelta*).
Car. 185: 1->2: vértebras caudales posteriores: igualmente largas y anchas, pero bajas en altura ("chatas") (presente en *Antarctopelta*).
Car. 186: 0->1: Húmero: tubérculo del tríceps y cresta descendente posterolateral a la cresta deltopectoral: presente.

Car. 189: 0->1: forma y textura de los osículos milimétricos: esferoide achatado a cuadrado con fibras ortogonales conspicuas en la superficie interna (presente en *Antarctopelta*).

Autapomorfía de Antarctopelta

Car. 86: 0->1: largo del caputegulum mandibular con respecto al largo de la mandíbula: menor o igual a la mitad de la longitud mandibular (compartido con *Akainacephalus*, *Borealopelta*, *Pinacosaurus*, *Sauropelta* y *Shamosaurus*).

Sinapomorfías de Euankylosauria

Car. 12: 0->1: muesca central en forma de 'V' o 'U' en el margen anterior del premaxilar: presente.

Car. 55: 0->1: forma del cuadrado en vista lateral: recto.

Car. 72: 0->1: dirección de los procesos paraoccipitales: lateral.

Car. 85: 0->1: tamaño del proceso ventral del predentario: eminencia rudimentaria.

Car. 96: 0->1: proporción entre el ancho máximo y la altura de la espina neural en las cervicales anteriores: ≥ 0.25 .

Car. 131: 0->1: acetábulo perforado: ausente, acetábulo cerrado.

Car. 160: 0->1: fibras con arreglo estructural en osteodermos: arreglo ortogonal de las fibras cerca de la superficie del osteodermo (2).

Car. 178: 0->1: posición del extremo caudal de la hilera dentaria relativa al borde rostral de la órbita: rostral o justo debajo.

Car. 183: 0->1: Sacro, número de sacrocaudales fusionadas e incorporadas al sinsacro 1 o más sacrocaudales (presente en *Patagopelta*).

Sinapomorfías de Nodosauridae

Car. 88: 0->1: cíngulo en dientes maxilares y/o dentarios: presente (presente en *Patagopelta*).

Car. 103: 0->1: surco longitudinal en la superficie ventral del sacro: presente (presente en *Patagopelta*).

Car. 136: 0->1: separación de la cabeza humeral y la cresta deltopectoral en vista anterior: separadas por una muesca.

Car. 170: 1->3: osteodermos más laterales de la región torácica: elementos triangulares dorsoventralmente aplanados.

Car. 174: 0->1: morfología de los osteodermos caudales laterales proximales: triangulares con ápice agudo.

Car. 184: 1->0: presencia de un surco ventral longitudinal en caudales medias a posteriores (canal hemal): ausente.

Sinapomorfías de Nodosaurinae

Car. 10: 1->0: dimensiones del paladar premaxilar: más largo que ancho.

Car. 31: 0->1: paladar secundario caudoventral: ausente.

Car. 72: 1->0: dirección de los procesos paraoccipitales: caudolateral.

Car. 87: 1->0: dientes premaxilares: presentes.

Car. 92: 0->1: tipo de articulación entre el arco neural atlantal y el intercentro: fusionado en adultos.

Car. 94: 1->0: contacto entre atlas y axis: articulado.

Car. 104: 0->1: cresta longitudinal aproximadamente a la altura media del centro de las caudales medias y distales: presente.

Car. 107: 0->1: persistencia de los procesos transversos a lo largo de la serie caudal: presentes más allá de la mitad de la serie (presente en *Patagopelta*).

Car. 116: 0->1: tamaño del glenoide del coracoides relativo al glenoide escapular: la mitad del tamaño.

Car. 140: 0->1: forma del cóndilo radial del húmero redondeada/extremo proximal del radio en vista distal: circular.

Car. 172: 0->1: forma de los osteodermos pélvicos: polígonos de tamaño medio cosificados.

Car. 184: 0->1: presencia de un surco ventral longitudinal en caudales medias a posteriores (canal hemal): presente.

Car. 190: 0->1: Relación de longitudes coracoides/escápula: longitud del coracoides menor a la mitad de la longitud de la escápula (0), igual o mayor a la mitad (1).

Autapomorfía de Patagopelta

Car. 159: 1->2: corteza basal de los osteodermos maduros: ausente o pobremente desarrollada (compartido con *Antarctopelta*).

Enanismo en anquilosaurios

El carácter “longitud femoral” como aproximación a la longitud corporal fue mapeado sobre la topología del consenso estricto reducido (Fig. 6). Las medidas femorales se adjuntan en el apéndice. Si bien hay una gran cantidad de datos faltantes (de muchos anquilosaurios solo se conocen/han sido descritos sus cráneos), los resultados no arrojan claras tendencias hacia la reducción del tamaño corporal de los anquilosaurios.

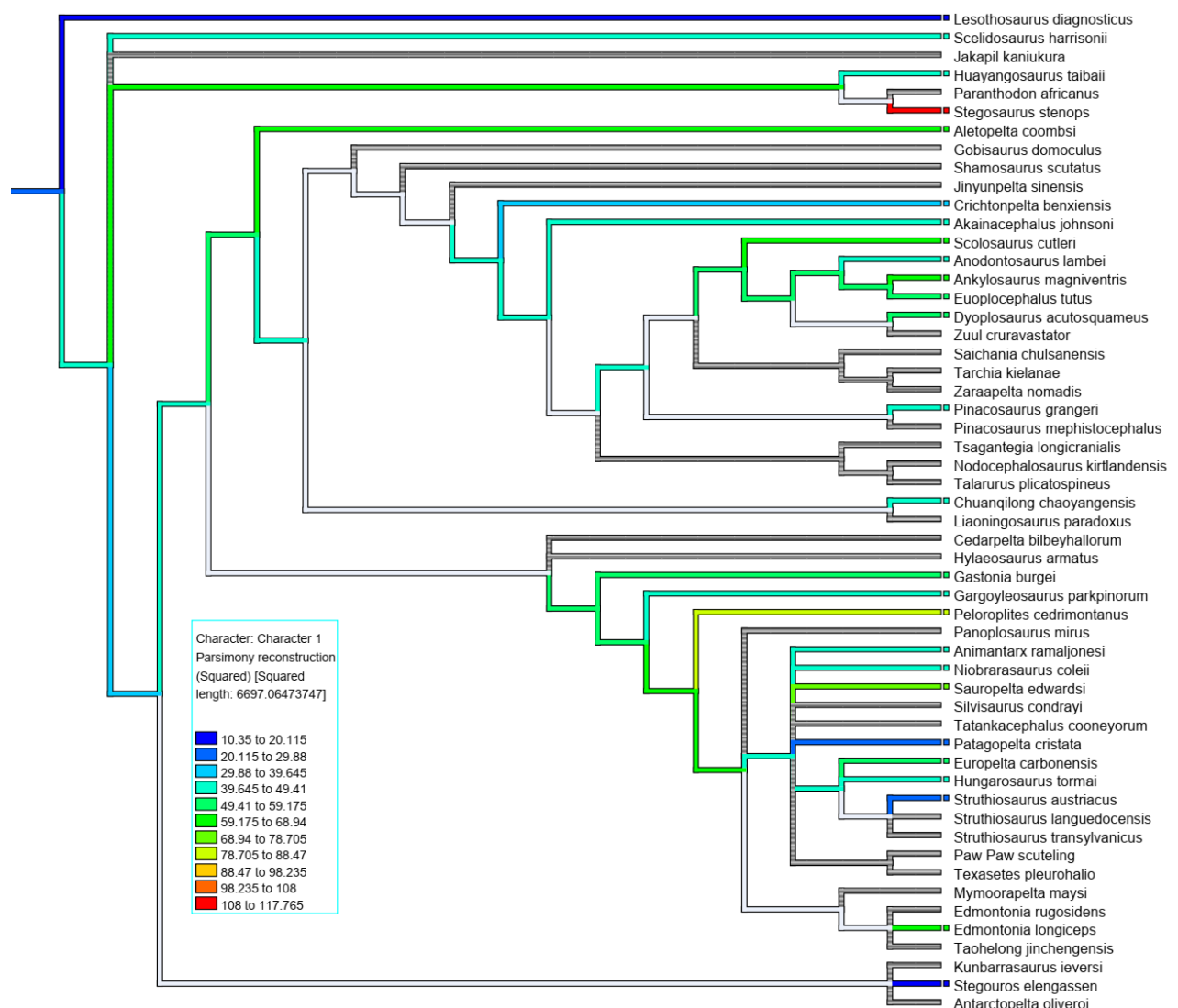


Figura 6. Mapeo en color de la longitud femoral sobre el consenso estricto reducido del Análisis 2. Las escalas de valores están en mm. Para las categorías en la escala de color se utilizó la configuración por defecto de Mesquite.

DISCUSIÓN

Pese a ser materiales incompletos o con relativamente pocos caracteres codificados y el efecto que esto suele tener en la resolución de las topologías y la posición de los materiales en estudio (Rauhut et al., 2021), las posiciones recuperadas son consistentes con los trabajos previamente publicados. Como puede verse en las comparaciones anatómicas en los respectivos capítulos de esta tesis, las grandes similitudes entre *Jakapil* y *Scelidosaurus* (Capítulo 4), *Antarctopelta*, *Kunbarrasaurus* y *Stegouros* (Capítulo 6), y *Patagopelta* y *Nodosaurus*, *Sauropelta* y *Niobrariasaurus* (Capítulo 5) se vieron reflejadas en las filogenias recuperadas.

Posición filogenética de *Jakapil*

Sereno (1998) definió filogenéticamente a Ankylosauria con una definición de tipo “stem” como los taxones más relacionados a *Ankylosaurus* que a *Stegosaurus*. Sin embargo, Norman (2021) redefinió Ankylosauria como los taxones más cercanos a *Edmontonia* y

Euoplocephalus que a *Scelidosaurus*, y definió Ankylosauromorpha como los taxones más cercanos a *Edmontonia* y *Euoplocephalus* que a *Stegosaurus* (ver también Carpenter, 2001). Dado que la definición de Sereno (1998) para Ankylosauria incluiría a *Jakapil* y los tradicionales tireóforos basales, el establecimiento del grupo Ankylosauromorpha sensu Norman (2021) es útil para analizar taxones con caracteres plesiomórficos bastante diferentes de los tradicionalmente utilizados para diagnosticar a los anquilosaurios (Vickaryous et al., 2004; Arbour y Currie, 2016). Aquí se utiliza la definición tradicional de Ankylosauria (y Eurypoda; ambas sensu Sereno, 1998) para ser conservativo con la literatura.

La topología con la matriz de Soto-Acuña et al. (2021*Han et al., 2017) en el Análisis 1 recupera los taxones basales por fuera de Eurypoda, en contraste con los obtenidos con la matriz de Norman (2021), donde los mismos se incorporan a Ankylosauromorpha. Norman (2021) argumenta que, en análisis filogenéticos previos (como los de Arbour y Currie, 2016 y Maidment et al., 2020; diseñados para testear hipótesis que no contemplaban la posición filogenética de *Scelidosaurus*), taxones como *Scelidosaurus* están mayormente codificados como 'ausente/0' y excluidos de Ankylosauromorpha. También menciona que los conjuntos de datos de anquilosaurios (Arbour y Currie, 2016; Wiersma e Irmis, 2018) muestran gran cantidad de homoplasia, generando un soporte de rama bajo (Norman, 2021). Sin embargo, una crítica a Norman (2021) es la exclusión de varios taxones basales de anquilosaurios y estegosaurios (como *Isaberrysaura*, *Gigantspinosauros*, *Cedarpelta*, *Gargoyleosaurus*, *Gastonia*, *Peloroplites*, *Polacanthus*, entre otros), y su efecto sobre la topología resta ser testeado, debido a la importancia de los taxones basales en análisis filogenéticos (Raven y Maidment, 2018).

Más allá de que el análisis más inclusivo recupere a *Jakapil* como un tireóforo basal y taxón hermano de Eurypoda, los resultados obtenidos con las matrices de Wiersma e Irmis (2018) y Norman (2021) sugieren una posición filogenética de *Jakapil* más cercana a Ankylosauria que a Stegosauria. Esto se sustenta también en la mixtura de caracteres anquilosaurianos presentes en *Jakapil* (ver las convergencias con anquilosáuridos listadas arriba), y con las topologías obtenidas cuando se pesa fuertemente contra la homoplasia a valores de k bajos, que recuperan a *Jakapil* dentro de Ankylosauria o como taxón hermano (k=1-6). Más registros son necesarios para entender mejor las tendencias en la base de Eurypoda.

La disminución general del soporte de rama (en tireóforos y ceratopsios) cuando se incluye a *Jakapil* en los análisis puede deberse a caracteres ambiguos, incluyendo rasgos plesiomórficos y derivados (homoplasias), y a la baja proporción de caracteres codificados (en la matriz Soto-Acuña et al., 2021: 90/383=23.50%; matriz de Norman, 2021: 40/115=34.78%; matriz de Wiersma e Irmis, 2018: 64/293=21.84%). Esto se ve reflejado también en las variaciones que muestra en su posición filogenética al pesar contra la homoplasia.

En todos los análisis, e independientemente del clado que los contenga, *Jakapil* se recupera como cercanamente emparentado a *Scelidosaurus*. Si tenemos en cuenta que *Scelidosaurus* (y el resto de los tireóforos basales) proviene del Jurásico Inferior de Europa y *Jakapil* proviene de los niveles más bajos del Cretácico Superior de Patagonia, este estaría representando el relicto de un viejo linaje de tireóforos basales que probablemente se originó en el Jurásico Inferior y que, hasta el momento, habría sobrevivido en Sudamérica.

Diversidad de anquilosaurios durante el Cretácico Superior de Sudamérica-Antártida

El Análisis 2 recupera posiciones muy disímiles de los materiales estudiados. Esto rechaza la hipótesis de monofilia de los materiales estudiados. Si bien fueron apareciendo nuevos materiales durante la última década, aún el conocimiento de los tireóforos sudamericanos es escaso. De todas maneras, los nuevos hallazgos son significativos y nos muestran tanto variaciones en la diversidad local, como en aportes a la diversidad global del grupo.

Jakapil se recupera en una posición basal y cercanamente emparentado a *Scelidosaurus* y *Eurypoda*, consistente con los resultados obtenidos en el Análisis 1. Si bien su inclusión no genera grandes cambios en las topologías, su asociación a especies basales y mucho más antiguas estaría representando un extenso linaje fantasma de tireóforos basales hasta ahora desconocido. Esto también es importante desde un punto de vista paleoecológico y tafonómico. Por un lado, la presencia de ornitisquios es escasa en el Jurásico-Cretácico de Sudamérica, con la excepción de los ornitópodos y anquilosaurios del Cretácico Superior. Sin embargo, materiales como *Jakapil*, y los estegosaurios de La Amarga y Bajada Colorada, sugieren que este grupo era una componente importante, o al menos presente, en las paleocomunidades del Jurásico-Cretácico de Sudamérica. Por otra parte, es problemática la rareza de los registros asignados a Thyreophora por diversos motivos. Algunos, propuestos por Maidment et al. (2020) incluyen una combinación de causas geológicas (falta de afloramientos) y antropogénicos (sesgos de búsqueda). Me gustaría añadir algunas variables, que bien pueden estar asociadas con las mencionadas. Por un lado, hay un sesgo de estudio e identificación en los investigadores que bien pueden omitir involuntariamente la identificación de un tireóforo. Tal fue el caso de *Jakapil*, inicialmente identificado como un posible cocodrilo dado el carácter incompleto del primer material hallado, la presencia de osteodermos en él, y a la presencia del mesoeucrocodylia *Araripesuchus* en los mismos niveles. Por otra parte, es probable que un sesgo ecológico afecte, no solo la conservación de tireóforos en Sudamérica, sino en todo el mundo. Si bien los anquilosáuridos son regularmente hallados y en buenas condiciones, los nodosáuridos, los paranquilosaurios, los estegosaurios y los tireóforos basales son más problemáticos. Es probable que las características basales de estos grupos relativas a su ecología (ej., dentición, locomoción, anatomía craneana, etc.) puedan estar relacionadas a un ambiente determinado que genere un sesgo en su conservación (ver Ósi et al., 2016).

La novedosa posición filogenética de *Antarctopelta* respecto de la recuperada por los trabajos de Arbour y Currie (2016) y Arbour et al. (2016) será analizada en base a los resultados obtenidos en la presente tesis (con una codificación propia e incluyendo los nuevos materiales), los cuales se obtuvieron previamente a que resultados semejantes fueran publicados por Soto-Acuña et al. (2021). La posición filogenética de *Antarctopelta* se modificó mucho respecto a la obtenida previamente por Arbour y Currie (2016). Allí, *Antarctopelta* se recuperó dentro de Nodosauridae en una gran politomía que incluía taxones mayormente derivados de nodosáuridos o menos emparentados con los tradicionales “Polacanthinae”. Sin embargo, desde la publicación de su diagnosis, este taxón resultó problemático por la presunta mixtura de caracteres basales y derivados (Salgado y Gasparini, 2006; Arbour y Currie, 2016; Rozadilla et al., 2019). La revisión del holotipo en esta tesis no sólo ordenó este problema y estableció una nueva diagnosis (ver Capítulo 6), sino que también permitió recodificar la terminal correspondiente y recuperar la nueva posición en el análisis filogenético. Las similitudes anatómicas de *Antarctopelta* con *Kunbarrasaurus* se vieron reflejadas en el análisis. Ambos taxones se recuperan por fuera de las tradicionales y grandes familias Nodosauridae y Ankylosauridae, tal y como suele ser recuperado *Kunbarrasaurus*

(ej., Arbour y Currie, 2016; Wiersma e Irmis, 2018; si bien estos últimos ubican como terminal a *Minmi paravertebra*, codificaron los caracteres en base a *Kunbarrasaurus*; Jelle Wiersma com. pers.). El posterior descubrimiento de *Stegouros* fue clave para establecer esta conexión entre taxones gondwánicos y definir un nuevo clado de anquilosaurios, Parankylosauria (Soto-Acuña et al., 2021). La inclusión de *Jakapil* y la recodificación de *Patagopelta* no generaron variaciones en la posición filogenética de *Antarctopelta*, lo que muestra la robustez de su nueva posición.

Pese a tratarse de taxones basales y de Gondwana, las relaciones entre Parankylosauria y *Jakapil* parecen distantes. Los paranquilosaurios muestran caracteres típicamente anquilosaurianos, como cráneos ornamentados y anchos, vértebras caudales deprimidas, proporciones similares de los miembros, y un fémur columnar con reducción de los trocánteres anterior y cuarto (entre otras), lo que contrasta con la mixtura de caracteres presentes en *Jakapil*. Más aún, las características anquilosaurianas presentes en *Jakapil* se reconocen como convergentes con los euanquilosaurios anquilosáuridos (ej., la hilera dentaria del dentario recta en vista lateral, una pequeña diastema en el dentario, la sínfisis baja, la forma de la hoja escapular). Por lo tanto, pese a ser taxones basales y cercanos, una posición filogenética cercana entre *Jakapil* y Parankylosauria es poco probable. Por el momento, el registro fósil de tireóforos del Jurásico-Cretácico Inferior de Sudamérica es muy incompleto como para tener una comprensión acabada de las relaciones entre estos taxones.

La definición de Parankylosauria como el ancestro de *Stegouros* pero no de *Ankylosaurus* y todos los descendientes de ese ancestro (Soto-Acuña et al., 2021), o los taxones más emparentados a *Stegouros* que a *Ankylosaurus*, dejaría como grupo hermano a todo el resto de los anquilosaurios dentro de Euankylosauria, y es allí donde se recupera el último de los materiales aquí analizados. La recodificación de *Patagopelta* también ubicó en una nueva posición filogenética al material argentino, previamente recuperado como un Panoplosaurini (Arbour et al., 2016; Soto-Acuña et al., 2021). Algunas características relacionadas con la morfología general del fémur, la posición del trocánter mayor y la conformación de los anillos cervicales (ver Capítulo 5) ya sugerían una posición diferente. *Patagopelta* se recupera como un Nodosauridae, dentro de Nodosaurinae y más relacionado al resto de los nodosaurinos que a los Panoplosaurini. Si bien los soportes de Nodosauridae en esta matriz de datos suelen ser nulos (Arbour y Currie, 2016; Zheng et al., 2018; Soto-Acuña et al., 2021), la variación del parámetro k bajo pesos implicados también nos muestra la estabilidad del taxón dentro de los Nodosaurinae. Como es de esperar, bajos valores de k modificaron mucho la topología general y la posición de muchos taxones relevantes. Sin embargo, cuando se recuperaron los grupos mayormente estables en los análisis, *Patagopelta* se ubicaba dentro de los Nodosaurinae (k=7,8). Es más, bajo esos valores de k, la posición de *Patagopelta* es más relacionada a nodosaurinos del Cretácico “medio” de Norteamérica (*Animantarx*, *Niobrarsaurus*, *Nodosaurus*, *Sauropelta*, *Silvisaurus*, *Tatankacephalus* y *Texasetes*), lo cual es consistente con los caracteres anatómicos mencionados. A su vez, la recodificación de *Antarctopelta* y la inclusión de *Jakapil* al análisis no modificó sustancialmente la posición de *Patagopelta* respecto de su publicación original (Riguetti et al., 2022b), lo cual soporta aún más la posición filogenética del mismo. Finalmente, es importante mencionar que la inclusión del carácter nuevo, relativo a las dimensiones relativas de la escápula y el coracoides, ha sido recuperado como sinapomorfía de Nodosaurinae, dando así soporte a la topología recuperada.

Estos resultados nos muestran en conjunto que la diversidad de tireóforos en Sudamérica y Antártida no solo fue importante (y muy dispar morfológicamente) durante el Cretácico, ya que contamos al menos con cuatro especies (incluyendo *Stegouros*

elengassen) pertenecientes a tres linajes distintos de tireóforos, sino que además nos muestra que aún resta mucho por conocer de estos dinosaurios. Aún es necesario completar la falta de registro entre los primeros tireóforos del Jurásico y los del Cretácico Superior de Sudamérica para comprender mejor la presencia de *Jakapil* en la región, y el origen y dispersión de los paranquilosaurios a través de Gondwana. Recurriendo a las hipótesis planteadas, y considerando los tres linajes diferentes recuperados para *Jakapil*, *Antarctopelta* y *Patagopelta*, se rechaza ampliamente la hipótesis H4 de monofilia de los tireóforos cretácicos de Sudamérica y Antártida.

Anquilosaurios enanos

Uno de los anquilosaurios gondwánicos y de pequeño tamaño es *Stegouros*. Este es el único paranquilosaurio con longitud femoral conocida o documentada (si bien las dimensiones de *Kunbarrasaurus* son muy pequeñas y similares a las de *Stegouros*; Molnar, 1996; Soto-Acuña et al., 2021). Si bien *Antarctopelta* mostraría ser ligeramente mayor y más robusto que sus dos parientes más cercanos, es de esperar que el clado en su conjunto retenga un pequeño tamaño, y que esta característica sí refleje alguna tendencia filética. En cuyo caso, los procesos evolutivos que actúan sobre las dimensiones de estos anquilosaurios son independientes de los que actúan sobre otros anquilosaurios pequeños como *Patagopelta* y *Struthiosaurus*. Lamentablemente, el registro fósil de anquilosaurios de Gondwana es muy incompleto (sobre todo el registro del Jurásico y Cretácico Inferior), con lo que por el momento es difícil comprender el origen de esta aparente tendencia hacia el enanismo en los Parankylosauria.

Por el contrario, el pequeño tamaño de *Patagopelta* no parece reflejar una tendencia filogenética al enanismo. La misma no es obvia dentro de Nodosauridae en general, o dentro del clado interno que contiene a *Patagopelta*. La reconstrucción de nodos generada en Mesquite muestra una longitud femoral de 50-60 cm en la base de Nodosauridae (también para Ankylosauridae). Si bien la base de Nodosauridae cuenta con bastante información (aunque sin claras tendencias de tamaño corporal), los grupos más derivados son más problemáticos. El clado más inclusivo de nodosáuridos excluyendo a *Edmontonia*, *Peloroplites* y los “polacantinos”, disminuyó su longitud femoral a 40-50 cm en su base, y no hay una tendencia clara en la longitud femoral hacia los subgrupos que contiene. De hecho, el único grupo con información son los Struthiosaurini, donde no hay una clara tendencia en cuanto al tamaño corporal. Por otra parte, *Patagopelta* forma parte de una politomía con taxones de muy variable tamaño. Por lo tanto, no es clara la presencia de una tendencia evolutiva hacia la disminución de tamaño en Nodosauridae, y la presencia de taxones muy pequeños, como *Patagopelta* y *Struthiosaurus*, podría ser considerada como independiente, un carácter autapomórfico de cada terminal. Dicho de otro modo, un enanismo no filético. Sin embargo, la falta de resolución dentro del clado menos inclusivo que contiene a *Patagopelta* impide ser concluyente con respecto al pequeño tamaño de algunos taxones estrechamente relacionados (*Pawpawsaurus* y *Texasetes*), cuyas medidas femorales aún son incógnitas.

Algunos trabajos previos han tratado de explicar esta disminución de tamaño no filética. El pequeño tamaño en el saurópodo *Magyarosaurus*, el ornitópodo *Zalmoxes* y el nodosáurido *Struthiosaurus* del Cretácico Tardío de la Isla de Hațeg (hoy Rumania) ha sido atribuido a la Regla de la Isla por algunos autores (Pereda-Suberbiola y Galton, 2009; Benton et al., 2010; Stein et al., 2010; Ősi et al., 2012, 2014a). Esta explicación considera que la escasez de recursos en áreas geográficamente reducidas tiene un efecto directo sobre la evolución del tamaño corporal de los organismos que allí viven, y que por lo tanto experimentan una reducción en el mismo como respuesta a esta limitada abundancia de los

recursos. Si bien los efectos de la Regla de la Isla han sido comprobados en varias oportunidades, otros autores proponen explicaciones alternativas (ej., Meiri et al., 2008; Itescu et al., 2014).

La cretácica Isla de Hațeg formaba parte de un archipiélago que abarcaba gran parte de lo que hoy es Europa (Benton et al., 2010). En Sudamérica, durante el Cretácico Tardío es probable que se haya dado un escenario similar en algunos aspectos. Si bien no se puede confirmar la presencia de un archipiélago en la Patagonia, varias transgresiones marinas desde el Océano Atlántico inundaron la región sur de Sudamérica (ej., Mar de Kawas) resultando en una configuración posiblemente similar a un archipiélago, cuyo registro fósil muestra una mixtura de faunas marinas y continentales durante la transición Cretácico-Paleógeno (Riccardi, 1988; ver también Gasparini et al., 2001; Wilson y Arens, 2001; Rougier et al., 2009; Malumián y Náñez, 2011; Goin et al., 2016a, b; y referencias allí citadas). Además, teniendo en cuenta que el linaje de *Patagopelta* pudo haber migrado desde Norteamérica durante el Cretácico Tardío (ver más abajo), tanto el archipiélago Caribe como las masas continentales aisladas de la región norte de Sudamérica (Macsotay et al., 2003; Iturralde-Vinent, 2006) fueron pasos obligados hacia el sur. Es probable que el pequeño tamaño de *Patagopelta* pueda ser atribuido a una reducción del tamaño de sus ancestros cruzando hacia Sudamérica. La hipótesis de enanismo insular fue también propuesta previamente para los pequeños saurópodos saltasaurinos del Cretácico Superior de la Formación Allen de Norpatagonia (Apesteguía, 2002; ver también Klein et al., 2012). De hecho, el saltasaurino *Rocasaurus* (Salgado y Azpilicueta, 2000) fue hallado en la misma excavación que el fémur y el diente de *Patagopelta* en Salitral Moreno (Leonardo Salgado, obs. pers.).

Hipótesis alternativas relativas al pequeño tamaño de los nodosáuridos sudamericanos podrían incluir exclusión competitiva contra los hadrosáuridos y la diversidad endémica de saurópodos del Cretácico Tardío (Salgado y Azpilicueta, 2000), que incluye formas pequeñas (de Jesus Faria et al., 2014; Aranciaga Rolando et al., 2021b, y referencias allí citadas). Enanismo pedomórfico también ha sido discutido previamente (Pereda-Suberbiola y Galton, 2009). En todos los casos, es necesario testear estas hipótesis incrementando el registro fósil de los anquilosaurios de Centro y Sudamérica, y sus correspondientes estudios histológicos.

Paleobiogeografía de los primeros Thyreophora

El hallazgo de *Jakapil* no solo tiene importancia a nivel de la diversidad de tireóforos, sino también aporta información al origen del grupo y su biogeografía histórica. El registro fósil de tireóforos del Jurásico Temprano consiste de formas basales que muestran una distribución pangeica. Estos comprenden a *Scutellosaurus* (Hettangiano-Toarciano de Estados Unidos; ver Breeden et al., 2021), *Scelidosaurus* (Sinemuriano del Reino Unido; ver Norman, 2020a), *Emausaurus* (Toarciano de Alemania; Haubold, 1990), "*Lusitanosaurus*" (Sinemuriano de Portugal; ver Norman et al., 2004a), "*Bienosaurus*", "*Tatisaurus*" (ambos del Hettangiano-Sinemuriano de China; ver Norman et al., 2007; Raven et al., 2019) y *Yuxisaurus* (Sinemuriano tardío-Toarciano de China; Yao et al., 2022). Algunas publicaciones recientes recuperan a los ornitisquios sin armadura dérmica *Lesothosaurus* (Hettangiano-Sinemuriano de Sudáfrica y Lesotho; ver Baron et al., 2017) y *Laquintasaura* (Hettangiano de Venezuela; ver Barrett et al., 2017; Maidment et al., 2020) como los miembros basales gondwánicos de Thyreophora. Sin embargo, estudios alternativos muestran que su posición filogenética es controvertida (Baron et al., 2017; Norman, 2021) con lo que no podrían ser asignados con confianza a este grupo.

La extensa distribución de los tireóforos basales (excluyendo a *Lesothosaurus* y *Laquintasaura*) a lo largo del hemisferio norte durante el Jurásico Temprano muestra una rápida diversificación luego del origen del clado. Sin embargo, los restos de tireóforos basales gondwánicos conocidos del Jurásico Medio de Níger (con características similares a *Scelidosaurus*; Ridgwell y Sereno, 2010; Ridgwell, 2011), junto con materiales problemáticos del Jurásico Inferior (Sinemuriano-Pliensbachiano) de India (ver Norman et al., 2007, Galton, 2019, y referencias allí citadas), sugieren una mayor distribución de los primeros tireóforos. Además, la distribución temprana de estegosaurios y anquilosaurios durante el Jurásico Medio muestra un patrón global similar. La presencia del estegosaurio basal *Isaberrysaura* en el Jurásico Medio (Bajociano) de Argentina (Salgado et al., 2017; Maidment et al., 2020) y del estegosáurido *Adratiklit* del Bathoniano-Calloviano de Marruecos (Maidment et al., 2020) representan una distribución de los estegosaurios más extendida hacia el sur de lo que se creía. El registro fósil de tireóforos del Jurásico Medio también incluye al estegosaurio *Loricatosaurus* del Calloviano de Inglaterra y Francia, los anquilosaurios *Sarcolestes* y “*Cryptosaurus*” del Calloviano de Inglaterra, el anquilosaurio *Spicomellus* del Bathoniano-Calloviano de Marruecos, el anquilosaurio “*Tianchisaurus*” del Calloviano de China, y materiales indeterminados de África, Europa y Asia (ver Galton, 2019; Maidment et al., 2020; 2021; Zafaty et al., 2022; y referencias allí citadas). En resumen, la distribución pangeica de los primeros tireóforos durante el Jurásico Temprano-Medio, y el bajo soporte en la base de algunos grandes grupos en los análisis filogenéticos, dificulta el reconocimiento de un área fuente o de origen para Thyreophora y los grupos más inclusivos (Arbour y Currie, 2016; Galton, 2019; Maidment et al., 2020).

En este contexto, *Jakapil* no solo incrementa el pobre registro fósil de tireóforos de Gondwana, sino que además establece un marco teórico para la evolución y distribución de los tireóforos basales del hemisferio sur (Fig. 5). Ya sea que *Jakapil* se recupere como un anquilosaurio, o un tireóforo no eurípodo, este se encuentra cercanamente relacionado a *Scelidosaurus*. La presencia de un tireóforo basal en el Cretácico Tardío temprano de Sudamérica refleja un antiguo linaje gondwánico de tireóforos basales que evolucionó independientemente de aquellos del hemisferio norte, cuyas relaciones filogenéticas se trazaron con la ruptura de Pangea durante el Jurásico Temprano-Medio y el posterior aislamiento de Gondwana, y luego de Sudamérica. En consecuencia, los primeros tireóforos de Gondwana sobrevivieron un extenso periodo de tiempo luego de la ruptura de Pangea, mientras que en el hemisferio norte parecen haberse extinto para el Jurásico Medio.

Buenos vecinos: faunas nativas y migrantes de anquilosaurios durante el Cretácico Superior del cono sur

Si bien el origen de los grandes grupos de tireóforos en el Jurásico es aún problemático a nivel global, durante el Jurásico Tardío-Cretácico Temprano los anquilosaurios tuvieron una extensa distribución en el hemisferio norte, y su paleobiogeografía es mejor conocida (Arbour y Currie 2016).

La creación de Parankylosauria ordenó un poco el contexto de lo que ocurre en el hemisferio sur (Soto-Acuña et al., 2021). El Análisis 2 muestra que no todos los anquilosaurios gondwánicos estaban relacionados entre sí. *Kunbarrasaurus* del Cretácico Inferior de Australia (Leahey et al., 2015), *Stegouros* del Cretácico Superior de Chile (Soto-Acuña et al., 2021) y *Antarctopelta* del Cretácico Superior de Antártida se recuperaron agrupados y como taxones hermanos de todos los demás anquilosaurios (Parankylosauria: Soto-Acuña et al., 2021; ver también Wiersma e Irmis, 2018). En contraste, *Patagopelta* se recuperó bien

anidado en Nodosauridae, cercanamente emparentado a taxones del Cretácico “medio” de Norteamérica. Estos resultados sugieren que, al menos, dos linajes de anquilosaurios evolucionaron en Gondwana durante el Cretácico Superior.

Las hipótesis paleobiogeográficas previas propuestas para los anquilosaurios del Cretácico Superior sudamericano proponían una migración durante el Campaniano–Maastrichtiano desde Norteamérica hacia Sudamérica (Bonaparte, 1986; Coria y Salgado, 2001; Arbour y Currie, 2016) para explicar la presencia de una asociación de hadrosáuridos y anquilosaurios, típicamente norteamericana, en Argentina (Leanza et al., 2004). Alternativamente, Gasparini et al. (1996) y Agnolín et al. (2010) proponen un linaje de anquilosaurios gondwánicos originado en el Jurásico Tardío, con formas endémicas en Australia (ej., *Minmi*; Gasparini et al., 1996). Los resultados del Análisis 2 muestran un panorama diferente, combinado entre ambas hipótesis, donde los paranquilosaurios representan una rama basal del linaje presente en los continentes del sur desde la separación de Laurasia y Gondwana hasta el Cretácico más tardío, y la segunda rama está compuesta por pequeños euanquilosaurios nodosáuridos relacionados a las formas del Cretácico “medio” de Norteamérica, soportando así la aloctonía de los anquilosaurios del Cretácico Tardío del norte de Patagonia.

Si bien ambos linajes fueron contemporáneos en la región, su presencia en el mismo sitio resta por testearse. Es necesario incrementar el registro para testear una posible simpatría de los linajes. Los paranquilosaurios *Antarctopelta* y *Stegouros* muestran una distribución más al sur (Península Antártica y Patagonia Sur; de latitudes similares a las ocupadas por los paranquilosaurios australianos) que *Patagopelta* (Patagonia Norte). De confirmarse la identidad de *Metatetrapous* como un icnogénero asignable a Parankylosauria (ver Capítulo 6), y teniendo en cuenta las huellas asignadas a productores nodosáuridos (cf. *Tetrapodosaurus*) de Bolivia y el registro cf. *Metatetrapous* de Brasil, esto podría estar sustentando una extensa distribución superpuesta de los dos linajes en Sudamérica. En este sentido, es importante analizar las facies asociadas a estos registros. En todos los casos, los restos óseos e icnológicos de anquilosaurios sudamericanos, antárticos y australianos se hallaron en facies de ambiente transicional a marino somero (Molnar, 1980; Olivero et al., 1991; Salgado y Gasparini, 2006; Gasparini et al., 2015; Leahey et al., 2015; Rozadilla et al., 2021; Paulina-Carabajal et al., 2021), muy abundantes en la Patagonia durante el Cretácico terminal asociado a transgresiones atlánticas (ver Reguero y Goin, 2021). Por lo tanto, es probable que no solo los Nodosauridae (ver Capítulo 5; Arbour et al., 2016) sino también los Parankylosauria se encuentren en hábitats cercanos a la costa, y que las grandes ingresiones marinas del Atlántico durante el Campaniano–Daniano no hayan sido una barrera para la conexión geográfica de estos grupos. Aún es necesario un mayor registro fósil de estos grupos y un estudio paleoecológico que testeé la superposición de nicho y una potencial competencia ó simpatría. También es importante realizar una mejor identificación de los posibles productores de las huellas de anquilosaurios de la Formación El Molino en los sitios de Toro-Toro (*Ligabueichnium*) y Cal Orck’o para comprender mejor la amplia diversidad de anquilosaurios presentes en Sudamérica durante el Cretácico Tardío.

Respecto de los tiempos de inmigración de los Nodosauridae, el Análisis 2 también permite considerar algunas ideas alternativas respecto de la propuesta original (Bonaparte, 1986; Coria y Salgado, 2001). *Patagopelta* se recupera como cercanamente relacionado a varios Nodosauridae del Cretácico “medio” de Norteamérica, por lo que es posible que el linaje del nodosáurido sudamericano se haya originado durante el Aptiano–Albiano, considerando la edad de los taxones emparentados más antiguos (ver Carpenter y Kirkland, 1998; Carpenter et al., 1999; Kirkland et al., 2013; Ósi y Prondvai, 2013). Esto sería, a lo

sumo, unos 40 millones de años más antigua que la propuesta previamente (Coria y Salgado, 2001). Esta propuesta alternativa debe ser tomada con cuidado debido a lo incompleto del registro gondwánico de nodosáuridos (y sus formas relacionadas) y la consecuente pobre información paleobiogeográfica.

Considerando las opciones brindadas desde la paleogeografía, conexiones terrestres entre Sur y Norteamérica a través del Caribe fueron propuestas mayormente para el Cretácico más temprano (Pindell et al., 2012) y para el Cretácico más tardío (Pindell y Kennan, 2009, y referencias allí citadas). La última es consistente con el evento paleobiogeográfico del Campaniano–Maastrichtiano conocido como el Primer Intercambio Biótico Americano (“FABI” por sus siglas en inglés, Goin et al. 2012). Esta propuesta, fuertemente soportada por los patrones de distribución de varios linajes de vertebrados terrestres, incluyendo mamíferos, lagartos, serpientes, y dinosaurios (Goin et al., 2012, 2016b; Carneiro et al., 2018; y referencias allí citadas), fue tradicionalmente utilizada para explicar la presencia de anquilosaurios en Sudamérica (Coria y Salgado, 2001). Por otra parte, las faunas de vertebrados continentales del Cretácico “medio” de Sudamérica y África muestran una larga estabilidad en sus componentes durante el Albiano–Cenomaniano con posibles intercambios faunísticos (ej., Candeiro et al., 2011; Krause et al., 2020; y referencias allí citadas), y sin taxones alóctonos hasta el Campaniano tardío (Leanza et al., 2004). Una aproximación paleogeográfica alternativa propone que algunas posibles conexiones entre Sur y Norteamérica pudieron haber ocurrido durante el Albiano–Santoniano, lo que podría soportar una migración temprana de los nodosáuridos (Pindell y Kennan, 2001). Sin embargo, esta interpretación paleogeográfica no está fuertemente soportada (Iturralde-Vinent, 2006; Goin et al., 2016b). Iturralde-Vinent (2006) también mencionan la presencia de restos de ornitópodos del Cenomaniano de Honduras (Horne, 1994) que soportan una conexión continente-isla hace alrededor de 85–95 millones de años (Cenomaniano–Santoniano), pero no un puente terrestre entre las Américas.

Resumiendo, la evidencia geológica y el registro fósil soportan mayormente la propuesta de una conexión terrestre durante el Campaniano tardío–Maastrichtiano, y la consecuente migración anquilosauriana. Sin embargo, no es posible descartar una probable migración más temprana de los anquilosaurios durante el periodo Albiano–Santoniano, que debería ser considerada a la luz de más evidencia.

Finalmente, la nula resolución filogenética dentro de Parankylosauria no permite ni la polarización de caracteres y el estudio de la evolución del grupo, ni la propuesta de patrones paleobiogeográficos dentro del grupo. Lo esperable desde la estratigrafía es que los materiales más antiguos, del Cretácico “medio” de Oceanía, incluyendo a *Kunbarrasaurus*, sean los más basales miembros del grupo, y que el mismo haya dispersado hacia la Antártida y luego hacia Sudamérica. De hecho, la conexión Antártida–Sudamérica durante el Mesozoico persiste hasta el Paleoceno, permitiendo la migración de diferentes grupos de organismos (Reguero y Goin, 2021, y referencias allí citadas). Sin embargo, la presencia de huellas posiblemente asignadas a paranquilosaurios en el Jurásico–Cretácico de Brasil presentaría un problema. Más aún, restos de anquilosaurios incluyendo osículos muy similares a los de *Antarctopelta* y *Kunbarrasaurus* fueron descubiertos en el Cenomaniano–Santoniano de Patagonia (Paulina Carabajal et al., 2021), previo a la conexión con Antártida, lo que soporta paranquilosaurios en Sudamérica previos a *Stegouros*.

