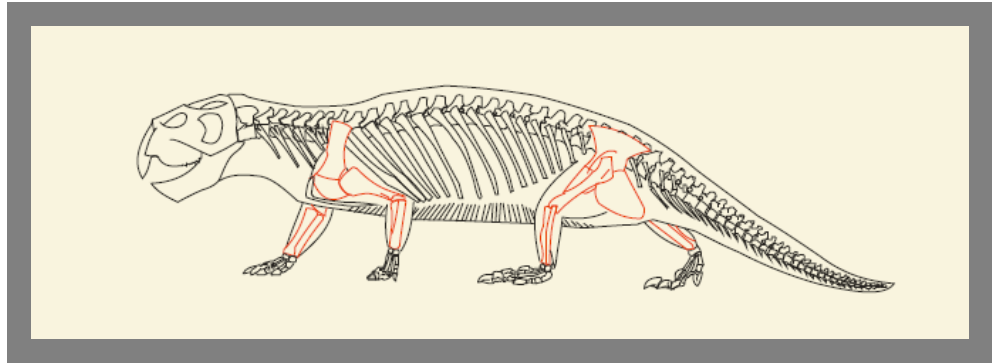


**BIOMECÁNICA LOCOMOTORA Y ROL  
PALEOECOLÓGICO DE LOS RINCOSAURIOS DEL  
TRIÁSICO SUPERIOR DE SAN JUAN**



**María Jimena Trotteyn**

Instituto y Museo de Ciencias Naturales  
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales  
Universidad Nacional de San Juan

Director: Ricardo Martínez

## ÍNDICE

### Capítulo 1. Generalidades

1. Introducción.....	4
2. Objetivos.....	5
3. Sitio de procedencia del material.....	6
3. 1. Ubicación geográfica.....	6
3. 2. Características geológicas.....	6
3. 3. Características paleontológicas.....	7
3. 3. 1. Tipos de preservación.....	8
3. 3. 2. Componentes paleofaunísticos.....	9
3. 3. 3. Componentes paleobotánicos.....	10
4. Materiales.....	10
4. 1. Material fósil.....	10
4. 2. Material de laboratorio.....	12

### Capítulo 2. Los rincosaurios. Generalidades

1. Ubicación filogenética.....	14
2. Descripción morfológica general.....	15
3. Rol paleoecológico.....	16

### Capítulo 3. Aspectos biomecánicos

1. Introducción.....	19
2. Antecedentes de generales.....	20
3. Antecedentes biomecánicos para los rincosaurios.....	21
4. Metodología.....	22
5. Resultados y discusión: Descripción osteológica de los miembros de <i>Scaphonyx sanjuanensis</i> .....	22
5. 1. Miembros delanteros.....	22
5. 2. Cintura escapular.....	27
5. 3. Miembros traseros.....	29
5. 4. Cintura pélvica.....	33
6. Descripción de los elementos musculares de <i>Scaphonyx sanjuanensis</i> .....	35
6. 1. Musculatura del miembro anterior y cintura escapular.....	35

6. 2. Musculatura del miembro posterior y cintura pélvica.....	37
7. Comparación de las estructuras óseo-musculares de <i>Scaphonyx sanjuanensis</i> con otras especies.....	39
7. 1. Cintura escapular.....	40
7. 2. Miembros delanteros.....	41
7. 3. Cintura pélvica y miembros traseros.....	42
8. Morfología general y adaptaciones de los cavadores.....	45
8. 1. Cavadores con rotación del húmero.....	47
8. 2. Cavadores que raspan el sustrato.....	48
9. Conclusiones.....	50
9. 1. Biomecánica locomotora.....	50
9. 2. Biomecánica de la excavación.....	54

#### **Capítulo 4. Paleopatología**

1. Introducción y antecedentes.....	57
2. Descripción de la displasia coxofemoral.....	58
2. 1. Antecedentes de displasia.....	58
2. 2. Etiología de la displasia coxofemoral.....	59
2. 3. Desarrollo y consecuencias de la displasia coxofemoral.....	60
2. 3. 1. Osteofitos y geodas.....	61
2. 3. 2. Displasia en un animal adulto.....	62
2. 3. 3. Afecciones en la cavidad acetabular.....	63
2. 3. 4. Afecciones en la cabeza y cuello femoral.....	65
3. Metodología.....	66
4. Resultados.....	67
4. 1. Descripción del material.....	67
4. 2. Cavidad acetabular.....	67
4. 3. Fémur.....	69
4. 4. Vértebras dorsales.....	70
4. 5. Sacro.....	71
5. Discusión y conclusiones.....	72

<b>Bibliografía.....</b>	<b>75</b>
--------------------------	-----------

## CAPITULO 1. GENERALIDADES

### 1. Introducción

La Cuenca Ischigualasto- Villa Unión constituye uno de los yacimientos fosilíferos de edad triásica más importantes, ya que aquí se encuentra representada la secuencia del Período Triásico continental casi completa. Dentro de esta cuenca, la Formación Ischigualasto, de donde proceden los restos fósiles estudiados en este trabajo, ha brindado una gran cantidad de especímenes fósiles que permiten documentar los arreglos del ecosistema que allí se desarrolló durante el Triásico Superior Carniano (Casamiquela, 1961; Reig, 1963; Sill, 1967, 1969, 1970, 1971 a y b ; Sereno et al, 1993; Roger et al, 1993; Sereno, 1994; Martínez y Foster, 1996; Alcober y Parrish, 1997). Esta Formación presenta sus mejores exposiciones en la Provincia de San Juan, específicamente en el área denominada Hoyada de Ischigualasto.

Uno de los aspectos más relevantes de la Formación Ischigualasto es sin duda, el hallazgo de dinosaurios terópodos, hecho que representa el registro más antiguo para esta fauna de vertebrados. La importancia principal de estos hallazgos es que, además de ser formas primitivas, se han podido datar los sedimentos en los que se encontraron, obteniéndose así una edad absoluta de 228.3 millones de años para la porción inferior (Rogers *et al.*, 1993).

La Formación Ischigualasto se caracteriza por presentar sedimentos de ambiente aluvial, con desarrollo de extensas planicies de inundación, depositados bajo un régimen climático conocido como megamonzónico, el cual presenta alternancia de estaciones secas y húmedas (Roger *et al*, 1993; Colombi, 2001).

Los componentes faunísticos abarcan terápsidos, abundantes en el la parte inferior y media de la Formación, y arcosaurios, como los rincosaurios, dominando en la parte inferior.

También se presentan anfibios laberintodontes, arcosauriformes de hábitos acuáticos, y una variedad de arcosaurios (Reig, 1959; Alcober y Parrish, 1997). No obstante, han sido los dinosaurios quienes han captado el mayor interés de los paleontólogos.

Con el fin de aumentar el conocimiento del ecosistema triásico anteriormente descrito, en este trabajo se estudiaron algunos aspectos del rincosaurio *Scaphonyx sanjuanensis*.

Los rincosaurios representan un grupo de reptiles, encontrados en los depósitos triásicos de América del Sur (Woodward, 1907; Sill, 1970; Azevedo,1987a); en la India (Chatterjee, 1974); en el continente africano (Dilkes, 1995); en Madagascar (Watson 1912; Langer *et al.* 2000); en Europa (Owen 1842 a; Burckhardt, 1900); y en América del Norte (Hunt & Lucas,

1991a,b). Esta distribución geográfica, sumada a un biocrón acotado, y a una gran variedad de géneros los hace una importante herramienta paleontológica, como fósil guía.

Estos reptiles presentan una construcción osteológica masiva, tanto en su parte craneal como poscraneal. Entre las características del cráneo se cuenta su forma y la particular forma que tienen sus premaxilares en forma de pico (Owen,1859). Su morfología es similar al actual tuatara (*Sphenodon sp.*), razón por la cual en un primer momento se los asignó a la misma agrupación filogenética (Owen,1859). Análisis posteriores determinaron su posición actual, la cual los ubica dentro del taxón que define a los arcosaurios (Benton, 1984a).