Como queda claro, el pobre registro de los tireóforos en Gondwana genera muchos problemas a la hora de hacer interpretaciones tanto filogenéticas como paleobiogeográficas. De todas maneras, el material disponible permite hacer aproximaciones que resultaban imposibles hasta hace unos pocos años. Con esto, la hipótesis H5, relativa a la biogeografía

de los anquilosaurios de Sudamérica y Antártida, se rechaza en los términos que fue formulada, ya que la evidencia soporta solo un linaje de anquilosaurios inmigrante desde norteamérica durante el Campaniano-Maastrichtiano, pero otro linaje es local y tiene un posible origen jurásico.

CAPÍTULO 8

DISCUSIÓN FINAL, CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS

Retomando los objetivos generales de la presente tesis:

“Objetivo general: incrementar el conocimiento sobre la anatomía, la diversidad y la historia evolutiva de los tireóforos sudamericanos mediante la revisión del registro ya documentado, el análisis de huellas y restos óseos inéditos, y la búsqueda exhaustiva y estudio de nuevos materiales.”

En cumplimiento con los mismos, los resultados de esta tesis vienen a aportar nueva información sobre los dinosaurios tireóforos de Sudamérica, materiales hasta ahora problemáticos, incorporando nuevos datos en el contexto global del grupo. Mediante el uso de distintas metodologías se ha recabado información antes desconocida para el grupo que permitió conocer mejor algunos aspectos de la diversidad y la paleobiología del grupo.

A su vez, y complementando estos nuevos resultados, la exhaustiva búsqueda de materiales ha arrojado nuevos registros y sitios con potencial de conservación de fósiles de tireóforos. Los yacimientos de Bajada Colorada y el Área Paleontológica La Buitrera han sido fructíferos. En Bajada Colorada (Provincia de Neuquén), restos problemáticos hallados en las primeras campañas han planteado un desafío en cuanto a la presencia de estegosaurios en estos niveles del Cretácico Inferior de Argentina y que ya habían sido documentados en la también cretácica pero más joven Formación La Amarga. Las sucesivas campañas al sitio y los nuevos restos encontrados permitieron dar luz respecto de esta problemática. Por otra parte, en el Área Paleontológica La Buitrera (Provincia de Río Negro), nuevos restos de tireóforos arrojaron no solo una nueva especie para el grupo y para Sudamérica, sino también la presencia de un linaje previamente desconocido en la región para el Cretácico “medio” de Sudamérica y Gondwana. Esto nos muestra también una complejización de las comunidades locales, con actores tireóforos que no se estaban contemplando, y que evidentemente cumplieron un rol fundamental en determinados ecosistemas del Jurásico-Cretácico.

Durante el desarrollo de esta tesis, y con el objeto de incrementar la información a través de diferentes líneas de investigación, el estudio de estos materiales se llevó a cabo utilizando diversas metodologías que permitieron no solo conocer nuevos aspectos paleobiológicos de los tireóforos, sino también el aprendizaje de las mismas por parte del tesista, y que serán aplicados en futuros trabajos. El trabajo icnológico e histológico en colaboración con colegas ha sido clave para la resolución de problemas (ej., huellas de Icla) y el desarrollo de un enfoque paleobiológico en varios temas (ej., actividad de anquilosaurios a través de las huellas de Niñu-Mayu y el estudio ontogenético del pequeño *Jakapil*). A su vez, la realización de cursos complementarios han sido un gran aporte en este sentido. Ejemplo de ello fue la aplicación de metodologías morfogeométricas tanto para la resolución de problemas en el caso de los materiales de Bajada Colorada, como para el aporte en la sistemática de los anquilosaurios con la confirmación de caracteres en uso y la propuesta de nuevos caracteres morfológicos. Nuevos estudios sobre los nuevos restos permitirán una mejor comprensión de estos animales.

Para detallar un poco más la discusión de los resultados obtenidos, se puede hacer un racconto de los objetivos específicos y cómo cada uno ha sido llevado a cabo:

- *Objetivo específico 1: analizar los restos óseos de especímenes publicados de las colecciones nacionales y del exterior para aumentar el conocimiento anatómico de los tireóforos del hemisferio sur.*

El objetivo ha sido parcialmente alcanzado pero con resultados muy positivos. Se ha realizado la revisión de los materiales de Salitral Moreno, La Amarga y la Antártida, previamente publicados. El material de La Amarga fue estudiado previamente por Pereda-Suberbiola et al. (2012), y la observación del mismo no ha arrojado resultados novedosos al respecto en esta tesis.

En el caso de los materiales de anquilosaurios de Salitral Moreno y la Antártida, se revisaron los materiales alojados tanto en la colección del Museo Provincial Carlos Ameghino (MPCA) como en la división de Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata (MLP). En ambos casos se recuperó información novedosa del análisis de los restos publicados, y se encontraron nuevos restos también informativos. El estudio de todos estos materiales en su conjunto ha arrojado la descripción de una nueva especie de anquilosaurio para Sudamérica, *Patagopelta cristata*, y la revalidación y propuesta de una nueva diagnosis para el paranquilosaurio *Antarctopelta oliveroi*.

Además de la revisión de materiales ya publicados, se revisaron los hallazgos de las sucesivas campañas que el equipo de la Fundación Azara realiza en el Área Paleontológica La Buitrera desde hace más de 20 años, y en la localidad de Bajada Colorada, en colaboración con el Museo Municipal Ernesto Bachmann de El Chocón (MMCh), desde hace más de 10 años. Esta revisión arrojó nuevos materiales en ambas localidades e incentivó la realización de nuevas campañas donde han aparecido cada vez más materiales. Así, aparecieron nuevos restos asignables a estegosaurios en el Cretácico Inferior de la Formación Bajada Colorada de la localidad homónima, y un nuevo tireóforo basal, *Jakapil kaniukura*, procedente de la Formación Candeleros en la localidad de Cerro Policía en el Área Paleontológica La Buitrera. Ambos registros refuerzan la idea de que este grupo de dinosaurios se encontraba en Sudamérica desde mucho antes de lo que se suponía previo a la realización de esta tesis. Hasta ese momento, el registro más fehaciente de tireóforos en Sudamérica eran los de anquilosaurios procedentes del Cretácico más superior de Salitral Moreno. Hoy en día, el hallazgo de tireóforos basales y de estegosaurios, grupos típicamente jurásicos, llevan los linajes presentes en Sudamérica a épocas mucho más antiguas. Esto no solamente nos muestra un incremento en la diversidad de vertebrados conocidos, sino también son la representación de un nicho ecológico pocas veces documentado en nuestra región.

Una de las metas mencionadas en este objetivo específico no pudo ser alcanzada. Si bien se ha buscado la manera de viajar a visitar colecciones de museos de otros países, esto no ha sido posible por falta de financiación y la pandemia declarada. Esta imposibilidad se complementó no solo con el uso de la bibliografía disponible, sino también con la colaboración de colegas de diversos lugares del mundo y con experiencia en el estudio de los tireóforos, que facilitaron material digitalizado para comparaciones y su opinión y discusión ante distintas problemáticas relativas al tema de esta tesis. De esta forma, considero no solo que su aporte es un respaldo a los resultados obtenidos en la presente tesis, sino que además me permitieron crecer como profesional, tanto en el desarrollo de interacciones con colegas como en las dinámicas laborales y el abordaje de determinadas problemáticas.

- *Objetivo específico 2: Describir en detalle restos de tireóforos (anquilosaurios?) sin publicar de Salitral Moreno, Río Negro, y los restos de tireóforos (estegosaurios?) procedentes de Bajada Colorada, Neuquén.*

Si bien este objetivo fue especificado para los materiales de Salitral Moreno y Bajada Colorada, voy a ser extensivo también a los materiales de la Antártida y el Área Paleontológica La Buitrera, que permitieron un muestreo más abarcativo del grupo y una comprensión más acabada de la problemática en general.

Los restos de Salitral Moreno han sido estudiados en su totalidad, recopilando materiales de varias expediciones, tanto publicados como inéditos. Estos fueron estudiados en su anatomía, sistemática e histología, permitiendo erigir la nueva especie *Patagopelta cristata*, la primera especie de anquilosaurio descripta formalmente para Argentina. Entre los caracteres diagnósticos de esta especie se encuentra la presencia de un medio anillo cervical de morfología única, comprendiendo osteodermos mediales bajos o en forma de domo, osteodermos laterales en forma de cresta con una marcada inflexión, y osteodermos distales en forma de espinas bajas, todos ellos fusionados a través de sus bases formando una estructura muy gruesa, y también la presencia de crestas musculares fuertemente marcadas en la cara anterior del fémur. Estos rasgos fueron mencionados previamente por Coria y Salgado (2001) y Arbour y Currie (2016), pero en esta tesis fueron comparados adecuadamente con otros anquilosaurios e incluidos en un análisis filogenético con todo el material disponible. Su posición filogenética fue recuperada dentro de Nodosauridae, emparentado a los Nodosaurinae del Cretácico “medio” de Norteamérica y por fuera del grupo Panoplosaurini previamente propuesto para este material (Arbour et al., 2016). El análisis morfogeométrico del fémur y varios caracteres morfológicos sustentan esta posición, entre ellos la presencia de un cíngulo asimétrico fuertemente desarrollado en la corona dentaria, el trocánter mayor del fémur muy desarrollado y separado de la cabeza femoral por una profunda muesca, el cuarto trocánter ubicado proximalmente sobre el fémur, y la presencia de espinas cervicales y pectorales. La histología de los osteodermos de *Patagopelta* arrojó resultados similares y comparables a los de otros Nodosauridae, con escudos formados por paquetes de fibras estructurales muy ordenados y cortezas externas más anchas que las basales.

Un procedimiento similar se siguió con los materiales de *Antarctopelta oliveroi*. Además de los restos previamente publicados y con los que se realizó la diagnosis de la especie, restos inéditos del mismo ejemplar colectados a lo largo de varias campañas fueron preparados e incorporados al holotipo y utilizados para el armado de una nueva diagnosis. Entre los nuevos materiales, los más significativos son los relativos al cráneo y a la mandíbula. Estos muestran un techo craneal aplanado y sin fuertes ornamentaciones craneales, muy similar a *Kunbarrasaurus*. Además, se reinterpretaron varios elementos respecto de su asignación original, algunos de ellos presuntamente craneales que resultaron ser osteodermos caudales. En el estudio de este ejemplar, el uso de tomografías permitió identificar los fragmentos craneales y algunas estructuras internas, y elementos que no han podido ser extraídos de la matriz sedimentaria. Por ejemplo, la visualización intra-matriz de la relación entre osteodermos y vértebras permitió definir la morfología de los osteodermos torácicos y caudales, similares a las de *Kunbarrasaurus* y *Stegouros*, respectivamente. La reinterpretación de materiales acompañada de nuevos restos también muestra una

nueva morfología caudal en *Antarctopelta*, consistente con la recientemente encontrada en *Stegouros*. Así, la anatomía de *Antarctopelta*, previamente identificada como una mixtura de caracteres entre anquilosáuridos y nodosáuridos, es ahora más consistente con la de los paranquilosaurios, un nuevo clado que engloba a los anquilosaurios de Gondwana. Por otra parte, los nuevos registros permitieron realizar un análisis más completo de los autopodios de los paranquilosaurios en su conjunto y la propuesta de este grupo como potenciales productores de las huellas de *Metatetrapous*.

Los materiales completamente inéditos analizados en esta tesis incluyen restos del Área Paleontológica La Buitrera y de Bajada Colorada. En el primer caso, materiales colectados en varias campañas desde 2014 fueron preparados e identificados como de un nuevo tireóforo durante el proceso de trabajo de esta tesis, por lo que no se incluyeron en los objetivos originales. La descripción anatómica de este material fue acompañada por el uso de tomografías para la identificación de algunos elementos, como el coracoides, de estructuras internas, como las carótidas en el basiesfenoides y el análisis de posibles estructuras neumáticas en las vértebras dorsales (descartado). Este nuevo material arrojó resultados sorprendentes. En primer lugar, los restos permitieron diagnosticar una nueva especie de dinosaurio tireóforo, *Jakapil kaniukura*, con características muy particulares y distintivas. La mandíbula de *Jakapil* es sumamente rara para los dinosaurios tireóforos, siendo esta muy corta y alta en su mitad posterior por la presencia de una gran cresta ventral. Si bien esta morfología mandibular guarda una fuerte similitud con la de los heterodontosáuridos y ceratopsios basales, los análisis filogenéticos (además de muchas otras características anatómicas), soportan una asignación tireófora. Los restos parciales de este pequeño dinosaurio también sugieren fuertemente que se trató de un ejemplar de miembros anteriores sumamente reducidos y de andar bípedo, algo también propuesto sólo para otro tireóforo, *Scutellostaurus* (Breedon et al., 2021). Por otra parte, este nuevo dinosaurio es recuperado aquí como un tireóforo basal en los análisis filogenéticos con diferentes bases de datos. Este grupo de dinosaurios es conocido sólo en el Jurásico Inferior, lo que da aún más rareza e importancia al hallazgo (ver *Objetivo específico 4* más abajo). Los cortes histológicos permitieron estudiar no solo su estadio ontogenético (subadulto), sino también el tipo de crecimiento del tejido óseo (relativamente lento en comparación con otros dinosaurios y similar al de otros tireóforos basales como *Scutellostaurus*), y la estructura histológica de los osteodermos, que guarda algunas similitudes con los de los tireóforos basales y los nodosáuridos.

La relevancia de *Jakapil* no solo radica en lo que la nueva especie representa para su grupo, sino también para la asociación fósil encontrada en la Formación Candeleros. Esta formación geológica es muy fosilífera y rica en cuanto a la diversidad de vertebrados continentales. Entre ellos, el estrato herbívoro estaba ocupado, al menos, por una moderada diversidad de saurópodos titanosaurios y rebbaquisáuridos, y el esfenodonte *Prisphenodon*. El descubrimiento de *Jakapil* y sus características anatómicas particulares muestran una nueva componente del estrato herbívoro bajo de la comunidad de tetrápodos del APLB, aparentemente sin superposición de nicho con *Prisphenodon*, y complejizando de esta forma la red trófica de la asociación fósil del APLB.

Finalmente, los materiales más problemáticos para estudiar en esta tesis fueron los procedentes de Bajada Colorada. En esta localidad, los restos están

conservados de forma tal que dificultan su interpretación y además suelen estar fracturados o carecer de sus bordes (ya sea producto de procesos bioestratinómicos o de la preparación). El yacimiento en Bajada Colorada también presenta la dificultad de que se trata de una acumulación de huesos de una moderada diversidad de grupos de vertebrados. Por lo tanto, fue necesario realizar un relevamiento tafonómico con el material y datos disponibles, y un estudio de la anatomía de los diferentes grupos allí colectados, para comenzar con la identificación de los posibles restos tireóforos y el contexto en que se encontraron. En un principio, la totalidad de los elementos estudiados correspondían a posibles osteodermos, pero recientemente fueron preparados elementos del esqueleto endocondral, los elementos sacros y las costillas, las segundas en cercana asociación entre ellas y a un osteodermo. En su conjunto, un análisis morfogeométrico teniendo en cuenta los otros grupos de dinosaurios que allí se colectaron (y los que se conocen de la temporalmente cercana Formación Mulichinco) y el estudio de algunas características anatómicas, permitió una aproximación de los mismos al clado Stegosauria. La identificación de estos elementos también dió sustento al reconocimiento de los osteodermos como tales (en la mayoría de los casos), ya que la presencia de sólo osteodermos (algunos de morfología dudosa) en el yacimiento representaba evidencia escasa para afirmar la presencia de tireóforos en el sitio. Con estos resultados se soporta la presencia de estegosaurios en el Cretácico más inferior de Argentina, y cuyo linaje se extendió al menos hasta el Aptiano de Formación La Amarga, siendo parte de los pocos estegosaurios en el mundo que sobrevivieron el límite Jurásico-Cretácico. Aún hay una gran cantidad de material colectado de Bajada Colorada por prepararse y que permitirá hacer una identificación más precisa y análisis paleobiológicos más completos.

- *Objetivo específico 3: Realizar un estudio detallado de las numerosas huellas de tireóforos registradas en el Cretácico Inferior y Superior de Bolivia, las cuales fueron sucintamente estudiadas.*

Una campaña paleontológica en Bolivia realizada en 2018, más la información colectada por el equipo de Fundación Azara en campañas previas, nuevas dataciones y el descubrimiento de la localidad fosilífera de Ruditayoj, han permitido desarrollar el estudio de huellas tentativamente tireóforas de las localidades de Icla y de Niñu-Mayu. En el primer caso, las huellas procedentes de la localidad de Tunasniyoj estudiadas previamente por Apesteguía y Gallina (2011) fueron re-analizadas tras nuevas evidencias. Con información geológica equivocada, los autores realizaron una rápida revisión de los icnotaxones conocidos para el límite Jurásico-Cretácico (edad estimada en ese entonces para el nivel portador) y concluyeron que las huellas de esa localidad representaban una diversidad de productores tireóforos, incluyendo estegosaurios basales y anquilosaurios. Nuevas dataciones llevan la edad de la roca portadora al Triásico Superior (Bertrand et al., 2014), con lo que una asignación a productores tireóforos se veía dificultada, además de diferencias anatómicas previamente identificadas por el autor de la tesis (Riguetti, 2017b). El estudio aquí realizado sobre nuevas huellas en los mismos niveles pero en la localidad vecina de Ruditayoj, permitió una re-identificación de la totalidad de las huellas en ambas localidades refiriéndolas al icnogénero *Brachychirotherium*. La diversidad de las huellas estudiadas por Apesteguía y Gallina (2011) coinciden con la variedad de formas de este icnogénero quirotérido preservadas en Ruditayoj. A su vez, este

icnogénero presenta un biocrón restringido al Triásico Superior y se lo considera producido por pseudosuquios, con lo que no solo queda rechazada la propuesta de productores tireóforos, sino que además se restringe la edad de la portadora Formación Ipaguazú a ese periodo (Klein y Lucas, 2010a).

La otra componente icnológica de esta tesis es la nueva localidad de Niñu-Mayu, portadora de huellas variadas, incluyendo tireóforas. Si bien el sitio ya era conocido y explotado con fines turísticos, se presentaron aquí los primeros resultados científicos sobre estas huellas y el nivel portador. El mismo corresponde a los niveles carbonáticos de la Formación El Molino, del Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano) y las huellas allí conservadas se reconocieron con el icnogénero *Tetrapodosaurus*. Tradicionalmente propuesto como producido por nodosáuridos, la revisión de los autopodios de anquilosaurios aquí realizada sustenta esta propuesta. Este registro muestra un gran número de huellas realizadas en sedimentos depositados bajo el agua y las variaciones en las rastrilladas conservadas, poco comunes en un andar terrestre, sugieren una cierta flotabilidad del productor al momento de imprimir los autopodios sobre el sustrato. Si bien no es posible asumir una natación por parte del productor, sí un caminar boyante por el fondo del cuerpo de agua. Esta interpretación también sustenta la propuesta de que los nodosáuridos habitaban zonas bajas inundables, como pantanos o marismas. Estas huellas son compatibles con productores adultos y de pequeño tamaño, algo que también se ve en el Nodosauridae *Patagopelta* más al sur. Las mismas representan la primer mención del icnogénero *Tetrapodosaurus* en Sudamérica, y algunos de los caracteres de las huellas manuales podrían sugerir una nueva icnoespecie diferente de *T. borealis*. Este registro también incrementa la diversidad de huellas producidas por anquilosaurios conocidas para Sudamérica, complementando los registros de *Ligabueichnium* de Bolivia y *Metatetrapous* de Brasil. A su vez, reflejan una mixtura de formas pequeñas (*Tetrapodosaurus*) y grandes (*Ligabueichnium* y las huellas de Cal Orck'o) durante el Cretácico Tardío de Bolivia, hasta ahora oculta.

Por fuera del objetivo inicial relativo a la paleoicnología de tireóforos en estos dos sitios específicos, la revisión del holotipo de *Antarctopelta* junto con la reciente definición de un nuevo grupo gondwánico de anquilosaurios (Parankylosauria; Soto-Acuña et al., 2021), en esta tesis han derivado en la propuesta de un tipo particular de huella para este grupo. *Metatetrapous* es otro icnogénero tradicionalmente asignado a un productor anquilosauriano (Hornung y Reich, 2014). Este tiene varias características en común con *Tetrapodosaurus*, pero se diferencia principalmente en la llamativa la reducción manual, tanto en las dimensiones generales como posiblemente también en el número de dígitos (cinco en *Tetrapodosaurus* y cuatro en *Metatetrapous*). Estas mismas variaciones son apreciables también en los paranquilosaurios, donde hay una reducción en las dimensiones del autopodio manual y del dígito V manual. A su vez, el icnogénero *Metatetrapous* ha sido descrito en rocas del Jurásico Superior de Brasil (Francischini et al., 2018), consistente con la propuesta de un origen Jurásico para el clado gondwánico de anquilosaurios. Dadas las particularidades de los autopodios más delgados de *Stegouros* y la parcialidad de los restos de *Antarctopelta*, esta propuesta está supeditada al hallazgo de más material que permita dar sustento a la misma.

- *Objetivo específico 4: Establecer relaciones de parentesco entre los taxones de Thyreophora de Gondwana mediante un análisis cladístico lo más inclusivo posible.*

El conocimiento de los tireóforos de Gondwana y más específicamente de Sudamérica se sustenta mayormente en unas pocas especies (la mayoría muy incompletas) y varios materiales parciales indeterminados. En este marco, la información filogenética que han aportado hasta ahora ha sido poca y su ubicación en las topologías suele ser dispersa. Sin embargo, los hallazgos recientes han permitido ordenar parcialmente esta problemática y establecer un marco teórico para la comprensión sistemática y paleobiogeográfica de los tireóforos de Gondwana.

Los materiales de tireóforos de Sudamérica estudiados en esta tesis se incluyeron en un análisis filogenético conjunto que permitió una mejor comprensión de la diversidad de tireóforos de Sudamérica y de sus patrones de distribución. En este análisis, *Antarctopelta*, *Jakapil* y *Patagopelta* han sido recuperados como tres nodos terminales independientes dentro de Thyreophora. De este modo, los resultados refutan la hipótesis de monofilia de los taxones sudamericanos estudiados, pero permiten una mejor comprensión de los linajes gondwánicos. Si bien previamente *Antarctopelta* y *Patagopelta* fueron recuperados como Nodosauridae bien anidados dentro del clado (Arbour y Currie, 2016), estudios recientes han propuesto un nuevo grupo, Parankylosauria, compuesto enteramente por anquilosaurios de Gondwana (Soto-Acuña et al. 2021). Recodificando *Antarctopelta* a partir de la revisión del holotipo publicado y la inclusión de la información aportada por los nuevos materiales se refuerza esta hipótesis, recuperando el grupo Parankylosauria como una politomía entre los tres taxones que lo componen. Por otra parte, se recupera una nueva posición filogenética para *Patagopelta*, como un Nodosaurinae fuera de Panoplosaurinae (ver Arbour et al., 2016 y Soto-Acuña et al., 2021), emparentado a nodosaurinos del Cretácico "medio" de Norteamérica, algo más consistente con la anatomía descripta.

La posición filogenética del nuevo taxón *Jakapil* fue testeada previamente en matrices de datos de ornitisquios más inclusivas, soportando su posición dentro de Thyreophora pese a las similitudes anatómicas con otros grupos (ej. ceratopsios). Los resultados también muestran que, si bien varias características sugieren una proximidad del nuevo taxón *Jakapil* con los anquilosaurios, el mismo se recupera como un tireóforo basal muy emparentado a *Scelidosaurus*. Esta relación sugiere la presencia de un linaje de tireóforos basales evolucionando en Sudamérica desde el Jurásico, algo hasta ahora impensado, ya que estos ornitisquios solo se conocían de rocas del Jurásico Inferior del hemisferio norte. Materiales de tireóforos basales de Níger (Ridgwell y Sereno, 2010; Ridgwell, 2011), y anquilosaurios y estegosaurios del Jurásico Medio de Argentina y Marruecos (Salgado et al., 2017; Maidment et al., 2020, 2021) soportan la presencia temprana del clado en Gondwana. Las similitudes superficiales de *Jakapil* con ceratopsios basales se consideran homoplasias en el contexto de la matriz de datos utilizada, pero anatómicamente las estructuras presentan diferencias (ej., proporciones de la mitad anterior de la mandíbula y cresta mandibular formada por diferentes elementos). La escasez de material craneano de *Jakapil* limita el entendimiento en forma más precisa de su sistemática y de las implicancias paleobiológicas, como las relativas a su alimentación. Nuevos materiales aún en preparación aportarán información relevante en estos tópicos.

- *Objetivo específico 5: Contrastar resultados filogenéticos con las evidencias paleogeográficas utilizando metodologías filogenéticas de análisis biogeográficos.*

El uso de metodologías de análisis paleobiogeográfico a partir de árboles filogenéticos se ha visto limitado. Por un lado, la falta de cursos específicos durante el periodo de avance de esta tesis dificultó el desarrollo de la técnica en profundidad y la comprensión teórica que requiere el uso de dicha metodología. Por otra parte, los resultados filogenéticos sobre los que se basa el análisis paleobiogeográfico se centran en la evolución y distribución de: 1) sólo 3 terminales, lo que reduce mucho el análisis de los resultados, y 2) que el contexto filogenético de los tres nodos terminales a estudiar permite un análisis directamente desde la topología consenso, independizándose del uso de softwares de análisis biogeográfico. Así, los resultados filogenéticos independientes entre los tres taxones estudiados permiten avizorar tres escenarios paleobiogeográficos diferentes. La cercana relación filogenética de *Jakapil* con los taxones basales de tireóforos (especialmente con *Scelidosaurus* del Jurásico Inferior de Inglaterra) se interpreta como un linaje basal de origen Jurásico aunque la fuente geográfica continúa siendo problemática debido a la distribución global de materiales parciales e indeterminados de tireóforos basales del Jurásico Inferior. El linaje representado por *Jakapil* sobrevivió en Gondwana al menos hasta el Cretácico "medio", mientras en el hemisferio norte estos taxones parecen haberse extinguido a fines del Jurásico Inferior.

Entre los materiales de anquilosaurios analizados aquí, *Antarctopelta* y *Patagopelta* muestran dos historias paleobiogeográficas completamente diferentes. *Antarctopelta* se recupera como un paranquilosaurio en el análisis filogenético, pero en politomía con *Kunbarrasaurus* de Australia y *Stegouros* de Chile. Por lo tanto, este grupo tiene una distribución gondwánica aunque el sitio fuente también es un enigma. Por otra parte, considerando que euanquilosaurios basales como *Gargoyleosaurus* y *Mymoorapelta* son del Jurásico Superior, esto arrastraría el nodo de Ankylosauria, y por lo tanto al origen de la rama paranquilosauriana, hasta el Jurásico Superior al menos. Lamentablemente, la politomía entre los miembros de Parankylosauria no permite discernir los patrones de dispersión dentro del grupo. A diferencia de este nuevo grupo de anquilosaurios que muestra una fuerte impronta autóctona, el Nodosauridae *Patagopelta*, emparentado a varios nodosáuridos del Cretácico "medio" de Norteamérica, soporta la propuesta original de pertenecer a un linaje que migró a fines del Cretácico desde Norteamérica durante el Primer Intercambio Biótico Americano ("FABI", por sus siglas en inglés) del Campaniano (Coria y Salgado, 2001; aunque su cercana relación con los nodosaurinos del Cretácico "medio" y la evidencia geológica sobre la paleogeografía de Centroamérica, no permiten descartar en su totalidad que la migración haya sido previa). De esta manera, si bien los resultados filogenéticos sustentan dos linajes de anquilosaurios diferentes en la región, durante el Cretácico terminal de Sudamérica se dió una mixtura de faunas autóctonas y alóctonas de anquilosaurios, con evidencia tanto de la Patagonia argentina y chilena, como proveniente del registro icnológico de Bolivia y Brasil. Un mayor muestreo del registro fósil permitirá estudiar la potencial simpatría entre ambos grupos.

CONCLUSIONES

La presente tesis ordena y pone en contexto global a los tireóforos sudamericanos, hasta ahora poco conocidos y problemáticos en varios aspectos debido a su escasez de registro. Aquí se ha comprendido el estudio anatómico detallado de restos publicados y de restos inéditos, contemplando las variables sedimentológicas y tafonómicas que permitan

incrementar la información. Se propuso una hipótesis filogenética que contempla las particularidades anatómicas de estos tireóforos, y que muestra no sólo la relación entre los taxones locales sino también la gran diversidad aún oculta de tireóforos en la región. Si bien el registro continúa siendo bajo en cuanto a diversidad, el material disponible ha permitido proponer explicaciones de los patrones paleobiogeográficos del grupo en Sudamérica, contemplando no solo las migraciones de grupos sino también la mixtura de taxones tireóforos de varios grupos posiblemente conviviendo en el cono sur. A su vez, la formación del tesista en diversas áreas complementarias, como la paleoicnología, paleohistología y una aproximación preliminar a la morfometría, permitieron explorar por primera vez aspectos paleobiológicos propios de los tireóforos sudamericanos en comparación con los tireóforos mejor conocidos de otras regiones.

Considerando las hipótesis propuestas, las conclusiones principales que arroja esta tesis son:

- *H1: Los productores de las huellas registradas en el Cretácico de Bolivia, atribuidas a tireóforos, corresponden a una diversidad de formas basales de tireóforos, estegosaurios y anquilosaurios.*

Los datos analizados en Bolivia rechazan esta hipótesis parcialmente. Las huellas de la zona de cercana a Icla, en las localidades de Tunasniyoj y Ruditayoj, previamente asignadas a tireóforos fueron reinterpretadas como quiroteroides y realizadas por productores no tireóforos. Por el contrario, las huellas del sitio de Niñu-Mayu han sido identificadas como realizadas por anquilosaurios nodosáuridos, con implicancias en la paleoecología de los productores.

- *H2: Los estegosaurios de Formación La Amarga son los únicos reconocidos para el Cretácico Inferior Sudamericano.*

Los datos rechazan esta hipótesis. Los restos de estegosaurios de La Amarga se complementan con los de Bajada Colorada. A partir del estudio anatómico de unos pocos restos novedosos, análisis tafonómicos y morfogeométricos, se han podido identificar materiales asignables a estegosaurios en la Formación Bajada Colorada, más antiguos incluso que los de la Formación La Amarga. Estos restos muestran parte de los componentes de los niveles más bajos de las redes tróficas del Jurásico-Cretácico continental de Argentina, ambientes de una época poco conocida hasta ahora, pero con posible preponderancia de tireóforos teniendo en cuenta los registros hallados (incluyendo el taxón *Isaberrysaura* y el material de la Formación Cañadón Calcáreo). Nuevos restos permitirán una mejor comprensión de la anatomía de estos estegosaurios y qué relación guardan con los estegosaurios de otras partes del mundo.

- *H3: El nuevo ejemplar del Cretácico Superior de Argentina es asignable a Thyreophora.*

La hipótesis no se rechaza. El hallazgo del novedoso *Jakapil kaniukura* dió a conocer no solo un nuevo registro de tireóforos en una región y edad inesperadas, sino también aspectos anatómicos y paleobiológicos poco comunes para los tireóforos. Esta identificación se sustenta con varios análisis filogenéticos realizados con diferentes matrices de datos, que recuperan siempre a la nueva especie como un tireóforo basal cercanamente emparentado a *Scelidosaurus*. A su vez, la anatomía ósea sustenta estos resultados al presentar: una hilera dentaria algo curvada en vista

oclusal e introducida medialmente (emarginaciones maxilar y dentaria); coronas dentarias simples y en forma de hoja; una cresta deltopectoral bien desarrollada; una extensa cobertura de osteodermos de diversas morfologías, con características típicas de los osteodermos de *Scelidosaurus* y los anquilosaurios (elementos cervicales fusionados y misma estructura histológica).

- *H4: Los tireóforos del Cretácico Superior sudamericano y antártico constituyen un clado monofilético dentro de Nodosauridae.*

Los datos rechazan la hipótesis. El análisis filogenético de los materiales más completos estudiados reflejó la disparidad anatómica entre ellos y recuperó tres linajes de tireóforos diferentes. *Jakapil* se recupera como un tireóforo basal, *Antarctopelta* como un paranquilosaurio, y *Patagopelta* como un euanquilosaurio nodosáurido y posiblemente nodosaurino. Complementariamente, si bien la parcialidad de los materiales de La Amarga y Bajada Colorada no permite un correcto testeo filogenético, la presencia de estegosaurios en estas localidades muestra un panorama local con una gran diversidad de tireóforos durante el Cretácico sudamericano, aunque aún representada por pocos materiales.

- *H5: Los anquilosaurios del Cretácico Superior sudamericano y antártico pertenecen a linajes laurásicos que migraron al hemisferio sur en el Campaniano-Maastrichtiano (Coria y Salgado 2001).*

Los datos rechazan la hipótesis. La nueva posición filogenética de *Antarctopelta* aporta sustento a la hipótesis biogeográfica propuesta por Gasparini et al. (1996), donde los paranquilosaurios se desarrollaron como un grupo de distribución gondwánica y de origen Jurásico. Las relaciones internas aún no están resueltas, por lo que tampoco los patrones de dispersión del grupo a lo largo de las masas continentales. Por el contrario, la posición filogenética de *Patagopelta* sí sustenta la hipótesis propuesta. Su relación con los nodosaurinos del Cretácico “medio” de Norteamérica sugieren una migración de este grupo hacia Sudamérica durante el Cretácico, muy probablemente durante el “FABI” Campaniano.

El conjunto de las características de los tireóforos de Sudamérica y la Antártida aquí estudiadas y analizadas, y las previamente conocidas para otros taxones del resto de Gondwana, muestran que este grupo fue muy diverso en el hemisferio sur, no solo en cuanto al número de potenciales especies, sino también en cuanto a las características paleobiológicas que presentan y su rol ecosistémico. Estas sugieren que el grupo fue importante en los niveles tróficos bajos de los ecosistemas Mesozoicos, aún más que lo que se ve reflejado en el registro fósil. Por lo tanto, es necesario incrementar los esfuerzos de búsqueda de nuevos materiales, tanto en estratos continentales como aquellos con influencia marina, en consecuencia con la paleoecología propuesta para el grupo y el hallazgo de gran cantidad de materiales en estas rocas. Para ello también será necesaria una correcta identificación de los materiales, cuya anatomía hasta ahora era poco conocida.

Con esta tesis se buscó poner el acento en la importancia del grupo en la región y de su registro fósil diverso aunque escaso, en el conocimiento detallado de su anatomía en pos de realizar una correcta identificación de nuevos materiales, y en aspectos paleobiológicos que ayuden a comprender el rol que cumplió en los ecosistemas mesozoicos de Sudamérica este grupo de dinosaurios cada vez menos esquivo.