Los rincosaurios eran los componentes faunísticos más abundantes en el tercio inferior de la Formación Ischigualasto (Martínez, 1994; Martínez *et al.*, 1995a,b). Su dieta consistía en frutas (Sill, 1971), rizomas (Huene, 1939), u otras estructuras vegetales (Romer, 1960, 1962; Chatterjee, 1974), ocupando el eslabón basal de la cadena trófica.

En este trabajo se infiere la forma de locomoción de los rincosaurios, se evalúa su capacidad como excavador y se determinan y describen patologías que afectaron a un ejemplar de *Scaphonyx*. Por último, con la información obtenida se realizan inferencias ecológicas y de comportamiento.

## **2. Objetivos**

- Biología, que dicta la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, de la Universidad Nacional de San Juan.
- Contribuir al conocimiento de la Cuenca triásica de Ischigualasto-Villa Unión, la que se destaca por su secuencia estratigráfica anormalmente continua, así como por su riqueza y diversidad paleofaunística.
- Contribuir al conocimiento general del modo de vida de los rincosaurios.
- Contribuir al conocimiento del ecosistema triásico de la Cuenca, en lo que a los aspectos sanitarios de los animales se refiere.

## **3. Sitio de procedencia del material**

### **3. 1. Ubicación geográfica**

El material de estudio que se utilizó para este trabajo corresponde a especímenes de *Scaphonyx sanjuanensis* colectados en la Formación Ischigualasto, dentro del Parque Provincial Ischigualasto. Este Parque natural está ubicado en el Departamento de Valle Fértil, al noreste de la Provincia de San Juan, en el límite entre las Provincias de San Juan y La Rioja

### **3. 2. Características geológicas**

La Formación Ischigualasto corresponde a la edad Carniana, datada en sus niveles basales en 228,3 millones de años (Rogers *et al.*, 1993).

La mencionada formación aflora en el Parque Provincial Ischigualasto, desde el Cerro Bola, al Norte, hasta el Norte del Cerro Morado. Ésta corresponde a una faja que presenta orientación Norte-Noroeste a Sur-Sureste, con ancho variable, dependiendo de las estructuras que afloran. El área de mejor exposición se presenta en la zona llamada “Valle de la Luna”, la cual corresponde a los afloramientos más australes de la Formación.

Es importante destacar que la cuenca presenta su secuencia estratigráfica de manera ininterrumpida, desde el Triásico Superior al Inferior, y que por las condiciones geológicas y climáticas actuales es posible observar los depósitos de la misma en forma clara, y sin mayores dificultades.

Los sedimentos corresponden a un ambiente aluvial, con desarrollo de extensas planicies de inundación, caracterizado por un clima de tipo monzónico, con alternancia de épocas de lluvia y sequías estacionales (Colombi, 2001).

En los depósitos de las planicies de inundación se han preservado la mayoría de los fósiles de esta formación (Roger *et al.*, 1993).

En algunas zonas, formadas durante las primeras etapas de la sedimentación de los depósitos que conforman la Formación Ischigualasto, se presentaban pantanos temporarios originados por los desbordes de los cursos fluviales que recorrían la zona en esa época (Martínez, 1994).

La red principal de drenaje fluvial estaba conformada por una red de cursos que se ubicaban en el área actualmente conocida como “El Salto”. Esta red de canales entrelazados provenían del Oeste-Sudoeste, y se dirigían con dirección Este-Noreste, manteniéndose estable durante toda la sedimentación de la Formación (Martínez, 1994).

La base de la Formación Ischigualasto, llamada “Conglomerado de la Peña”, se presenta homogéneo, en cuanto a composición, estructura y paleocorrientes se refiere, características que se presentan asociadas a una bajada aluvial originada por reactivaciones de una falla geológica ubicada en Valle Fértil. (Martínez, 1994).

### **3. 3. Características paleontológicas**

Una de las características más relevantes de la Formación Ischigualasto, es el hallazgo de numerosos esqueletos completos o parciales, en la mayoría de los casos articulados, lo cual indicaría que los restos son encontrados *in situ*, ya que cuando han sufrido algún tipo de transporte no se encuentran en esas condiciones.