BIBLIOGRAFÍA

- Museo Peabody de la Universidad de Yale: collections.peabody.yale.edu/search.
 Museo de Kansas: sternbergca.fhsu.edu/
- Abel O. 1935. Vorzeitliche Lebenspurren. XV. Jena: Gustav Fischer Verlag; p. 644.
- Agnolin, F. L., Ezcurra, M. D., Pais, D. F. y Salisbury, S. W. 2010. A reappraisal of the Cretaceous non-avian dinosaur faunas from Australia and New Zealand: evidence for their Gondwanan affinities. *Journal of Systematic Palaeontology*, 8(2), 257–300. doi:10.1080/ 14772011003594870.
- Agnolin, F. L., Rozadilla, S., Álvarez Nogueira, R., Álvarez-Herrera, G. y Novas, F. E. 2023. Nuevos restos del dinosaurio acorazado *Patagopelta cristata* Riguetti et al. (2022) y sus implicancias filogenéticas. XXXVI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Rioja, Mayo 2023. Libro de resúmenes (en prensa).
- Allain, R. 2005. The postcranial anatomy of the megalosaur *Dubreuillosaurus valesdunensis* (Dinosauria Theropoda) from the Middle Jurassic of Normandy, France. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(4), 850-858.
- Andreis, R. R., Iniguez Rodríguez, A. M., Lluch, J. A. y Sabio, D. A. 1974. Estudio sedimentológico de las Formaciones del Cretácico Superior del área del lago Pellegrini (Provincia de Río Negro, República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 29, 83–104.
- Anónimo. 1865. A new Wealden dragon. Order, Sauria; Family, Dinosauria; Genus, *Polacanthus*; Species, *foxii*. *The Illustrated London News* 47, 270.
- Apesteguía, S. 2002. Successional structure in continental tetrapod faunas from Argentina along the Cretaceous. *Boletim do 6 Simposio sobre o Cretáceo do Brasil / 2 Simposio sobre el Cretácico de América del Sur*. São Pedro, Brasil, pp. 135–141. UNESP-IGCE-DGA, São Pedro, Brasil. ISSN 1516-8239.
- Apesteguía, S. y Novas, F. E. 2003. Large Cretaceous spheodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. *Nature* 425, 609–612. doi: 10.1038/nature01995.
- Apesteguía, S., Agnolín, F. L. y Lio, G. L. 2005. An early Late Cretaceous lizard from Patagonia, Argentina. *C. R. Palevol.* 4(4), 311–315. doi: 10.1016/j.crpv.2005.03.003.
- Apesteguía, S., y Zaher, H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature*, 440(7087), 1037-1040.
- Apesteguía, S. y Gallina, P.A., 2011. Tunasniyoy, a dinosaur tracksite from the Jurassic-Cretaceous boundary of Bolivia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83, 267e277. doi:10.1590/S0001-37652011000100015.
- Apesteguía, S., de Valais, S., Ríos Cordero, G. y Medina Ramírez, O., 2011. New ichnological record from the Late Campanian Toro Toro Formation at Toro Toro, Potosí (Bolivia): first probable dromaeosaurid tracks from South America. *Ameghiniana* 48 (4), 662e667. [https://doi.org/10.5710/AMGH.v48i4\(341\)](https://doi.org/10.5710/AMGH.v48i4(341)).
- Apesteguía, S., Gallina, P. A., Canale, J. I., Riguetti, F. y Garderes, J. P. 2015. Nuevos restos de Stegosauria (Ornithischia, Thyreophora) del Cretácico Inferior temprano de Neuquén: el registro más antiguo de Sudamérica. *Ameghiniana*, 52(4), 5.
- Apesteguía, S., Veiga, G. D., Sanchez, M. L., Argüello-Scotti, A. y Candia-Halupczok, D. J. 2016. Kokorkom, el desierto de los huesos: Grandes dunas eólicas en la Formación Candeleros (Cretácico Superior), Patagonia Argentina. 11 Congreso de la Asociación Paleontológica Argentina. General Roca. Actas.
- Apesteguía, S., Riguetti, F., Citton, P., Veiga, G., Poire, D., Zacarías, G., Sempere, T. y de Valais, S., 2020. The Ruditayoy-Tunasniyoy fossil area (Chiquisaca, Bolivia): A Triassic chirotheriid megatracksite and reinterpretation of purported thyreophoran tracks. *Historical Biology*. <https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1833328>. Published online.
- Apesteguía, S., Garberoglio, F. F. y Gómez, R. O. 2021. Earliest tuatara relative (Lepidosauria: Sphenodontinae) from southern continents. *Ameghiniana*, 58(5), 416-441.
- Aranciaga Rolando, M., Cerroni, M. A., Marsà, J. A. G., Motta, M. J., Rozadilla, S., Eglí, F. B. y Novas, F. E. 2021a. A new medium-sized abelisaurid (Theropoda, Dinosauria) from the late cretaceous (Maastrichtian) Allen Formation of Northern Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 105, 102915.
- Aranciaga Rolando, M., García Marsa, J. A., Agnolín, F. L., Motta, M. J., Rozadilla, S. y

- Novas, F. E. 2021b. The sauropod record of Salitral Ojo del Agua: An Upper Cretaceous (Allen Formation) fossiliferous locality from northern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 129, 105029. doi:10.1016/j.cretres.2021.105029.
- Arbour, V. M. 2009. Estimating impact forces of tail club strikes by ankylosaurid dinosaurs. *PLoS ONE*, 4, e6738. doi:10.1371/journal.pone.0006738.
- Arbour, V. M., Burns, M. E. y Sissons, R. L. 2009. A redescription of the ankylosaurid dinosaur *Dyoplosaurus acutosquameus* Parks, 1924 (Ornithischia: Ankylosauria) and a revision of the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29, 1117-1135.
- Arbour, V. M., Burns, M. E. y Currie, P. J. 2011. A review of pelvic shield morphology in ankylosaurs (Dinosauria: Ornithischia). *Journal of Paleontology*, 85, 298–302. doi:10.1666/10-071.1
- Arbour, V. M., y Currie, P. J. 2011. Tail and pelvis pathologies of ankylosaurian dinosaurs. *Historical Biology*, 23(4), 375-390.
- Arbour, V. M. y Currie, P. J. 2013a. *Euoplocephalus* tutus and the diversity of ankylosaurid dinosaurs in the Late Cretaceous of Alberta, Canada, and Montana, USA. *PLoS ONE*, 8, e62421. doi:10.1371/journal.pone.0062421
- Arbour, V. M. y Currie, P. J. 2013b. The taxonomic identity of a nearly complete ankylosaurid dinosaur skeleton from the Gobi Desert of Mongolia. *Cretaceous Research*, 46, 24–30. doi:10.1016/j.cretres.2013.08.008
- Arbour, V. M., Burns, M. E., Sullivan, R. M., Lucas, S. G., Cantrell, A. K., Fry, J. y Suazo, T. L. 2014a. A new ankylosaurid dinosaur from the Upper Cretaceous (Kirtlandian) of New Mexico, with implications for ankylosaurid diversity in the Upper Cretaceous of western North America. *PLOS ONE*, 9, e108804.
- Arbour, V. M., Currie, P. J. y Badamgarav, D. 2014b. The ankylosaurid dinosaurs of the Upper Cretaceous Baruungoyot and Nemegt formations of Mongolia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 172, 631–652. doi:10.1111/zoj.12185
- Arbour, V. M., Burns, M. E., Bell, P. R. y Currie, P. J. 2014c. Epidermal and dermal integumentary structures of ankylosaurian dinosaurs. *Journal of Morphology*, 275, 3950.
- Arbour, V. M. y Currie, P. J. 2015. Ankylosaurid dinosaur tail clubs evolved through stepwise acquisition of key features. *Journal of Anatomy*, 227(4), 514-523.
- Arbour, V. M. y Currie, P. J. 2016. Systematics, phylogeny and palaeobiogeography of the ankylosaurid dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology*, 14(5), 385–444. doi: 10.1080/14772019.2015.1059985
- Arbour, V. M., Zanno, L. E. y Gates, T. 2016. Ankylosaurian dinosaur palaeoenvironmental associations were influenced by extirpation, sea-level fluctuation, and geodispersal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 449, 289–299. doi:10.1016/j.palaeo.2016.02.033
- Arbour, V. M. y Evans, D. C. 2017. A new ankylosaurine dinosaur from the Judith River Formation of Montana, USA, based on an exceptional skeleton with soft tissue preservation. *Royal Society Open Science*, 4, 161086. doi: 10.1098/rsos.161086
- Arbour, V. M. y Mallon, J. C. 2017. Unusual cranial and postcranial anatomy in the archetypal ankylosaur *Ankylosaurus magniventris*. *Facets*, 2(2), 764-794.
- Armas, P. y Sanchez, M. L. 2011. Analisis estratigrafico secuencial (Cretacico Superior) en el borde nororiental de Cuenca Neuquina, Argentina. *Andean Geology*, 38, 119–155.
- Armas, P. y Sanchez, M. L. 2013. Sedimentología y arquitectura de las dunas costeras de la Formacion Allen, Grupo Malargüe, cuenca Neuquina – Rio Negro, Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 30(1), 65–79.
- Aslan, A. y Behrensmeyer, A. K. 1996. Taphonomy and time resolution of bone assemblages in a contemporary fluvial system: the East Fork River, Wyoming. *Palaaios*, 11, 411–421. doi:10.2307/3515209
- Avanzini, M., Petti, F. M., Bernardi, M. y Tomasoni, R. 2010. Crocodile-like footprints from the Upper Triassic (Carnian) of the Italian southern Alps. *N M Mus Nat Hist Sci Bull.* 51:241–250.
- Baiano, M. 2021. Osteología y relaciones filogenéticas de *Aucasaurus garridoi* Coria, Chiappe y Dingus, 2002 (Dinosauria, Theropoda, Abelisauridae). Implicancias sistemáticas y paleobiogeográficas en la evolución de los Abelisáuridos. Tesis de doctorado. Universidad del Comahue, Neuquén.
- Baird, D. 1957. Triassic reptile footprint faunas from Milford, New Jersey. *Bul Mus Comp Zool Harv Coll.* 117(5):449–524.
- Bakker, R. T. 1977. Tetrapod mass extinctions: a model of the regulation of speciation rates and immigration by cycles of topographic

- diversity. In: Hallam A, editor. *Patterns of Evolution*. Amsterdam: Elsevier; p. 439–468.
- Bakker, R. T. 1988. Review of the Late Cretaceous nodosauroid Dinosauria. *Hunteria*, 1(3), 1–23.
- Bakker, R. T. 1998. Dinosaur mid-life crisis: the Jurassic-Cretaceous transition in Wyoming and Colorado: in Lucas, SG, Kirkland, JI, and Estep, JW, eds. *Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems*. Albuquerque, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 14, 66–77.
- Bandyopadhyay, S., Gillette, D. D., Ray, S. y Sengupta, D. P. 2010. Osteology of *Barapasaurus tagorei* (Dinosauria: Sauropoda) from the early Jurassic of India. *Palaeontology*, 53(3), 533–569.
- Barberena, M. C. 1978. A huge thecodont skull from the Triassic of Brazil. *Pesquisas*. 9:62–75.
- Baron, M. G., Norman, D. B. y Barrett, P. M. 2017. Postcranial anatomy of *Lesothosaurus diagnosticus* (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Jurassic of southern Africa: Implications for basal ornithischian taxonomy and systematics. *Zool. J. Linn. Soc.* 179, 125–168. <https://doi.org/10.1111/zoj.12434>.
- Barrett, P. M. 2001. Tooth wear and possible jaw action of *Scelidosaurus harrisonii* Owen and a review of feeding mechanisms in other thyreophoran dinosaurs. In *The Armored Dinosaurs* (ed. Carpenter, K.) 25–52 (Indiana University Press, 2001).
- Barrett, P. M., Butler, R. J. y Knoll, F. 2005. Small-bodied ornithischian dinosaurs from the Middle Jurassic of Sichuan, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(4), 823–834.
- Barrett, P. M., Butler, R. J., Mundil, R., Scheyer, T. M., Irmis, R. B. y Sánchez-Villagra, M. R. 2014. A palaeoequatorial ornithischian and new constraints on early dinosaur diversification. *Proc. R. Soc. B* 281, 20141147. doi: 10.1098/rspb.2014.1147.
- Barrett, P. M., Butler, R. J., Yates, A. M., Baron, M. G. y Choiniere, J. N. 2016. New specimens of the basal ornithischian dinosaur *Lesothosaurus diagnosticus* Galton, 1978 from the Early Jurassic of South Africa.
- Barrio, C. A. 1990. Paleogeographic control of Upper Cretaceous tidal deposits, Neuquen Basin, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 3, 31–49. doi: 10.1016/0895-9811(90)90016-T.
- Barta, D. E. y Norell, M. A. 2021. The osteology of *Haya griva* (Dinosauria: Ornithischia) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 445(1), 1–112.
- Behrensmeyer, A. K. y Dechant Boaz, D. E. (1980). The recent bones of Amboseli National Park, Kenya, in relation to East African paleoecology. In (AK Behrensmeyer y AP Hill, Eds) *Fossils in the making: vertebrate taphonomy and paleoecology*.
- Behrensmeyer, A. K. 2007. Bonebeds through time. *Bonebeds: Genesis, analysis, and paleobiological significance*, 65–101.
- Bellardini, F., Coria, R. A., Pino, D. A., Windholz, G. J., Baiano, M. A. y Martinelli, A. G. 2022. Osteology and phylogenetic relationships of *Ligabuesaurus leanzai* (Dinosauria: sauropoda) from the Early Cretaceous of the Neuquén Basin, Patagonia, Argentina. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 196(4), 1333–1393.
- Belvedere, M. y Mietto, P. 2010. First evidence of stegosaurian *Deltapodus* footprints in North Africa (Iouaridène Formation, Upper Jurassic, Morocco). *Palaeontology*, 53(1), 233–240.
- Belvedere, M. y Farlow, J.O., 2016. A numerical scale for quantifying the quality of preservation of vertebrate tracks. In: Falkingham, P.L., Marty, D., Richter, A. (Eds.), *Dinosaur Tracks: The Next Steps*. Indiana University Press, Bloomington, pp. 92e98.
- Bennett, M.R., Morse, S.A. y Falkingham, P.L. 2014. Tracks made by swimming Hippopotami: an example from Koobi Fora (Turkana Basin, Kenya). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 409, 9e23. doi:10.1016/j.palaeo.2014.04.021.
- Benson, R. B. J., Hunt, G., Carrano, M. T. y Campione, N. E. 2018. Cope's rule and the adaptive landscape of dinosaur body size evolution. *Palaeontology*, 61, 13–48. doi:10.1111/pala.12329
- Benton, M. J. 2004. Origin and relationships of Dinosauria. *The dinosauria*, 2, 7–19.
- Benton, M. J., Csiki, Z., Grigorescu, D., Redelstorff, R., Sander, P. M., Stein, K. y Weishampel, D. B. 2010. Dinosaurs and the island rule: the dwarfed dinosaurs from Hateg Island. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 293, 438–454.
- Bertels, A. 1969. Estratigrafía del límite Cretácico/Terciario en Patagonia septentrional. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 24(1), 41–54.
- Bertozzo, F., Dalla Vecchia, F. M. y Fabbri, M. 2017. The Venice specimen of *Ouranosaurus nigeriensis* (Dinosauria, Ornithopoda). *PeerJ*, 5, e3403.

- Bertrand, H., Fornari, M., Marzoli, A., García-Duarte, R. y Sempere, T., 2014. The Central Magmatic Province extends into Bolivia. *Lithos* 188, 33e43. doi: 10.1016/j.lithos.2013.10.019.
- Beurlen, K. 1950. Neue Fährtenfunde aus der fränkischen Trias [New track discoveries in the Franconian Triassic]. *Neues Jahrb Geol und Paläontol Monatshefte*. 1950:308–320. German.
- Blows, W. T. 2001a. Dermal armor of the polacanthine dinosaurs. The armored dinosaurs, 363-385.
- Blows, W. T. 2001b. Possible stegosaur dermal armor from the Lower Cretaceous of southern England. *The Armored Dinosaurs*, 130-140.
- Blows, W. T. y Honeysett, K. 2014. First Valanginian *Polacanthus foxii* (Dinosauria, Ankylosauria) from England, from the Lower Cretaceous of Bexhill, Sussex. *Proceedings of the Geologists' Association*, 125(2), 233-251.
- Blows, W. T. 2015. British polacanthid dinosaurs – observations on the history and palaeontology of the UK polacanthid armoured dinosaurs and their relatives. Siri Scientific Press, Manchester, 220 pp.
- Boef de, M. y Larsson, H. C. E. 2007. Bone microstructure: quantifying bone vascular orientation. *Canadian Journal of Zoology*, 85(1), 63-70.
- Bonaparte, J. 1984. Locomotion in rauisuchid thecodonts. *J Vertebr Paleontol*. 3 (4):210–218.
- Bonaparte, J. 1986. History of the terrestrial Cretaceous vertebrates. *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Mendoza, 4, 63–95.
- Bonaparte, J., Novas F. E. y Coria R. A. 1990. *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, the horned, lightly built carnosaur from the middle Cretaceous of Patagonia. *Contr Sci, Nat Hist Mus Los Angeles Cty* 416:1–42.
- Bourke, J. M., Porter, W. R. y Witmer, L. M. 2018. Convoluted nasal passages function as efficient heat exchangers in ankylosaurs (Dinosauria: Ornithischia: Thyreophora). *PLoS One*, 13(12), e0207381.
- Boyd, C. A. 2014. The cranial anatomy of the neornithischian dinosaur *Thescelosaurus neglectus*. *PeerJ* 2, e669. doi: 10.7717/peerj.669.
- Boyd, C. A. 2015. The systematic relationships and biogeographic history of ornithischian dinosaurs. *PeerJ* 3, e1523. doi: 10.7717/peerj.1523.
- Breeden, B. T. y Rowe, T. B. 2020. New specimens of *Scutellosaurus lawleri* Colbert, 1981, from the Lower Jurassic Kayenta Formation in Arizona elucidate the early evolution of thyreophoran dinosaurs. *J. Vert. Paleontol*. 40, e1791894. doi: 10.1080/02724634.2020.1791894.
- Breeden, B. T., Raven, T. J., Butler, R. J., Rowe, T. B. y Maidment, S. C. R. 2021. The anatomy and palaeobiology of the early armoured dinosaur *Scutellosaurus lawleri* (Ornithischia: Thyreophora) from the Kayenta Formation (Lower Jurassic) of Arizona. *R. Soc. Op. Sci.* 8, 201676. <https://doi.org/10.1098/rsos.201676>.
- Brett, C. E. y Baird, G. C. 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaaios*, 207-227.
- Brinkman, D. B., Eberth, D. A. y Currie, P. J. 2007. From bonebeds to paleobiology: applications of bonebed data. *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*, 221-263.
- Britt, B. B., Scheetz, R. D. y Dangerfield, A. 2008. A suite of dermestid beetle traces on dinosaur bone from the Upper Jurassic Morrison Formation, Wyoming, USA. *Ichnos: An International Journal for Plant and Animal Traces*, 15(2), 59–71. doi:10.1080/10420940701193284.
- Brochu, C. A. 2003. Osteology of *Tyrannosaurus rex*: Insights from a nearly complete skeleton and high-resolution computed tomographical analysis of the skull. *J. Vert. Paleontol*. 22(4), 1–138. doi: 10.1080/02724634.2003.10010947.
- Brown, B. 1908. The Ankylosauridae, a new family of armored dinosaurs from the Upper Cretaceous. *American Museum of Natural History Bulletin*, 24: 187–201.
- Brown, C. M., Boyd, C. A. y Russell, A. P. 2011. A new basal ornithopod dinosaur (Frenchman Formation, Saskatchewan, Canada), and implications for late Maastrichtian ornithischian diversity in North America. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163(4), 1157-1198. doi:10.1111/j.1096-3642.2011.00735.x.
- Brown, C. M. 2017. An exceptionally preserved armored dinosaur reveals the morphology and allometry of osteoderms and their horny epidermal coverings. *PeerJ*, 5, e4066; doi:10.7717/peerj.4066.
- Brown, C. M., Henderson, D. M., Vinther, J., Fletcher, I., Sistiaga, A., Herrera, J. y Summons, R. E. 2017. An exceptionally preserved three-dimensional armored

- dinosaur reveals insights into coloration and Cretaceous predator-prey dynamics. *Current Biology*, 27, 2514–2521. doi:10.1016/j.cub.2017.06.071.
- Brown, C. M., Greenwood, D. R., Kalyniuk, J. E., Braman, D. R., Henderson, D. M., Greenwood, C. L. y Basinger, J. F. 2020. Dietary palaeoecology of an Early Cretaceous armoured dinosaur (Ornithischia; Nodosauridae) based on floral analysis of stomach contents. *Royal Society open science*, 7(6), 200305.
- Brum, A., Simoes, T. R., Eleuterio, L. H., Souza, G. A., Sayao, J. M. y Kellner, A. W. 2021. Microstructure of new Antarctic ankylosaur osteoderms and comments on structural variation in dinosaurian osteoderm. *Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados Abstracts, Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), Mendoza. Vol. 21 N um. 2(R), pp. 28–29.*
- Bunzel, E. 1871. Die Reptil fauna der Gosau-Formation in der Neuen Welt bei Wiener Neustadt. *Abhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt Wien*, 5, 1–18.
- Burch, S. H. 2013. Osteological, myological, and phylogenetic trends of forelimb reduction in nonavian theropod dinosaurs. PhD Dissertation. Stony Brook University.
- Burns, M. E., Currie, P. J., Sissons, R. L. y Arbour, V. M. 2011. Juvenile specimens *Pinacosaurus grangeri* Gilmore, 1933 (Ornithischia: Ankylosauria) from the Late Cretaceous of China, with comments on the specific taxonomy of *Pinacosaurus*. *Cretaceous Research*, 32, 174–186. doi:10.1016/j.cretres.2010.11.007
- Burns, M. E. y Currie, P. J. 2014. External and internal structure of ankylosaur (Dinosauria, Ornithischia) osteoderms and their systematic relevance. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(4), 835–851. doi:10.1080/02724634.2014.840309.
- Burns, M. E. 2015. Intraspecific variation in the armoured dinosaurs (Dinosauria: Ankylosauria). Unpublished PhD thesis, University of Alberta, Edmonton, 285 pp.
- Burns, M. E., Tumanova, T. A. y Currie, P. J. 2015. Postcrania of juvenile *Ornithosaurus grangeri* (Ornithischia: Ankylosauria) from the Upper Cretaceous Alagteeg Formation, Alag Teeg, Mongolia: implications for ontogenetic allometry in ankylosaurs. *Journal of Paleontology*, 89, 168–182. doi:10.1017/jpa.2014.14
- Butler, R. J., Upchurch, P. y Norman, D. B. 2008a. The phylogeny of the ornithischian dinosaurs. *J. Syst. Palaeontol.* 6, 1–40. doi: 10.1017/S1477201907002271.
- Butler, R.J. y Barrett, P.M., 2008b. Palaeoenvironmental controls on the distribution of Cretaceous herbivorous dinosaurs. *Naturwissenschaften* 95, 1027e1032. doi: 10.1007/s00114-008-0417-5.
- Butler, R. J. y Galton, P. M. 2008. The 'dermal armour of the ornithopod dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealden (Early Cretaceous: Barremian) of the Isle of Wight: a reappraisal. *Cretaceous Research*, 29(4), 636–642.
- Butler, R. J. y Zhao, Q. 2009. The small-bodied ornithischian dinosaurs *Micropachycephalosaurus hongtuyanensis* and *Wannanosaurus yansiensis* from the Late Cretaceous of China. *Cretaceous Research*, 30(1), 63–77.
- Butler, R. J., Liyong, J., Jun, C. y Godefroit, P. 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(3), 667–683.
- Campione, N. E. 2015. Postcranial anatomy of *Edmontosaurus regalis* (Hadrosauridae) from the Horseshoe Canyon Formation, Alberta, Canada. In *Hadrosaurs*. Indiana University Press.
- Canale, J. I., Apesteguía, S., Gallina, P. A., Gianechini, F. A. y Haluza, A. 2017. The oldest theropods from the Neuquén Basin: Predatory dinosaur diversity from the Bajada Colorada Formation (Lower Cretaceous: Berriasian–Valanginian), Neuquén, Argentina. *Cretaceous Research*, 71, 63–78.
- Canale, J.I., Gallina, P., Apesteguía, S., Riguetti, F., Garderes, J.P. y Haluza, A. 2019. La Formación Bajada Colorada y sus aportes al conocimiento de los vertebrados fósiles del Cretácico temprano de Gondwana (Bajada Colorada Formation and its contributions to the knowledge of fossil vertebrates from the early Cretaceous of Gondwana). II Jornadas de Paleovertebrados de la Cuenca Neuquina, Neuquén, Argentina. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina.
- Canale, J. I., Gallina, P.A., Apesteguía, S., Cerroni, M.A., Baiano, M.A., Garderes, J.P.,

- Riguetti, F. y Lerzo, L. 2021. Nuevos materiales de terópodos de Bajada Colorada (Cretácico Inferior: Berriasiano-Valanginiano), Neuquén, Patagonia, Argentina. *Jornadas de Paleovertebrados de la Cuenca Neuquina*, 2021.
- Candeiro, C. R. A., Fanti, F., Therrien, F. y Lamanna, M. C. 2011. Continental fossil vertebrates from the midCretaceous (Albian–Cenomanian) Alc^antara Formation, Brazil, and their relationship with contemporaneous faunas from North Africa. *Journal of African Earth Sciences*, 60, 79–92. doi:10.1016/j.jafrearsci.2011.02.004
- Candia Halupczok, D. J., Sánchez, M. L., Veiga, G. D. y Apesteguiá, S. 2018. Dinosaur tracks in the Kokorkom Desert, Candeleros Formation (Cenomanian, Upper Cretaceous), Patagonia Argentina: Implications for deformation structures in dune fields. *Cret. Res.* 83, 194–206. doi: 10.1016/j.cretres.2017.10.017.
- Carballido, J. L. y Sander, P. M. 2014. Postcranial axial skeleton of *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Germany: implications for sauropod ontogeny and phylogenetic relationships of basal Macronaria. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12(3), 335–387.
- Carneiro, L. M., Oliveira, E. V. y Goin, F. J. 2018. *Austropediomys marshalli* gen. et sp. nov., a new *Pediomyoidea* (Mammalia, Metatheria) from the Paleogene of Brazil: paleobiogeographic implications. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 21, 120–131. doi:10.4072/rbp.2018.2.03
- Carpenter, K. 1982. Skeletal and dermal armor reconstruction of *Euoplocephalus tutus* (Ornithischia: Ankylosauridae) from the Late Cretaceous Oldman Formation of Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 19(4), 689–697.
- Carpenter, K. 1984. Skeletal reconstruction and life restoration of *Sauropelta* (Ankylosauria: Nodosauridae) from the Cretaceous of North America. *Canadian Journal of Earth Science*, 21, 1491–1498. doi:10.1139/e84-154
- Carpenter, K. 1990. Ankylosaur systematics: example using *Panoplosaurus* and *Edmontonia* (Ankylosauria: Nodosauridae). Pp. 281–298 in K. Carpenter y P. J. Currie (eds) *Dinosaur systematics: approaches and perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Carpenter, K., Dilkes D. y Weishampel, D. B. 1995. The dinosaurs of the Niobrara Chalk Formation (Upper Cretaceous, Kansas). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15, 275–297. doi:10.1080/02724634.1995.10011230.
- Carpenter, K. y Kirkland, J. I. 1998. Review of Lower and middle Cretaceous ankylosaurs from North America. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 14, 249–270.
- Carpenter, K., Kirkland, J. I., Burge, D. y Bird, J. 1999. Ankylosaurs (Dinosauria: ornithischia) of the cedar mountain formation, Utah, and their stratigraphic distribution. *Vertebrate paleontology in Utah*, 9, 243–251.
- Carpenter, K. 2001. Phylogenetic analysis of the Ankylosauria. Pp. 455–483 in K. Carpenter (ed.) *The armored dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington.
- Carpenter, K., Kirkland, J. I., Burge, D. y Bird, J. 2001. Disarticulated skull of a new primitive ankylosaur from the Lower Cretaceous of eastern Utah; pp. 211–238 in K. Carpenter (ed.), *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana.
- Carpenter, K. 2004. Redescription of *Ankylosaurus magniventris* Brown 1908 (Ankylosauridae) from the Upper Cretaceous of the Western Interior of North America. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 41, 961–986. doi:10.1139/e04-043
- Carpenter, K. y Everhart, M. J. 2007. Skull of the ankylosaur *Niobraraosaurus coleii* (Ankylosauria: Nodosauridae) from the Smoky Hill Chalk (Coniacian) of western Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences*, 110, 1–9. doi:10.1660/0022-8443(2007)110[1:SOTANC]2.0.CO;2
- Carpenter, K., y Wilson, Y. 2008. A new species of *Camptosaurus* (Ornithopoda: Dinosauria) from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Dinosaur National Monument, Utah, and a biomechanical analysis of its forelimb. *Annals of Carnegie Museum*, 76(4), 227–263.
- Carpenter, K., Bartlett, J., Bird, J. y Barrick, R. 2008. Ankylosaurs from the Price River Quarries, Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), east-central Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(4), 1089–1101. doi:10.1671/0272-4634-28.4.1089.
- Carpenter, K., Hayashi, S., Kobayashi, Y., Maryanska, T., Barsbold, R., Sato, K. y Obata, I. 2011. *Saichania chulsanensis*

- (Ornithischia, Ankylosauridae) from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontographica Abteilung A*, 293, 161.
- Carpenter, K. 2012. Ankylosaurs. Pp. 505–528 in M. K. Brett-Surman, T. R. Holtz y J. O. Farlow (eds) *The complete dinosaur*. Second Edition. Indiana University Press, Bloomington.
- Carpenter, K., DiCroce, T., Kinneer, B. y Simon, R. 2013. Pelvis of *Gargoyleosaurus* (Dinosauria: Ankylosauria) and the origin and evolution of the ankylosaur pelvis. *PLoS ONE*, 8(11), e79887. doi:10.1371/journal.pone.0079887
- Carrano, M. T. y Wilson, J. A., 2001. Taxon distributions and the tetrapod track record. *Paleobiology* 27 (3), 564e582. doi: 10.1666/0094-8373(2001)027<0564:TDATTT>2.0.CO;2.
- Casadio, S. 1994. Estratigrafía y paleontología del intervalo Maastrichtiano–Daniano en el occidente de la provincia de La Pampa, Argentina. Unpublished PhD thesis, Universidad Nacional de Córdoba, 420 pp.
- Casamiquela, R. M. 1978. La zona litoral de la transgresión Maastrichtiense en el norte de la Patagonia. Aspectos ecológicos. *Ameghiniana*, 15, 137–146. <https://ameghiniana.org.ar/index.php/ameghiniana/article/view/1550>.
- Chinsamy-Turan, A. 2001. Dinosaur growth: egg to adult. *eLS*.
- Cerda, I. A., y Chinsamy, A. 2012. Biological implications of the bone microstructure of the Late Cretaceous ornithomimid dinosaur *Gasparinisaura cincosaltensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(2), 355–368.
- Cerda, I. A., y Powell, J. E. 2010. Dermal armor histology of *Saltasaurus loricatus*, an Upper Cretaceous sauropod dinosaur from Northwest Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55(3), 389–398.
- Cerda, I. A., Gasparini, Z., Coria, R. A., Salgado, L., Reguero, M., Ponce, D. A., Gonzalez, R., Jannello, J. M. y Moly, J. 2019. Paleobiological inferences for the Antarctic dinosaur *Antarctopelta oliveroi* (Ornithischia: Ankylosauria) based on bone histology of the holotype. *Cretaceous Research*, 103, 104171. doi:10.1016/j.cretres.2019.07.001
- Cerda, I. A., Pereyra, M. E., Garrone, M., Ponce, D., Navarro, T. G., Gonzalez, R., Militello, M., Luna, C. A. y Jannello, J. M. 2020. A basic guide for sampling and preparation of extant and fossil bones for histological studies. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 20(1), 15–28. doi:10.5710/PEAPA.07.04.2020.314
- Chen, R., Zheng, W., Azuma, Y., Shibata, M., Lou, T., Jin, Q. y Jin, X. 2013. A new nodosaurid ankylosaur from the Chaochuan Formation of Dongyang, Zhejiang Province, China. *Acta Geologica Sinica*, 87, 801840. doi: 10.1111/1755-6724.12077
- Chiarenza, A. A., Fabbri, M., Consorti, L., Muscioni, M., Evans, D. C., Cantalapiedra, J. L., y Fanti, F. 2021. An Italian dinosaur Lagerstätte reveals the tempo and mode of hadrosauriform body size evolution. *Scientific Reports*, 11(1), 1–15.
- Cobos, A., Royo-Torres, R., Luque, L., Alcalá, L., y Mampel, L. 2010. An Iberian stegosaurs paradise: The Villar del Arzobispo Formation (Tithonian–Berriasian) in Teruel (Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 293(1–2), 223–236.
- Colbert, E. H. 1981. A primitive ornithischian dinosaur from the Kayenta Formation of Arizona. *Museum of Northern Arizona Bulletin Series* 53:1–60.
- Console-Gonella, C.A., de Valais, S., Marquillas, R. A. y Sanchez, M.C., 2017. The Maastrichtian–Danian Maimar tracksite (Yacoraite Formation, Salta Group), Quebrada de Humahuaca, Argentina: environments and ichnofacies implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 468, 327e350. doi: 10.1016/j.palaeo.2016.11.008.
- Coombs, W. P. 1971. The Ankylosauria. Unpublished PhD thesis, Columbia University, 487 pp.
- Coombs, W. P. 1978. The families of the ornithischian dinosaur Order Ankylosauria. *Palaeontology*, 21, 143–170.
- Coombs, W. P., Jr. 1979. Osteology and myology of the hindlimb in the Ankylosauria (Reptilia, Ornithischia). *Journal of Paleontology*, 53, 666684.
- Coombs, W. P. 1986. A juvenile ankylosaur referable to the genus *Euoplocephalus* (Reptilia, Ornithischia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 6(2), 162–173. doi:10.1080/02724634.1986.10011608
- Coombs, W. P. 1995a. A new nodosaurid ankylosaur (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Cretaceous of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15, 298–312. doi:10.1080/02724634.1995.10011231
- Coombs, W. P. 1995b. Ankylosaurian tail clubs of middle Campanian to early Maastrichtian age from western North America, with description of a tiny club from Alberta and

- discussion of tail orientation and tail club function. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 32, 902–912. doi:10.1139/e95-075
- Coombs, W. y Maryanska, T. 1990. Ankylosauria. Pp. 456–483 in D. Weishampel, P. Dodson y H. Osmolska (eds) *The Dinosauria*. Second Edition. University of California Press, Berkeley.
- Coria, R. A. y Salgado, L. 2001. South American ankylosaurs. Pp. 159–168 in K. Carpenter (ed.) *The armored dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis.
- Coria, R. A., Filippi, L. S., Chiappe, L., García, R. A. y Arcucci, A. B. 2013. *Overosaurus paradasorum* gen. et sp. nov., a new sauropod dinosaur (Titanosauria: Lithostrotia) from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina.
- Costa, F. y Mateus, O. 2019. Dacentrurine stegosaurs (Dinosauria): A new specimen of *Miragaia longicollum* from the Late Jurassic of Portugal resolves taxonomical validity and shows the occurrence of the clade in North America. *PloS one*, 14(11), e0224263.
- Coughlin, B.L. y Fish, F.E., 2009. Hippopotamus Underwater Locomotion: Reduced Gravity Movements for a Massive Mammal. *Journal of Mammalogy* 90 (3), 675e679. doi: 10.1644/08-MAMM-A-279R.1.
- Cruzado-Caballero, P. y Coria, R. A. 2016. Revisiting the hadrosaurid (Dinosauria: Ornithopoda) diversity of the Allen Formation: a re-evaluation of *Willinakaqe salitralensis* from Salitral Moreno, Rio Negro Province, Argentina. *Ameghiniana*, 53, 231–237. doi:10.5710/AMGH.25.09.2015.2943
- Cruzado-Caballero, P. y Powell, J. 2017. *Bonapartesaurus rionegrensis*, a new hadrosaurine dinosaur from South America: implications for phylogenetic and biogeographic relations with North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(2), e1289381. doi:10.1080/02724634.2017.1289381
- Cruzado-Caballero, P., Gasca, J. M., Filippi, L. S., Cerda, I. A. y Garrido, A. C. 2019. A new ornithopod dinosaur from the Santonian of Northern Patagonia (Rincón de los Sauces, Argentina). *Cretaceous Research*, 98, 211–229.
- Currie, P. 1989. Dinosaur tracksites of western Canada. In: Gillette, D.D., Lockley, M.G. (Eds.), *Dinosaur tracks and traces*. Cambridge University Press, New York, pp. 293e300.
- Currie, P. J., Badamgarav, D., Koppelhus, E. B., Sissons, R. y Vickaryous, M. K. 2011. Hands, feet, and behaviour in *Pinacosaurus* (Dinosauria: Ankylosauridae). *Acta Palaeontologica Polonica*, 56, 489–504. doi:10.4202/app.2010.0055
- Davies, J., Marzoli, A., Bertrand, H., Youbi, N., Ernesto, M. y Schaltegger, U. 2017. End Triassic mass extinction started by intrusive CAMP activity. *Nat Commun.* 8:15596. doi:10.1038/ncomms15596.
- de Buffrenil, V., Farlow, J. O. y de Ricqlès, A. 1986. Growth and function of *Stegosaurus* plates: evidence from bone histology. *Paleobiology*, 12(4), 459–473.
- de Jesus Faria, C. C., Gonzalez Riga, B., Anjos Candeiro, C. R. dos b, Silva Marinho, T. da, Ortiz David, L., Medeiros Simbras, F., Barboza Castanho, R., Pereira Muniz, F. y Gomes da Costa Pereira, P. V. L. 2014. Cretaceous sauropod diversity and taxonomic succession in South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 61, 154–163. doi:10.1016/j.jsames.2014.11.008
- de Queiroz, K. y Gauthier, J. 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definitions of taxon names. *Systematic zoology*, 39(4), 307–322.
- de Valais, S., Apestegui, S. y Udrizar Sauthier, D. 2003. Nuevas evidencias de dinosaurios de la Formación Puerto Yerua (Cretácico), Provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana*, 40(3), 507–511. doi: <https://www.ameghiniana.org.ar/index.php/ameghiniana/article/view/991>
- de Valais, S., Apestegui, S. y Garrido, A. C. 2012. Cretaceous small scavengers: feeding traces in tetrapod bones from Patagonia, Argentina. *PLoS One*, 7(1), e29841.
- Deconinck, J.F., Blanc-Valleron, M.M., Rouchy, J.M., Camoin, G. y Badaut-Trauth, D., 2000. Palaeoenvironmental and diagenetic control of the mineralogy of Upper Cretaceous-Lower Tertiary deposits of the Central Palaeo-Andean basin of Bolivia (Potosi area). *Sedimentary Geology* 132, 263e278. doi: 10.1016/S0037-0738(00)00035-X.
- D'Emic, M. D., Wilson, J. A. y Chatterjee, S. 2009. The titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) osteoderm record: review and first definitive specimen from India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(1), 165–177.
- Demathieu G. 1970. Les empreintes de pas de vertébrés du Trias de la bordure N-E du Massif Central. *Cah Paléontol Édition Du Cent Natl Rech Sci.* 1970:1–291.

- Demathieu, G. y Wright, R. 1988. A new approach to the discrimination of chirotheroid ichnospecies by means of multivariate statistics: triassic eastern border of the French Massif Central. *Geobios*. 21:729–739. doi:10.1016/S0016-6995(88)80090-1.
- Desojo, J.B., Heckert, A.B., Martz, J.W., Parker, W.G., Schoch, R.R., Small, B.J. y Sulej, T. 2013. Aetosauria: a clade of armoured pseudosuchians from the Late Triassic continental beds. In: Nesbitt SJ, Desojo JB, Irmis RB, editors. *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*. Geol Soc. Vol. 389. Lond: Spec Publ; p. 203–239.
- Desojo, J. B., von Baczko, M. B. y Rauhut, O. W. M. 2020. Anatomy, taxonomy and phylogenetic relationships of *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria: pseudosuchia) from the original collection of von Huene, Middle-Late Triassic of southern Brazil. *Palaeontol Electron*. 23(1):a04. doi:10.26879/1026.
- Díaz-Martínez, I., Pereda-Suberbiola, X., Pérez-Lorente, F. y Canudo, J. I. 2015. Ichnotaxonomic review of large Ornithomimid dinosaur tracks: temporal and geographic implications. *PLOS One*. 10:e0115477. doi:10.1371/journal.pone.0115477.
- Díaz-Martínez, I. y Pérez-García, A. 2012. Historical and comparative study of the first Spanish vertebrate paleoichnological record and bibliographic review of the Spanish chirotheriid footprints. *Ichnos*. 19:141–149. doi:10.1080/10420940.2012.685565.
- Diedrich, C. G. 2012. Middle Triassic chirotheriid trackways on earthquake influenced intertidal limulid reproduction flats of the European Germanic Basin coasts. *Cent Eur J Geosci*. 4(3):495–529.
- Dieudonné, P. E., Cruzado-Caballero, P., Godefroit, P. y Tortosa, T. 2021. A new phylogeny of cerapodan dinosaurs. *Historical Biology*, 33(10), 2335-2355.
- Dodson, P., Krause, D. W., Forster, C. A., Sampson, S. D. y Ravoavy, F. 1998. Titanosaurid (Sauropoda) osteoderms from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(3), 563-568.
- Dong, Z.. 1973. [Dinosaurs from Wuerho.] *Institute of Paleontology and Paleoanthropology Memoir* 11: 45-52. [In Chinese].
- Dong, Z., Li, X. y Zhou, S. 1977. On the stegosaurian remain from Zigong (Tzekung), Szechuan Province. *Vertebrata Palasiatica* 15(4), 312 (in Chinese with English abstract).
- Dong, Z., Tang, Z. y Zhou, S. W. 1982. Note on the new mid-Jurassic stegosaur from Sichuan Basin, China. *Vertebrata Palasiatica*, 20(1), 83-87.
- Dong, Z. 1983. The dinosaurian remains from Sichuan basin, China. *Palaeontologia Sinica*, new series C, 23, 1-145.
- Dong, Z. M. 1990. *Stegosaurs of Asia*, p. 255–268. *Dinosaur Systematics: Approaches and perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Eaton, T. H. 1960. A new armored dinosaur from the Cretaceous of Kansas. *The University of Kansas Palaeontological Contributions: Vertebrata*, 8, 124.
- Elzanowski, A. 1999. A comparison of the jaw skeleton in theropods and birds, with a description of the palate in the Oviraptoridae. In: Olson SL (ed) *Avian Paleontology at the close of the 20th century: Proceedings of the 4th International meeting of the Society for Avian Paleontology and Evolution*, Washington, D.C., 4–7 June 1996. Smith. *Contrib. Paleobiol*. 89, 311–323.
- Erickson, G. M., Curry Rogers, K., Varricchio, D. J., Norell, M. A. y Xu, X. 2007. Growth patterns in brooding dinosaurs reveals the timing of sexual maturity in non-avian dinosaurs and genesis of the avian condition. *Biology Letters*, 3(5), 558-561.
- Everhart, M. 2014. *Niobrara dinosaur remains of a plant-eating dinosaur from the Smoky Hill Chalk*. Updated at: oceansofkansas.com/Dinosaur.html, accessed 3 August 2014.
- Ezcurra, M. D. y Agnolín, F. L. 2012. A new global palaeobiogeographical model for the late Mesozoic and early Tertiary. *Systematic Biology*, 61(4), 553-566.
- Ezcurra, M. D. 2016. The phylogenetic relationships of basal archosauriforms, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms. *Peer J*. 4:e1778.
- Falk, A.R., Hasiotis, S.T., Gong, E., Lim, J.D. y Brewer, E.D. 2017. A new experimental setup for studying avian neoichnology and the effects of grain size and moisture content on tracks: trials using the domestic chicken (*Gallus gallus*). *Palaios*. 32(11):689–707. doi:10.2110/palo.2017.022.
- Farlow, J.O., Schachner, E.R., Sarrazin, J.C., Klein, H. y Currie, P.J. 2014. Pedal Proportions of *Poposaurus gracilis*: convergence and Divergence in the Feet of Archosaurs. *The Anat Rec*. 297(6):1022–1046.
- Fernández Dumont, M. L., Bona, P., Pol, D. y Apesteguía, S. 2020. New anatomical

- information on *Araripesuchus buitreaensis* with implications for the systematics of Uruguaysuchidae (Crocodyliforms, Notosuchia). *Cret. Res.* 113, 104494. doi: 10.1016/j.cretres.2020.104494.
- Falkingham, P.L. y Gatesy, S.M., 2020. Discussion: defining the morphological quality of fossil footprints. Problems and principles of preservation in tetrapod ichnology with examples from the Palaeozoic to the present by Lorenzo Marchetti et al. *Earth-Science Reviews* 208, 103320. doi: 10.1016/j.earscirev.2020.103320.
- Falkingham, P.L., Bates, K.T., Margetts, L. y Manning, P.L., 2011a. Simulating sauropod manus-only trackway formation using finite-element analysis. *Biology Letters* 7, 142e145. doi: 10.1098/rsbl.2010.0403.
- Falkingham, P.L., Bates, K.T., Margetts, L. y Manning, P.L., 2011b. The 'Goldilocks' effect: preservation bias in vertebrate track assemblages. *Journal of The Royal Society Interface* 8, 1142e1154. doi: 10.1098/rsif.2010.0634.
- Falkingham, P.L., Bates, K.T., Avanzini, M., Bennett, M., Bordy, E.M., Breithaupt, B.H., Castanera, D., Citton, P., Díaz-Martínez, I., Farlow, J.O., Fiorillo, A.O., Gatesy, S.M., Getty, P., Hatala, K.G., Hornung, J.J., Hyatt, J.A., Klein, H., Lallensack, J.N., Martin, A.J., Marty, D., Matthews, N.A., Meyer, C.A., Milan, J., Minter, N.J., Razzolini, N.L., Romilio, A., Salisbury, S.W., Sciscio, L., Tanaka, I., Wiseman, A.L.A., Xing, L.D. y Belvedere, M. 2018. A standard protocol for documenting modern and fossil ichnological data. *Palaeontology* 61 (4), 469e480. doi: 10.1111/pala.12373.
- Fanti, F., Bell, P.R. y Sissons, R.L. 2013. A diverse, high-latitude ichnofauna from the Late Cretaceous Wapiti Formation, Alberta, Canada. *Cretaceous Research* 41, 256e269. doi: 10.1016/j.cretres.2012.12.010.
- Farlow, J.O., Robinson, N.J., Turner, M.L., Black, J., Gatesy, S.M., 2018. Footfall pattern of a bottom-walking crocodile (*Crocodylus acutus*). *PALAIOS* 33, 406e413. doi: 10.1016/j.palaeo.2019.109239.
- Fernández López, S. R. 2000. Temas de tafonomía.
- Fichter, J., Kunz, R. 2011. Neue Nachweise chirotheroider Fährten in der Detfurth-Formation (Mittlerer Buntsandstein, Untere Trias) bei Wolfhagen. *Geol Jb Hessen*. 137:5–18.
- Fichter, J. y Kunz, R. 2004. New genus and species of chirotheroid tracks in the Detfurth-Formation (Middle Bunter, Lower Triassic) of central Germany. *Ichnos*. 11:183–193.
- Fichter, J. y Kunz, R. 2015. Eine Tetrapoden-Fährtenvergesellschaftung im Mittleren Buntsandstein (frühe Trias: olenekium) von Wolfhagen, Nordhessen. [A tetrapod trackway assemblage from the Middle Bunter (early Triassic: olenekian) of Wolfhagen, Northern Hesse]. *Z Dt Ges Geowiss.* 166:253–273. Stuttgart. German.
- Filippini, F. S., Otero, A. y Gasparini, Z. 2017. The phylogenetic relevance of the sacrum among macronarian sauropods: insights from a pelvis from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 41(1), 69-78.
- Fink, R.J. 2002. Sedimentology and stratigraphy of the Upper Cretaceous-Paleocene El Molino Formation, Eastern Cordillera and Altiplano, Central Andes, Bolivia: implications for the tectonic development of the Central Andes. LSU Master's Theses, p. 3925. digitalcommons.lsu.edu/gradschool_theses/3925.
- Fiorillo, A.R., Kobayashi, Y., McCarthy, P.J., Tanaka, T., Tykoski, R.S., Lee, Y.N., Takasaki, R. y Yoshida, J. 2019. Dinosaur ichnology and sedimentology of the Chignik Formation (Upper Cretaceous), Aniakchak National Monument, southwestern Alaska; Further insights on habitat preferences of high-latitude hadrosaurs. *PloS One* 14 (10), e0223471. doi: 10.1371/journal.pone.0223471.
- Forster, C. A. 1990. The postcranial skeleton of the ornithomimid dinosaur *Tenontosaurus tilletti*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10(3), 273-294.
- Foster, J., Hunt-Foster, R., Gorman, M., Trujillo, K., Suarez, C., McHugh, J., ... y Schoenstein, H. 2018. Paleontology, taphonomy, and sedimentology of the Mygatt-Moore Quarry, a large dinosaur bonebed in the Morrison formation, western Colorado—implications for Upper Jurassic dinosaur preservation modes. *Geology of the Intermountain West*, 5, 23-93.
- Foster, J. 2020. Jurassic West: the dinosaurs of the Morrison Formation and their world. Indiana University Press.
- Foucault, J. E., Vaillard, L. C. y Viñez, R. F. 1987. Estratigrafía de las unidades aflorantes a lo largo del curso inferior del río Limay, Provincia de Neuquén y Río Negro, República Argentina. In *Congreso Geológico Argentino*. 10 (pp. 139-142).