Por lo general, los restos se encuentran asociados a areniscas finas limolíticas y micáceas, pertenecientes a canales abandonados y depósitos de *crevasse* (Martínez, 1994).

Otra característica importante de la mayoría de los fósiles provenientes de la Formación, es la ausencia de marcas producidas por largos períodos de exposición a los agentes climáticos en su etapa pre-enterramiento. Esta característica, sumada al grado de articulación indicarían un rápido enterramiento, proceso que no habría dejado tiempo a la intemperización, ni a los carroñeros para desatar los procesos típicos de aquellas circunstancias (Martínez, 1994).

Cabe destacar que la importancia fundamental de esta Formación radica, no sólo en su riqueza faunística, en cantidad y diversidad, sino también en que sus sedimentitas abarcan un período que no existe en otro lugar del mundo con contenido fosilífero. Para aumentar más aún su importancia, se agrega el hecho de que en dicho período depositacional aparecen los primeros dinosaurios, representando una minúscula parte de la fauna del lugar, y subordinados a otros tipos de reptiles.

#### **3. 3. 1. Tipos de preservación**

Son cuatro tipos de preservación los que se encuentran, uno de ellos es aquel que presenta una costra hematítica, éste está caracterizado por una costra gruesa, rojiza, de elevada dureza. Con este tipo de preservación no es posible observar detalles en los restos, pudiéndose apreciar sólo las formas y volúmenes externos más groseros del material.

Otro tipo de preservación es la que presenta un color negro, con variaciones a rojizo o marrón, esta preservación no es muy común, pero es la mejor, ya que el hueso original ha sido reemplazado molécula a molécula, y el material fosilizado ha conservado todos los detalles morfológicos externos y la textura interna del hueso. Otra ventaja que presenta este tipo de preservación es que la ganga se desprende del fósil con gran facilidad, lo cual hace al trabajo de laboratorio más sencillo.

El tercer tipo de preservación es aquella que presentan los restos de color morado, coloración que se da en las zonas que se presentan expuestas en el momento del hallazgo. Esta es la más

común, y en los huesos que la presentan puede apreciarse bastante bien la textura del hueso, sobre todo en las zona en las que actuó la meteorización. En las partes del fósil que no han sido expuestas a la intemperie, la limpieza del mismo se vuelve más complicada, por lo tanto el material no se considera excelente, como el anterior.

El último tipo de preservación que se encuentra en la zona, es aquel que se relaciona con fósiles asociados a paleosuelos. Éstos son fragmentos sueltos que están incrustados en concreciones calcáreas, que destruyen el hueso, dejándolo inutilizable para la mayoría de los trabajos paleontológicos.

El ejemplar PVSJ 679 utilizado en este trabajo, presenta la preservación de color negra, por lo cual, que es el que más información ha brindado. Este resto fósil proviene del tercio inferior de la Formación Ischigualasto, del área conocida como “Zona de *Ischisaurus*”.

### **3. 3. 2. Componentes Paleofaunísticos**

La fauna del Triásico Inferior y Medio, en general, está caracterizada por la presencia de terápsidos, mientras que en el Triásico Superior, representado por la Formación Ischigualasto, los terápsidos están representados de manera menos numerosa.

En el primer tercio de la Formación Ischigualasto, el rincosaurio *Scaphonyx sanjuanensis* es el herbívoro más abundante, el cual constituye el eslabón basal de la cadena alimentaria. En cuanto a los terápsidos presentes en esta porción de la Formación, se han registrado los hallazgos de formas carnívoras y herbívoras de cinodontes (Cabrera, 1942; Martínez y Foster, 1996) y un dicinodonte que representa el herbívoro de mayor tamaño. También se han citado anfibios laberintodontes; arcosauriformes de hábitos acuáticos; y una variedad de arcosaurios (Reig, 1959; Alcober y Parrish, 1997), como aetosaurios, y crurotársidos, entre otros. Corresponden también a esta porción del Triásico, los hallazgos de *Herrerasaurus ischigualastensis* y *Eoraptor lunensis*, los cuales son considerados los miembros más antiguos dentro de Dinosauria.