- Ford, T. L. 2000. A review of ankylosaur osteoderms from New Mexico and a preliminary review of ankylosaur armor. *New Mexico Museum Natural History Sciences Bulletin*, 17, 157–176.
- Ford, T. L. y Kirkland, J. I. 2001. Carlsbad ankylosaur (Ornithischia, Ankylosauria): an ankylosaurid and not a nodosaurid. Pp. 239–260 in K. Carpenter (ed.) *The armored dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington.
- Francischini, H., Dentzien-Dias, P.C., Fernandes, M.A. y Schultz, C.L. 2015. Dinosaur ichnofauna of the upper Jurassic/Lower Cretaceous of the Paraná Basin (Brazil and Uruguay). *J S Am Earth Sci.* 63:180–190. 10.1016/j.jsames.2015.07.016.
- Francischini, H., Sales, M.A.F., DentzieneDias, P. y Schultz, C.L., 2018. The Presence of Ankylosaur Tracks in the Guara Formation (Brazil) and Remarks on the Spatial and Temporal Distribution of Late Jurassic Dinosaurs. *Ichnos* 25 (2e3), 177e191. doi: 10.1080/10420940.2017.1337573.
- Frauenfelder, T. G., Bell, P. R., Brougham, T., Bevitt, J. J., Bicknell, R. D., Kear, B. P., Wroe, S. y Campione, N. E. 2022. New Ankylosaurian Cranial Remains From the Lower Cretaceous (Upper Albian) Toolebuc Formation of Queensland, Australia. *Frontiers in Earth Science*, 48.
- Fujita, M., Azuma, Y., Goto, M., Tomida, Y., Hayashi, S. y Arakawa, Y. 2003. First ankylosaur footprints from Japan and their significance. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (Suppl. 3), 52.
- Fujiwara, S. I. 2009. A reevaluation of the manus structure in *Triceratops* (Ceratopsia: Ceratopsidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(4), 1136–1147.
- Gallina, P. A., Apesteguía, S., Haluza, A. y Canale, J. I. 2014. A diplodocid sauropod survivor from the Early Cretaceous of South America. *PLoS One*, 9(5), e97128.
- Gallina, P. A., Apesteguía, S., Canale, J. I. y Haluza, A. 2019. A new long-spined dinosaur from Patagonia sheds light on sauropod defense system. *Scientific reports*, 9(1), 1392.
- Gallina, P. A., Canale, J. I., Apesteguía, S., Carballido, J. L., Garderes, J. P. y Riguetti, F. 2021a. A new tetrapod assemblage for the earliest Cretaceous of the Neuquina Basin. *Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, 2021.
- Gallina, P. A., Canale, J. I. y Carballido, J. L. 2021b. The earliest known titanosaur sauropod dinosaur. *Ameghiniana*, 58(1), 35–51.
- Galton, P. M. 1974. The ornithischian dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealden of the Isle of Wight.
- Galton, P. M. 1981. *Dryosaurus*, a hypsilophodontid dinosaur from the Upper Jurassic of North America and Africa postcranial skeleton. *Paläontologische Zeitschrift*, 55(3-4), 271–312.
- Galton, P. M. y Coombs Jr, W. P. 1981. *Paranthodon africanus* (Broom) a stegosaurian dinosaur from the Lower Cretaceous of South Africa. *Geobios*, 14(3), 299–309.
- Galton, P. M. 1982a. The postcranial anatomy of stegosaurian dinosaur *Kentrosaurus* from the Upper Jurassic of Tanzania, East Africa.
- Galton, P. M. 1982b. Juveniles of the stegosaurian dinosaur *Stegosaurus* from the Upper Jurassic of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2(1), 47–62.
- Galton, P. M. 1983. Armored dinosaurs (Ornithischia: Ankylosauria) from the Middle and Upper Jurassic of Europe. *Palaeontographica, Abteilung A*, 182, 1–25.
- Galton, P. M. 1985. British plated dinosaurs (Ornithischia, Stegosauridae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 5(3), 211–254.
- 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. 1991. Postcranial remains of stegosaurian dinosaur *Dacentrurus* from Upper Jurassic of France and Portugal. *Geologica et Palaeontologica*, 25, 299–327.
- Galton, P. M. y Upchurch, P. 2004. Stegosauria. In *The Dinosauria* 2nd edn (eds Weishampel, D. B. et al.) 343–362 (University of California Press, 2004).
- Galton, P.M. 2012. Stegosaur. En: M.K. Brett-Surman, T.R. Holtz y J. Farlow (Eds.), *The Complete Dinosaur*. Second edition. Indiana University Press, Bloomington, p. 482–504.
- Galton, P. M. 2016. Notes on plated dinosaurs (Ornithischia: Stegosauria), mostly on dermal armor from Middle and Upper Jurassic of England (also France, Iberia), with a revised diagnosis for *Loricatosaurus priscus* (Callovian, England). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 1–25.
- Galton, P. M. y Carpenter, K. 2016. The plated dinosaur *Stegosaurus longispinus* Gilmore, 1914 (Dinosauria: Ornithischia; Upper Jurassic, western USA), type species of *Alcovasaurus* n. gen. *Neues Jahrbuch für*

- Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 279(2), 185-208.
- Galton, P. M. 2019. Earliest record of an ankylosaurian dinosaur (Ornithischia: Thyreophora): dermal armor from the lower Kota Formation (Lower Jurassic) of India. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 291, 205–219. doi:10.1127/njgpa/2019/0800
- Gangloff, R.A. 2012. *Dinosaurs under the Aurora*. Indiana University Press, Bloomington.
- Gangloff, R.A., May, K.C., Storer, J.E. 2004. An Early Late Cretaceous Dinosaur Tracksite in Central Yukon Territory, Canada. *Ichnos* 11 (3e4), 299e309. doi: 10.1080/10420940490442269.
- Garberoglio, F. F., Apesteguía, S., Simões, T. R., Palci, A., Gómez, R. O., Nydam, R. L., ... y Caldwell, M. W. 2019. New skulls and skeletons of the Cretaceous legged snake *Najash*, and the evolution of the modern snake body plan. *Science advances*, 5(11), eaax5833. doi: 10.1126/sciadv.aax5833.
- Garberoglio, F. F., Gómez, R. O., Apesteguía, S., Caldwell, M. W., Sánchez, M. L. y Veiga, G. 2019b. A new specimen with skull and vertebrae of *Najash rionegrina* (Lepidosauria: Ophidia) from the early Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Systematic Palaeontology*, 17(18), 1533-1550.
- García, G. y Pereda-Suberbiola, X. 2003. A new species of *Struthiosaurus* (Dinosauria: Ankylosauria) from the Upper Cretaceous of Villeveyrac (Southern France). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23, 156–165. doi:10.1671/0272-4634(2003)23%5B156%3AANSOSD%5D2.0.CO%3B2.
- García, R. A. y Salgado, L. 2013. The titanosaur sauropods from the late Campanian–early Maastrichtian Allen Formation of Salitral Moreno, Rio Negro, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 58(2), 269–284. doi:10.4202/app.2011.0055.
- García-Ramos, J. C., Piñuela, L., Ruiz-Omeñaca, J. I. y Pereda-Suberbiola, X. 2008. Costas jurásicas frecuentadas por estegosaurios. *Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, 33-34.
- Garderes, J.P., Gallina, P.A., Whitlock, J.A. y Toledo, N. 2023. Cranial osteology of *Bajadasaurus pronuspinax* (Sauropoda, Dicraeosauridae). *Historical Biology* (en prensa).
- Garrido, A. C. 2010. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 12(2), 121-177.
- Garrido, A. C. 2011. El Grupo Neuquén (Cretácico Tardío) en la Cuenca Neuquina. In *Relatorio del 18 Congreso Geológico Argentino* (Vol. 1, pp. 231-244).
- Gascón, J. H. y Pérez-Lorente, F. 2017. Hoof-like unguals, skin, and foot movements deduced from *Deltapodus* casts of the Galve Basin (Upper Jurassic-Lower Cretaceous, Teruel, Spain). *Ichnos*, 24(2), 146-161.
- Gasparini, Z., Olivero, E., Scasso, R. y Rinaldi, C. 1987. Un anquilosaurio (Reptilia, Ornithischia) campaniano en el continente antártico. 10º Congresso Brasileiro de Paleontologia (Rio de Janeiro), *Anales*: 131–141
- Gasparini, Z., Pereda-Suberbiola, X. y Molnar, R. E. 1996. New data on the ankylosaurian dinosaur from the Late Cretaceous of the Antarctica Peninsula. *Memoirs of the Queensland Museum*, 39, 583–594.
- Gasparini, Z., de la Fuente, M., Fernandez, M. y Bona, P. 2001. Reptiles from Late Cretaceous coastal environments of northern Patagonia. VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Buenos Aires. *Asociación Paleontológica Argentina publicación especial*, 7, 101–105.
- Gasparini, Z., Sterli, J., Parras, A., O’Gorman, J. P., Salgado, L., Varela, J. y Pol, D. 2015. Late Cretaceous reptilian biota of the La Colonia Formation, central Patagonia, Argentina: occurrences, preservation and paleoenvironments. *Cretaceous Research*, 54, 154–168. doi:10.1016/j.cretres.2014.11.010
- Gaston, R.W., SchellenBaCh, J. y Kirkland, J.I. 2001. Mounted skeleton of the polacanthine ankylosaur *Gastonia burgei*. – In: Carpenter, K. (Ed.): *The Armored Dinosaurs*: 386-398; Bloomington (Indiana University Press).
- Gasulla, J. M., Ortega, F., Pereda-Suberbiola, X., Escaso, F. y Sanz, J. L. 2011. Elements de la armadura dermica del Dinosaurio Anquilosaurio *Polacanthus* Owen, 1865, en el Cretacico Inferior de Morella (Castellon, Espana). *Ameghiniana*, 48, 508–519. doi:10.5710/AMGH.v48i4(276)
- Gatesy, S.M. y Falkingham, P.L. 2020. Hitchcock's *Leptodactyli*, penetrative tracks, and dinosaur footprint diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, e1781142. doi:

- 10.1080/02724634.2020.1781142.
Published online.
- Gauthier, J.A., Nesbitt, S.J., Schachner, E.R., Bever, G.S. y Joyce, W.G. 2011. The bipedal stem crocodilian *Poposaurus gracilis*: inferring function in fossils and innovation in archosaur locomotion. *Bull Peabody Mus Nat Hist.* 52:107–126.
- Gianechni, F.A. y de Valais, S. 2015. Bioerosion trace fossils on bones of the Cretaceous South American theropod *Buitreraptor gonzalezorum* Makovicky, Apesteguía and Agnolín, 2005 (Deinonychosauria), *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*, doi: 10.1080/08912963.2014.991726
- Gianechni, F. A., Makovicky, P. J., Apesteguía, S., y Cerda, I. (2018). Postcranial skeletal anatomy of the holotype and referred specimens of *Buitreraptor gonzalezorum* Makovicky, Apesteguía and Agnolín 2005 (Theropoda, Dromaeosauridae), from the Late Cretaceous of Patagonia. *PeerJ*, 6, e4558.
- Gierliński G. 1991. New dinosaur ichnotaxa from the Early Jurassic of the Holy Cross Mountains, Poland. *Palaeontology.* 3(85):137–148.
- Gierliński, G., y Pierńkowski, G. 1999. Dinosaur track assemblages from the Hettangian of Poland. *Geological Quarterly*, 43(3), 329–346.
- Gierliński, G., y Sabath, K. 2002. A probable stegosaurian track from the Late Jurassic of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 47(3).
- Gierliński GD, Sabath K. 2008. Stegosaurian footprints from the Morrison Formation of Utah and their implications for interpreting other ornithischian tracks. *Oryctos.* 8:29–46.
- Gierliński, G. G., Menducki, P., Janiszewska, K., Wicik, I. y Boczarowski, A. 2009. A preliminary report on dinosaur track assemblages from the Middle Jurassic of the Imilchil area, Morocco. *Geological Quarterly*, 53(4), 477–482.
- Gillette, D.D. (Ed.), *Utah Geological Survey*, vol. 99. Miscellaneous Publication, pp. 253e257.
- Gilmore, C. W. 1914. Osteology of the armored Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genus *Stegosaurus*. *United States National Museum Bulletin*, 89, 1136.
- Gilmore, C. W. 1920. Osteology of the carnivorous Dinosauria in the United State National museum: with special reference to the genera *Antrodemus* (*Allosaurus*) and *Ceratosaurus* (No. 110). US Government printing office.
- Gilmore, C. W. 1930. On dinosaurian reptiles from the Two Medicine Formation of Montana. *Proceedings of the United States National Museum*, 77, 139.
- Gilmore, C. W. y Granger, W. 1933. Two new dinosaurian reptiles from Mongolia: with notes on some fragmentary specimens. *American Museum novitates*; no. 679.
- Godefroit, P., Dong, Z. M., De Potter, H., Lenglet, G., Smith, T. y Dermience, E. 1998. Sino-Belgian Cooperation Program Cretaceous dinosaurs and mammals from inner Mongolia. 1. New *Bactrosaurus* (Dinosauria: Hadrosauroidea) material from Iren Dabasu (inner Mongolia, PR China). *Bulletin-Institut royal des sciences naturelles de Belgique. Sciences de la terre*, 68, 3-70.
- Godefroit, P., Pereda-Suberbiola, X., Li, H. y Dong, Z. M. 1999. A new species of the ankylosaurid dinosaur *Pinacosaurus* from the Late Cretaceous of Inner Mongolia (PR China). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la terre*, 69(Suppl B), 17-36.
- Goin, F. J., Gelfo, J. N., Chornogubsky, L., Woodburne, M. O. y Martin, T. 2012. Origins, radiations, and distribution of South American mammals: from greenhouse to icehouse worlds. Pp. 20–50 in B. D. Patterson y L. P. Costa (eds) *Bones, clones, and biomes: an 80-million year history of recent Neotropical mammals*. University of Chicago Press, Chicago. doi:10.7208/9780226649214-003
- Goin, F. J., Woodburne, M. O., Zimicz, A. N., Martin, G. M. y Chornogubsky, L. 2016a. Dispersal of vertebrates from between the Americas, Antarctica, and Australia in the Late Cretaceous and Early Cenozoic. Pp. 77–124 in P. Blondel, E. Guilyardi, J. Rabassa y C. Horwood (eds) *A brief history of South American metatherians*. Springer, Dordrecht. doi:10.1007/978-94-017-7420-8_3
- Goin, F. J., Woodburne, M. O., Zimicz, A. N., Martin, G. M. y Chornogubsky, L. 2016b. Evolutionary contexts. Pp. 125–154 in *A brief history of South American metatherians: evolutionary contexts and intercontinental dispersals*. Springer Earth System Sciences. doi:10.1007/978-94-017-7420-8_4
- Goloboff, P. A., Carpenter, J. M., Arias, J. S. y Esquivel, D. R. M. 2008. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis

- of morphological data sets. *Cladistics*, 24, 1–16. doi:10.1111/j.1096-0031.2008.00209.x
- Goloboff, P. y Catalano, S. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32, 221–238. doi:10.1111/cla.12160
- Gualde, M. S., Castillo-Elías, G., Sánchez, M. L. y Apesteguía, S. 2018. Primeras evidencias de icnofacies rizolitos en paleosuelos de la Formación Candeleros (Grupo Neuquén), perfil Aguada del Toro (Cenomaniano, Cretácico Superior). *Actas XVI Reunión Argentina de Sedimentología. General Roca, Río Negro*, 27.
- Han, F., Zheng, W., Hu, D., Xu, X. y Barrett, P. M. 2014. A new basal ankylosaurid (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Cretaceous Jiufotang Formation of Liaoning Province, China. *PLOS ONE*, 9, e104551
- Han, F. L., Forster, C. A., Clark, J. M. y Xu, X. 2016. Cranial anatomy of *Yinlong downsii* (Ornithischia: Ceratopsia) from the Upper Jurassic Shishugou Formation of Xinjiang, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(1), e1029579.
- Han, F., Forster, C. A., Xu, X. y Clark, J. M. 2017. Postcranial anatomy of *Yinlong downsii* (Dinosauria: Ceratopsia) from the Upper Jurassic Shishugou Formation of China and the phylogeny of basal ornithischians. *Journal of Systematic Palaeontology*, 16(14), 1159–1187.
- Hao, B., Zhang, Q., Peng, G., Ye, Y. y You, H. 2018a. Redescription of *Gigantospinosaurus sichuanensis* (Dinosauria, Stegosauria) from the Late Jurassic of Sichuan, Southwestern China. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 92(2), 431–441.
- Hao, B., Peng, G., Qin, G., Ye, Y. y Jiang, S. 2018b. Evolution of Pelvic Girdles of *Stegosaurus* in the Sichuan Basin. 郝宝鞘, 彭光照, 秦钢, 叶勇, y 江山. 2018. 四川盆地剑龙类腰带演化. *四川地质学报*, 38(1), 62–64.
- Harington, C.R., Foster, H., Holmes, R. y Currie, P.J. 2005. Photographic catalogue of trackways in the Canadian Museum of Nature. *Syllogeus* 75, 1e151.
- Harris, J. D. 1998. A Reanalysis of *Acrocanthosaurus atokensis*, its Phylogenetic Status, and Paleobiogeographic Implications, Based on a New Specimen from Texas: *Bulletin* 13 (Vol. 13). New Mexico Museum of Natural History and Science.
- Hatcher, J. B. 1901. *Diplodocus* (Marsh): its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton.
- Hatcher, J. B. 1903. Osteology of *Haplocanthosaurus*, with description of a new species and remarks on the probable habits of the Sauropoda and the age and origin of the *Atlantosaurus* beds: additional remarks on *Diplodocus* (Vol. 2, No. 1). Carnegie Museum.
- Haubold, H. 1971. *Ichnia amphibiorum et reptiliorum fossilium* [Fossil ichnia of amphibians and reptiles]. *Handb Der Palaeoherpetol.* 18:1–124.
- Haubold, H. 1986. Archosaur footprints at the terrestrial Triassic-Jurassic transition. In: Padian K, editor. *The Beginning of the Age of Dinosaurs*. Cambridge: Cambridge University Press; p. 189–201.
- Haubold, H. 1990. Ein neuer Dinosaurier (Ornithischia, Thyreophora) aus dem unteren Jura des nördlichen Mitteleuropa. *Rev. Paléobiol.* 9, 149–177.
- Haubold, H. 1998. *Brachychirotherium* aus dem Coburger Sandstein (Mittlerer Keuper, Karn/Nor) in Nordbayern [Brachychirotherium from the Coburg sandstone (Mittlerer Keuper, Karn/Nor) in Northern Bavaria]. *Hallesches Jahrb Geowiss B.* 20:33–58. Halle (Saale). German.
- Hayashi, S., Carpenter, K. y Suzuki, D. 2009. Different growth patterns between the skeleton and osteoderms of *Stegosaurus* (Ornithischia: Thyreophora). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(1), 123–131.
- Hayashi, S., Carpenter, K., Watabe, M. y McWhinney, L. A. 2012. Ontogenetic histology of *Stegosaurus* plates and spikes. *Palaeontology*, 55(1), 145–161.
- Heckert, A.B., Lucas, S.G., Rinehart, L.F., Celesky, M.D., Spielmann, J.A. y Hunt, A.P. 2010. Articulated skeletons of the aetosaur *Typothorax coccinarum* Cope (Archosauria: stagonolepididae) from the Upper Triassic Bull Canyon Formation (Revueltian: early-mid Norian), eastern New Mexico, USA. *J Vertebr Paleontol.* 30(3):619–642.
- Hennig, E. 1915. *Kentrosaurus aethiopicus*, der Stegosauride des Tendaguru. *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin*, 1915:219–247.
- Hennig, E. 1925. *Kentrurosaurus aethiopicus*. Die Stegosaurier-Funde vom Tendaguru, Deutsch-Ostafrika. *Palaeontographica*, 2 Supplement 7:101–254.

- Hennig, W. 1965. Phylogenetic systematics. Annual review of entomology, 10(1), 97-116.
- Heredia, A.M., Díaz-Martínez, I., Pazos, P.J., Comerio, M. y Fernández, D.E. 2019. Gregarious behaviour among non-avian theropods inferred from trackways: A case study from the Cretaceous (Cenomanian) Candeleros Formation of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109480. doi:10.1016/j.palaeo.2019.109480.
- Herrero, N., Pereda-Suberbiola, X., Herrero Gascon, J. y Pérez Lorente, F. 2017. Pentadactyl ankylosaurian manus tracks from the Lower Cretaceous of Galve (Teruel, Spain): first occurrence of *Tetrapodosaurus* in the Iberian Peninsula. *Journal of Iberian Geology* 43, 319-344. doi: 10.1007/s41513-017-0024-4.
- Herrero Ducloux, A. 1946. Contribución al conocimiento geológico del Neuquén extraandino. *Boletín de Informaciones Petroleras* 23(226): 245-281. Buenos Aires.
- Hill, R. V., Witmer, L. M. y Norell, M. A. 2003. A new specimen of *Pinacosaurus grangeri* (Dinosauria: Ornithischia) from the Late Cretaceous of Mongolia: ontogeny and phylogeny of ankylosaurs. *American Museum Novitates*, 2003(3395), 1-29.
- Hiller, N., Mannering, A. A., Jones, C. M. y Cruickshank, A. R. 2005. The nature of *Mauisaurus haasti* Hector, 1874 (Reptilia: Plesiosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(3), 588-601.
- Hippler, D., 2000. Sedimentologie, Geochemie und Paläoökologie der El Molino Formation. Unpubl. MSc Thesis. University of Basel, p. 90.
- Hminna, A., Klein, H., Zouheir, T., Lagnaoui, A., Saber, H., Lallensack, J. N. y Oukassou, M. 2019. The Late Triassic archosaur ichnogenus *Brachychirotherium*: first complete step cycles from Morocco, North Africa, with implications for trackmaker identification and ichnotaxonomy. *Hist Biol.* doi:10.1080/08912963.2019.1658097.
- Hminna, A., Voigt, S., Klein, H., Saber, H., Schneider, J.W. y Hmich, D. 2013. First occurrence of tetrapod footprints from the continental Triassic of the Sidi Said Maachou area (Western Meseta, Morocco). *J Afr Earth Sci.* 80:1-7. doi:10.1016/j.jafrearsci.2012.11.003.
- Holliday, C. M. y Witmer, L. M. 2007. Archosaur adductor chamber evolution: integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. *J. Morphol.* 268, 457-484. doi: 10.1002/jmor.10524.
- Holtz, T. R., Jr. 2004. Tyrannosauroidae; pp. 111-136 in D. B. Weishampel, P. Dodson, and H. Osmolska (eds.), *The Dinosauria*, second edition. University of California Press, Berkeley, California.
- Holwerda, F. M., Rauhut, O. W. y Pol, D. 2021. Osteological revision of the holotype of the Middle Jurassic sauropod dinosaur *Patagosaurus fariasi* Bonaparte, 1979 (Sauropoda: Cetiosauridae). *Geodiversitas*, 43(16), 575-643.
- Horne, G. S. 1994. A mid-Cretaceous ornithomimid from central Honduras. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14(1), 147-150. doi:10.1080/02724634.1994.10011548
- Hornung, J.J. y Reich, M., 2014. *Metatetraposaurus valdensis* Nopcsa, 1923 and the presence of ankylosaur tracks (Dinosauria: Thyreophora) in the Berriasian (Early Cretaceous) of northwestern Germany. *Ichnos* 21, 1-18. <https://doi.org/10.1080/10420940.2013.873720>.
- Hugo, C. A. y Leanza, H. A. 2001a. Hoja Geológica 3969-IV, General Roca, provincias del Neuquén y Río Negro. Instituto de Geología y Recursos Naturales, SEGEMAR, Boletín 308, 1-71. repositorio.segemar.gob.ar/handle/308849217/126
- Hugo, C. A. y Leanza, H. A. 2001b. Hoja Geológica 3966-III, Villa Regina, provincia Río Negro. Instituto de Geología y Recursos Naturales, SEGEMAR, Boletín 309, 1-58. repositorio.segemar.gob.ar/handle/308849217/196.
- Hulke, J. W. 1881. XV. *Polacanthus foxii*, a large undescribed dinosaur from the Wealden formation in the Isle of Wight. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, (172), 653-662.
- Hunt, A. P. 2001. The vertebrate fauna, biostratigraphy and biochronology of the type Revueltian faunal zone, Bull Canyon Formation (Upper Triassic), east-central New Mexico. *N M Geol Soc Guideb.* 52:123-152.
- Hunt, A. P., Lockley, M.G. y Lucas, S.G. 1993. Vertebrate and invertebrate tracks and trackways from Upper Triassic strata of the Tucumcari basin, east-central New Mexico. *N M Mus Nat Hist Sci Bull.* 3:199-201.
- Hunt, A. P. y Lucas, S.G. 2006. Tetrapod ichnofacies of the Cretaceous. In: Lucas, S.G., Sullivan, R.M. (Eds.), *Late Cretaceous vertebrates from the Western Interior*, vol. 35. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, pp. 61-67.

- Hunt, A. P. y Lucas, S.G. 2007. The Triassic tetrapod track record: ichnofaunas, ichnofacies and biochronology. *N M Mus Nat Hist Sci Bull.* 41:78–87.
- Ishigaki, S., Watabe, M., Tsogt-Baatar, K. y Saneyoshi, M. 2009. Dinosaur footprints from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Geological Quarterly* 53, 449e460.
- Itescu, Y., Karraker, N. E., Pritchard, P., Raia, P. y Meiri, S. 2014. Is the island rule general? Turtles disagree. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 689–700. doi:10.1111/geb.12149
- Iturralde-Vinent, M. A. 2006. Meso–Cenozoic Caribbean paleogeography: implications for the historical biogeography of the region. *International Geology Review*, 48, 791–827. doi:10.2747/0020-6814.48.9.791
- Jackson, S.J., Whyte, M.A. y Romano, M. 2010. Range of experimental dinosaur (*Hypsilophodon foxii*) footprints due to variation in sand consistency: how wet was the track? *Ichnos* 17, 197e214. doi: 10.1080/10420940.2010.510026.
- Jacobs, L. L., Winkler, D. A., Murray, P. A. y Maurice, J. M. 1994. A nodosaurid scuteling from the Texas shore of the Western Interior Seaway. Pp. 337–346 in K. Carpenter, K. F. Hirsch y J. R. Horner (eds) *Dinosaur eggs and babies*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Janensch, W. 1925. Die wirbelsäule der gattung *Dicraeosaurus*. Schweizerbart.
- Janensch, W. 1950. Die wirbelsäule von *Brachiosaurus brancai*. *Palaeontographica - Supplementbände*, 27-93.
- Jensen, J. A. 1988. A fourth new sauropod dinosaur from the Upper Jurassic of the Colorado Plateau and sauropod bipedalism. *The Great Basin Naturalist*, 121-145.
- Ji, Q. 2016. Fish hunting ankylosaurs (Dinosauria, Ornithischia) from the Cretaceous of China. *J Geol*, 40, 183.
- Juarez Valieri, R., Haro, J., Fiorelli, L. y Calvo, J. 2010. A new hadrosauroid (Dinosauria: Ornithopoda) from the Allen Formation (Late Cretaceous) of Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 12(2), 217–231.
- Kilbourne, B. y Carpenter, K. 2005. Redescription of *Gargoyleosaurus parkpinorum*, a polacanthid ankylosaur from the Upper Jurassic of Albany County, Wyoming. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 237, 111–160. doi:10.1127/njgpa/235/2005/111
- King, M.J., Sarjeant, W.A.S., Thompson, D.B. y Tresise, G. 2005. A revised systematic ichnotaxonomy and review of the vertebrate footprint ichnofamily *Chirotheriidae* from the British Triassic. *Ichnos*. 12:241–299. doi:10.1080/10420940591009312.
- Kinneer, B., Carpenter, K. y Shaw, A. 2016. Redescription of *Gastonia burgei* (Dinosauria: Ankylosauria, Polacanthidae), and description of a new species. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 282, 37–80. doi:10.1127/njgpa/2016/0605
- Kirkland, J. I. y Carpenter, K. 1994. North America's first pre-Cretaceous ankylosaur (Dinosauria) from the Upper Jurassic Morrison Formation of west Colorado. *Brigham Young University Geology Studies*, 40, 25–42.
- Kirkland, J. I. 1998. A polacanthine ankylosaur (Ornithischia: Dinosauria) from the Early Cretaceous (Barremian) of eastern Utah. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 14, 271-281.
- Kirkland, J. I., Alcalá, L., Loewen, M. A., Espílez, E., Mampel, L. y Wiersma, J. P. 2013. The basal nodosaurid ankylosaur *Europelta carbonensis* n. gen., n. sp. from the Lower Cretaceous (Lower Albian) Escucha Formation of Northeastern Spain. *PLoS ONE*, 8(12), e80405. doi:10.1371/journal.pone.0080405
- Klein, H. y Haubold, H. 2007. Archosaur footprints – potential for biochronology of Triassic continental sequences. *N M Mus Nat Hist Sci Bull.* 4:120–130.
- Klein, H. y Lucas, S.G. 2010a. Tetrapod footprints-their use in biostratigraphy and biochronology of the Triassic. *Geol Soc London Spe Pub.* 334(1):419–446. doi:10.1144/SP334.14.
- Klein, H. y Lucas, S.G. 2010b. Review of the tetrapod ichnofauna of the Moenkopi Formation/Group (Early-Middle Triassic of the American Southwest). *N M Mus Nat Hist Sci Bull.* 50:1–67.
- Klein, N., Sander, P. M., Stein, K., Le Loeuff, J., Carballido, J. L. y Buffetaut, E. 2012. Modified laminar bone in *Ampelosaurus atacis* and other titanosaurs (Sauropoda): implications for life history and physiology. *PLoS ONE*, 7(5), e36907. doi:10.1371/journal.pone.0036907
- Klein, H. y Lucas, S. G. 2014. Triassic archosaur footprints: evolution and distribution of trackmakers - an update from recent discoveries and research. 74th Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, Berlin 5-8 November 2014. Abstract Volume: 160.

- Klein, H., Milán, J., Clemmensen, L.B., Frobøse, N., Mateus, O., Klein, N., Adolfssen, J.S., Estrup, E.J. y Wings, O. 2015. Archosaur footprints (cf. *Brachychirotherium*) with unusual morphology from the Upper Triassic Fleming Fjord formation (Norian–rhaetian) of East Greenland. *Geol. Soc.* 434:71–85. (London, Special Publication).
- Klein, H., Wizevich, M.C., Thuring, B., Marty, D., Thuring, S., Falkingham, P. y Meyer, C.A. 2016. Triassic chirotheriid footprints from the Swiss Alps: ichnotaxonomy and depositional environment (Cantons Wallis y Glarus). *Swiss J. Palaeontol.* 135(2):295–314.
- Klingenberg, C. P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular ecology resources*, 11(2), 353–357.
- Krause, J. M., Ramezani, J., Umazano, A. M., Pol, D., Carballido, J. L., Sterli, J., Puerta, P., Cuneo, R. N. y Bellosi, E. S. 2020. High-resolution chronostratigraphy of the Cerro Barcino Formation (Patagonia): paleobiologic implications for the mid-Cretaceous dinosaur-rich fauna of South America. *Gondwana Research*, 80, 33–49. doi:10.1016/j.gr.2019.10.005
- Krebs, B. 1965. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XIX. *Ticinosuchus ferox*, nov. gen. nov. sp. Ein neuer *Pseudosuchier* aus der Trias des Monte San Giorgio [The Triassic fauna of the Ticino Limestone Alps. XIX. *Ticinosuchus ferox*, nov. gen. nov. sp. a new pseudosuchian from the Triassic of Monte San Giorgio]. *Schweizerische Palaontol. Abhandlungen*. 81:1–140. German.
- Kurtz Jr., B., Lockley, M.G. y Engard, D. 2001. Dinosaur tracks in the Plainview Formation, Dakota Group (Cretaceous, Albian) near Canon City, Colorado: a preliminary report on another “dinosaur ridge. In: Lockley, M.G., Taylor, A. (Eds.), *A Decade of Research at Dinosaur Ridge*, vol. 38. *Mountain Geologist*, pp. 155–164.
- Kusiak, M.E. 2009. Le Mésozoïque du système subandin de Bolivie: évolution sédimentaire et synthèse de bassin [The Mesozoic of the Bolivian subandine system: sedimentary evolution and basin synthesis]. *Géol. alp. Mémoire hors-série* no. 52 (92 pp.). French.
- Kuzmin, I., Petrov, I., Averianov, A., Boitsova, E., Skutschas, P. y Sues, H.-D. 2020. The braincase of *Bissektipelta archibaldi* — new insights into endocranial osteology, vasculature, and paleoneurobiology of ankylosaurian dinosaurs. *Bio. Comm.* 65(2): 85–156. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2020.201>
- Lagnaoui, A., Melchor, R.N., Bellosi, E.S., Villegas, P.M., Espinoza, N. y Umazano, A.M. 2019. Middle Triassic Pentasauropus-dominated ichnofauna from western Gondwana: ichnotaxonomy, palaeoenvironment, biostratigraphy and palaeobiogeography. *Palaeog. Palaeoclim. Palaeoecol.* 524:41–61.
- Lambe, L. M. 1919. Description of a new genus and species (*Panoplosaurus mirus*) of an armoured dinosaur from the Belly River Beds of Alberta. *Transactions of the Royal Society of Canada, Series 3*, 13, 3950.
- Lambe, L. M. 1920. The hadrosaur *Edmontosaurus* from the Upper Cretaceous of Alberta. *Memoirs of the Canada Department of Mines, Geological Survey* 120:1–79.
- Lambert, O., Godefroit, P., Li, H., Shang, C. Y. y Dong, Z. M. 2001. A new species of *Protoceratops* (Dinosauria, Neoceratopsia) from the Late Cretaceous of Inner Mongolia (PR China). *Bull. Inst. R. Sc. N. BS*, 71(suppl.), 5–28.
- Langford, R.P. y Chan, M.A. 1989. Fluvial–aeolian interactions: part II, ancient systems. *Sedimentol.* 36:1037–1051.
- Leahey, L. G., Molnar, R. E., Carpenter, K., Witmer, L. M. y Salisbury, S. W. 2015. Cranial osteology of the ankylosaurian dinosaur formerly known as *Minmi* sp. (*Ornithischia: Thyreophora*) from the Lower Cretaceous Allaru Mudstone of Richmond, Queensland, Australia. *PeerJ*, 3, e1475. doi:10.7717/peerj.1475.
- Leanza, H. A. 1981. The Jurassic-Cretaceous boundary beds in West Central Argentina and their ammonite zones. *NEUES JAHRB. GEOL. PALAEONTOL. VOL.* 161; NO 1; PP. 62–92;
- Leanza, H.A. y Hugo, C.A. 1997. Hoja Geológica 3969-III, Picún Leufú, provincias del Neuquén y Río Negro. Instituto de Geología y Recursos Naturales. SEGEMAR. Boletín 218: 1- 135. Buenos Aires.
- Leanza, H.A. y Hugo, C.A. 2001. Cretaceous red beds from southern Neuquén basin (Argentina): age, distribution and stratigraphic discontinuities. 7th International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 7: 117–122. Buenos Aires
- Leanza, H. A., Apestegui, S., Novas, F. E. y de la Fuente, M. S. 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages.

- Cretaceous Research, 25(1), 61–87. doi:10.1016/j.cretres.2003.10.005
- Leanza, H. A., Sattler, F., Martinez, R. S., y Carbone, O. 2011. La Formación Vaca Muerta y Equivalentes (Jurásico Tardío–Cretácico Temprano) en la Cuenca. Neuquina. Geología y Recursos Naturales de la Provincia del Neuquén, Neuquén. Buenos Aires: Asociación Geológica Argentina, 113-129.
- LeBlanc, A. R., Apesteguía, S., Larsson, H. C. y Caldwell, M. W. 2020. Unique tooth morphology and prismatic enamel in Late Cretaceous spheodontians from Argentina. *Current Biology*, 30(9), 1755-1761.
- Lee, Y. N. 1996. A new nodosaurid ankylosaur (Dinosauria: Ornithischia) from the Paw Paw Formation (late Albian) of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(2), 232-245.
- Lee, Y.N. y Huh, M. 2002. Manus-only sauropod tracks in the Uhangri Formation (Upper Cretaceous), Korea and their paleobiological implications. *Journal of Paleontology* 76, 558e564. doi: 10.1666/0022-3360(2002)076<0558:MOSTIT>2.0.CO;2.
- Leonardi, G. 1984. Le impronte fossili di dinosauri. In: Bonaparte, J.F., Colbert, E.H., Currie, P.J., de Ricles, A., Kielan-Jaworowska, Z., Leonardi, G., Morello, N. y Taquet, P. (Eds.), *Sulle Orme dei Dinosauri*. Erizzo, Venice, Italy, pp. 163e186.
- Leonardi, G. 1987. Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology. Departamento Nacional de Producao Mineral, Brasilia, p. 117.
- Leonardi, G. 1994. Annotated Atlas of South America tetrapod footprints (Devonian to Holocene). *Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais*, Brasilia, p. 248.
- Leonardi, G. y Carvalho, I.S. 2002. Icnofosseis da Bacia do Rio do Peixe, PB o mais marcante registro de pegadas de dinossauros do Brasil. In: Schobbenhauss, C., Campos, D.A., Queiroz, E.T., Winge, M., Berbert Born, M. (Eds.), *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*, pp. 101 e111.
- Leonardi, G. y Carvalho, I.S. 2007. Dinosaur ichnocoenosis from Sousa and Uiraunaebrejo das Freiras Basins, northeast Brazil. In: Carvalho, I.S., Cassab, R.C.T., Schwanke, C., Carvalho, M.A., Fernandes, A.C.S., Rodrigues, M.A.C., Carvalho, M.S.S., Arai, M., Oliveira, M.E.Q. (Eds.), *Paleontologia: Cenários da Vida*, I. Interiencia, Rio de Janeiro, Brazil, pp. 354e369.
- Lindgren, J. 2005. The first record of Hainosaurus (reptilia: mosasauridae) from Sweden. *Journal of Paleontology*, 79(6), 1157-1165.
- Lindgren, J. y Siverson, M. 2005. Halisaurus sternbergi, a small mosasaur with an intercontinental distribution. *Journal of Paleontology*, 79(4), 763-773.
- Lires, J., Garcia-Ramos, J. C. y Piñuela, L. 2002. Icnitas de estegosaurios en los ambientes deltaicos del Jurásico superior de Asturias. In Perez-Lorente, F. (ed.), *Congreso internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*. Resúmenes, 30–31.
- Lockley, M.G. y Gierliński, G. 2014. Notes on a new ankylosaur track from the Dakota Group (Cretaceous) of northern Colorado New Mexico Museum of Natural History and Science. *Bulletin* 62, 301e306.
- Lockley, M.G. y Hunt, A.P. 1995. Ceratopsid tracks and associated ichnofauna from the Laramie Formation (Upper Cretaceous: Maastrichtian) of Colorado. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15 (3), 592e614. doi: 10.1080/02724634.1995.10011251.
- Lockley, M.G. y Rice, D.A. 1990. Did “Brontosaurus” ever swim out to sea?: Evidence from brontosaur and other dinosaur footprints. *Ichnos* 1, 81e90. doi: 10.1080/10420949009386337.
- Lockley, M.G. y Hunt, A.P. 1995. *Dinosaur tracks and other fossil footprints of the western United States*. New York: Columbia University Press.
- Lockley, M.G., Kirkland, J., DeCourten, F. y Hasiotis, S. 1999. Dinosaur tracks from the Cedar Mountain Formation of Eastern Utah: a preliminary report. In:
- Lockley, M.G., Schulp, A.A., Meyer, C.A., Leonardi, G. y Mamani, D. 2002. Titanosaurid trackways from the Upper Cretaceous of Bolivia: evidence for large manus, wide-gauge locomotion and gregarious behaviour. *Cretaceous Research* 23, 383e400. doi: 10.1006/cres.2002.1006.
- Lockley, M.G., Holbrook, J., Kukihiro, R. y Matsukawa, M. 2006. An ankylosaur dominated dinosaur tracksite in the Cretaceous Dakota Group of Colorado and its paleoenvironmental and sequence stratigraphic context, vol. 35. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, pp. 95e104.
- Lockley, M.G., Hups, K., Trujillo, K. y Gerwe, S. 2014a. Mesozoic vertebrate tracksites from the Dominguez-Escalante National

- Conservation Area of Western Colorado: Implications for paleoecology and management. In: Lockley, M.G., Lucas, S.G. (Eds.), *Fossil footprints of western North America*, vol. 62. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, pp. 215e223.
- Lockley, M.G., Cart, K., Martin, J., Prunty, R., Houck, K., Hups, K., Lim, J.-D., Kim, K.-S., Gierliński, G. y Milner, A.R.C. 2014b. A bonanza of new tetrapod tracksites from the Cretaceous Dakota group, western Colorado: Implications for paleoecology. In: Lockley, M.G., Lucas, S.G. (Eds.), *Fossil footprints of western North America*, vol. 62. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, pp. 393e410.
- Lockley, M., Burton, R. y Grondel, L. 2018. A large assemblage of tetrapod tracks from the Cretaceous Naturita Formation, Cedar Canyon region, southwestern Utah. *Cretaceous Research* 92, 108e121. doi: 10.1016/j.cretres.2018.08.003.
- Lockley, M.G., Kim, K.-S. y Lim, J.-D. 2021. Tetrapodosaurus trackways from the Cretaceous of Colorado and Canada: observations on variability in ankylosaurian gaits. In: Lucas, S.G., Hunt, A.P., Lichtig, A.J. (Eds.), *Fossil Record* 7, vol. 82. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, pp. 227e235.
- Lockwood, J. A., Martill, D. M., y Maidment, S. C. 2021. A new hadrosauriform dinosaur from the Wessex Formation, Wealden Group (Early Cretaceous), of the Isle of Wight, southern England. *Journal of Systematic Palaeontology*, 19(12), 847-888.
- Loewen, M.A., Burns, M.E., Getty, M.A., Kirkland, J.I. y Vickaryous, M.K. 2013. Review of Late Cretaceous ankylosaurian dinosaurs from the Grand Staircase Region, Southern Utah. In: Titus, A.L., Loewen, M.A. (Eds.), *At the top of the grand staircase. The Late Cretaceous of southern Utah*. Indiana University Press, Bloomington., pp. 445e462
- Lohmann, H.H. y Branisa, L. 1962. Estratigrafía y paleontología del Grupo Puca en el Sinclinal de Miraflores, Potosí [Stratigraphy and paleontology of the Puca Group in the Miraflores syncline, Potosí]. *Petróleo Boliviano*. 4(2):9–16. Spanish.
- Long, R.A. y Murry, P.A. 1995. Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. *N M Mus Nat Hist Sci Bull.* 4:1–254.
- Lü, J., Ji, Q., Gao, Y. y Li, Z. 2007a. A new species of the ankylosaurid dinosaur *Crichtonsaurus* (Ankylosauridae: Ankylosauria) from the Cretaceous of Liaoning province, China. *Acta Geologica Sinica*, 81, 883–897. doi:10.1111/j.1755-6724.2007.tb01010.x
- Lü, J., Jin, X., Sheng, Y., Li, Y., Wang, G. y Azuma, Y. 2007b. New nodosaurid dinosaur from the Late Cretaceous of Lishui, Zhejiang Province, China. *Acta Geologica Sinica*, 81, 344350
- Lucas, S.G. 2007. Tetrapod footprint biostratigraphy and biochronology. *Ichnos*. 14:5–38.
- Lucas, S.G. y Heckert, A.B. 2011. Late Triassic aetosaurs as the trackmaker of the tetrapod footprint ichnotaxon *Brachychirotherium*. *Ichnos*. 18(4):197–208. doi:10.1080/10420940.2011.632456.
- Lull, R. S. 1921. The Cretaceous armored dinosaur, *Nodosaurus textilis* Marsh. *American Journal of Science, Fifth Series*, 1, 97–126.
- Ma, Q., Dai, H., Tan, C., Li, N., Wang, P., Ren, X., ... y Xu, X. 2022. New *Shunosaurus* (Dinosauria: Sauropoda) material from the middle Jurassic lower Shaximiao Formation of Yunyang, Chongqing, China. *Historical Biology*, 34(6), 1085-1099.
- Makovicky, P. J., Apesteguía, S. y Agnolín, F. L. 2005. The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature* 437, 1007–1011. doi: 10.1038/nature03996.
- Makovicky, P. J., Apesteguía, S. y Gianechini, F. A. 2012. A new coelurosaurian theropod from the La Buitrera fossil locality of Río Negro, Argentina. *Fieldiana Life and Earth Sciences*, 2012(5), 90-98.
- Macotay, O., Erlich, R. N. y Peraza, T. 2003. Sedimentary structures of the La Luna, Navay and Quercual Formations, Upper Cretaceous of Venezuela. *Palaios*, 18, 334–348. doi: 10.1669/0883-1351(2003)018< 0334:SSOTLL>2.0.CO;2
- Maddison, W. P. y Maddison, D. R. 2019. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.61. Updated at: <http://www.mesquiteproject.org>, accessed August 2021.
- Madsen Jr, J. H. 1976. *Allosaurus fragilis*: a revised osteology. *Utah Geological and Mining Survey Bulletin*, 109, 1-163.
- Madzia, D., Arbour, V. M., Boyd, C. A., Farke, A. A., Cruzado-Caballero, P. y Evans, D. C. 2021. The phylogenetic nomenclature of ornithischian dinosaurs. *PeerJ*, 9, e12362. doi:10.7717/peerj.12362
- Maidment, S. C. R. y Wei, G.-B. 2006. A review of Late Jurassic stegosaurs from the People's Republic of China. *Geol Mag.* 2006; 143: 621–634.

- Maidment, S. C. R., Wei, S. y Norman, D. B. 2006. Re-description of the postcranial skeleton of the Middle Jurassic stegosaur *Huayangosaurus taibaii*. *J. Vert. Paleontol.* 26, 944–956. doi: 10.1671/0272-4634(2006)26[944:ROTPSO]2.0.CO;2.
- Maidment, S. C. R., Norman, D., Barrett, P. y Upchurch, P. 2008. Systematics and phylogeny of Stegosauria (Dinosauria: Ornithischia). *Journal of Systematic Palaeontology* 6 (4), 367e407. doi: 10.1017/S1477201908002459.
- Maidment, S. C. y Porro, L. B. 2009. Homology of the palpebral and origin of supraorbital ossifications in ornithischian dinosaurs. *Lethaia*, 43(1), 95–111.
- Maidment, S. C. R., Henderson, D.M. y Barrett, P. 2014. What drove reversions to quadrupedality in ornithischian dinosaurs? Testing hypotheses using centre of mass modelling. *Naturwissenschaften* 101, 989e1001. doi: 10.1007/s00114-014-1239-2.
- Maidment, S. C. R. y Barrett, P. M. 2014. Osteological correlates for quadrupedality in ornithischian dinosaurs. *Acta Palaeontol. Pol.* 59(1), 53–70. doi: 10.4202/app.2012.0065.
- Maidment, S. C. R., Brassey, C. y Barrett, P. M. 2015. The postcranial skeleton of an exceptionally complete individual of the plated dinosaur *Stegosaurus stenops* (Dinosauria: Thyreophora) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Wyoming, U.S.A. *PLoS One* 10(10): e0138352.
- Maidment, S. C. R., Woodruff, D. C. y Horner, J. R. 2018. A new specimen of the ornithischian dinosaur *Hesperosaurus mjosi* from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA, and implications for growth and size in Morrison stegosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38(1), e1406366.
- Maidment, S. C. R., Raven, T. J., Ouarhache, D. y Barrett, P. M. 2020. North Africa's first stegosaur: implications for Gondwanan thyreophoran dinosaur diversity. *Gondwana Research*, 77, 82–97. doi:10.1016/j.gr.2019.07.007
- Maidment, S. C. R., Strachan, S. J., Ouarhache, D., Scheyer, T. M., Brown, E. E., Fernandez, V., Johanson, Z., Raven, T. J y Barrett, P. M. 2021. Bizarre dermal armour suggests the first African ankylosaur. *Nature Ecology y Evolution*, 5(12), 1576–1581. doi:10.1038/s41559-021-01553-6.
- Maierino, L., Farke, A. A., Kotsakis, T. y Piras, P. 2017. Macroevolutionary patterns in cranial and lower jaw shape of ceratopsian dinosaurs (dinosauria, ornithischia). phylogeny, morphological integration, and evolutionary rates. *Evolutionary Ecology Research*, 18(1-2), 123-167.
- Main, R. P., A. J. de Ricqlès, J. R. Horner, y K. Padian. 2005. The evolution and function of thyreophoran dinosaur scutes: implications for plate function in stegosaurs. *Paleobiology* 31:291–314.
- Main, D. J., Noto, C. R. y Weishampel, D. B. 2014. Postcranial anatomy of a basal hadrosauroid (Dinosauria: Ornithopoda) from the Cretaceous (Cenomanian) Woodbine Formation of north Texas. In *Hadrosaurs* (pp. 77-95). Indiana University Press.
- Maleev, E.A. 1956. Armoured dinosaurs from the Upper Cretaceous of Mongolia [in Russian]. *Trudy Paleontologičeskogo Instituta Akademii Nauk SSSR* 62: 51–91
- Mallison, H. y Wings, O. 2014. Photogrammetry in paleontology: a practical guide. *Journal of Paleontological Techniques* 12, 1e31.
- Mallon, J. C., y Holmes, R. 2010. Description of a complete and fully articulated chasmosaurine postcranium previously assigned to *Anchiceratops* (Dinosauria: Ceratopsia). New perspectives on Horned Dinosaurs. Edited by MJ Ryan, BJ Chinnery-Algeier, and DA Eberth. Indiana University Press, Bloomington, Indiana, 189-202.
- Mallon, J. C. y Anderson, J. S. 2014a. The functional and palaeoecological implications of tooth morphology and wear for the megaherbivorous dinosaurs from the Dinosaur Park Formation (Upper Campanian) of Alberta, Canada. *PLoS ONE*, 9(6), e98605. doi:10.1371/journal.pone.0098605
- Mallon, J. C. y Anderson, J. S. 2014b. Implications of beak morphology for the evolutionary paleoecology of the megaherbivorous dinosaurs from the Dinosaur Park Formation (upper Campanian) of Alberta, Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 394, 29-41.
- Mallon, J.C., Henderson, D.M., McDonough, C.M. y Loughry, W.J. 2018. A “bloat-andfloat” taphonomic model best explains the upside-down preservation of ankylosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 497, 117e127. doi: 10.1016/j.palaeo.2018.02.010.
- Mallon, J. C. 2019. Competition structured a Late Cretaceous megaherbivorous dinosaur

- assemblage. *Scientific Reports*, 9(1), 15447.
- Malumíán, N. y Náñez, C. 2011. The Late Cretaceous–Cenozoic transgressions in Patagonia and the Fuegian Andes: Foraminifera, palaeoecology, and palaeogeography. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103, 269–288. doi:10.1111/j.1095-8312.2011.01649.x
- Maniel, I. J., de la Fuente, M. S., Apesteguía, S., Mayoral, J. P., Sanchez, M. L., Veiga, G. D. y Smales, I. 2020. Cranial and postcranial remains of a new species of *Prochelidella* (Testudines: Pleurodira: Chelidae) from 'La Buitrera' (Cenomanian of Patagonia, Argentina), with comments on the monophyly of this extinct chelid genus from southern Gondwana. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18(12), 1033-1055. doi: 10.1080/14772019.2020.1721579.
- Mantell, G. A. 1832. *Hylaeosaurus armatus*. *Geol. SE England*, 328.
- Marchetti, L., Belvedere, M., Voigt, S., Klein, H., Castanera, D., Díaz-Martínez, I., Marty, D., Xing, L., Feola, S., Melchor, R.N. y Farlow, J.O. 2019. Defining the morphological quality of fossil footprints. Problems and principles of preservation in tetrapod ichnology with examples from the Palaeozoic to the present. *Earth-Science Reviews* 193, 109e145.
- Marchetti, L., Belvedere, M., Voigt, S., Klein, H., Castanera, D., Díaz-Martínez, I., Marty, D., Xing, L., Feola, S. y Melchor, R.N. 2020. Reply to discussion of "Defining the morphological quality of fossil footprints. Problems and principles of preservation in tetrapod ichnology with examples from the Palaeozoic to the present" by Marchetti et al. (2019). *Earth-Science Reviews* 208, 103319. doi: 10.1016/j.earscirev.2020.103319.
- Marsh, O. C. 1877. New order of extinct Reptilia (Stegosauria) from the jurassic of the rocky mountains. *Am J Sci (ser. 3)* 14:513–514.
- Marsh, O. C. 1889. Notice of gigantic horned Dinosauria from the Cretaceous. *American Journal of Science*, 38, 173–175.
- Marsh, O. C. 1890. Additional characters of the Ceratopsidae, with notice of new Cretaceous dinosaurs. *American Journal of Science*, 39, 418–426.
- Marsh, O. C. 1895. On the affinities and classification of the dinosaurian reptiles. *American Journal of Science*, 3(300), 483-498.
- Marsh, O. C. 1896. *The dinosaurs of North America* (Vol. 16). US Government Printing Office.
- Martin, R. E. 1999. *Taphonomy, a process approach*. Cambridge University Press, Cambridge, 508 pp.
- Marty, D., Strasser, A. y Meyer, C.A. 2009. Formation and taphonomy of human footprints in microbial mats of present-day tidal-flat environments: Implications for the study of fossil footprints. *Ichnos* 16, 127e142. doi: 10.1080/10420940802471027.
- Marty, D., Belvedere, M., Meyer, C.A., Mietto, P., Paratte, G., Lovis, C. y Thüring, B. 2010. Comparative analysis of Late Jurassic sauropod trackways from the Jura Mountains (NW Switzerland) and the central High Atlas Mountains (Morocco): implications for sauropod ichnotaxonomy. *Historical Biology* 22 (1e3), 109e133. doi: 10.1080/08912960903503345.
- Marty, D., Falkingham, P.L. y Richter, A. 2016. Dinosaur track terminology: a glossary of terms. In: Falkingham, P., Marty, D., Richter, A. (Eds.), *Dinosaur tracks e next steps*. Indiana University Press, Bloomington, pp. 399e402.
- Martinelli, A. G. y Forasiepi, A. M. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Rio Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 6, 257–305.
- Maryańska, T. 1977. *Ankylosauridae (Dinosauria) from Mongolia*. *Palaeontologia Polonica*, 37, 85151.
- Mateus, O. 2006. Late Jurassic dinosaurs from the Morrison Formation (USA), the Lourinha and Alcobaça formations (Portugal), and the Tendaguru Beds (Tanzania): a comparison. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 36, 223-231.
- Mateus, O., Maidment, S. C. y Christiansen, N. A. 2009. A new long-necked 'sauropod-mimic' stegosaur and the evolution of the plated dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1663), 1815-1821.
- Mateus, O. y Milàn, J. 2008. Ichnological evidence for giant ornithomimid dinosaurs in the Upper Jurassic Lourinhã Formation, Portugal. *Oryctos*, 8, 47-52.
- Mateus, O. y Milàn, J. 2010. A diverse Upper Jurassic dinosaur ichnofauna from central-west Portugal. *Lethaia*, 43(2), 245-257.
- Mateus O, Milàn J, Romano M, Whyte MA. 2011. New finds of stegosaur tracks from the

- Upper Jurassic Lourinhã Formation, Portugal. *Acta Palaeontol Pol.* 56:651–658.
- Matthias, A. E., McWhinney, L. y Carpenter, K. 2016. Pathological pitting in ankylosaur (Dinosauria) osteoderms. *International Journal of Paleopathology*, 13, 82–90. doi:10.1016/j.ijpp.2016.02.006
- Mayr, G. 2011. Cenozoic mystery birds—On the phylogenetic affinities of bony-toothed birds (Pelagornithidae). *Zool. Scr.* 40, 448–467. doi: 10.1111/j.1463-6409.2011.00484.x.
- McAllister, J.A. 1989. Dakota Formation tracks from Kansas: Implications for the recognition of tetrapod subaqueous traces. In: Gillette, D.D., Lockley, M.G. (Eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 343e348.
- McCrea, R.T. 2000. Vertebrate palaeoichnology of the Lower Cretaceous (lower Albian) Gates Formation of Alberta. M.Sc. Thesis. University of Saskatchewan, Saskatoon, p. 184. <https://ecommons.usask.ca/handle/10388/etd-05132009-140425>.
- McCrea, R. T., Lockley, M. G. y Meyer, C. A. 2001. Global distribution of purported ankylosaur track occurrences. In: Carpenter, K. (Ed.), *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, pp. 413e453.
- McCrea, R. T., Lockley, M.G., Haines, P.W. y Draper, N. 2011. Palaeontology Survey of the Broome Sandstone Browse LNG Precinct Report. Department of State Development, Government of Western Australia, p. 120. <http://www.dsd.wa.gov.au/docs/default-source/default-document-library/Palaeontology-Surveyof-the-Broome-Sandstone-111?sfvrsn¼8>.
- McCrea, R.T., Buckley, L. G., Currie, P. J., Haggart, J. W., Helm, C. W. y Pemberton, S. G. 2014. A review of vertebrate trackbearing formations from the Mesozoic and earliest Cenozoic of western Canada with a description of a new theropod ichnospecies and reassignment of an avian ichnocenosis. In: Lockley, M.G. y Lucas, S.G. (Eds.), *Fossil footprints of western North America*, vol. 62. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, pp. 5e94.
- McCrea, R.T. 2016. Selected studies on terrestrial vertebrate palaeoichnology of western Canada (PhD. Thesis). University of Alberta, p. 615. doi: 10.7939/R3SJ1B01H.
- McDonald, A. T., Bird, J., Kirkland, J. I. y Dodson, P. 2012. Osteology of the basal hadrosauroid *Eolambia caroljonesa* (Dinosauria: Ornithopoda) from the Cedar Mountain Formation of Utah.
- McHugh, J. B., Drumheller, S. K., Riedel, A. y Kane, M. 2020. Decomposition of dinosaurian remains inferred by invertebrate traces on vertebrate bone reveal new insights into Late Jurassic ecology, decay, and climate in western Colorado. *PeerJ*, 8, e9510 doi:10.7717/peerj.9510
- McIntosh, J. S., Miller, W. E., Stadtman, K. L. y Gillette, D. D. 1996. The osteology of *Camarasaurus lewisi* (Jensen, 1988). *Brigham Young University Geology Studies*, 41, 73-95.
- Mehl, M. G. 1936. *Hierosaurus coleii*: a new aquatic dinosaur from the Niobrara Cretaceous of Kansas. *Journal of the Scientific Laboratories Denison University*, 31, 1–20.
- Meiri, S., Cooper, N. y Purvis, A. 2008. This island rule: made to be broken? *Proceedings of the Royal Society B*, 245, 141–148. doi:10.1098/rspb.2007.1056.
- Melchor, R. N. y de Valais, S. 2006. A review of Triassic tetrapod track assemblages from Argentina. *Palaeontology*. 49(2):355–379.
- Meyer, C.A., Hippler, D. y Lockley, M.G. 2001. The Late Cretaceous vertebrate ichnofacies of Bolivia e facts and implications. In: VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Buenos Aires, September 26 e October 1, 1999, vol. 7. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial, pp. 133 e138.
- Meyer, C.A., Thuring, B., Thuring, S. y Marty, D. 2016. Dinosaur tracks from a Cretaceous alluvial plane (Aroifla Formation, Bolivia). In: Holwerda, F., et al. (Eds.), XIV European Association of Vertebrate Palaeontologists Meeting, 6e10 July 2016, Haarlem, The Netherlands. Programme and Abstract Book. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, p. 113.
- Meyer, C.A., Marty, D. y Belvedere, M. 2018. Titanosaur trackways from the Late Cretaceous El Molino Formation of Bolivia (Cal Orck'o, Sucre). *Annales Societatis Geologorum Poloniae* 88, 223e241. doi: 10.14241/asgp.2018.018.
- Meyer, C.A., Marty, D., Thuring, B., Thuring, S. y Belvedere, M. 2020. The Late Cretaceous dinosaur track record of Bolivia e Review and perspective. *Journal of South American Earth Sciences*. doi: 10.1016/j.jsames.2020.102992.
- Middleton, K. M. y Gatesy, S. M. 2000. Theropod forelimb design and evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128(2), 149-187.

- Milan, J. 2006. Variations in the morphology of emú (*Dromaius novaehollandiae*) tracks, reflecting differences in walking pattern and substrate consistency: ichnotaxonomical implications. *Palaeontology* 49, 405-420. doi: 10.1111/j.1475-4983.2006.00543x.
- Miles, C. A. y Miles, C. J. 2009. Skull of *Minotaurasaurus ramachandrani*, a new Cretaceous ankylosaur from the Gobi Desert. *Current Science* (00113891), 96(1).
- Miyashita, T., Arbour, V. M., Witmer, L. M., y Currie, P. J. 2011. The internal cranial morphology of an armoured dinosaur *Euoplocephalus* corroborated by X-ray computed tomographic reconstruction. *Journal of Anatomy*, 219(6), 661-675.
- Molnar, R. E. 1980. An ankylosaur (*Ornithischia*: *Reptilia*) from the Lower Cretaceous of Southern Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum*, 20, 77-87.
- Molnar, R. E. 1996. Preliminary report on a new ankylosaur from the Early Cretaceous of Queensland, Australia. *Memoirs of the Queensland Museum*, 39(3), 653-668.
- Molnar, R. E. y Clifford, H. T. 2000. Gut contents of a small ankylosaur. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(1), 194-196.
- Molnar, R. E. 2001. Armor of the small ankylosaur *Minmi*. Pp. 341-362 in K. Carpenter (ed.) *The armored dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington.
- Molnar, R. E. 2011. Sauropod (*Saurischia*: *Dinosauria*) material from the Early Cretaceous Griman Creek Formation of the Surat Basin, Queensland, Australia. *Alcheringa*, 35(2), 303-307.
- Moodie, R. L. 1910. An armored dinosaur from the Cretaceous of Wyoming. *Kansas University Science Bulletin*, 5, 57-273.
- Morschhauser, E. M., You, H., Li, D. y Dodson, P. 2018. Postcranial morphology of the basal neoceratopsian (*Ornithischia*: *Ceratopsia*) *Auroraceratops rugosus* from the Early Cretaceous (Aptian-Albian) of northwestern Gansu Province, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38(sup1), 75-116.
- Müller, R. T. y Garcia, M. S. 2020. A paraphyletic 'Silesauridae' as an alternative hypothesis for the initial radiation of ornithischian dinosaurs. *Biology Letters*, 16(8), 20200417.
- Murray, A., Riguetti, F. y Rozadilla, S. 2019. New ankylosaur (*Thyreophora*, *Ornithischia*) remains from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Journal of South American Earth Sciences*, 96, 102320. doi:10.1016/j.jsames.2019.102320
- Nesbitt, S.J. 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bull Am Mus Nat Hist.* 352:1-292. doi:10.1206/352.1.
- Nesbitt, S.J, Brusatte, S., Desojo, J.B., Liparini, A., De França, M.A.G., Weinbaum, J.C. y Gower, D.J. 2013. *Rauisuchia*. In: Nesbitt SJ, Desojo JB, Irmis RB, editors. *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*. Geol Soc. London: Special Publications; p. 379. doi:10.1144/SP379.1.
- Newman, B. H. 1968. The Jurassic dinosaur *Scelidosaurus harrisoni*, Owen. *Palaeontology*, 11(1), 40-43.
- Noè, L. F., Taylor, M. A. y Gómez-Pérez, M. 2017. An integrated approach to understanding the role of the long neck in plesiosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, 62(1), 137-162.
- Nopcsa, F. 1901. Synopsis un Abstammung der Dinosaurier. *Foldtani Kozlony* (Budapest), 31, 247-288.
- Nopcsa, F. 1905. I.—Notes on British Dinosaurs. Part II: *Polacanthus*. *Geological Magazine*, 2(6), 241-250.
- Nopcsa, F. 1911a. *Omosaurus lennieri*, un nouvtau dinosaurien du Cap de la Hkve. - *Bull. Soc. geol. Normandie* 30:23-42, 7 Pls.; Le Havre
- Nopcsa, F. 1915. Die Dinosaurier des Siebenbürgischen Landesteile Ungarns. *Mitteilungen aus dem Jahrbuche der Königlich Ungarsichen Geologischen Reichsanstalt*, Budapest, 23, 3-24.
- Nopcsa, F. 1918. *Leinsanosaurus* n. gen. einer neuer *Thyreophore* aus der Gosau. *Foldtoni Kozlony*, vol. 48, pp. 324-328, pi. 3.
- Nopcsa, F. 1923. Die Familien der Reptilien. *Fortschritte der Geologie und Palaeontologie* 2, 1e210.
- Nopcsa, F. 1929. Dinosaurierreste aus Siebenbürgen V. *Geologica Hungarica*, Series *Palaeontologica*, 4, 1-76.
- Norell, M. A., y P. J. Makovicky. 2004. *Dromaeosauridae*. In D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmo'ska (editors), *The Dinosauria*, 2nd edition: 196-209. Berkley: University of California Press.
- Norell, M. A., Clark, J. M., Turner, A. H., Makovicky, P. J., Barsbold, R. y Rowe, T. 2006. A new dromaeosaurid theropod from Ukhua Tolgod (Ömnögov, Mongolia). *American Museum Novitates*, 2006(3545), 1-51. doi:10.1206/0003-0082(2006)3545[1:ANDTFU]2.0.CO;2.
- Norman, D. B. 1980. On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* from

- the Lower Cretaceous of Bernissart (Belgium).
- Norman, D. B. 1984. A systematic reappraisal of the reptile order Ornithischia. In *Symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems*. 3 (pp. 157-162).
- Norman, D. B. 2002. On Asian ornithopods (Dinosauria: Ornithischia). 4. *Probactrosaurus*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136(1), 113-144.
- Norman, D. B., Witmer, L. M. y Weishampel, D. B. 2004a. Basal Thyreophora. In *The Dinosauria 2nd edn* (eds Weishampel, D. B. et al.) 335–342 (University of California Press, 2004).
- Norman, D. B., Witmer, L. M. y Weishampel, D. B. 2004b. Basal ornithischians. In *The Dinosauria 2nd edn* (eds Weishampel, D. B. et al.) 325–334 (University of California Press, 2004).
- Norman, D. B., Butler, R. J. y Maidment, S. C. R. 2007. Reconsidering the status and affinities of the ornithischian dinosaur *Tatisaurus oehleri* Simmons, 1965. *Zool. J. Linn. Soc.* 150, 865–874. <https://doi.org/10.1111/J.1096-3642.2007.00301.X>.
- Norman, D. B., Crompton, A. W., Butler, R. J., Porro, L. B. y Charig, A. J. 2011. The Lower Jurassic ornithischian dinosaur *Heterodontosaurus tucki* Crompton y Charig, 1962: cranial anatomy, functional morphology, taxonomy, and relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163(1), 182-276.
- Norman, D. B. 2015. On the history, osteology, and systematic position of the Wealden (Hastings group) dinosaur *Hypselospinus fittoni* (Iguanodontia: Styracosterna). *Zool. J. Linn. Soc.* 173(1), 92-189.
- Norman, D. B. 2020a. *Scelidosaurus harrisonii* Owen, 1861 (Dinosauria: Ornithischia) from the Early Jurassic of Dorset, England: cranial anatomy. *Zool. J. Linn. Soc.* 188, 1–81. doi:10.1093/zoolinnean/zlzo74.
- Norman, D. B. 2020b. *Scelidosaurus harrisonii* Owen, 1861 (Dinosauria: Ornithischia) from the Early Jurassic of Dorset, England: Postcranial endoskeleton. *Zool. J. Linn. Soc.* 189, 47–157. doi: 10.1093/zoolinnean/zlzo78.
- Norman, D. B. 2020c. *Scelidosaurus harrisonii* Owen, 1861 (Dinosauria: Ornithischia) from the Early Jurassic of Dorset, England: Dermal skeleton. *Zool. J. Linn. Soc.* 190, 1–53. doi: 10.1093/zoolinnean/zlzo85.
- Norman, D. B. 2021. *Scelidosaurus harrisonii* Owen, 1861 (Dinosauria: Ornithischia) from the Early Jurassic of Dorset, England: Biology and phylogenetic relationships. *Zool. J. Linn. Soc.* 191, 1–86. doi: 10.1093/zoolinnean/zlaa061.
- Novas, F. E. 2009. The age of dinosaurs in South America. Indiana University Press, Bloomington, 452 pp.
- Novas, F. E., Egli, F. B., Agnolin, F. L., Gianechini, F. A. y Cerda, I. 2018. Postcranial osteology of a new specimen of *Buitreraptor gonzalezorum* (Theropoda, Unenlagiidae). *Cretaceous Research*, 83, 127-167.
- O'Connor, P. M. 2007. The postcranial axial skeleton of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(S2), 127-163.
- O'Gorman, J., Salgado, L. y Gasparini, Z. 2011. *Plesiosauros de la Formaci on Allen (Campaniano–Maastrichtiano) en el area del Salitral de Santa Rosa (Provincia de Rio Negro, Argentina)*. *Ameghiniana*, 48, 129–135. doi:10.5710/AMGH.v48i1(308)
- O'Keefe, F. R. y Street, H. P. 2009. Osteology of the cryptocleidoid plesiosaur *Tatenectes laramiensis*, with comments on the taxonomic status of the *Cimoliasauridae*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(1), 48-57.
- O'leary, M. A., Roberts, E. M., Head, J. J., Sissoko, F. y Bouaré, M. L. 2004. Titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) remains from the "Continental intercalaire" of Mali. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(4), 923-930.
- Ohashi, T. y Barrett, P. M. 2009. A new ornithischian dinosaur from the Lower Cretaceous Kuwajima Formation of Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(3), 748-757.
- Oliveira Almeida, L.F., Morales, R.P., Carrasco Córdova, R. y Palenque de la Quintana, G.A. 1996. Mapas Tematicos de Recursos Minerales de Bolivia, Hoja Sucre, SE 20-13, 1:250,000, Servicio Geológico de Bolivia [Thematic map of Mineral Resources of Bolivia, Sucre map]. Spanish.
- Olivero, E., Scasso, R. A. y Rinaldi, C. A. 1986. Revision del Grupo Marambio en la Isla James Ross, Antártida. *Contribuciones del Instituto antártico argentino*, (331).
- Olivero, E., Gasparini, Z., Rinaldi, C. y Scasso, R. 1991. First record of dinosaurs in Antarctica (Upper Cretaceous, James Ross Island): paleogeographic implications. En: M.R.A. Thompson, J.A. Crame y J.W. Thompson (Eds.), *Geological Evolution of Antarctica*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 617–622

- Olivero, E. B. 2012. Sedimentary cycles, ammonite diversity and palaeoenvironmental changes in the Upper Cretaceous Marambio Group, Antarctica. *Cretaceous Research*, 34, 348–366.
- Olsen, P.E., Kent, D.V., Montanari, A., Sues, H.D., Rainforth, E.C., Koeberl, C., Fowell, S.J., Hartline, B.W., Huber, H. y Szajna, M.J. 2002. Ascent of Dinosaurs Linked to an Iridium Anomaly at the Triassic-Jurassic Boundary. *Sci.* 296:1305–1307.
- Osborn, H.F. 1899. A skeleton of *Diplodocus*. *Mem Amer Mus Na. Hist* 1: 191–214.
- Osborn, H. F. y Mook, C. C. 1919. *Camarasaurus*, *Amphicoelias*, and other sauropods of Cope. *Bulletin of the Geological Society of America*, 30(1), 379–388.
- Osborn, H. F. 1923. Two Lower Cretaceous dinosaurs of Mongolia. *American Museum Novitates*, 95, 1–10.
- Ősi, A. 2005. *Hungarosaurus tormai*, a new ankylosaur (Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Hungary. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25, 370–383. doi:10.1671/0272-4634(2005)025%5B0370%3AHTANAD%5D2.0.CO%3B2
- Ősi, A. y Makadi, L. 2009. New remains of *Hungarosaurus tormai* (Ankylosauria, Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Hungary: skeletal reconstruction and body mass estimation. *Palaontologische Zeitschrift*, 83, 227–245. doi:10.1007/s12542-009-0017-5
- Ősi, Prondvai, E., Butler, R. y Weishampel, D. B. 2012. Phylogeny, histology and inferred body size evolution in a new rhabdodontid dinosaur from the Late Cretaceous of Hungary. *PLoS ONE*, 7(9), e44318. doi:10.1371/journal.pone.0044318
- Ősi, A. y Prondvai, E. 2013. Sympatry of two ankylosaurs (*Hungarosaurus* and cf. *Struthiosaurus*) in the Santonian of Hungary. *Cretaceous Research*, 44, 58–63. doi:10.1016/j.cretres.2013.03.006
- Ősi, A., Prondvai, E. y Csiki-Sava, Z. 2014a. New ankylosaurian material from the Upper Cretaceous of Transylvania. *Annales de Paleontologie*, 100, 257–271. doi:10.1016/j.annpal.2014.02.001
- Ősi, A., Pereda-Suberbiola, X. y Földes, T. 2014b. Partial skull and endocranial cast of the ankylosaurian dinosaur *Hungarosaurus* from the Late Cretaceous of Hungary: implications for locomotion. *Palaeontologia Electronica*, Article-nr.
- Ősi, A., Prondvai, E., Mallon, J. y Bodor, E. R. 2016. Diversity and convergences in the evolution of feeding adaptations in ankylosaurs (Dinosauria: Ornithischia). *Historical Biology*, 29, 539–570. doi:10.1080/08912963.2016.1208194
- Ősi, A. y Pereda-Suberbiola, X. 2017. Notes on the pelvic armor of European ankylosaurs (Dinosauria: Ornithischia). *Cretaceous Research*, 75, 11–22. doi:10.1016/j.cretres.2017.03.007
- Ősi, A., Botfalvai, G., Albert, G. y Hajdu, Z. 2019. The dirty dozen: taxonomical and taphonomical overview of a unique ankylosaurian (Dinosauria: Ornithischia) assemblage from the Santonian Iharokút locality, Hungary. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 99(2), 195–240. doi:10.1007/s12549-018-0362-z
- Ősi, A., Magyar, J., Rosta, K. y Vickaryous, M. 2021. Cranial ornamentation in the Late Cretaceous nodosaurid ankylosaur *Hungarosaurus*. *PeerJ*, 9, e11010. doi:10.7717/peerj.11010
- Ostrom, J. H. y J.S. McIntosh. 1966. *Marsh's Dinosaurs: The Collections From Como Bluff*. Yale University Press, New Haven. 388 pp
- Ostrom, J. H. 1970. Stratigraphy and palaeontology of the Cloverly Formation (Lower Cretaceous) of the Bighorn Basin Area, Wyoming and Montana. *Peabody Museum of Natural History, Yale University, Bulletin*, 35, 1234. doi: 10.12987/9781933789439
- Owen, R. 1842. Report on British fossil reptiles. Part 2. Report of the British Association for the Advancement of Science (Plymouth), 11, 60–204.
- Owen, R. 1848. On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton. John van Voorst, Paternoster Row.
- Owen, R. 1854. Monograph on the Fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. Part II. Pages 1–54; Plates I—XIX and XXIV. Dinosauria (Iguanodon). [Wealden.] Issue in the Volume for the Year 1854, Monographs of the Palaeontographical Society, 8:27, 1–54, doi: 10.1080/02693445.1854.12113208.
- Owen, R. 1859 'Palaeontology', in Anonymous (ed.) *Encyclopaedia Britannica*. Eighth Edition, Volume 17, 91–176. A. and C. Black.
- Owen, R. 1861. Monograph of the Fossil Reptilia of the Liassic Formations. A monograph of a fossil dinosaur (*Scelidosaurus harrisonii*, Owen) of the Lower Lias. *Palaeontographical Society Monographs* XII: 1–14.

- Owen, R. 1863. A monograph of the Fossil Reptilia of the Liassic Formations. A monograph of a fossil dinosaur (*Scelidosaurus harrisonii*, Owen) of the Lower Lias. Part II. Palaeontographical Society Monographs XIII: 126.
- Owen, R. 1866. On the anatomy of vertebrates (Vol. 1): Fishes and Reptiles. London: Longmans, Green and Co. 650 p.
- Owen, R. 1875. Monographs on the British Fossil Reptilia of the Mesozoic Formations. Part II. Pages 15–93; Plates III—XXII. (Genera *Bothriospondylus*, *Cetiosaurus*, *Omosaurus*). Monographs of the Palaeontographical Society, 29(133), 15–93.
- Padian, K., Horner, J. R. y De Ricqlès, A. 2004. Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(3), 555–571.
- Padian, K., Woodward, H. N., Buffrénil, V., de Ricqlès, A. J. y Zylberberg, L. 2021. Archosauromorpha: Avemetatarsalia—dinosaurs and their relatives. *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology*, 511–549.
- Padula, L.E. y Reyes, F.C. 1958. Contribución al Léxico estratigráfico de las Sierras Subandinas-República de Bolivia [Contribution to the stratigraphic Lexicon of the Subandean Sierras-Republic of Bolivia]. *Boletín Técnico YPFB*. I (1):9–70. Spanish.
- Páramo, A., Mocho, P. y Ortega, F. 2020. Three-dimensional analysis of the titanosaurian limb skeleton: implications for systematic analysis. *Journal of Iberian Geology*, 46(4), 369–402.
- Park, J. Y., Lee, Y. N., Currie, P. J., Kobayashi, Y., Koppelhus, E., Barsbold, R., Mateus, O., Lee, S. y Kim, S. H. 2019. Additional skulls of *Talarurus plicatospineus* (Dinosauria: Ankylosauridae) and implications for paleobiogeography and paleoecology of armored dinosaurs. *Cretaceous Research*, 108, 104340.
- Park, J.-Y., Lee, Y., Currie, P. J., Ryan, M. J., Bell, P., Sissons, R., Koppelhus, E. B., Barsbold, R., Lee, S. y Kim, S. 2021a. A new ankylosaurid skeleton from the Upper Cretaceous Baruungoyot Formation of Mongolia: Its implications for ankylosaurid postcranial evolution. *Sci. Rep.* 11, 4101. doi: 10.1038/s41598-021-83568-4.
- Park, J. Y., Lee, Y. N., Kobayashi, Y., Jacobs, L. L., Barsbold, R., Lee, H. J., ... y Polcyn, M. J. 2021b. A new ankylosaurid from the Upper Cretaceous Nemegt Formation of Mongolia and implications for paleoecology of armoured dinosaurs. *Scientific Reports*, 11(1), 22928.
- Parker, W.G. 2008. Description of new material of the aetosaur *Desmotosuchus spurensis* (Archosauria: suchia) from the Chinle Formation of Arizona and a revision of the genus *Desmotosuchus*. *Paleobios*. 28:1–40.
- Parsons, W. L. y Parsons, K. M. 2009. A new ankylosaur (Dinosauria: Ankylosauria) from the Lower Cretaceous Cloverly Formation of central Montana. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 46, 721–738. doi:10.1139/E09-045.
- Pascual-Arribas, C. y Hernández-Medrano, N. 2015. Nuevas huellas de Estegosaurios en el Titoniense-Berriasiense de la Cuenca de Cameros (Formación Magaña). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 28(2), 15–27.
- Paul, G. S. 2010. The Princeton field guide to dinosaurs. Princeton University Press, Princeton, 320 pp.
- Paulina-Carabajal, A., Lee, Y. N. y Jacobs, L. L. 2016. Endocranial morphology of the primitive nodosaurid dinosaur *Pawpawsaurus campbelli* from the Early Cretaceous of North America. *PLoS One*, 11(3), e0150845.
- Paulina-Carabajal, A., Lee, Y. N., Kobayashi, Y., Lee, H. J. y Currie, P. J. 2018. Neuroanatomy of the ankylosaurid dinosaurs *Tarchia teresae* and *Talarurus plicatospineus* from the Upper Cretaceous of Mongolia, with comments on endocranial variability among ankylosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 494, 135–146.
- Paulina-Carabajal, A., Barrios, F. T., Mendez, A. H., Cerda, I. A. y Lee, Y.-N. 2021. A Late Cretaceous dinosaur and crocodyliform faunal association – based on isolate teeth and osteoderms – at Cerro Fortaleza Formation (Campanian–Maastrichtian) type locality, Santa Cruz, Argentina. *PLoS ONE*, 16(9), e0256233. doi:10.1371/journal.pone.0256233.
- Pazos, P. J., Estebenet, M. C. G., Cocca, S. E. y Pascua, D. 2019. The oldest record of a tyreophoran track in Gondwana: Geological implications of subaerial exposure in the lower part of the Lajas Formation at the Covunco section (Neuquén Basin), Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 94, 102198.