En la base de la Formación Ischigualasto se destaca la mayor diversidad de animales carnívoros, entre los de menor porte se citan a los cinodontes chiniquodóntidos y al dinosaurio *Eoraptor lunensis*. Entre los linajes de mayor tamaño se encuentran los cocodrilomorfos *Saurosuchus galilei* y *Sillosuchus longiservix*, acompañados por los dinosaurios basales *Herrerasaurus ischigualastensis* y *Frenguellisaurus ischigualastensis*.

En resumen, la fauna fósil de la Formación consta de anfibios, como *Promastodonsaurus bellamni* Bonaparte, y *Pelorocephalus ischigualastensis* Bonaparte.



Entre los arcosaurios pueden nombrarse: *Proterochampsia barrionuevoi* Reig; *Cahanaresuchus sp nov* Sill et al; *Aetosauroides scagliai* Casamiquela; *Saurosuchus galilei* Reig; *Sillosuchus longiservix* Alcober y Parrish; *Trialestes romerei* Bonaparte; *Venaticosuchus rusconii* Bonaparte; *Herrerasaurus ischigualastensis* Reig; *Ischisaurus cattoi* Reig; *Frenguelisaurus ischigualastensis* Novas; *Eoraptor lunensis* Sereno et al; y *Pisanosaurus mertii* Casamiquela

Las especies de cinodontes halladas en esta Formación son: *Ischignatus sudamericanus* Bonaparte; *Exaeretodon frenguelli* Cabrera; *Chiniquodon sp* Huene; *Probelesodon sanjuanensis* Martínez y Forster; y *Ecteninion lunensis* Martínez et al.

Los dicinodontes están representados por la especie *Ischigualastia jenseni* Cox.

### 3. 3. 3. Componentes Paleobotánicos

Numerosos autores han estudiado la paleoflora de la Formación Ischigualasto, entre ellos pueden citarse a Frengüelli (1948, 1950); Groeber y Stipanovic (1953); Archangelsky y Brett (1960), Archangelsky (1963) y Bonetti (1966).

Entre los componentes paleobotánicos más representativos, se encuentran los llamados *Dicroidium*, género de vegetales fósiles que presenta una amplia variedad de formas en sus hojas, y que se cita como indicador de bordes de lagos o zonas de inundación. Las especies citadas para la Formación Ischigualasto son: *D. odontopteroides* (Morr.) Goth.; *D. coriaceum* (Johns.) Townr.; *D. heteromerum* (Freng.) Stip.; y *D. zuberi* (Szajn.) Archan.

Otros componentes importantes de la taoflora, son los *Neocalamites carrerei* (Zeill.) Halle, formas arborescentes, con tallos lisos, o poco carenados, y hojas largas y angostas.

Los *Equisetites*, también abundantes, presentan las características de la “cola de caballo” actual. Estas plantas eran poco ramificadas, con hojas fusionadas en una vaina basal, la cual suele dejar libre la parte distal, formándose así agudas proyecciones.

También se han encontrado plantas del género *Glossopteris*, las cuales presentan grandes hojas lanceoladas, con venación anastomosada formando un retículo.

Otro importante componente paleobotánico son los restos fósiles de grandes troncos de árboles fosilizados, llamados *Rhexoxylon*. Se han citado las especies *R. sp*; y *R. piatnistkyi* (Arch. et Brett), ambos de gran tamaño y en los que puede verse la distribución de los vasos del xilema.

Para completar la descripción paleoflorística cabe mencionar las especies: *Cladophlebis kurtzi* (Frengüelli); especies del género *Xylopteris*, *X. argentina* (Johnst.) Freng; *X. elongata* (Carr.)

Freng.; *X. densifolia* (Du Toit) Freng.; *Podozamites elongatus* Frengüelli; *Phyllotecca* sp.; *Araucarites* sp.; *Yabeiella* sp.; y *Pterophyllum* sp.

## **4. Materiales**

### **4. 1. Material fósil**

El material estudiado pertenece a la Colección del Instituto y Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan, y está representado por rincosaurios del género *Scaphonyx sanjuanensis* procedentes de la Formación Ischigualasto.