- Peng, G. 1992. Jurassic ornithopod *Agilisaurus louderbacki* (Ornithopoda: Fabrosauridae) from Zigong, Sichuan, China. *Vertebrata Palasiatica*, 30(01), 39.
- Peng, G. Z., Ye, Y., Gao, Y. H., Shu, C. K. y Jiang, S. 2005. Jurassic dinosaur faunas in Zigong. Zigong Dinosaur Museum, Zigong.
- Penkalski, P. y Blows, W. T. 2013. *Scolosaurus cutleri* from the Dinosaur Park Formation of Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 50, 171–182. doi:10.1139/cjes-2012-0098
- Penkalski, P. 2014. A new ankylosaurid from the late Cretaceous Two Medicine Formation of Montana, USA. *Acta Palaeontologica Polonica* 59 (3): 617–634
- Penkalski, P. y Tumanova, T. 2017. The cranial morphology and taxonomic status of *Tarchia* (Dinosauria: Ankylosauridae) from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Cretaceous Research*, 70, 117–127.
- Pereda-Suberbiola, X. 1991. Nouvelle evidence d'une connexion terrestre entre Europe et Amerique du Nord au Cretace inferieur: *Hoplitosaurus*, synonyme de *Polacanthus* (Ornithischia: Ankylosauria). *Comptes Rendus de l'Academie de Sciences de Paris (ser. II)*, 313, 971–976.
- Pereda-Suberbiola, X. 1992. A revised census of European Late Cretaceous nodosaurids (Ornithischia: Ankylosauria): last occurrence and possible extinction scenarios. *Terra Nova*, 4, 641–648. doi:10.1111/j.1365-3121.1992.tb00613.x
- Pereda-Suberbiola, X. 1993a. *Hylaeosaurus*, *Polacanthus*, and the systematics and stratigraphy of Wealden armoured dinosaurs. *Geological Magazine*, 130, 767–781. doi:10.1017/S0016756800023141
- Pereda-Suberbiola, X. 1993b. Armoured dinosaurs from the Late Cretaceous of southern France: a review. *Revue de Paleobiologie Volume Special*, 7, 163–172.
- Pereda-Suberbiola, X. 1994. *Polacanthus* (Ornithischia, Ankylosauria), a transatlantic armoured dinosaur from the Early Cretaceous of Europe and North America. *Palaeontographica, Abteilung A*, 232, 133–159.
- Pereda-Suberbiola, J. y Galton, P. M. 1994. A revision of the cranial features of the dinosaur *Struthiosaurus austriacus* Bunzel (Ornithischia: Ankylosauria) from the Late Cretaceous of Europe. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*, 191(2), 173–200.
- Pereda-Suberbiola, X., Astibia, H. y Buffetaut, E. 1995. New remains of the armoured dinosaur *Struthiosaurus* from the Late Cretaceous of the Iberian peninsula (Laño locality, Basque-Cantabric Basin). *Bulletin de la Société géologique de France*, 166(2), 207–211.
- Pereda-Suberbiola, X. P. y Barrett, P. M. 1999. A systematic review of ankylosaurian dinosaur remains from the Albian-Cenomanian of England. *Cretaceous fossil vertebrates*, (60), 177–208.
- Pereda-Suberbiola, X. y Galton, P. M. 2001. Reappraisal of the nodosaurid ankylosaur *Struthiosaurus austriacus* Bunzel from the Upper Cretaceous Gosau Beds of Austria. Pp. 173–210 in K. Carpenter (ed.) *The armored dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington.
- Pereda-Suberbiola, X., Dantas, P., Galton, P.M. y Sanz, J.L. 2005. Autopodium of the holotype of *Dracopelta zbyszewskii* (Dinosauria, Ankylosauria) and its type horizon and locality (Upper Jurassic: Tithonian, western Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 235, 175–196.
- Pereda-Suberbiola, X. y Galton, P. M. 2009. Dwarf dinosaurs in the latest Cretaceous of Europe? Pp. 263–272 in *Colectivo Arqueológico-Paleontológico Salense* (ed.) *Actas, IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. Salas de los Infantes, Burgos, Spain.
- Pereda-Suberbiola, X., Fuentes, C., Meijide, M., Meijide-Fuentes, F. y Meijide-Fuentes Jr, M. 2007. New remains of the ankylosaurian dinosaur *Polacanthus* from the Lower Cretaceous of Soria, Spain. *Cretaceous Research*, 28(4), 583–596.
- Pereda-Suberbiola, X., Galton, P. M., Mallison, H. y Novas, F. 2013. A plated dinosaur (Ornithischia, Stegosauria) from the Early Cretaceous of Argentina, South America: an evaluation. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 37(1), 65–78.
- Pereda-Suberbiola, X., Diaz-Martinez, I., Salgado, L. y de Valais, S. 2015. Síntesis del registro fósil de dinosaurios tireóforos en Gondwana. Pp. 90–107 in M. Fernández y Y. Herrera (eds) *Reptiles Extintos – Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini*. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina, 15(1), 90–107. doi:10.5710/PEAPA.21.07.2015.101
- Penkalski, P. 2018. Revised systematics of the armoured dinosaur *Euoplocephalus* and its allies. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 287, 261–306. doi:10.1127/njgpa/2018/0717

- Pérez Mayoral, J., Argüello Scotti, A., Apesteguía, S. y Veiga, G. D. 2021. High-resolution analysis of an erg-margin system from the Cretaceous Candeleros Formation (La Buitrera Paleontological Area, Río Negro Province, Argentina): An approach to different scales of fluvial-aeolian interactions. *Lat. Am. J. Sedim. Basin Anal.* 28(1), 37–59.
- Peyer, K., Carter, J.G., Sues, H-D., Novak, S.E. y Olsen, P.E. 2008. A new suchian archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. *J. Vert. Paleontol.* 28:363–381.
- Pindell, J. L. y Kennan, L. 2001. Processes and events in the terrane assembly of Trinidad and eastern Venezuela. Pp. 159–192 in R. H. Fillon y N. C. Rosen et al. (eds) *Transactions of the 21st GCSSEPM annual Bob F. Perkins research conference: petroleum systems of deepwater basins.* SEPM, Texas USA. doi:10.5724/gcs.01.21.0159
- Pindell, J. L. y Kennan, L. 2009. Tectonic evolution of the Gulf of Mexico, Caribbean and northern South America in the mantle reference frame: an update. Pp. 1–55 in K. James, M. A. Lorente y J. Pindell (eds) *Origin and evolution of the Caribbean Region.* Geological Society of London, London, Special Publication, Volume 328. doi: 10.1144/SP328.1
- Pindell, J. L., Maresch, W. V., Martens, U. y Stanek, K. 2012. The Greater Antillean Arc: Early Cretaceous origin and proposed relationship to Central American subduction melanges: implications for models of Caribbean evolution. *International Geology Review*, 54, 131–143. doi:10.1080/00206814.2010.510008.
- Piñuela, L., García-Ramos, J. C. y Ruiz-Omeñaca, J. I. 2009. Stegosaur footprints from Upper Jurassic of Asturias. In *Symposium of Stegosauria, Abstracts of the Scientific Meeting at the Sauriermuseum Aathal, Aathal, Switzerland (Vol. 12).*
- Pol, D. y Apesteguía, S. 2005. New *Araucanorhynchus* remains from the early late cretaceous (Cenomanian–Turonian) of Patagonia. *American Museum Novitates*, 2005(3490), 1–38.
- Pol, D., Rauhut, O. W. y Becerra, M. 2011. A Middle Jurassic heterodontosaurid dinosaur from Patagonia and the evolution of heterodontosaurids. *Naturwissenschaften*, 98, 369–379.
- Ponce, D. A. y Cerda, I. A. 2017. Microestructura ósea de osteodermos de *Ankylosauria* (Dinosauria, Ornithischia) de la Formación Allen (Campaniano–Maastrichtiano) de la localidad de Salitral Moreno, Río Negro, Argentina. Pp. 83 in *Libro de Resúmenes, Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, Buenos Aires. Volume 18, 2(R).
- Pond, S., Lockley, M.G., Lockwood, J.A.F., Breithaupt, B.H. y Matthews, N.A. 2014. Tracking dinosaur of the Isle of Wight: a review of track, sites, and current research. *Biological Journal of the Linnean Society* 113, 737e767. <https://doi.org/10.1111/bj.12340>.
- Porro, L. B., Witmer, L. M. y Barrett, P. M. 2015. Digital preparation and osteology of the skull of *Lesothosaurus diagnosticus* (Ornithischia: Dinosauria). *PeerJ* 3, e1494. <https://doi.org/10.7717/peerj.1494>.
- Porter, W. R. 2015. Physiological implications of dinosaur cephalic vascular systems. (PhD Dissertation). Athens, OH: Ohio University.
- Powell, J. E. 1987. Hallazgo de un dinosaurio hadrosaurido (Ornithischia, Ornithopoda) en la Formación Allen (Cretácico Superior) de Salitral Moreno, Provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 23(3–4), 154.
- Pozzo, A. 1956. Descripción geológica de la zona Bajo de Ortiz-Cañadón Lonco Vaca, provincia de Río Negro. *Yacimientos Petrolíferos Fiscales*, (inédito).
- Prieto-Marquez, A. 2001. Osteology and variation of *Brachylophosaurus canadensis* (Dinosauria, Hadrosauridae) from the Upper Cretaceous Judith River formation of Montana (Doctoral dissertation, Montana State University-Bozeman, College of Letters y Science).
- Priddy, C.L. y Clarke, S.M. 2020. The sedimentology of an ephemeral fluvial –aeolian succession. *Sedimentology*. doi:10.1111/sed.12706.
- Rauhut, O. W. 2011. Theropod dinosaurs from the Late Jurassic of Tendaguru (Tanzania). *Special Papers in Palaeontology*, 86, 195–239.
- Rauhut, O. W., Hübner, T. y Lanser, K. P. 2016. A new megalosaurid theropod dinosaur from the late Middle Jurassic (Callovian) of north-western Germany: Implications for theropod evolution and faunal turnover in the Jurassic. *Palaeontologia Electronica*, 19(2), 1–65.
- Rauhut, O. W. M., Carballido, J. L. y Pol, D. 2021. First osteological record of a Stegosaur (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Jurassic of South America. *J. Vert. Paleontol.* 40, e1862133.

- <https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1862133>.
- Raven, T. J. y Maidment, S. C. 2017. A new phylogeny of Stegosauria (Dinosauria, Ornithischia). *Palaeontology*, 60(3), 401-408.
- Raven, T. J. y Maidment, S. C. 2018. The systematic position of the enigmatic thyreophoran dinosaur *Paranthodon africanus*, and the use of basal exemplifiers in phylogenetic analysis. *PeerJ*, 6, e4529.
- Raven, T. J., Barrett, P. M. y Maidment, S. C. R. 2019. reassessment of the purported ankylosaurian dinosaur *Bienosaurus lufengensis* from the Lower Lufeng of Yunnan, China. *Acta Palaeontol. Pol.* 64, 335–342.
<https://doi.org/10.4202/app.00577.2018>.
- Raven, T. J., Barrett, P. M., Pond, S. B. y Maidment, S. C. R. 2020. Osteology and taxonomy of British Wealden Supergroup (Berriasian–Aptian) ankylosaurs (Ornithischia, Ankylosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology*,
doi:10.1080/02724634.2020.1826956
- Raven, T. J. 2021. The Taxonomic, Phylogenetic, Biogeographic and Macroevolutionary History of the Armoured Dinosaurs (Ornithischia: Thyreophora) (Doctoral dissertation, University of Brighton).
- Reguero, M. A. y Goin, F. J. 2021. Paleogeography and biogeography of the Gondwanan final breakup and its terrestrial vertebrates: New insights from southern South America and the “double Noah's Ark” Antarctic Peninsula. *Journal of South American Earth Sciences*, 108, 103358.
- Reig, O. A. 1959. Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles arcosaurios del Triásico de Ischigualasto (San Juan, Argentina) [First descriptive data on new archosaurian reptiles from the Triassic of Ischigualasto (San Juan, Argentina)]. *Rev Asoc Geol Argentina*. 13:257–270. Spanish.
- Remes, K., Ortega, F., Fierro, I., Joger, U., Kosma, R., Marín Ferrer, J. M., ... y Maga, A. 2009. A new basal sauropod dinosaur from the Middle Jurassic of Niger and the early evolution of Sauropoda. *PLoS One*, 4(9), e6924.
- Riccardi, A. C. 1988. The Cretaceous system of southern South America. *Geological Society of America Memoir*, 168, 1–161.
- Ridgwell, N. y Sereno, P. C. 2010. A basal thyreophoran (Dinosauria, Ornithischia) from the Tiouraren Formation of Niger. *J. Vert. Paleontol.* 30(2), 150A–151A.
- Riguetti, F. 2017a. Stegosauria en Gondwana: revisión del clado con énfasis en los restos de Argentina. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Riguetti, F. 2017b. Stegosauria en Gondwana: revisión del clado con énfasis en los restos de Argentina. XXXI Jornadas argentinas de paleontología de vertebrados. Publicación electrónica APA. Vol. 18, N°2, abstract supplement, p. R86.
- Riguetti, F. J. 2018. Nuevos restos de Ankylosauria del Salitral Moreno y consideraciones sistemáticas sobre su armadura. Pp. 44 in Libro de Resúmenes, Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina, Buenos Aires. Volume 19, 1(R).
- Riguetti, F., Gallina, P., Apesteguía, S. y Canale, J. I. 2020. New thyreophoran (Dinosauria, Ornithischia) remains from the lower Cretaceous Bajada Colorado Formation (Neuquén, Argentina). Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina, 2019. Publ. Electr. Assoc. Paleontol. Arg. 20(1), R49.
- Riguetti, F., Citton, P., Apesteguía, S., Zacarías, G. y Pereda-Suberbiola, X. 2021. New ankylosaurian trackways (cf. *Tetrapodosaurus*) from an uppermost Cretaceous level of the El Molino Formation of Bolivia. *Cretaceous Research*. Published online. doi: 10.1016/j.cretres.2021.104810.
- Riguetti, F. J., Apesteguía, S. y Pereda-Suberbiola, X. 2022a. A new Cretaceous thyreophoran from Patagonia supports a South American lineage of armoured dinosaurs. *Scientific Reports*, 12(1), 1-12. doi: 10.1038/s41598-022-15535-6.
- Riguetti, F., Pereda-Suberbiola, X., Ponce, D., Salgado, L., Apesteguía, S., Rozadilla, S. y Arbour, V. 2022b. A new small-bodied ankylosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of North Patagonia (Río Negro Province, Argentina), *Journal of Systematic Palaeontology*, 20:1, 2137441, doi: 10.1080/14772019.2022.2137441.
- Rivera-Silva, H. E., Frey, E., Stinnesbeck, W., Carbot Chanona, G., Sanchez-Urbe, I. E. y Guzmán Gutierrez, J. R. 2018. Paleodiversity of Late Cretaceous Ankylosauria from Mexico and their phylogenetic significance. *Swiss Journal of Palaeontology*, 137(1), 83–93. doi:10.1007/s13358-018-0153-1
- Roberto-da-Silva, L., Müller, R.T., de França, M.A.G., Cabreira, S.F. y Dias-da-Silva, S. 2018. An impressive skeleton of the giant

- top predator *Prestosuchus chiniquensis* (*Pseudosuchia: loricata*) from the Triassic of Southern Brazil, with phylogenetic remarks. *Hist Biol.* doi:10.1080/08912963.2018.1559841.
- Rodríguez, M. E. 2011. El grupo Malargüe (Cretácico Tardío-Paleógeno Temprano) en la Cuenca Neuquina. Pp. 245–264 En: *Geología y recursos naturales de la Provincia del Neuquén. Relatorio del XVIII Congreso Geológico Argentino, Neuquén. Asociación Geológica Argentina. ISBN: 978-987-22403-3-2.*
- Rodríguez De La Rosa, R.A., Velasco De Leon, M.P., Arellano Gil, J. y Lozano Carmona, D.E. 2018. Huellas de anquilosaurios del Jurásico Medio de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 70 (2), 379 e395. doi: 10.18268/bsgm2018v70n2a8.
- Rogers, R. R. y Kidwell, S. M. 2007. A conceptual framework for the genesis and analysis of vertebrate skeletal concentrations. Pp. 1–64 in R. R. Rogers, D. A. Eberth y A. R. Fiorillo (eds) *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*. University of Chicago Press, Chicago and London.
- Roll, A. 1939. La cuenca de los estratos con dinosaurios al sur del río Neuquén: Buenos Aires. Argentina, Informe Gerencia de Yacimientos Petrolíferos Fiscales.
- Romano, M. y Whyte, M.A. 2015. Could stegosaurs swim? Suggestive evidence from the Middle Jurassic tracksite of the Cleveland Basin, Yorkshire, UK. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society* 60 (3), 227e233. doi: 10.1144/pygs2015-354.
- Romano, M., Whyte, M.A. y Jackson, S.J. 2007. Trackway Ratio: A New Look at Trackway Gauge in the Analysis of Quadrupedal Dinosaur Trackways and its Implications for Ichnotaxonomy, *Ichnos. An International Journal for Plant and Animal Traces* 14 (3e4), 257e270. doi: 10.1080/10420940601050014.
- Romano, M., Citton, P. y Nicosia, U. 2016. Corroborating trackmaker identification through footprint functional analysis: the case study of *Ichniotherium* and *Dimetropus*. *Lethaia* 49, 102e116. <https://doi.org/10.1111/let.12136>.
- Romer, A. S. 1927. The pelvic musculature of ornithischian dinosaurs. *Acta Zoologica*, 8(2-3), 225-275.
- Romer, A. S. 1971. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VIII. A fragmentary skull of a large thecodont, *Luperosuchus fractus*. *Breviora*. 373:1–8.
- Rongjun, C., Wenjie, Z., Azuma, Y., Shibata, M., Tianliang, L., Qiang, J. y Xingsheng, J. 2013. A new nodosaurid ankylosaur from the Chaochuan Formation of Dongyang, Zhejiang Province, China. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 87(3), 658-671.
- Rougier, G. W., Chornogubsky, L., Casadio, S., Arango, N. P. y Gaillombardo, A. 2009. Mammals from the Allen Formation, Late Cretaceous, Argentina. *Cretaceous Research*, 30, 223–238. doi:10.1016/j.cretres.2008.07.006
- Rougier, G. W., Apesteguía, S. y Gaetano, L. C. 2011. Highly specialized mammalian skulls from the Late Cretaceous of South America. *Nature* 479, 97–102. doi: 10.1038/nature10591.
- Rozadilla, S., Rolando, A. A., Motta, M. J., y Novas, F. E. 2016. On the validity of the Antarctic ankylosaur *Antarctopelta oliveroi* Salgado y Gasparini (*Dinosauria*, *Ornithischia*). *Ameghiniana*, 53(Supl 6), 37.
- Rozadilla, S., Agnolín, F. L. y Novas, F. E. 2019. Osteology of the Patagonian ornithopod *Talenkauen santacruensis* (*Dinosauria*, *Ornithischia*). *Journal of Systematic Palaeontology*, 17(24), 2043-2089.
- Rozadilla, S., Agnolín, F., Manabe, M., Tsuihiji, T. y Novas, F. E. 2021. Ornithischian remains from the Chorrillo Formation (Upper Cretaceous), southern Patagonia, Argentina, and their implications on ornithischian paleobiogeography in the Southern Hemisphere. *Cretaceous Research*, 125, 104881. doi:10.1016/j.cretres.2021.104881.
- Rozadilla, S., Brissón-Egli, F., Agnolín, F. L., Aranciaga-Rolando, A. M. y Novas, F. E. 2022. A new hadrosaurid (*Dinosauria: Ornithischia*) from the Late Cretaceous of northern Patagonia and the radiation of South American hadrosaurids. *Journal of Systematic Palaeontology*, 19(17), 1207-1235.
- Rubilar-Rogers, D., Moreno, K., Blanco, N. y Calvo, J.O. 2008. Theropod dinosaur trackways from the Lower Cretaceous of the Chacarilla Formation, Chile. *Rev Geol Chile*. 35:175–184.
- Rudner, I. 1972. Preparing Fossils with Acid-A Step-by-Step Account. Curator: The Museum Journal, 15(2), 121–130. doi:10.1111/j.2151-6952.1972.tb00449.x.
- Ruiz-Omeñaca, J. I., Canudo, J. I., Cuenca-Bescós, G., Cruzado-Caballero, P., Gasca, J. M. y Moreno-Azanza, M. 2012. A new basal ornithopod dinosaur from the Barremian of

- Galve, Spain. *Comptes Rendus Palevol*, 11(6), 435-444.
- Russell, L. S. 1940. *Edmontonia rugosidens* (Gilmore): an armoured dinosaur from the Belly River series of Alberta. University of Toronto Press.
- Saavedra, A., Santivanez, R. y Shimada, N. 1986. Edades radiométricas de Bolivia [Radiometric ages of Bolivia]. La Paz: Publicación especial del IGE (UMSA)-JICA. Spanish.
- Saitta, E. 2014. Paleobiology of North American stegosaurs: evidence for sexual dimorphism (Doctoral dissertation, Princeton University).
- Salas Gismondi, R. y Chacaltana, C. 2010. Huellas de un arcosaurio triásico en la Formación Sarayaquillo (Cuenca Ene Perú) y el icnoregistro de vertebrados en el Mesozoico del Perú [Tracks of a triassic archosaur in the Sarayaquillo Formation (Ene Peru Basin) and the vertebrate ichnorecord in the Mesozoic of Peru]. *Bol Soc Geol Perú*. 104:39–57. Spanish.
- Salgado, L. y Coria, R. A. 1993. El genero *Aeolosaurus* (Sauropoda, Titanosauridae) en la Formación Allen (Campaniano–Maastrichtiano) de la Provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 30(2), 119–128.
- Salgado, L. y Coria, R. A. 1996. First evidence of an ankylosaur (Dinosauria, Ornithischia) in South America. *Ameghiniana*, 33(4), 367–371.
- Salgado, L. y Azpilicueta, C. 2000. Un nuevo saltasaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico Superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 37, 259–264. <https://www.ameghiniana.org.ar/index.php/ameghiniana/article/view/2144>.
- Salgado, L. 2003. Considerations on the bony plates assigned to titanosaurs (Dinosauria, Sauropoda). *Ameghiniana*, 40(3), 441-456.
- Salgado, L., Apesteguía, S. y Heredia, S. E. 2005. A new specimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous saltasaurine titanosaur from north Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(3), 623-634.
- Salgado, L. y Gasparini, Z. 2006. Reappraisal of an ankylosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of James Ross Island (Antarctica). *Geodiversitas*, 28(1), 119–135.
- Salgado, L., Canudo, J. I., Garrido, A. C., Moreno-Azanza, M., Martínez, L. C., Coria, R. A. y Gasca, J. M. 2017. A new primitive Neornithischian dinosaur from the Jurassic of Patagonia with gut contents. *Scientific Reports*, 7(1), 42778. doi: 10.1038/srep42778.
- Salisbury, S.W., Romilio, A., Herne, M.C., Tucker, R.T. y Nair, J.P. 2016. The Dinosaurian Ichnofauna of the Lower Cretaceous (Valanginian-Barremian) Broome Sandstone of the Walmadany Area (James Price Point), Dampier Peninsula, Western Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 36 (1), 1e152. doi: 10.1080/02724634.2016.1269539.
- Saneyoshi, M., Watabe, M., Suzuki, S. y Tsogtbaatar, K. 2011. Trace fossils on dinosaur bones from Upper Cretaceous eolian deposits in Mongolia: taphonomic interpretation of paleoecosystems in ancient desert environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 311(1-2), 38-47.
- Santi, G., Lualdi, A., Decarlis, A., Nicosia, U. y Ronchi, A. 2015. Chirotheriid footprints from the Lower-Middle Triassic of the Briançonnais Domain (Pelite di Case Valmarecca, Western Liguria, NW Italy). *Boll Soc Paleontol Italiana*. 54 (2):81–90. Modena 0375-7633. doi:10.4435/BSPI.2015.04.
- Scasso, R. A. y Limarino, C. O. 1997. Petrología y diagénesis de rocas clásticas (No. 552.54 SCA).
- Scheyer, T. M. y Sander, P. M. 2004. Histology of ankylosaur osteoderms: implications for systematics and function. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(4), 874–893. doi:10.1671/0272-4634(2004)024%5B0874%3AHOAOF%5D2.0.CO%3B2
- Schoch, R. R. 2007. Osteology of the small archosaur *Aetosaurus* from the Upper Triassic of Germany. *Neues Jahrb Geol Paläontol Abhandlungen*. 246:1–35.
- Seeley, H. G. 1881. On the reptile fauna of the Gosau Formation preserved in the Geological Museum of the University of Vienna. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 37, 620–707. doi:10.1144/GSL.JGS.1881.037.01-04.49
- Seeley, H. G. 1887 [1888]. On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London*, 43, 165–171.
- Sempere, T. 1986. Contribución a la estratigrafía del Mesozoico boliviano en el dominio andino [Contribution to the stratigraphy of the Bolivian Mesozoic in the Andean domain]. La Paz: Publicación Misión ORSTOM en Bolivia, Informe n°1; p. 34. Spanish.

- Sempere, T. 1994. Kimmeridgian? to Paleocene tectonic evolution of Bolivia. In: Salfity, J.A. (Ed.), *Cretaceous Tectonics of the Andes, Earth Evolution Sciences Monograph series*. Vieweg, Wiesbaden, Germany, pp. 168e212.
- Sempere, T., Butler, R.F., Richards, D.R., Marshall, L.G., Sharp, W. y Swisher, C.C. 1997. Stratigraphy and chronology of Upper Cretaceous-lower Paleogene strata in Bolivia and northwest Argentina. *GSA Bulletin* 109, 709e727.
- Sempere, T., Carlier, G., Carlotto, V. y Jacay, J. 1998. Rifting Pérmico superior - Jurásico medio en la Cordillera Oriental de Perú y Bolivia [Upper Permian - Middle Jurassic Rifting in the Eastern Cordillera of Peru and Bolivia]. *Memorias XIII Congreso Geológico Boliviano Potosí*. 1:31–38. Spanish.
- Sempere, T., Carlier, G., Soler, P., Fornari, M., Carlotto, V., Jacay, J., Arispe, O., Néraudeau, D., Cárdenas, J., Rosas, S., et al. 2002. Late Permian–Middle Jurassic lithospheric thinning in Peru and Bolivia, and its bearing on Andean-age tectonics. *Tectonophysics*. 345:153–181.
- Sempere, T., Arispe, O., Bertrand, H., Carlotto, V., Fornari, M., García, R., Jacay, J., Jiménez, N., Marzoli, A., Meyer, C.A., et al. 2003. Adelgazamiento litosférico durante el intervalo Pérmico Superior – Cretácico Medio en Perú y Bolivia, y sus consecuencias para la orogenia andina [Lithospheric thinning during the Upper Permian - Middle Cretaceous interval in Peru and Bolivia, and its consequences for the Andean orogeny.]. *Rev Téc YPFB*. 21:173–199. Spanish.
- Sempere, T., Jacay, J., Plino, A., Bertrand, H., Carlotto, V., Fornari, M., García, R., Jiménez, N., Marzoli, A., et al. 2004. Estiramiento litosférico del Paleozoico Superior al Cretácico Medio en el Perú y Bolivia [Lithospheric stretch from the Upper Paleozoic to the Middle Cretaceous in Peru and Bolivia]. En J. Jacay and T. Sempere: nuevas contribuciones del IRD y sus contrapartes al conocimiento geológico del sur del Perú. *Publicación Especial Soc Geol Perú*; p. 45–79. Spanish.
- Sennikov, A. G. 2006. Reading segnosaur tracks (in Russian). *Priroda* 5, 58e67.
- Senter, P., 2011. Evidence for a sauropod-like metacarpal configuration in ankylosaurian dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* 56, 221e224. doi: 10.4202/app.2010.0041.
- Senter, P. 2010. Evidence for a sauropod-like metacarpal configuration in stegosaurian dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55(3), 427-432.
- Sereno, P. C. 1984. The phylogeny of the Ornithischia: a reappraisal. In *Symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems*. 3 (pp. 219-226).
- Sereno, P. C. 1986. Phylogeny of the bird-dinosaurs (order Ornithischia). *Nat. Geogr. Res.* 2:234–56.
- Sereno, P. C. 1991. Lesothosaurus, “fabrosaurids”, and the early evolution of Ornithischia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11(2), 168-197.
- Sereno, P. C. y Dong, Z. 1992. The skull of the basal stegosaur Huayangosaurus taibaii. *J. Vert. Paleontol.* 11, 318–343. doi: 10.1080/02724634.1992.10011463.
- 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. doi:10.1127/njgpa/210/1998/41
- Sereno, P. C. 2012. Taxonomy, morphology, masticatory function and phylogeny of heterodontosaurid dinosaurs. *ZooKeys* 226, 1–225. doi: 10.3897/zookeys.226.2840.
- Shillito, A.P., Davies, N.S. 2019. Dinosaur-landscape interactions at a diverse Early Cretaceous tracksite (Lee Ness Sandstone, Ashdown Formation, southern England). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 514, 593e612. doi: 10.1016/j.palaeo.2018.11.018.
- Sill, W. D. 1974. The anatomy of Saurosuchus galilei and the relationships of the rauisuchid thecodonts. *Bull Mus Comp Zool Harvard Uni.* 146:317–362.
- Simón, M. E. 2006. Cascaras de huevos de dinosaurios de la Formación Allen (Campaniano–Maastrichtiano), en Salitral Moreno, provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 43(3), 513–528. <https://ameghiniana.org.ar/index.php/ameghiniana/article/view/776>.
- Sissons, R. L. 2011. Ankylosaur (Dinosauria, Ankylosauria) foot morphology and an assessment of the function of the limbs and feet (PhD. Thesis). University of Alberta, p. 187. doi: 10.7939/R3MS3K89G.
- Soto-Acuña, S., Vargas, A. O., Kaluza, J., Leppe, M. A., Botelho, J. F., Palma Liberona, J., Simon Gutstein, C., Fernández, R. A., Ortiz, H., Milla, V., Aravena, B., Manríquez, L. M. E., Alarcón Muñoz, J., Pino, J. P., Trevisan, C., Mansilla, H., Hinojosa, L. F., Muñoz Walther, V. y Rubilar Rogers, D. 2021.

- Bizarre tail weaponry in a transitional ankylosaur from subantarctic Chile. *Nature*, 600(7888), 259–263. doi:10.1038/s41586-021-04147-1
- Spikings, R., Reitsma, M.J., Boekhout, F., Mišković, A., Ulianov, A., Chiaradia, M., Gerdes, A. y Schaltegger, U. 2016. Characterisation of Triassic rifting in Peru and implications for the early disassembly of western Pangaea. *Gondwana Research*. 35:124–143.
- Stanford, R., Weishampel, D. B. y DeLeon, V. B. 2011. The first hatchling dinosaur reported from the eastern United States: *Propanoplosaurus marylandicus* (Dinosauria: Ankylosauria) from the Early Cretaceous of Maryland, USA. *Journal of Paleontology*, 85(5), 916-924.
- Stein, K., Cziki, Z., Curry Rogers, K. C., Weishampel, D. B., Redelstorff, R., Carballido, J. L. y Sander, P. M. 2010. Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 9258–9263. doi:10.1073/pnas.1000781107
- Stein, M., Hayashi, S. y Sander, P. M. 2013. Long bone histology and growth patterns in ankylosaurs: implications for life history and evolution. *PLoS One*, 8(7), e68590.
- Sternberg, C. M. 1921. A supplemental study of *Panoplosaurus mirus*. *Transactions of the Royal Society of Canada*, 15, 93–102.
- Sternberg, C. M. 1928. A new armored dinosaur from the Edmonton Formation of Alberta. *Transactions of the Royal Society of Canada*, 22, 93-104.
- Sternberg, C. M. 1932. Dinosaur tracks from the Peace River, British Columbia. *Annual Report of the National Museum of Canada*, pp. 59e85 (for 1930).
- Suárez Soruco, R. 2000. Compendio de geología de Bolivia. *Revista técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*. Soruco S, editor. Servicio Nacional de Geología y Minería; p. 213.
- Sullivan, R. M. 1999. *Nodocephalosaurus kirtlandensis*, gen. et sp. nov., a new ankylosaurid dinosaur (Ornithischia: Ankylosauria) from the Upper Cretaceous Kirtland Formation (Upper Campanian), San Juan Basin, New Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19, 126139.
- Tanoue, K., Grandstaff, B. S., You, H. L. y Dodson, P. 2009. Jaw mechanics in basal ceratopsia (Ornithischia, Dinosauria). *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 292(9), 1352-1369.
- Tassi, L.V., Zavattieri, A.M. y Gallego, O.F. 2015. Triassic spinicaudatan fauna from the Cerro de Las Cabras Formation (Cuyo Basin), Mendoza Province (Argentina): description of new species and revision of previous records. *Ameghiniana*. 52:241–264.
- Taylor, M. P. 2009. A re-evaluation of *Brachiosaurus altithorax* Riggs 1903 (Dinosauria, Sauropoda) and its generic separation from *Giraffatitan brancai* (Janensch 1914). *Journal of vertebrate Paleontology*, 29(3), 787-806.
- Tykoski, R. S. y Rowe, T. 2004. Ceratosauria. *The dinosauria*, 47-70.
- Thompson, R. S., Parish, J. C., Maidment, S. C. R. y Barrett, P. M. 2012. Phylogeny of the ankylosaurian dinosaurs (Ornithischia: Thyreophora). *Journal of Systematic Palaeontology*, 10, 301–312. doi:10.80/14772019.2011.569091
- Thulborn, T. 1990. *Dinosaur Tracks*. Chapman and Hall, London, UK, p. 409.
- Thulborn, R. y Wade, M. 1989. A footprint as a history of movement. In: Gillette, D.D., Lockley, M.G. (Eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 51e56.
- Thulborn, R. A. 1972. The postcranial skeleton of the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus australis*. *Palaeontology*, 15(1), 29-60.
- Tschopp, E., Mateus, O. y Benson, R. B. 2015. A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). *PeerJ*, 3, e857.
- Tschopp, E. y Mateus, O. 2017. Osteology of *Galeamopus pabsti* sp. nov. (Sauropoda: Diplodocidae), with implications for neurocentral closure timing, and the cervico-dorsal transition in diplodocids. *PeerJ*, 5, e3179.
- Tumanova, T. A. 1977. New data on the ankylosaur *Tarchia gigantea*. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 4, 92-100.
- Tumanova, T. A. 1983. The first ankylosaur from the Lower Cretaceous of Mongolia. *Trudy Sovmestnoi Sovetskogo-Mongol'skoi Paleontologicheskoi Ekspeditsii*, 24, 110120. [In Russian; translation by R. Welch.]
- Tumanova, T. A. 1987. The armored dinosaurs of Mongolia (pp. 1-76). Moskva: Izdat. Nauka.
- Tumanova, T. A. 2000. Armoured dinosaurs from the Cretaceous of Mongolia. Pp. 517532 in M. J. Benton, M. A. Shishkin, D. M. Unwin y E. N. Kurochkin (eds) *The age of dinosaurs in*

- Russia and Mongolia. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tumanova, T. A. y Alifanov, V. R. 2018. First record of stegosaur (Ornithischia, Dinosauria) from the Aptian–Albian of Mongolia. *Paleontological Journal*, 52, 1771–1779.
- Uliana, M. 1979. Geología de la región comprendida entre los ríos Colorado y Negro, Provincias de Neuquén y Río Negro. Unpublished PhD thesis, Universidad Nacional de La Plata, 117 pp. sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/5080
- Ulrich, A. 1892. Paleozoische Versteinerungen aus Bolivien [Paleozoic fossils of Bolivia]. *Neus Jahrb Min Geol Pal.* 7:1–116. German.
- Upchurch, P., Barrett, P. M. y Dodson, P. 2004a. Sauropoda. 259–322. In Weishampel, D. B., Dodson, P. y Osmólska, H. (eds) *The Dinosauria*. Second edition. University of California Press, Berkeley, 861 pp.
- Veiga, G.D., Spalletti, L.A. y Flint, S. 2002. Aeolian/fluvial interactions and high-resolution sequence stratigraphy of a non-marine lowstand wedge: the Avilé Member of the Agrio Formation (Lower Cretaceous), central Neuquén Basin, Argentina. *Sedimentology*. 49:1001–1019. doi: 10.1046/j.1365-3091.2002.00487.x.
- Vickaryous, M. K. 2001. Skull morphology of the Ankylosauria. University of Calgary.
- Vickaryous, M. K., Russell, A. P. y Currie, P. J. 2001a. Cranial ornamentation of ankylosaurs (Ornithischia: Thyrophora): reappraisal of developmental hypotheses. Pp. 318–340 in K. Carpenter (ed.) *The armored dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington.
- Vickaryous, M. K., Russell, A. P., Currie, P. J. y Zhao, X. J. 2001b. A new ankylosaurid (Dinosauria: Ankylosauria) from the Lower Cretaceous of China, with comments on ankylosaurian relationships. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 38(12), 1767–1780.
- Vickaryous, M. K. y Russell, A. P. 2003. A redescription of the skull of *Euoplocephalus tutus* (Archosauria: Ornithischia): a foundation for comparative and systematic studies of ankylosaurian dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 137(1), 157–186.
- Vickaryous, M. K., Maryanska, T. y Weishampel, D. B. 2004. Ankylosauria. Pp. 363–392 in D. B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (eds) *The Dinosauria*. Second Edition. University of California Press, Berkeley.
- Vidal, D., Ortega, F. y Sanz, J. L. 2014. Titanosaur osteoderms from the Upper Cretaceous of Lo Hueco (Spain) and their implications on the armor of Laurasian titanosaurs. *PLoS One*, 9(8), e102488.
- Vila, B., Oms, O. y Galobart, A. 2005. Manus-only titansaurid trackway from Fumanya (Maastrichtian, Pyrenees): further evidence for underprint origin. *Lethaia* 38, 211e218. doi: 10.1080/00241160510013312.
- Villalobos Leiva, A. y Benítez, H. A. 2020. Morfometría geométrica y sus nuevas aplicaciones en ecología y biología evolutiva. Parte 2. *International Journal of Morphology*, 38(6), 1818–1836.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Cassini, G. H. y Toledo, N. 2016. Forma y función en paleobiología de vertebrados.
- von Huene, F. 1909. Skizze zu einer Systematik und Stannengeschichte der Dinosaurier. *Centralbl. Min.*, vol. 1909, pp. 12–22, 'pis. 17–18.
- von Huene, F. 1929. Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretáceo Argentino. *Anales del Museo de La Plata*, 3, 196.
- von Huene, F. 1938. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes [The fossil reptiles of South American Gondwana]. *Neues Jahrb Mineral Geol Paläontol.* 1938:142–151. German.
- von Huene, F. 1948. Short review of the lower tetrapods. . Roy. Soc, South Africa Special Publ., Robert broom Commemorative Vol., pp. 65–106, figs 1–4.
- Voorhies, M. R. 1969. Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska.
- Waskow, K. y Sander, P. M. 2014. Growth record and histological variation in the dorsal ribs of *Camarasaurus* sp. (Sauropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(4), 852–869.
- Waskow, K. y Mateus, O. 2017. Dorsal rib histology of dinosaurs and a crocodylomorph from western Portugal: skeletochronological implications on age determination and life history traits. *Comptes Rendus Palevol*, 16(4), 425–439.
- Weems, R.E. y Bachman, J.M. 2015. The Lower Cretaceous Patuxent Formation Ichnofauna of Virginia. *Ichnos* 22, 208e219. doi: 10.1080/10420940.2015.1063493.
- Weinbaum, J. C. 2013. Postcranial skeleton of *Postosuchus kirkpatricki* (Archosauria: paracrocodylomorpha), from the upper Triassic of the United States. *Geol Soc. London: Special Publications* v.379, first published February 13, 2013. doi:10.1144/SP379.7.
- Whyte, M. A., y Romano, M. 1994. Probable sauropod footprints from the Middle

- Jurassic of Yorkshire, England. *Gaia*, 10, 15-26.
- Whyte, M. A. y Romano, M. 2001. Probable stegosaurian dinosaur tracks from the Saltwick Formation (Middle Jurassic) of Yorkshire, England. *Proc Geol Assoc.* 112:45-54.
- Whyte, M. A., Romano, M. y Elvidge, D. J. 2007. Reconstruction of Middle Jurassic dinosaur-dominated communities from the vertebrate ichnofauna of the Cleveland Basin of Yorkshire, UK. *Ichnos*, 14(1-2), 117-129.
- Wichmann, R. 1927. Sobre la facies lacustre Senoniana de los estratos con Dinosaurios y su fauna. *Boletín Academia Nacional de Ciencias, Córdoba*, 30, 383-405.
- Wiersma, J. P. y Irmis, R. B. 2018. A new southern Laramidian ankylosaurid, *Akainacephalus johnsoni* gen. et sp. nov., from the upper Campanian Kaiparowits Formation of southern Utah, USA. *PeerJ*, 6, e5016. doi: 10.7717/peerj.5016
- Wilson, J. A. y Sereno, P. C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Journal of vertebrate paleontology*, 18(S2), 1-79.
- Wilson, G. P. y Arens, N. C. 2001. The evolutionary impact of an epeiric seaway on Late Cretaceous and Paleocene palynofloras of South America. *Asociación Paleontológica Argentina Publicación Especial*, 7, 185-89. <https://peapaleontologica.org.ar/index.php/peapa/article/view/241>
- Wilson, J.A. y Fisher, D. 2003. Are manus-only trackways evidence of swimming, sinking, or wading? *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (Suppl. to 3), 111A.
- Windholz, G. J. y Cerda, I. A. 2021. Paleohistology of two dicraeosaurid dinosaurs (Sauropoda; Diplodocoidea) from la amarga formation (Barremian-aptian, lower cretaceous), Neuquén Basin, Argentina: paleobiological implications. *Cretaceous Research*, 128, 104965.
- Woodruff, C. 2017. Comment (Case 3700) — Support for the proposed designation of *Diplodocus carnegii* Hatcher, 1901, as type species of *Diplodocus* Marsh, 1878. *The Bulletin of Zoological Nomenclature*, 73(2-4), 127-127.
- Woodward, H. N. y Lehman, T. M. 2009. Bone histology and microanatomy of *Alamosaurus sanjuanensis* (Sauropoda: Titanosauria) from the maastrichtian of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(3), 807-821.
- Wright, J.L., Barrett, P.M., Lockley, M.G. y Cook, E. 1998. A review of the Early Cretaceous terrestrial vertebrate track-bearing strata of England and Spain. In: Lucas, S.G., Kirkland, J.I., Estep, J.W. (Eds.), *Lower and Middle Cretaceous terrestrial ecosystems*, vol. 14. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, pp. 143e153.
- Xiaobo, L. y Reisz, R. R. 2019. The Early Cretaceous ankylosaur *Liaoningosaurus* from Western Liaoning, China: Progress and problems. In 7th Annual Meeting Canadian Society of Vertebrate Palaeontology May 10-13, 2019 Grande Prairie, Alberta (p. 31).
- Xing, L., Wang, F., Pan, S. y Chen, W. 2007. The discovery of dinosaur footprints from the Middle Cretaceous Jiaguan Formation of Qijiang County, Chongqing City. *Acta Geologica Sinica* 81, 1591e1602.
- Xing, L., Klein, H., Lockley, M.G., Li, J., Zhang, J., Matsukawa, M. y Xiao, J. 2013. *Chirotherium* trackways from the Middle Triassic of Guizhou, China. *Ichnos*. 20(2):99-107. doi:10.1080/10420940.2013.788505.
- Xing, L., Lockley, M.G., Marty, D., Zhang, J., Wang, Y., Klein, H., et al., 2015. An Ornithopod Dominated Tracksite from the Lower Cretaceous Jiaguan Formation (Barremian-Albian) of Qijiang, South-Central China: New Discoveries, Ichnotaxonomy, Preservation and Palaeoecology. *PloS One* 10 (10), e0141059. doi: 10.1371/journal.pone.0141059.
- Xing, L.D. y Lockley, M.G. 2016. Early Cretaceous dinosaur and other tetrapod tracks of southwestern China. *Science Bulletin* 61, 1044e1051. doi: 10.1007/s11434-016-1093-z.
- Xing, L., Lockley, M.G., Zhang, J., You, H., Klein, H., Scott Persons IV, W., Dai, H. y Dong, Z. 2016. First Early Jurassic Ornithischian and theropod footprint assemblage and a new ichnotaxon *Shenmuichnus wangi* ichnosp. nov. from Yunnan Province, southwestern China, *Historical Biology*, 28:6, 721-733, doi: 10.1080/08912963.2015.1020424
- Xu, X., Wang, X. L. y Wu, X. C. 1999. A dromaeosaurid dinosaur with a filamentous integument from the Yixian Formation of China. *Nature*, 401(6750), 262-266.
- Xu, X., Wang, X. L. y You, H. L. 2001. A juvenile ankylosaur from China. *Naturwissenschaften*, 88, 297-300.
- Xu, X., Makovicky, P. J., Wang, X. L., Norell, M. A. y You, H. L. 2002. A ceratopsian dinosaur

- from China and the early evolution of Ceratopsia. *Nature*, 416(6878), 314-317.
- Xu, L., Lu, J. € , Zhang, X., Jia, S., Hu, W., Zhang, J., Wu, Y. y Ji, Q. 2007. A new nodosaurid dinosaur fossil from the Cretaceous Period of Ruyang, Henan. *Acta Geologica Sinica*, 81, 433-438.
- Xu, X., Upchurch, P., Mannion, P. D., Barrett, P. M., Regalado-Fernandez, O. R., Mo, J., ... y Liu, H. 2018. A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod dinosaurs. *Nature communications*, 9(1), 2700.
- Yang, J., You, H., Xie, L. y Zhou, H. 2017. A New Specimen of *Crichtonpelta benxiensis* (Dinosauria: Ankylosaurinae) from the Mid-Cretaceous of Liaoning Province, China. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 91(3), 781-790.
- Yao, X., Barrett, P. M., Yang, L., Xu, X. y Bi, S. 2022. A new early branching armored dinosaur from the Lower Jurassic of southwestern China. *Elife* 11, e75248. doi: 10.7554/eLife.75248.
- You, H. y Dodson, P. 2003. Redescription of neoceratopsian dinosaur *Archaeoceratops* and early evolution of Neoceratopsia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 48(2).
- You, H.-L. y Dodson, P. 2004. Basal Ceratopsia. In *The Dinosauria* 2nd edn (eds Weishampel, D. B. et al.) 478–493 (University of California Press, 2004).
- You, H.-L., Tanoue, K. y Dodson, P. 2007. A new specimen of *Liaoceratops yanzigouensis* (Dinosauria: Neoceratopsia) from the Early Cretaceous of Liaoning Province, China. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 81(6), 898-904.
- You, H. L., Tanoue, K. y Dodson, P. 2008. New data on cranial anatomy of the ceratopsian dinosaur *Psittacosaurus major*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 53(2), 183-196.
- Zhang, Y. G., Wang, K. B., Chen, S. Q., Liu, D., y Xing, H. 2020. Osteological re-assessment and taxonomic revision of “*Tanius laiyangensis*” (Ornithischia: hadrosauroidea) from the Upper Cretaceous of Shandong, China. *The Anatomical Record*, 303(4), 790-800.
- Zheng, R., Farke, A. A. y Kim, G. S. 2011. A photographic atlas of the pes from a hadrosaurine hadrosaurid dinosaur. *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, 8(7), 01-12.
- Zheng, W., Jin, X., Azuma, Y., Wang, Q., Miyata, K. y Xu, X. 2018. The most basal ankylosaurine dinosaur from the Albian–Cenomanian of China, with implications for the evolution of the tail club. *Scientific Reports*, 8, 3711. doi:10.1038/s41598-018-21924-7
- Zhou, S. 1983. A nearly complete skeleton of a stegosaur from the Middle Jurassic of Dashanpu, Zigong, Sichuan. *Journal of Chengdu College of Geology* 1:15–26. [Chinese, 15–25; English, 26]
- Zhou, S. 1984. The Middle Jurassic Dinosaurian fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan, Vol. 2 (Stegosaurs). Chengdu. Sich. Sci. Tech. Publ. House. 2, 52.
- Zouheir, T., Hminna, A., Klein, H., Lagnaoui, A., Saber, H. y Schneider, J. W. 2018. Unusual archosaur trackway and associated tetrapod ichnofauna from Irohalene member (Timezgadiouine formation, late Triassic, Carnian) of the Argana Basin, Western High Atlas, Morocco. *Hist Biol.* 32(5):589–601. doi:10.1080/08912963.2018.1513506.
- Zurriaguz, V., Martinelli, A., Rougier, G. W. y Ezcurra, M. D. 2017. A saltasaurine titanosaur (Sauropoda: Titanosauriformes) from the Angostura Colorado Formation (upper Campanian, Cretaceous) of northwestern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 75, 101-114.
- Zafaty, O., Oukassou, M., Pereda-Suberbiola, X., Riguetti, F., Company, J., Bendrioua, S., Tabuce, R. y Charrière, A. 2022. New remains of thyreophoran dinosaurs (Ornithischia) from the Middle Jurassic red beds of Morocco. 4èmes Journées Jeunes Chercheurs en Géosciences (JJCG2022), Tétouan, Marruecos. Libro de resúmenes.

APÉNDICE

CAPÍTULO 2

Tabla 1

	Length (digit III; cm)	Width (perp. digit III; cm)	Rotation from midline (angle)
R1 site			
R1-1M1	23.51	13.17	26.70
R1-1P1	42.88	30.23	15.60
R1-1M2	-	-	-
R1-1P2	42.48	30.00	9.90
R1-1M3	21.22	15.61	37.22
R1-1P3	37.34	28.33	19.37
R2 site			
R2-1P1	32.54	23.28	-
R2-1M1	-	-	-
R2-1P2	29.95	26.24	29.36
R2-1M2	12.07	9.86	44.41
R2-1P3	31.54	25.17	29.15
R2-1M3	14.75	12.83	18.67
R2-1P4	-	25.72	30.02
R2-1M4	14.11	10.66	44.25?
R2-1P5	30.88?	30.71?	31.61
R2-1M5	-	-	-
R2-1P6	26.55	25.39	23.51
R2-1M6	14.52	11.24	-03.16
R2-1P7	33.38	30.14	8.84
R2-1M7	13.70	10.64	26.04
R2-1P8	31.83	27.97	14.10
R2-1M8	12.64	12.42	37.62
R2-2P1	13.36	5.48	-
R2-2P2	11.83	7.97	-

Mediciones de las huellas mejor conservadas en Ruditayoj. El acrónimo R1-1M1 representa: “Sitio Ruditayoj 1, Rastrillada 1, huella manual 1”. Los símbolos “-” y “?” se usan para huellas no medibles y para imprecisiones debidas a la preservación de las huellas, respectivamente.

Tabla 2

Parámetros de rastrilladas	Ancho (cm)	Longitud (cm)	Longitud/ Ancho	Divaricación I-II (°)	Divaricación II-III (°)	Divaricación III-IV (°)	Divaricación IV-V (°)	Divaricación total (°)	Ángulo de rotation (° desde la línea media)
Rastrillada NM-3									
Huellas manuales	5.52-9.32 (8.08)	5.09-7.06 (5.75)	0.55-0.80 (0.70)	60.44-89.93 (79.88)	37.61-60.84 (48.88)	33.87-83.24 (50.54)	88.65-141.05 (113.80)	277.20-311.33 (293.19)	6.45-51.97 (36.50)
Huellas pedales	10.09-16.32 (13.72)	5.30-12.40 (7.91)	0.64-0.76 (0.70)	22.04-46.66 (34.20)	15.01-37.90 (25.37)	26.41-79.87 (45.076)	-	76.48-145.59 (102.77)	2.06-7.45 (5.64)
Rastrillada NM-4									
Huellas manuales	5.01-9.05 (6.93)	3.38-5.83 (4.13)	0.46-0.81 (0.61)	42.62- 93.75 (73.88)	49.72- 68.77 (59.49)	30.17-47.11 (37.09)	72.69-96.53 (84.05)	227.44-274.41 (254.51)	34.50-44.91 (40.25)
Huellas pedales	12.03-16.65 (14.72)	7.98-13.66 (10.42)	0.82-0.25 (0.44)	15.15-81.18 (39.71)	12.80- 36.03 (23.49)	18.36-78.81 (52.09)	-	64.51-152.90 (115.32)	-1.58-29.36 (13.41)

Mediciones de las huellas de las rastrilladas más largas de *Tetrapodosaurus* de Niñu-Mayu.

Se proveen los rangos de valores mínimos y máximos. La media de los valores se provee entre paréntesis como complemento al rango de valores para testear la dispersión de los mismos (la media por si sola no tiene importancia biológica).

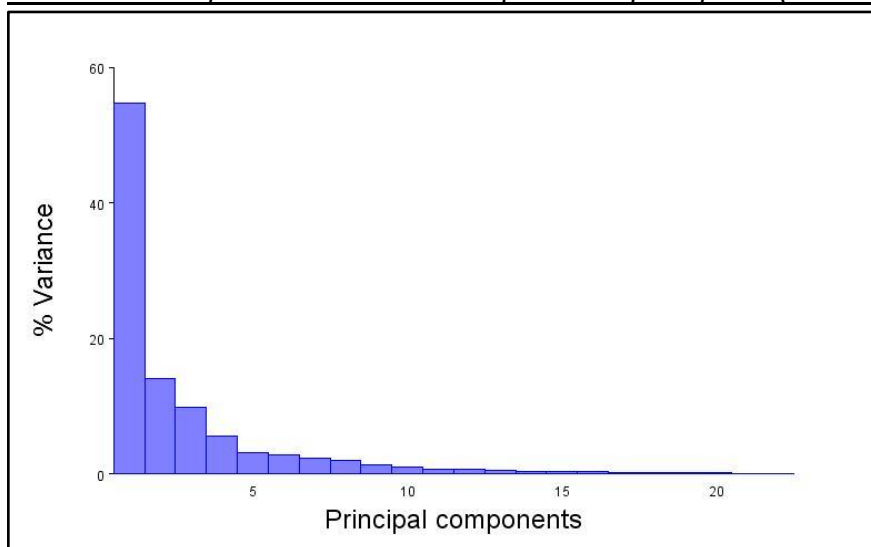
Tabla 3

Parámetros de rastrilladas	Ángulo de paso (°)	Longitud de paso (cm)	Zancada o paso doble (cm)	SMW y SPW (cm)	OMW y OPW (cm)	MTR y PTR (%)
			Rastrillada NM-3			
Huellas manuales	76.48-82.80 (80.09)	38.81-60.03 (50.66)	55.62-75.08 (65.51)	3.19-10.76 (7.33)	40.17-50.00 (45.82)	15.12-26.77 (18.68)
Huellas pedales	79.98-88.66 (83.86)	47.59-62.58 (52.81)	67.78-74.64 (72.21)	9.75-17.22 (13.65)	50.00-56.22 (53.45)	18.00-28.84 (24.41)
			Rastrillada NM-4			
Huellas manuales	100.40-116.95 (107.65)	52.06-72.36 (59.62)	84.75-107.44 (92.90)	5.27-7.88 (6.56)	37.01-41.06 (38.81)	14.58-20.54 (16.91)
Huellas pedales	73.38-106.31 (84.20)	62.62-74.73 (68.26)	51.97-101.64 (83.01)	12.38-18.34 (15.79)	50.33-69.74 (61.34)	17.76-32.73 (26.09)

Mediciones de las rastrilladas de las rastrilladas más largas de *Tetrapodosaurus* de Niñu-Mayu. Se proveen los rangos de valores mínimos y máximos. La media de los valores se provee entre paréntesis como complemento al rango de valores para testear la dispersión de los mismos (la media por si sola no tiene importancia biológica). Abreviaturas: OMW, outer manus trackway width; OPW, outer pes trackway width; SMW, side manus trackway width; SPW, side pes trackway width; MTR, manus trackway ratio; PTR, pes trackway ratio (ver Romano et al., 2007).

CAPÍTULO 3

Resultados del primer análisis de componentes principales (PCA-MMCh-PV-294)



Proporción de la varianza explicada por cada componente principal en el primer análisis (MMCh-PV-294)

Principal Component Analysis: PCA: CovMatrix, newDataset, Procrustes coordinates

	Eigenvalues	% Variance	Cumulative %
1.	0,02516683	54,627	54,627
2.	0,00649363	14,095	68,721
3.	0,00450974	9,789	78,510
4.	0,00258232	5,605	84,115
5.	0,00145908	3,167	87,282
6.	0,00126000	2,735	90,017
7.	0,00106950	2,321	92,339
8.	0,00086606	1,880	94,219
9.	0,00058410	1,268	95,486
10.	0,00044140	0,958	96,444
11.	0,00032593	0,707	97,152
12.	0,00031450	0,683	97,835
13.	0,00021351	0,463	98,298
14.	0,00017712	0,384	98,682
15.	0,00016067	0,349	99,031
16.	0,00013407	0,291	99,322
17.	0,00009675	0,210	99,532
18.	0,00006989	0,152	99,684
19.	0,00005043	0,109	99,793
20.	0,00004336	0,094	99,888
21.	0,00002708	0,059	99,946
22.	0,00002475	0,054	100,000

Total variance: 0,04607071

Variance of the eigenvalues: 0,0000278435026

Eigenvalue variance scaled by total variance: 0,01312

Eigenvalue variance scaled by total variance and number of variables: 0,30234

Note: throughout all calculations of eigenvalue variances, the dimensionality used was 22.

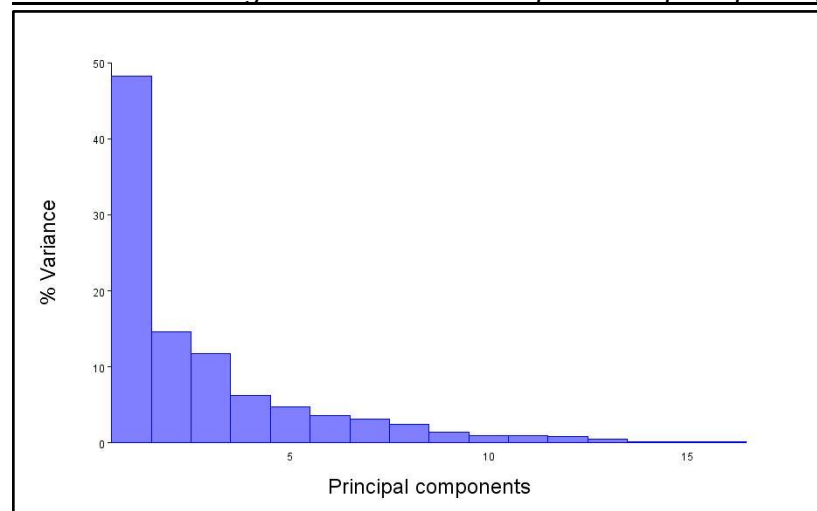
Please double-check because this dimensionality may not be appropriate for all situations.

Principal Component Coefficients

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11
PC12	PC13	PC14	PC15	PC16	PC17	PC18	PC19	PC20	PC21	PC22	
x1	0,150049	-0,424963	0,006140	-0,526436	-0,106527	-0,024484	0,204043	-0,128165	-0,079478	-0,099763	-0,127618
0,230067	0,054307	0,148200	-0,157983	-0,021290	0,119035	-0,115840	0,070404	0,082815	0,060141	0,053087	
y1	-0,152004	0,230936	0,205708	-0,201042	0,078220	-0,211067	-0,357996	-0,095160	0,115616	0,024848	-0,070780
0,038876	0,110632	0,050944	-0,263596	0,044219	0,181712	0,312173	0,313501	0,175545	-0,125693	0,052293	
x2	0,291552	0,442471	-0,066883	0,291408	-0,022185	0,261159	0,018822	-0,099231	-0,234717	-0,006604	-0,023714
0,112797	0,037043	0,044308	-0,266637	0,286533	0,406917	-0,000616	-0,014528	0,039990	-0,107134	0,039338	

y2	-0,097494	0,307427	0,292406	-0,225132	0,045122	0,074260	-0,099746	-0,298555	-0,062247	-0,038217	0,039648	-
0,019550	-0,021389	0,011607	0,331552	0,057477	0,017537	-0,264402	-0,479435	-0,269523	0,074799	-0,090458		
x3	-0,248009	-0,112258	0,430239	0,152395	-0,317221	-0,310273	0,132075	-0,052377	0,405279	0,041775	0,091470	
0,002558	0,122314	-0,070718	-0,031256	0,052984	0,287313	0,008799	-0,104747	-0,063849	-0,030079	0,006751		
y3	-0,400227	-0,100269	-0,386790	0,283565	0,381367	-0,237164	0,149266	-0,279344	0,031300	-0,092896	0,075765	-
0,019923	-0,167197	-0,007977	-0,077621	-0,135843	0,099176	0,064712	-0,046537	0,020545	-0,080606	-0,051601		
x4	0,295423	-0,203105	0,216971	0,172248	0,149198	-0,059861	-0,056780	-0,047049	0,048141	0,094845	0,297381	-
0,281465	-0,062048	-0,385053	-0,048741	0,252691	-0,347426	-0,007257	-0,006347	0,119079	-0,211496	-0,014387		
y4	-0,038439	-0,084622	-0,012530	0,196932	-0,310001	-0,136659	0,183168	-0,052550	-0,307908	0,275280	0,300020	
0,249316	-0,178146	0,195817	-0,166435	0,020746	-0,139435	-0,118731	-0,081101	-0,038644	0,047359	0,387681		
x5	0,065525	0,227035	-0,366392	-0,187827	-0,191514	-0,134562	-0,044153	0,109245	0,111023	0,045778	0,067385	
0,110467	0,071360	-0,277536	-0,164312	-0,130188	-0,198054	0,449493	-0,378978	-0,123395	0,263873	-0,027562		
y5	-0,000327	-0,062187	-0,001965	0,075533	-0,291203	0,055262	0,219905	-0,116696	-0,310059	0,098375	0,093286	-
0,034054	0,234400	-0,095452	0,197094	-0,006042	0,001834	0,210053	0,321209	-0,076139	0,070769	-0,621002		
x6	-0,265006	0,042308	0,167510	-0,217258	0,215976	-0,041232	0,139868	0,332005	-0,275275	-0,094344	0,066030	-
0,118611	-0,366085	0,288736	-0,017107	0,318568	-0,088888	0,215584	-0,109599	0,154769	0,036435	-0,205095		
y6	-0,070558	-0,234504	-0,152373	0,116051	0,013751	-0,174894	-0,403009	0,333996	-0,181139	0,044679	-0,133781	-
0,090949	0,472966	0,103855	0,071426	0,338454	-0,023941	-0,121136	-0,109376	-0,029180	0,155958	0,111896		
x7	0,235267	-0,130107	0,125818	0,360064	0,175297	-0,021625	0,031022	0,325771	0,087949	0,003487	-0,121065	
0,018027	-0,044968	0,278056	0,203965	-0,340870	0,248684	0,134298	-0,087993	-0,170101	0,150154	-0,072262		
y7	0,251457	0,008061	-0,032290	0,021550	0,193213	-0,209534	0,282715	0,014974	0,080112	-0,115493	-0,354458	
0,165142	0,142306	-0,135314	-0,184984	0,030027	-0,073347	-0,267144	-0,263553	0,239221	-0,140705	-0,253878		
x8	0,005903	0,049748	-0,456614	-0,037382	-0,265031	-0,028597	-0,067600	-0,044418	0,349899	-0,219407	0,078651	-
0,101014	-0,083502	0,297550	0,183013	0,277242	-0,054507	-0,199246	0,136650	-0,165682	-0,280069	-0,110856		
y8	0,290109	-0,002878	0,016678	-0,101049	0,200149	-0,048283	0,287158	-0,161137	0,027405	-0,306047	0,018768	-
0,204633	0,072015	-0,040795	0,230844	0,145792	0,036746	0,285971	0,192783	-0,219815	0,185428	0,442545		
x9	-0,281539	-0,343238	0,032123	0,067219	0,134523	0,553234	-0,145208	-0,228525	-0,066808	-0,118670	-0,065365	
0,045940	0,196795	-0,055313	-0,219348	-0,046145	-0,069427	0,116644	-0,126845	-0,222584	-0,101108	0,034181		
y9	0,236340	-0,125252	-0,024585	-0,154481	0,249163	0,094849	-0,216515	0,039019	0,225744	0,464965	0,088316	
0,385500	-0,234218	0,041837	0,104136	0,041117	0,010930	0,073315	0,093786	-0,221798	-0,163070	-0,119305		
x10	0,055559	0,158040	0,155720	0,198770	-0,050594	-0,151254	-0,201312	-0,312003	-0,046228	-0,031622	-0,378030	
0,039665	-0,096491	0,246129	-0,012134	-0,173783	-0,526934	-0,042356	0,217653	0,003105	0,186630	-0,008321		
y10	-0,216224	0,201971	0,104280	0,077804	0,022652	0,384214	0,263913	0,357748	0,361825	-0,118790	0,062877	
0,227667	0,093099	-0,055047	-0,089061	0,066259	-0,266373	-0,147553	0,222971	0,044537	0,205022	0,056465		
x11	-0,080014	0,195629	-0,016938	-0,110643	0,097350	-0,020461	0,071849	0,116968	-0,173899	0,025564	0,191639	
0,119048	0,367146	0,040274	0,361286	-0,367422	-0,108305	-0,000192	0,019389	0,241489	-0,474452	0,205988		
y11	-0,071278	-0,021756	-0,044584	-0,040200	-0,283033	0,221612	0,149161	0,101175	0,043122	0,314989	-0,516842	-
0,408881	-0,204099	-0,059339	0,054240	-0,059653	0,008683	0,142178	-0,102686	0,066628	-0,284850	0,182472		
x12	-0,118078	0,143062	-0,062972	-0,169258	0,143844	-0,153711	0,020311	0,196628	-0,188569	0,152892	-0,041075	-
0,227920	-0,068828	-0,316458	-0,195122	-0,188234	0,126253	-0,425550	0,311226	-0,410583	0,076586	0,020161		
y12	0,066097	-0,112024	0,061460	0,057892	-0,270517	0,016984	-0,333279	0,191725	-0,160650	-0,551229	0,029683	
0,166949	-0,374763	-0,309261	0,070440	-0,192408	0,095067	-0,027675	0,024151	0,066872	-0,115390	0,010445		
x13	-0,106633	-0,044623	-0,164720	0,006699	0,036885	0,131667	-0,102938	-0,168849	0,062683	0,206069	-0,035688	
0,050442	-0,127018	-0,238173	0,364376	0,079914	0,205339	-0,133761	0,073716	0,514948	0,430518	0,078976		
y13	0,202548	-0,004903	-0,025415	-0,107423	-0,028886	0,170419	-0,124740	-0,035196	0,136878	-0,000465	0,367497	-
0,455459	0,054394	0,299124	-0,278036	-0,350145	0,051412	-0,141761	-0,085714	0,241752	0,170978	-0,107553		

Resultados del segundo análisis de componentes principales (PCA-MMCh-PV-293)



Proporción de la varianza explicada por cada componente principal en el segundo análisis (MMCh-PV-293)

Principal Component Analysis: PCA: CovMatrix, newDataset, Procrustes coordinates

	Eigenvalues	% Variance	Cumulative %
1.	0,01596228	48,213	48,213
2.	0,00483300	14,598	62,810
3.	0,00390102	11,783	74,593
4.	0,00206720	6,244	80,837
5.	0,00156148	4,716	85,553
6.	0,00120865	3,651	89,204
7.	0,00105041	3,173	92,376
8.	0,00082225	2,484	94,860
9.	0,00045771	1,382	96,242
10.	0,00033272	1,005	97,247
11.	0,00031188	0,942	98,189
12.	0,00027625	0,834	99,024
13.	0,00016615	0,502	99,526
14.	0,00006260	0,189	99,715
15.	0,00005210	0,157	99,872
16.	0,00004234	0,128	100,000

Total variance: 0,03310805

Variance of the eigenvalues: 0,0000147089345

Eigenvalue variance scaled by total variance: 0,01342

Eigenvalue variance scaled by total variance and number of variables: 0,22901

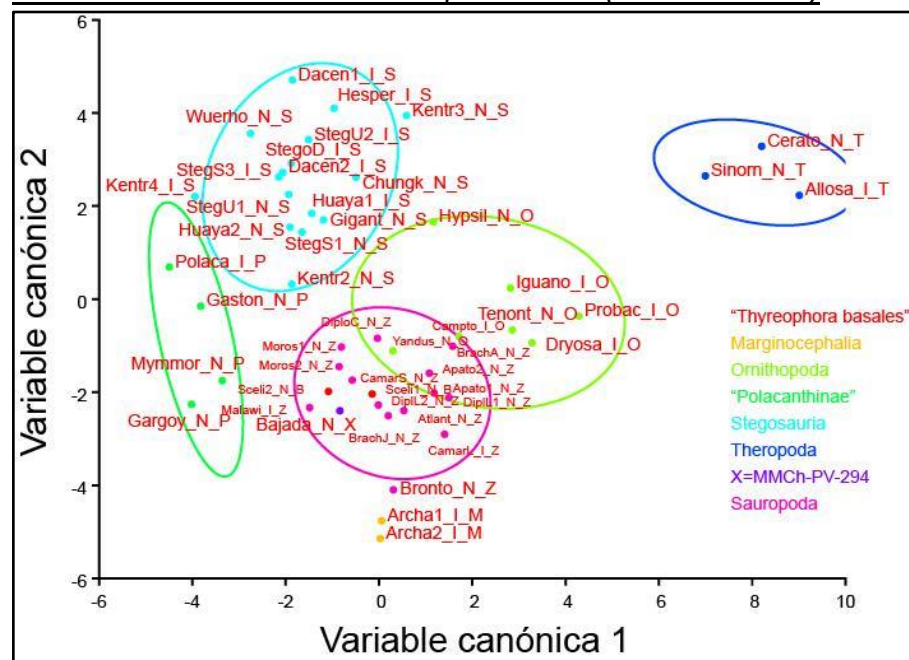
Note: throughout all calculations of eigenvalue variances, the dimensionality used was 16.

Please double-check because this dimensionality may not be appropriate for all situations.

Principal Component Coefficients

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11
PC12	PC13	PC14	PC15	PC16							
x1	-0,218011	0,389327	-0,034201	-0,143130	0,350155	-0,244474	-0,029916	0,147419	-0,036909	-0,229748	-0,097169
0,202269	-0,177390	0,145289	-0,194161	0,141003							
y1	0,085518	0,016182	-0,184992	-0,032858	-0,144287	0,112939	0,370895	-0,219671	-0,123059	-0,098859	-0,368347
0,196996	0,061377	0,269599	-0,172254	0,269493							
x2	-0,146807	-0,027471	-0,310037	-0,017186	-0,223426	0,184637	0,148459	0,100665	-0,076105	-0,040437	-0,011072
0,332418	0,390102	-0,219754	0,365959	-0,338999							
y2	-0,300377	0,318709	0,206204	0,143779	0,410256	-0,074001	0,266963	-0,138678	-0,135426	0,219238	0,346275
0,130860	0,043483	-0,202934	0,149007	-0,119517							
x3	-0,115240	-0,033896	-0,127798	0,152121	-0,236163	0,246139	0,044360	0,451090	0,241636	0,295211	0,295384
0,248276	-0,346711	-0,007328	-0,259873	0,035188							
y3	-0,423377	-0,124345	0,084379	-0,136088	0,225949	0,315548	-0,390959	0,100176	0,391089	-0,016384	-0,338702
0,027604	0,076219	0,187290	0,099942	-0,075764							
x4	-0,098653	-0,121650	0,489604	-0,271445	-0,175366	0,073682	0,209737	-0,291510	0,055852	0,199468	-0,214036
0,330169	-0,044849	-0,136085	0,077528	-0,087072							
y4	0,478063	-0,074453	-0,121486	-0,231826	0,122604	-0,140603	-0,361936	-0,224330	0,222554	0,124716	0,110527
0,003387	-0,195575	-0,252833	0,034472	-0,188525							
x5	-0,024743	-0,379170	-0,036008	-0,014528	0,214801	0,112442	-0,173839	-0,252459	-0,126021	0,207217	0,328789
0,139693	0,405181	0,073234	-0,250741	0,423114							
y5	0,160956	0,056899	0,516856	0,071498	-0,315598	0,064237	0,093328	0,014344	0,148200	-0,147635	0,302014
0,483347	-0,036939	0,333567	0,031494	0,015374							
x6	0,001509	-0,017952	0,038850	0,160930	-0,112627	-0,130260	-0,344153	-0,035487	-0,159078	-0,428935	0,207116
0,457420	-0,008442	0,225055	0,440183	0,080961							
y6	-0,165370	-0,139482	0,116341	-0,075761	-0,178179	0,135474	-0,198210	0,092086	-0,506296	-0,324717	-0,031818
0,071472	-0,191592	-0,472671	-0,312358	-0,002912							
x7	0,077394	0,221383	0,177655	0,398822	-0,201687	-0,382626	-0,203202	0,004464	0,188362	0,143535	-0,361915
0,094906	0,225802	-0,280584	-0,142804	0,135085							
y7	-0,319794	-0,260414	-0,301146	-0,152556	-0,229762	-0,593409	0,182755	-0,073561	0,235113	-0,080907	0,163887
0,030681	0,018595	0,060287	-0,100485	-0,083405							
x8	0,088993	-0,221858	-0,042916	0,268357	0,166287	-0,056873	0,000572	-0,156338	-0,296861	0,147711	-0,170215
0,136701	-0,266325	0,367466	-0,152001	-0,547090							
y8	0,120767	-0,185528	-0,031580	0,009543	0,059098	-0,160315	0,044902	0,381300	-0,283058	0,386304	-0,198483
0,109935	-0,168389	0,032228	0,461107	0,350375							
x9	0,200784	-0,163660	-0,093907	0,098435	0,287293	0,170260	0,356958	-0,097558	0,320179	-0,377737	-0,034903
0,134293	-0,274405	-0,277080	0,151167	0,196986							
y9	0,349737	-0,040272	0,065571	0,148872	0,227895	0,036967	0,133123	0,404441	0,044660	-0,174097	-0,011723
0,307307	0,450985	0,013522	-0,213897	-0,225939							
x10	0,234775	0,354947	-0,061243	-0,632377	-0,069265	0,027075	-0,008975	0,129716	-0,111055	0,083717	0,058020
0,004415	0,097036	0,109786	-0,035258	-0,039177							
y10	0,013877	0,432705	-0,350147	0,255397	-0,177976	0,303162	-0,140861	-0,336108	0,006224	0,112340	0,026371
0,023127	-0,058164	0,031946	0,022973	0,060820							

Resultados análisis canónico del primer PCA (MMCh-PV-294)



Canonical Variate Analysis: CVA ...

Dataset: newDataset

Classification criterion: grupo

Groups	Observations
1. B	2
2. M	2
3. O	7
4. P	4
5. S	16
6. T	3
7. X	1
8. Z	14

Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation

	Eigenvalues	% Variance	Cumulative %
1.	8,37973459	40,889	40,889
2.	6,23716353	30,434	71,322
3.	2,37957580	11,611	82,934
4.	1,61353051	7,873	90,807
5.	0,88164468	4,302	95,109
6.	0,69586779	3,395	98,504
7.	0,30657427	1,496	100,000

Mahalanobis distances among groups:

	B	M	O	P	S	T	X
M	5,9800						
O	5,3448	6,6398					
P	4,9209	7,8047	7,5400				
S	5,6270	8,6497	5,7248	5,6407			
T	10,2902	12,1376	7,9662	12,7444	10,1342		
X	6,6484	7,8287	7,1670	7,4184	7,8655	12,0687	
Z	3,6313	6,0244	4,9215	6,1802	5,3062	9,5548	6,7485

P-values from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups:

	B	M	O	P	S	T	X
M	0,3324						
O	0,0007	0,0030					
P	0,0608	0,0697	0,0017				
S	0,0015	<.0001	<.0001	<.0001			

T	0,0670	<.0001	0,0061	0,0270	<.0001		
X	0,3366	<.0001	0,0096	0,1654	0,0059	0,0861	
Z	0,4820	0,0052	<.0001	0,0001	<.0001	0,0011	0,0016

Procrustes distances among groups:

	B	M	O	P	S	T	X
M	0,1516						
O	0,2372	0,1905					
P	0,1779	0,2735	0,3287				
S	0,1881	0,2466	0,3215	0,1487			
T	0,3364	0,2948	0,1580	0,4328	0,4365		
X	0,2212	0,2022	0,1756	0,2382	0,2264	0,2891	
Z	0,0762	0,1399	0,2319	0,2103	0,1773	0,3307	0,2204

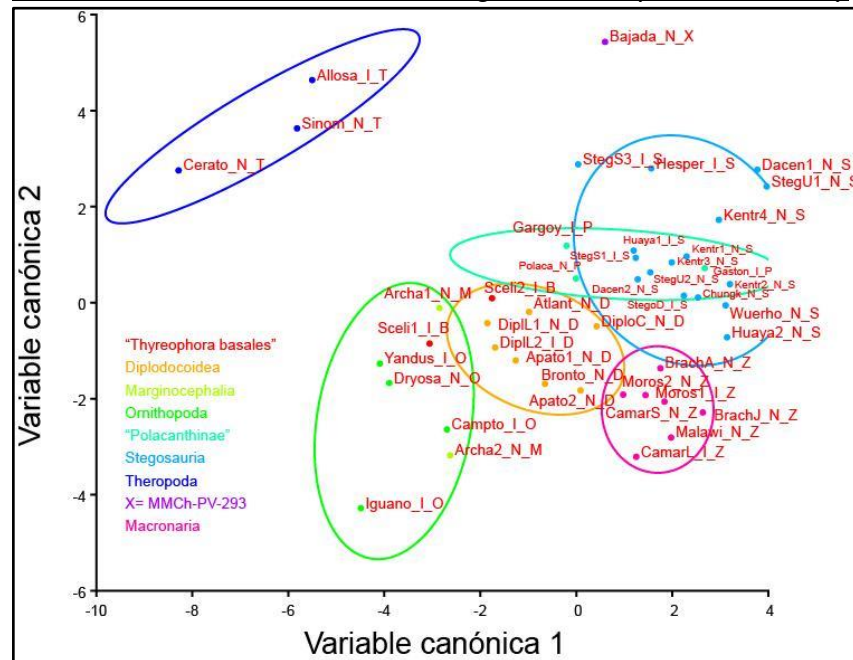
P-values from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups:

	B	M	O	P	S	T	X
M	0,3324						
O	0,0047	0,0434					
P	0,0608	0,0697	0,0025				
S	0,0077	0,0013	<.0001	0,0011			
T	0,0983	0,0997	0,0767	0,0279	0,0009		
X	0,3366	0,3349	0,3935	0,2013	0,1002	0,2570	
Z	0,9158	0,3820	0,0008	0,0077	0,0001	0,0043	0,1934

Canonical coefficients:

	CV1	CV2	CV3	CV4	CV5	CV6	CV7
x1	-5,6897	-15,2261	-3,6183	13,0990	-11,2277	-3,0213	-5,0116
y1	0,4004	8,7125	-0,4082	-16,7101	-21,4287	4,3949	-5,3244
x2	-20,5976	-3,3532	-14,2981	-8,9427	-16,1143	-5,7634	-7,4390
y2	-4,3263	-9,0881	12,8393	17,6873	22,4630	-22,6212	-2,0741
x3	-2,8475	-1,0321	14,0023	-7,1546	1,7001	-9,1854	2,0218
y3	-9,5644	-9,6338	4,7206	-13,6543	-2,6509	11,0320	-2,2038
x4	10,6845	-10,1557	-20,3233	-3,8487	14,3727	2,1847	5,4799
y4	-49,0638	-13,2610	34,6040	36,1299	-26,3704	19,7701	16,6144
x5	-1,6152	29,4349	19,5651	-1,7079	24,5602	26,1853	47,1670
y5	64,0041	18,0665	-62,4496	-32,6755	26,0390	-2,7311	-25,4499
x6	9,7255	-20,2608	-16,7622	16,1927	9,5410	23,7411	-16,2151
y6	12,8080	20,9602	-27,5359	2,5123	12,7891	-12,9318	0,9434
x7	-10,7801	24,4539	17,6920	-1,6322	-0,2567	7,1098	2,7435
y7	35,9050	-34,6691	-35,1673	-27,1452	37,2893	-7,4907	-10,6307
x8	34,8143	-23,2607	-6,6277	-8,2833	-32,2640	-6,8309	-46,5697
y8	-46,8272	70,7678	31,9907	25,7872	-45,2637	9,9376	21,3421
x9	23,8654	27,6038	-8,6268	-3,0709	-22,4309	10,0770	10,1290
y9	20,2723	-25,9001	-4,7742	10,1805	-5,9436	4,7542	-11,0349
x10	15,6399	7,1050	-5,3234	7,6360	0,3904	9,8119	-25,7625
y10	42,4905	41,3104	-13,0950	25,0399	8,5953	0,0269	-3,1951
x11	-8,8050	7,6650	38,4284	-23,1771	-33,1700	2,4504	29,7258
y11	-44,2548	-50,9161	33,4821	-18,7511	-12,8015	17,5735	10,9969
x12	14,9192	11,1868	-15,0757	-3,3088	5,5526	-16,7500	-11,6234
y12	5,1704	-20,0950	15,5986	-17,3041	-24,5594	-27,0917	20,3329
x13	-59,3138	-34,1608	0,9678	24,1984	59,3465	-40,0093	15,3544
y13	-27,0143	3,7459	10,1949	8,9033	31,8424	5,3776	-10,3166

Resultados análisis canónico del segundo PCA (MMCh-PV-293)



Canonical Variate Analysis: CVA ...