Estos fósiles presentan un estado conservacional excelente, sin observarse rasgos de deformación en la mayoría del material recolectado.

El material consistió en piezas aisladas, otras asociadas, y en algunos casos articuladas. Además, se contó con una serie de elementos que se han preservado articulados en la totalidad del esqueleto, los cuales permitieron la observación de las articulaciones entre los elementos óseos.

- PVSJ 679. La mayor cantidad de información procedió de este ejemplar, proveniente de la zona denominada “zona de *Ischisaurus*”. Este se eligió por su excelente estado conservacional, y sobre él se realizaron la mayoría de las observaciones. Los elementos óseos antes mencionados pertenecen a un ejemplar adulto, preservado de forma asociada. Los elementos óseos que lo conforman son: cintura escapular; ambos húmeros; radio izquierdo; la mayoría de los elementos vertebrales; la cintura pélvica; fémur izquierdo y derecho; tibia; fíbula; elementos tarsales y falanges de los pies, del lado izquierdo. Sobre este ejemplar se realizó el estudio osteopatológico.
- PVSJ 574. Ejemplar subadulto, con buena preservación, del tipo con costra hematítica. Consiste en húmero; radio y ulna derechos articulados; y elementos carpales asociados. Fémur; derecho; tibia y fíbula del mismo lado; tarsales; falanges y unguales articulados. Elementos vertebrales.
- PVSJ 95. Ejemplar subadulto, con costra hematítica, y algo de deformación por aplastamiento. Compuesto por húmero derecho, parte de la escápula; coracoides; elementos tarsales y falanges del mismo lado.

- PVSJ 374. Ejemplar juvenil, con costra carbonática. Consiste en una secuencia vertebral de 12 vértebras dorsales; ambos ileones; ambos pubis; partes de costillas; fémur, tibia, fibula, radio y cabeza ulnar izquierdos.
- PVSJ 46. Ejemplar juvenil, conformado por fragmentos de cráneo; vértebras dorsales; íleon; fragmentos de pubis derecho; ulna derecha y falanges.
- PVSJ 59. Ejemplar juvenil consistente en vértebras; porción de íleon con cavidad acetabular; radio y ulna derechos y falanges.
- PVSJ 88. Ejemplar subadulto, con costra carbonática. Consiste en vértebras; coracoides derecho; ambos húmeros; fragmentos de radio y ulna; ambos ileones y tibia derecha.
- PVSJ 580. Húmero izquierdo de un adulto con costra hematítica.
- PVSJ 596. Húmero derecho de un ejemplar subadulto, con costra carbonática
- PVSJ 361. Húmero derecho de un ejemplar juvenil con costra carbonática, de excelente preservación.
- PVSJ 575. Húmero izquierdo de un ejemplar juvenil, de buena preservación.
- PVSJ 359b. Escápula y coracoides derechos de un adulto con costra hematítica.
- PVSJ 597. Ejemplar adulto con costra carbonática, consistente en fémur izquierdo.
- PVSJ 578. Ejemplar juvenil con costra carbonática, consistente en húmero izquierdo.
- PVSJ 65a. Ejemplar juvenil articulado por completo. Consistente de cráneo; mandíbulas; ambas escápulas; primera mitad de la secuencia vertebral dorsal y costillas.
- PVSJ 65b. Ejemplar juvenil que presenta húmero derecho; carpos y falanges.
- PVSJ 600. Ejemplar juvenil, con excelente preservación. Presenta porción de cráneo; un cuerpo vertebral; escápula derecha; fémur derecho y radio del mismo lado.
- PVSJ 584. Ejemplar subadulto, de regular preservación, con costra hematítica. Consiste en fragmentos de vértebras, húmero derecho y fragmentos de pubis.
- PVSJ 102. Adulto, con buena preservación. Presenta escápula, coracoides y húmero.
- PVSJ 680. Ejemplar adulto, de buena preservación, que presenta cráneo, y poscráneo articulado, a excepción de los elementos autopodiales.

#### **4. 2. Material de laboratorio**

El estudio sobre biomecánica de este género se realizó en base a las estructuras óseas mencionadas con anterioridad y con réplicas de huesos originales realizadas en resina y poliuretano expandido.

Para simular la tensión y el movimiento muscular se usaron bandas elásticas, y para generar el movimiento que permitían las articulaciones entre los elementos óseos, se hizo uso de bisagras en las zonas donde éstos articulan entre sí.

Las replicas se realizaron en base al ejemplar PVSJ 679 principalmente. Los elementos óseos copiados fueron: la cintura escapular; ambos húmeros; radio izquierdo; los elementos vertebrales; la cintura pélvica; fémur izquierdo y derecho; tibia; y fíbula.

Para el procesamiento del material presentado en forma de gráficos y fotografías, se utilizaron los programas Adobe Photoshop y Corel draw 10.

## **CAPITULO 2. LOS RINCOSAURIOS. GENERALIDADES**

### **1. Ubicación filogenética**

Owen (1842b), describe por primera vez un reptil que denomina “rincosaurio”, debido a sus premaxilares verticalizados en forma de pico. Paul Gervais (1869), zoólogo francés, fue el primero en reconocer a los rincosaurios como un grupo diferenciado dentro de los reptiles, proponiendo a estos como la familia “Rinchosaures”. Posteriormente Cope (1870), latiniza este nombre como “Rhynchosauridae”, y finalmente Osborn (1903), propone que todos los rincosaurios encontrados forman parte de Rhynchosauria, incluyéndolos dentro del grupo de los reptiles diápsidos.

Owen (1859) observa la particular semejanza que existe entre los rincosaurios y los actuales tuataras, haciendo especial énfasis en la forma y posición de sus premaxilares. Estas semejanzas, entre otras, fueron muy debatidas hacia el final del siglo XIX por diferentes autores como Huxley (1887), Gunter (1867), Huene (1939), Romer (1956) y Osborn (1903) entre otros.

Finalmente, Benton (1984a), proporciona una serie de argumentos a favor de la inclusión de estos reptiles entre los arcosauromorfos, posición que se basa en el arreglo de sus elementos tarsales, y que se mantiene en la actualidad. Se descarta así la asociación taxonómica entre los rincosaurios y el tuatara , y en consecuencia, se excluye a los rincosaurios de los lepidosauriomorfos.

A partir de la segunda mitad del siglo XX empiezan a generarse trabajos descriptivos, filogenéticos, y otros referidos a la importancia estratigráfica de varias especies de rincosaurios, como los de Hughes (1968), Sill (1969,1970,1971b), Chatterjee (1974), Carroll (1976), Azevedo (1987a,b), Dilkes (1995,1998), Shultz (1990a,b; 1995), Benton (1983 a,b; 1984a;1990), Wilkinson & Benton (1995), Langer *et al* (2000) y Spencer (2002).

## **2. Descripción morfológica general**

Los rincosaurios presentan una construcción osteológica masiva tanto en su parte craneal como poscraneal.

Entre las características morfológicas de los rincosaurios, se observa una en particular, la cual fue objeto de discusiones de origen filogenético. Dicho carácter es la forma triangular de su cráneo y la particular forma que tienen sus premaxilares en forma de pico.

Esta forma triangular del cráneo resulta, en los ejemplares adultos, en una relación largo ancho de 1:1.2 a 1:1.6, siendo más ancho que largo (Sill, 1970).

Los premaxilares generan un contorno triangular de las narinas externas, y las órbitas se presentan en posición dorsal, limitadas anteriormente por prefrontales con bordes rugosos.

En vista palatal puede verse un par de placas dentarias triangulares, estriadas en su línea media. Estas hileras de dientes se ubican en placas dentarias, presentándose la parte posterior de las mismas alojadas en una cavidad generada en el yugal. Las anteriormente mencionadas hileras de dientes sirven de características taxonómicas, citándose un número de dos para el género sanjuanino (Sill, 1970).