Dataset: newDataset

Classification criterion: grupos

Groups	Observations
1. B	2
2. D	7
3. M	2
4. O	4
5. P	3
6. S	16
7. T	3
8. X	1
9. Z	7

Variation among groups, scaled by the inverse of the within-group variation

	Eigenvalues	% Variance	Cumulative %
1.	8,91957016	49,864	49,864
2.	4,50133115	25,164	75,028
3.	1,70425924	9,527	84,556
4.	1,17022267	6,542	91,098
5.	0,77323775	4,323	95,420
6.	0,53501481	2,991	98,411
7.	0,17929671	1,002	99,414
8.	0,10491024	0,586	100,000

Mahalanobis distances among groups:

	B	D	M	O	P	S	T	X
D	5,1039							
M	4,5907	4,4718						
O	4,5158	4,2661	3,8128					
P	5,2544	5,2541	5,1053	6,3995				
S	6,0628	4,1297	6,3676	7,2158	3,5857			
T	7,4054	7,7379	7,1350	7,5088	8,8188	9,3608		
X	8,8464	8,4199	9,3986	10,1665	7,0060	6,9982	9,2788	
Z	6,1586	4,0466	5,1058	6,3415	4,6397	4,0052	10,2125	8,9770

P-values from permutation tests (10000 permutation rounds) for Mahalanobis distances among groups:

	B	D	M	O	P	S	T	X
D	0,0069							
M	<.0001	0,0191						

O	0,0349	0,0045	0,2406					
P	0,0937	0,0058	0,0334	0,0053				
S	0,0021	<.0001	0,0055	0,0001	0,0025			
T	<.0001	<.0001	<.0001	0,0015	0,0954	0,0009		
X	0,3266	0,1206	0,3340	0,1311	0,2490	0,0244	<.0001	
Z	0,0103	0,0001	0,0032	0,0006	0,0038	<.0001	0,0041	0,0833

Procrustes distances among groups:

	B	D	M	O	P	S	T	X
D	0,1610							
M	0,1272	0,1422						
O	0,1396	0,1247	0,1181					
P	0,1673	0,2267	0,1687	0,2414				
S	0,1780	0,1727	0,2026	0,2484	0,1422			
T	0,3159	0,2779	0,2690	0,2545	0,4158	0,3962		
X	0,1824	0,2092	0,1648	0,2340	0,1880	0,1910	0,3105	
Z	0,1696	0,1698	0,1752	0,2197	0,1181	0,1075	0,4105	0,2048

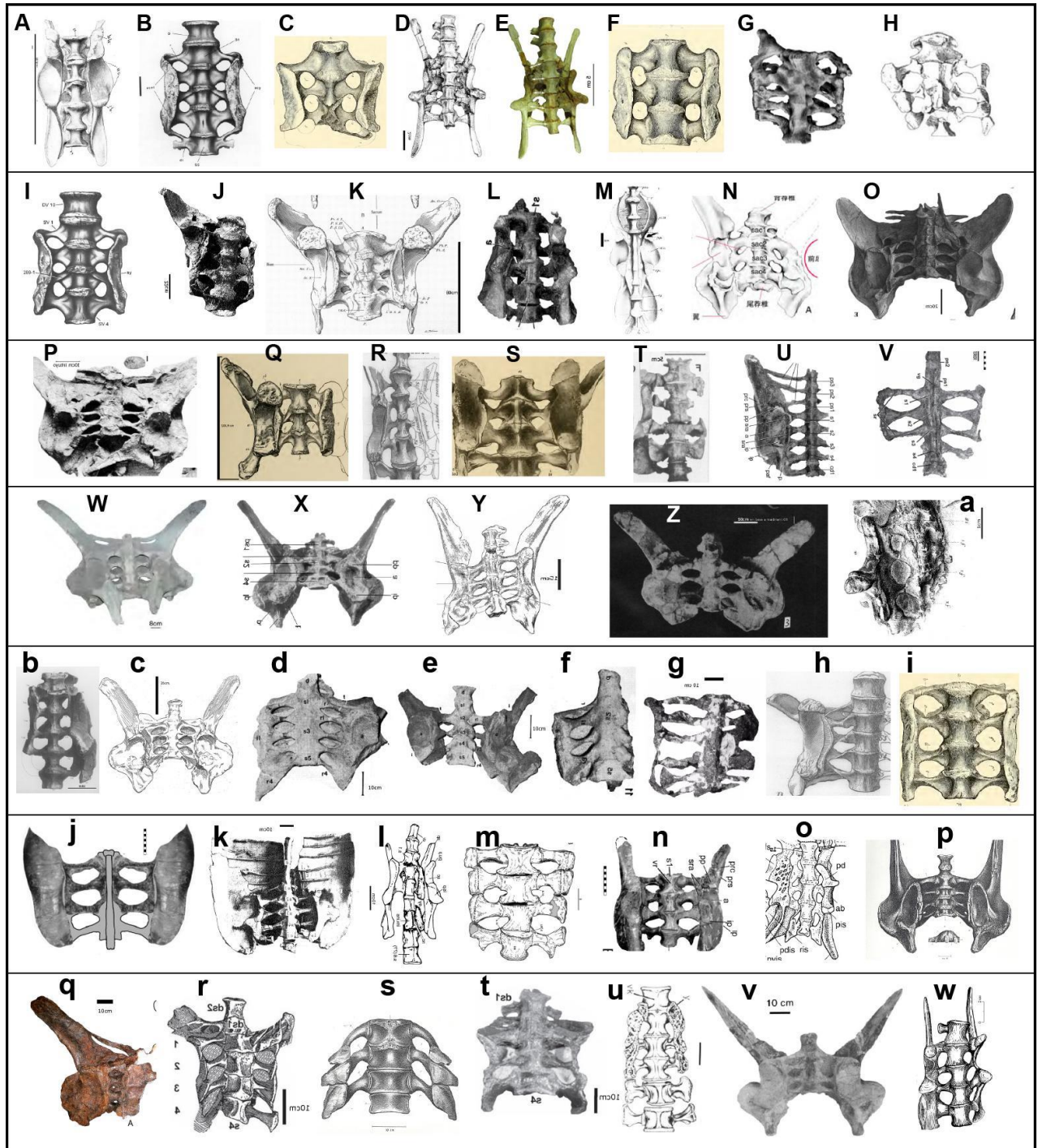
P-values from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups:

	B	D	M	O	P	S	T	X
D	0,0475							
M	0,3382	0,2284						
O	0,1210	0,0827	0,2421					
P	0,0937	0,0075	0,1997	0,0268				
S	0,0044	<.0001	0,0074	<.0001	0,0015			
T	0,0986	0,0072	0,0691	0,0180	0,0823	0,0012		
X	0,3266	0,3808	0,3340	0,0160	0,2490	0,0496	<.0001	
Z	0,0736	0,0044	0,0883	0,0014	0,2828	0,0030	0,0081	0,4911

Canonical coefficients:

	CV1	CV2	CV3	CV4	CV5	CV6	CV7	CV8
x1	-15,8489	-34,0201	-8,9912	-8,0202	-22,7850	2,5627	-0,8220	-0,8744
y1	-22,5707	-23,8842	-13,6096	-13,3701	-36,6803	3,9744	-0,1839	-21,0791
x2	16,6126	16,2715	14,6078	21,1314	59,1766	-3,9176	22,7454	8,5877
y2	8,7136	15,9949	7,2254	10,1308	17,3141	-11,6371	-18,3224	6,4881
x3	-2,4356	19,7335	-12,1107	-7,4789	-27,4893	11,0905	-25,8245	17,6360
y3	-25,6483	3,6662	-4,2979	5,8456	1,1549	3,2203	31,4917	-6,8115
x4	-5,9475	14,4636	-1,2111	-10,2828	-6,3965	-0,8404	1,4058	4,5181
y4	28,5220	5,2643	19,1279	-7,0935	9,1869	4,9283	-0,1070	23,1531
x5	5,6393	38,6080	6,1291	-15,0173	-8,4556	-1,8561	-29,7672	-10,2702
y5	0,7669	0,3596	-18,2577	9,3041	21,6539	19,9217	8,0109	-18,5366
x6	-11,8822	-21,9647	5,3653	20,9418	22,1845	-39,6282	11,5634	-43,2496
y6	30,5860	3,5779	13,1186	-24,0547	-25,7083	-5,5528	-9,7719	39,7314
x7	-9,5586	5,5209	-2,1989	-15,2504	-7,0698	10,0379	-8,0598	11,2956
y7	5,6884	-13,7850	5,3225	-19,4882	8,3707	10,7100	-4,6203	-7,3869
x8	23,9524	-23,8267	-7,8310	32,8859	-2,5461	31,3499	39,4543	7,1280
y8	-53,1910	2,3161	3,5632	47,5073	7,7833	-25,8974	-16,5463	-15,8154
x9	-6,2447	-16,3307	15,9112	-15,0388	-15,9505	-2,1244	-14,3010	1,8201
y9	30,6642	11,7101	-15,4461	-15,3888	-2,2496	-8,0927	12,1269	-1,3630
x10	5,7133	1,5447	-9,6706	-3,8707	9,3316	-6,6742	3,6056	3,4086
y10	-3,5310	-5,2199	3,2537	6,6075	-0,8256	8,4252	-2,0777	1,6197

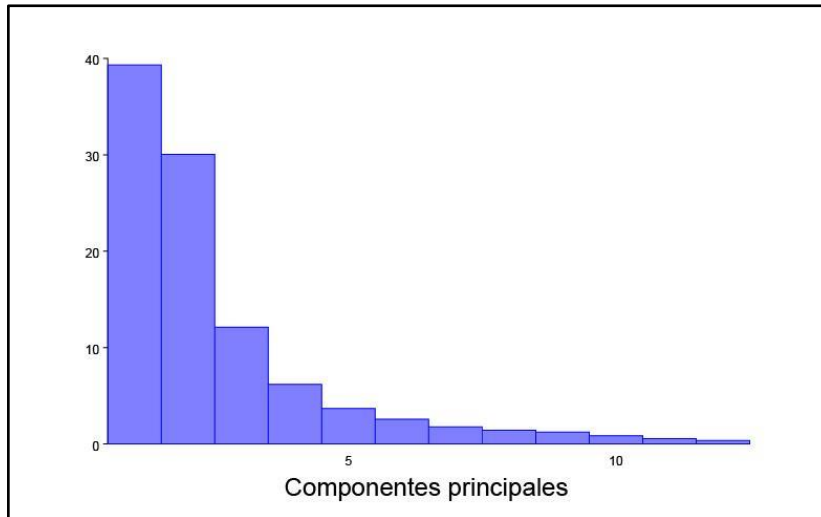
Muestreo utilizado para los PCA



Elementos de la cadera de: A) *Allosaurus*; B,C) *Apatosaurus*; D,E) *Archaeoceratops*; F) *Atlantosaurus*; G) *Brachiosaurus* adulto; H) *Brachiosaurus* juvenil; I) *Brontosaurus*; J,K) *Camarasaurus*; L) *Camptosaurus*; M) *Ceratosaurus*; N) *Chungkingosaurus*; O,P) *Dacentrurus*; Q,R,S) *Diplodocus*; T) *Dryosaurus*; U) *Gargoyleosaurus*; V) *Gastonia*; W) *Gigantspinosauros*; X) *Hesperosaurus*; Y,Z) *Huayangosaurus*; a) *Hypsilophodon*; b) *Iguanodon*; c,d,e,f) *Kentrosaurus*; g) *Malawisaurus*; h,i) *Morosaurus*; j) *Mymoorapelta*; k) *Polacanthus*; l) *Probactrosaurus*; m,n) *Scelidosaurus*; o) *Sinornithosaurus*; p,q,r,s,t) *Stegosaurus*; u) *Tenontosaurus*; v) *Wuerhosaurus*; w) *Yandusaurus*. Las figuras no están a escala.

CAPÍTULO 5

Resultados del análisis de componentes principales (PCA)



Principal Component Analysis: PCA: CovMatrix, Fémures_Completos, Procrustes coordinates

	Eigenvalues	% Variance	Cumulative %
1.	0,00348207	39,318	39,318
2.	0,00266093	30,046	69,365
3.	0,00107266	12,112	81,477
4.	0,00054629	6,169	87,645
5.	0,00032413	3,660	91,305
6.	0,00022761	2,570	93,875
7.	0,00015624	1,764	95,640
8.	0,00012458	1,407	97,046
9.	0,00010790	1,218	98,265
10.	0,00007388	0,834	99,099
11.	0,00004932	0,557	99,656
12.	0,00003050	0,344	100,000

Total variance: 0,00885609

Variance of the eigenvalues: 0,0000011946501

Eigenvalue variance scaled by total variance: 0,01523

Eigenvalue variance scaled by total variance and number of variables: 0,19940

Note: throughout all calculations of eigenvalue variances, the dimensionality used was 12.

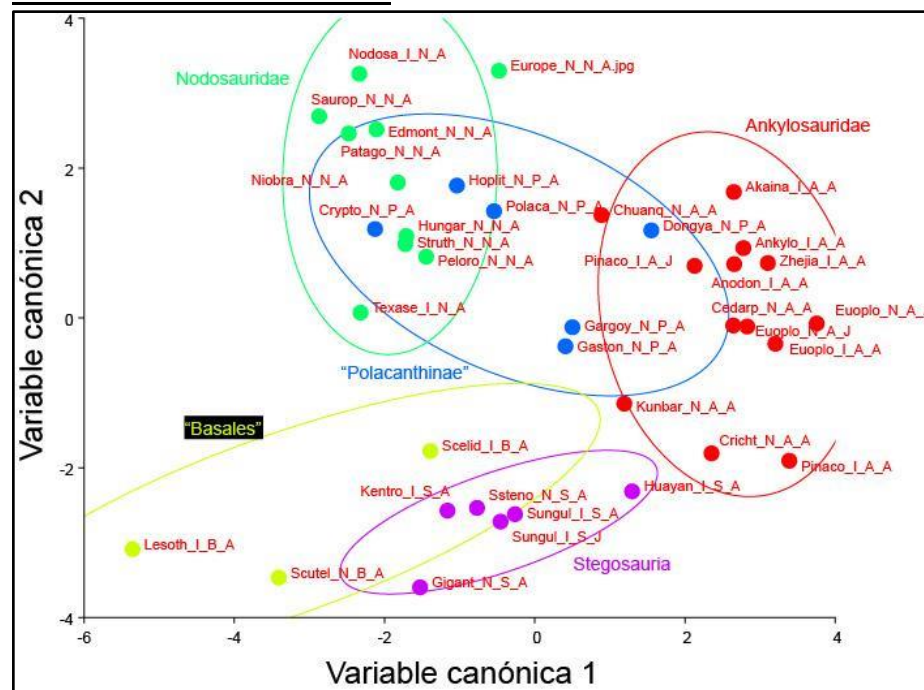
Please double-check because this dimensionality may not be appropriate for all situations.

Principal Component Coefficients

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11
PC12											
x1	0,279220	0,403806	0,073438	0,034992	-0,221892	0,022071	0,019467	0,565770	0,148094	0,212942	-0,319402
0,094435											
y1	-0,092353	0,007397	0,413778	-0,089077	-0,386554	0,216196	0,148923	0,158877	-0,503300	-0,057789	0,254588
0,208016											
x2	0,081484	0,227366	0,157149	0,240812	-0,165560	-0,534641	-0,223095	-0,464489	-0,071795	-0,153263	0,173347
0,000216											
y2	-0,169669	-0,137762	0,269305	0,058223	-0,057241	0,085848	-0,091082	-0,109661	0,262269	-0,243411	-0,371374
0,598235											
x3	-0,144396	-0,246887	-0,155209	-0,181945	0,412887	-0,313950	0,091206	0,378631	-0,240487	-0,443795	-0,106791
0,068955											
y3	-0,062191	0,232159	-0,690723	0,437760	-0,206113	0,050189	0,097912	0,002181	-0,142872	-0,153823	-0,068804
0,027678											
x4	0,163128	-0,002951	0,139613	-0,072558	-0,040104	-0,121481	0,607375	-0,223347	-0,168160	0,062771	-0,132398
0,174017											
y4	-0,254646	-0,041311	0,007524	-0,081722	0,139083	0,057518	-0,166141	-0,206733	-0,314485	0,194185	-0,487787
0,160419											
x5	-0,181759	-0,225641	0,040982	-0,005014	-0,287155	-0,058709	-0,562334	0,171996	0,078203	0,060983	0,001580
0,179202											

y5	-0,244489	-0,003989	0,010771	-0,019939	-0,032531	-0,091659	0,145344	0,222137	0,321966	-0,176268	0,501855
0,180241											
x6	-0,129253	-0,090555	-0,256714	-0,443610	-0,281196	0,272206	0,187776	-0,305036	0,388499	-0,074725	-0,042729
0,275213											
y6	-0,062768	0,076340	0,251568	0,249676	0,333922	-0,187146	0,190959	0,014732	0,408851	0,215722	-0,066248
0,516207											
x7	-0,199667	-0,336488	-0,133515	0,256364	0,148374	0,116124	0,058621	-0,002988	-0,100588	0,610333	0,260841
0,280334											
y7	0,127813	0,374612	-0,177048	-0,581031	0,226759	-0,152052	-0,223379	-0,061316	-0,069788	0,263390	0,195718
0,196145											
x8	0,131243	0,271350	0,134256	0,170960	0,434646	0,618380	-0,179015	-0,120537	-0,033766	-0,275245	0,165553
0,025200											
y8	0,758302	-0,507445	-0,085176	0,026110	-0,017325	0,021105	-0,102536	-0,020217	0,037361	-0,042006	0,042052
0,062300											

Resultados análisis canónico



Resultados del análisis canónico sobre MPCA-SM-1. Se muestran las elipses de confianza de taxones basales (amarillo), Ankylosauridae (rojo), Nodosauridae (verde), "Polacanthidae" (celeste) y Stegosauria (violeta). La buena separación de los mismos sustenta los resultados del PCA. En los sitios del morfoespacio con mucha superposición de acrónimos, los mismos fueron reubicados (por lo que la relación con el correspondiente punto en el morfoespacio no es la misma en todos los casos).

315

CAPÍTULO 7

Listado de taxones y bibliografía utilizada para la búsqueda de caracteres

Animantarx (Carpenter et al. 1999), *Hungarosaurus* (Ősi 2005; Ősi et al. 2019), *Struthiosaurus transylvanicus* y *S. austriacus* (Nopcsa 1929; Galton 1983; Pereda-Suberbiola y Galton 2001), *Mymoorapelta* (Kirkland y Carpenter 1994; Kirkland 1998; Blows 2015), *Europelta* (Kirkland et al. 2013), *Gastonia burgei* y *G. lorriemcwhinneyae* (Kirkland 1998; Blows 2015; Kinneer et al. 2016), *Peloroplites* (Carpenter 2008), *Niobrarsaurus* (Mehl 1936; Carpenter et al. 1995), *Nodosaurus* (Lull 1921; Carpenter y Kirkland 1998), *Hoplitosaurus* (Lull 1921; Gilmore 1914), *Edmontonia rugosidens* (Lambe 1919; Gilmore 1930; Russell 1940; Carpenter 1990; Burns 2015) y *E. longiceps* (Carpenter 1990; Ford 2000; Burns 2015), *Silvisaurus* (Eaton 1960; Carpenter y Kirkland 1998; Ford 2000), *Sauropelta* (Ostrom 1970; Carpenter y Kirkland 1998; Ford 2000), *Stegopelta* (Moodie 1910; Carpenter y Kirkland 1998; Ford 2000), *Polacanthus foxii* y *Hylaeosaurus mantelli* (Hulke 1881; Nopcsa 1905; Gilmore 1914; Galton 1983; Pereda-Suberbiola 1994; Blows 2001a; Pereda-Suberbiola et al. 2007; Blows y Honeysett 2014; Blows 2015; Raven et al. 2020), *Gargoyleosaurus* (Kilbourne y Carpenter 2005; Blows 2015), *Texasetes* (Coombs 1995; Carpenter y Kirkland 1998), *Ankylosaurus* (Coombs 1971; Carpenter 2004), *Saichania* (Maryńska 1977; Currie et al. 2011), *Talarurus* (Maryńska 1977), *Pinacosaurus* (Maryńska 1977; Currie et al. 2011), *Euoplocephalus* (Coombs 1971; Arbour y Currie 2013a), *Scolosaurus* (Arbour y Currie 2013a), *Crichtonpelta* (Lü et al. 2007a), *Liaoningosaurus* (Xu et al. 2001) *Shamosaurus* (Tumanova 2000), *Lesothosaurus* (Thulborn 1972; Sereno 1991; Baron et al. 2017), *Scelidosaurus* (Owen 1861, 1863; Newman 1968; Maidment et al. 2006; Norman 2020a,b,c), *Huayangosaurus* (Zhou 1983, 1984; Maidment et al. 2006).

Listado de caracteres analizados

- 1) **Relación: ancho del arco neural/ancho del centro vertebral en las dorsales posteriores.** La falta de mediciones del arco neural, obliga a proponer un caracter cualitativo, con estados: centro más ancho que arco (0), subigual (1). Si bien en un principio observé similitudes de algunos taxones (*Polacanthus*, *Mymoorapelta*, *Gastonia lorriemcwhinneyae*, *Scelidosaurus* y *Lesothosaurus*) con el material argentino, estas medidas pueden ser variables a lo largo de la serie vertebral. Considerando la falta de series vertebrales relativamente completas en los Nodosauridae, este caracter se menciona en la descripción como una similitud en lugar de establecer un caracter formal.
- 2) **Dimensión de los centros de las vértebras caudales medias: subiguales (0), más anchos que altos (1).** Al igual que el anterior, este caracter es problemático porque varias especies o bien no preservan la serie vertebral, o no está bien descripta, cuantificada o ilustrada. Las semejanzas con *Gargoyleosaurus* y *Europelta* se mencionan en la descripción.

Arbour y Currie (2016) utilizan el caracter “Separation of femoral head from greater trochanter: continuous (0), separated by a distinct notch or change in slope (1)”. Con el objeto de aumentar el número de caracteres que reflejen la variabilidad de Nodosauridae, este caracter podría desglosarse en dos:

- 3) **Cabeza del fémur: ubicada más alta que el trocánter mayor (0), a la misma altura (1).** Además del material argentino, la cabeza femoral se ubica más alta en *Gargoyleosaurus*, *Shanxia*, *Polacanthus*, *Hoplitosaurus* y *Sauropelta*. Sin embargo, la variación es muy gradual entre taxones y dificulta la definición de estados.
- 4) **Separación entre el trocánter mayor y la cabeza del fémur: continuo (0), separado por una fosa o cambio en pendiente y proximal (1), lateralizado (2).** *Edmontonia longiceps* presenta el trocánter mayor desplazado laterodistalmente (ver Carpenter, 1990; Burns, 2015). De hecho, Arbour et al. (2016) lo codifican como dato faltante ("?"). Sin embargo, la codificación en taxones clave como *Ankylosaurus*, *Cedarapelta*, *Gastonia* y *Peloroplites* es problemática.

Finalmente, si bien es problemática la codificación estos caracteres y no se pudo llevar a cabo, el análisis morfogeométrico arrojó resultados compatibles con los mismos.

- 5) **Líneas musculares prominentes en la cara anterior del fémur: ausencia (0), presencia (1).** Arbour y Currie (2016) destacan la presencia de líneas intermusculares prominentes en el fémur como diagnósticas de un nuevo taxón, por estar más desarrolladas que en cualquier anquilosaurio. Sin embargo, líneas musculares están presentes, aunque suavemente visibles, en *Nodosaurus*, *Hoplitosaurus* y *Niobrariasaurus*, y una cresta oblicua es mencionada en *Nodosaurus*, *Peloroplites* y *Texasetes*. Del resto de los taxones no hay mención de estructuras similares (ya sea por ausencia de las mismas o por un sesgo en la descripción). Por otra parte, una variación ontogenética en el grado de desarrollo de las mismas no está estudiada. Por lo tanto, se decidió mencionar esta característica en la descripción y comparar su condición con otros taxones.
- 6) **Cóndilo distal lateral del fémur: sin compresión (0), compresión lateromedial de ambos cóndilos (1), compresión lateromedial del cóndilo lateral (2).** Una fosa en el cóndilo lateral similar a la de *Patagopelta* es mencionada para unos pocos taxones, entre ellos *Nodosaurus*, donde se reduce el tamaño del cóndilo lateral según Lull (1921; n=notch). Si bien estructuras similares parecen verse en otros taxones, como *Sauropelta*, *Struthiosaurus*, *Niobrariasaurus*, *Hoplitosaurus*, *Edmontonia*, *Silvisaurus*, *Polacanthus* y *Texasetes*, no hay descripciones que lo mencionen ni están bien figurados. Por lo tanto se incorpora a la descripción con las comparaciones pertinentes.

Según Arbour y Currie (2016) la morfología de los anillos cervicales del material argentino es distinta de otros anquilosaurios:

- 7) **Altura de los osteodermos en medios anillos cervicales: anillos con menos de 3 osteodermos (0), 3 osteodermos similares (1), solo el distal similar al lateral (2), el distal mucho mayor que el lateral (3).** Si bien el uso de figuras puede presentar problemas para interpretar la altura relativa en algunos casos, este carácter fue mayormente codificable. Más que en la altura, el problema radica en que en la mayoría de los casos es difícil interpretar la cualidad del osteodermo en cuestión, y si se trata de estructuras compatibles, como las espinas y crestas altas (y toda la variabilidad intermedia), lo que involucra una variabilidad que no se estaría teniendo en cuenta.

318

319

320

321

322

[illegible]

325

101000000111000000?221011000101??001?210?11012110000012?0111100?010?01001010111110?000010101????1??0?0????????
????????????????0?0????????211001????12221?2100?10202?2??100121100????
Gastonia_burgesi
10100101?11?11000??1000000011101000?110?110121100000110011100001?0111010001??????1000????????111010?0001????
?11020?1?11100010010100?0???201010????1222121?2?0?120202?2100100131000?0?
Gobisaurus_domoculus
11100110?01101010??100000000101?1000?110?11012120100111?011110000?00110100?1??????1????????11??????11????
????????????0?0?0000??1????????????????????0?0??????0010?0??10????
Hungarosaurus_tormai
?0????01?0?10000????????1?0????????1?0??111????0???101??0?????1?1???1101110?0?00?1?2111111110001000?001
11012001?1?10?1010?11000?1211010????12????10????11?0?0?00?00132?00??0
Hylaeosaurus_armatus
????????????????????????????????1????????????????????????????????????01?00?0???0100011101
?0100000?111??????0?0????????00?111??2??????2?12?0?0????????0?
Jinyunpelta_sinensis
11100001111?011??1000??011????000?21?0??????1?0????????????????????????1????0101?????01?1?11????0?1?1??
???1?1???100?1?0?00?1?101????1????????????????1????1???111????00?0?
Liaoningosaurus_paradoxus
??0111????????0?0?0???01010??
?0?0?00?11100011001000?102?00?111000????????????????????111??0000?0
Mymoorapelta_maysi
??11010?010?10010??
????????0101010?01?00010?1????????122????????122?2?00????00?0??
Niobrasaurus_oleii
1????????????????1000????1????0??1??????11????????????????????????????11????1?1???111110000????
?1??????1110?101?00011??2111010111112????????010?????00?11131?00?0??
Nodocephalosaurus_kirtlandensis
111????????????221?1?1?1011?22????1012120?0??1??11?????????111????????????????????0????????
????????????????????????????????222120????0?0????????1?????0?0??
Nodosaurus_textilis
??11111?0000?0??
????????111?101????????1111?1?011?12????2????000?0312?????31100?30?
Panoplosaurus_mirus
10101100???0?000??21101101?1???101?110?1?0011100100?0101111111?0111101?1111?101211???0111????1?11????????100
01102001????????1101?1?1??????1?121????12100????????1001?10?00?1
Paw_Paw_scuteling
????????????????????11????????????????????0?0?1????????11????????11???01?11??????0???000
0?0?21???1?100????0000?0??0?1????????????????????????1?1???0?0??
Pawpawsaurus_campbelli
10101000?02?00010??22211102110001011?110111101111001001100111111101110110101?????01????????????????????
??0?0????????1?0????????
Peloroplites_cedrimontanus
?0101?00?111?????2?10????????110?01?001110000110?0101?0????11?1???0???000??1000??01?10011?1012?0????1?
?1112101?11100011?????0110111000????????????????????000?1?00??1
Pinacosaurus_grangeri
1111010011110101?01000200?111011?2022101100121101?11111111000011101101111100111110?01?1111100?001111010
011?10?0111100111010010010120101112122???02210101020?1221210113?0000?0
Pinacosaurus_mephistocephalus
11110100?????01???0?010???11???0?1?211?1100222101?1?0????????????????1?10???111101??????11???011111??
?1111?0?11100?????10?10????????122????022100???1?????1011?1?0????
Polacanthus_foxii
????????????????????????????1???211????????????????????????????0?0????01?1?01?110101000?1100
?11?????1010001011??????121101011??122100??101?0202021?00????4100??0?
Hoplitosaurus_marshi
??100
0110200????????????10???210110?1?121????????020?2????????0????
Saichania_chulsanensis
1111000111111111?2222110111011101121101101212101111111110001110111111110112111011111?11????????1?
?1?110?01????????10100101????????122???0222000?10?????111131100?0?
Sauropelta_edwardsi
101010????????????0?0????0?10???11001110111101?0001011111???11?1001?10111110?1?101110?01101011110000010100
011121010111010101010011102111010011122???13201?0113011110011013?1000000
Sauropites_scutiger
??1????????????
????????????????????????12????????122?2????????????
Scolosaurus_cutleri
11110??????1?123101?1111???011?211?11012121102111111110????111111????????111?????1???100?0011111011
?1110?0?1110011010?001???1???11?121122????221011110112212101131?0?0?
Shamosaurus_scutatus
11100110?011?1010??100000000101?1000?110?110121201011101011110011?0011011?111000?11????????????????
????????????????????????????1?????2210????????1????????0
Silvisaurus_condrayi
10101000?020000000?21101???0100?10???110?11?0011100?00011011111?1?01101101011111???01111???11111010?1?0?0????
??????0?0????????????????122????3101????????1111?1????
Stegopelta_landerensis

328

Análisis filogenético bajo pesos implicados (Análisis 2)

Topologías bajo varios valores del parámetro k de concavidad.

Consenso estricto de 10 árboles más parsimoniosos (L=107,65159) bajo k=1.



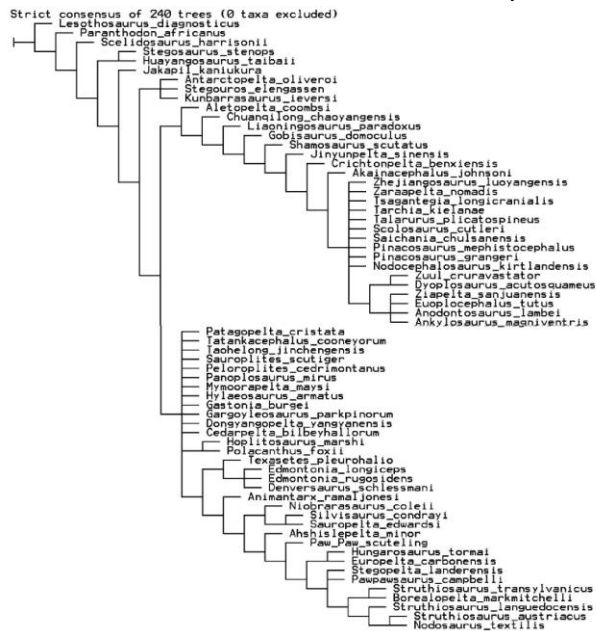
Consensus estricto de 41 árboles más parsimoniosos (L=86,29986) bajo k=2.



Consensus estricto de 2 árboles más parsimoniosos (L=72,15942) bajo k=3.



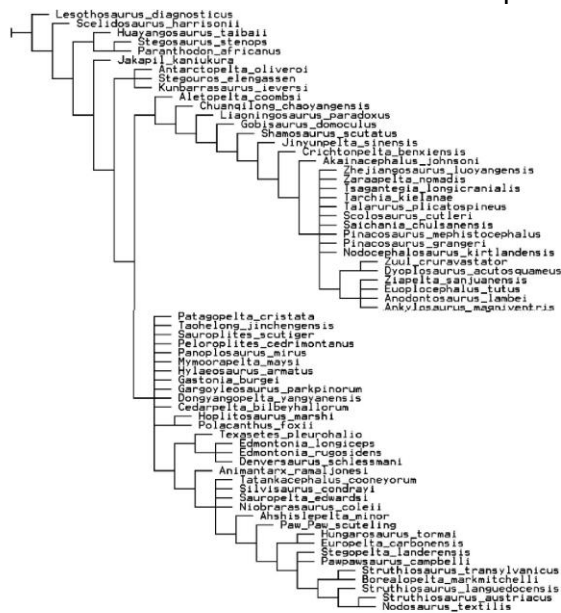
Consenso estricto de 240 árboles más parsimoniosos (L=62,08827) bajo k=4.



Consenso estricto de 720 árboles más parsimoniosos (L=54,43255) bajo k=5.



Consenso estricto de 960 árboles más parsimoniosos (L=48,49505) bajo k=6.



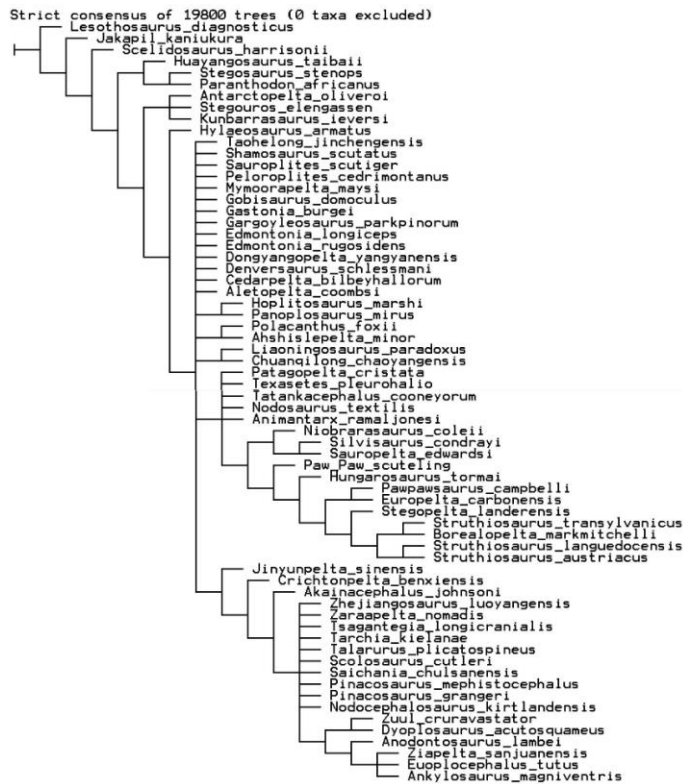
Consenso estricto de 23760 árboles más parsimoniosos (L=43,69611) bajo k=7.



Consenso estricto de 19800 árboles más parsimoniosos (L=39,79851) bajo k=8.



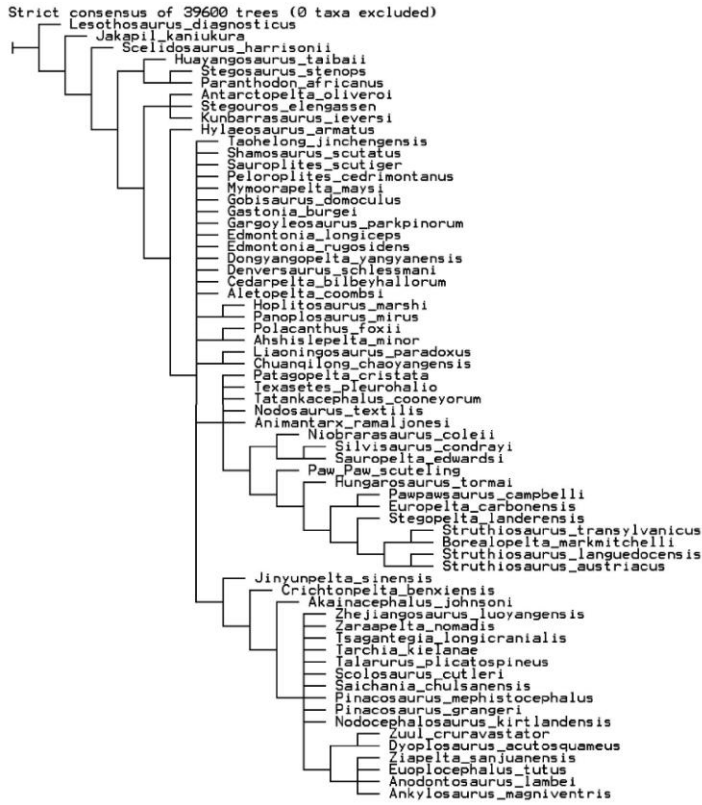
Consenso estricto de 19800 árboles más parsimoniosos (L=36,57965) bajo k=9.



Consenso estricto de 26100 árboles más parsimoniosos (L=33,76803) bajo k=10.



Consenso estricto de 39600 árboles más parsimoniosos (L=24,58857) bajo k=15.



Consenso estricto de 39600 árboles más parsimoniosos (L=19,34168) bajo k=20.



Consenso estricto de 4830 árboles más parsimoniosos (L=15,94220) bajo k=25.



Consenso estricto de 39600 árboles más parsimoniosos (L=19,34168) bajo k=30.



Consenso estricto de 2415 árboles más parsimoniosos (L=10,44249) bajo k=40.



Consenso estricto de 3570 árboles más parsimoniosos (L=8,49208) bajo k=50.



Mapeo de la longitud femoral

Matriz y referencias de donde se tomaron los datos (medidas en mm)

Lesothosaurus_diagnosticus 10.35 (Baron et al. 2017)
Scelidosaurus_harrisonii 40.64 (Owen 1861-3)
Huayangosaurus_taibaii 47.50 (Zhou 1984; Maidment et al. 2006)
Paranthodon_africanus ?
Stegosaurus_stenops 108.00 (Gilmore 1914)
Ahshislepelta_minor ?
Akainacephalus_johnsoni 46.40 (Wiersma y Irmis 2018)
Aletopelta_coombsi 60.00 (Coombs y Deméré 1996)
Animantarx_ramaljonesi 41.50 (Carpenter et al. 1999)
Ankylosaurus_magniventris 67.00 (Carpenter 2004)
Anodontosaurus_lambeii 48.60 (Arbour y Currie 2013)
Borealopelta_markmitchelli ?
Cedarpelta_bilbeyhallorum ?
Chuanqilong_chaoyangensis 40.00 (Han et al. 2014)
Crichtonpelta_benxiensis 32.00 (Lu et al. 2007)
Denversaurus_schlessmani 66.10 (Carpenter 1990, Burns 2015)
Dongyangopelta_yangyanensis 46.00 (Rongjun et al. 2013)
Dyoplosaurus_acutosquameus 56.20 (Arbour et al. 2009)
Edmontonia_rugosidens ?
Edmontonia_longiceps 66.00 (Carpenter 1990)
Euoplocephalus_tutus 53.50 (Arbour y Currie 2013)
Europelta_carbonensis 50.29 (Kirkland et al. 2013)
Gargoyleosaurus_parkpinorum 46.50 (Kilbourne y Carpenter 2005)
Gastonia_burgei 58.50 (Kinneer et al. 2016)
Gobisaurus_domoculus ?
Hungarosaurus_tormai 47.00 (Ósi 2005)
Hylaeosaurus_armatus ?
Jinyunpelta_sinensis ?
Liaoningosaurus_paradoxus ?
Mymoorapelta_maysi ?
Niobrarasaurus_coleii 48.50 (Mehl 1936; Carpenter et al. 1995)
Nodocephalosaurus_kirtlandensis ?
Nodosaurus_textilis 59.30 (Lull 1921)
Panoplosaurus_mirus ?
Paw_Paw_scuteling ?
Pawpawsaurus_campbelli ?
Peloroplites_cedrimontanus 78.90 (Arbour pers. obs.)
Pinacosaurus_grangeri 40.00 (Arbour y Currie 2013)
Pinacosaurus_mephistocephalus ?
Polacanthus_foxii 54.50 (Pereda-Suberbiola, 1994)
Hoplitosaurus_marshi 47.00 (Lull 1921; Arbour pers. obs.)
Saichania_chulsanensis ?
Sauropelta_edwardsi 77.00 (Ostrom 1970)
Sauroplices_scutiger ?
Scolosaurus_cutleri 60.00 (Arbour y Currie 2013)
Shamosaurus_scutatus ?

Silvisaurus_condrayi ?
Stegopelta_landerensis ?
Struthiosaurus_austriacus 26.50 (Pereda-Suberbiola y Galton, 2001)
Struthiosaurus_languedocensis ?
Struthiosaurus_transylvanicus ?
Talarurus_plicatospineus ?
Taohelong_jinchengensis ?
Tarchia_kielanae ?
Tatankacephalus_cooneyorum ?
Texasetes_pleurohalio ?
Tsagantegia_longicranialis ?
Zaraapelta_nomadis ?
Zhejiangosaurus_luoyangensis 52.50 (Lu et al. 2007)
Ziapelta_sanjuanensis ?
Zuul_cruvavastator ?
Patagopelta_cristata 25.70
Kunbarrasaurus_ieversi ?
Stegouros_elengassen 15.06 (Soto-Acuña et al. 2021)
Antarctopelta_oliveroi ?