La descripción original realizada por Sill (1970), se hace casi exclusivamente en base al cráneo, proponiendo al género sanjuanino como una forma avanzada según la morfología dentaria de esta especie. En esta descripción, también se menciona la verticalidad de las paredes laterales del cráneo, y se hace una correlación en base a similitudes con *Sphenodon*, proponiéndolo como el miembro actual del grupo.

La mandíbula es corta y alta, con la sínfisis compuesta por los espleniales (Sill, 1970).

Respecto a la porción poscraneana, la descripción antes citada sólo menciona la construcción primitiva con miembros posteriores de mayor tamaño que los anteriores y ubicados de manera perpendicular al eje del cuerpo

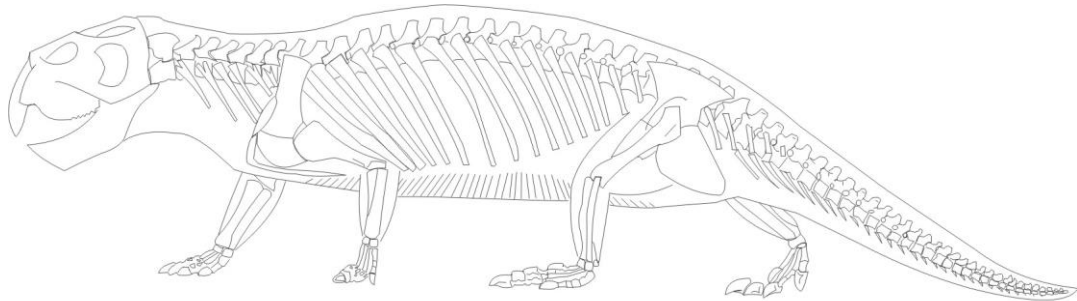
Los componentes óseos de los miembros anteriores y posteriores de los rincosaurios en general, son muy robustos y columnares. En particular, es interesante la rotación que presenta el húmero a lo largo de su eje longitudinal, pues da una idea de la posición que adoptaban los rincosaurios para la locomoción.

Las manos poseen cinco dedos, siendo los dos primeros los más gruesos, más largo el tercero y el quinto más corto (Sill, 1970). Las falanges unguales son notablemente altas (Benton, 1983a), presentando un gran desarrollo, producto de una especialización particular en los dos primeros dedos, también se observa un mayor grado de avance en los tarsos, respecto de los otros miembros del grupo (Sill, 1970). Si bien las manos de los rincosaurios no son muy conocidas, Huene (1942) encontró en un ejemplar de *Scaphonyx* cuatro pequeños cuerpos óseos que asignó como elementos carpales de dicha especie, y determinó su fórmula falangea en (2:3:4:5:4).

El calcáneo y astrágalo articulan con la fíbula, siendo esta articulación del tipo de los proterosquios primitivos (Brinkman, 1981), razón por la cual se los incluye entre los reptiles arcosauromorfos. Los pies de los rincosaurios presentan tres tarsales proximales, cuatro tarsales distales y cinco dígitos (Huene, 1942). Los dígitos I y II se caracterizan por las falanges unguales grandes, altas y comprimidas en forma de cuchillo. El resto de los dígitos son de construcción liviana, siendo el III el más largo (Sill, 1970).

La cola de los rincosaurios es gruesa y larga para algunas especies como *Noteosuchus* (Carroll, 1976), presentándose corta para las formas más tardías (Huene, 1939, 1942; Benton

1983, 1990). Sin embargo, esta condición puede ser exclusivamente preservacional, pues los últimos hallazgos en Madagascar e Ischigualasto muestran que las colas podrían haber sido largas (Wathley y Martínez, com. pers.).



Esqueleto de *Hiperodapedon gordini*, tomado de BENTON (1983).

### **3. Rol paleoecológico**

Como ya se mencionó, los rincosaurios son el constituyente más numeroso de la fauna de vertebrados que se desarrolló en la primera mitad de la historia depositacional de la Formación Ischigualasto (Martínez, 1994; Martínez *et al.*, 1995a,b). Es importante su condición de herbívoros dominantes, ya que los posiciona como el eslabón más importante en la cadena trófica, que vincula la base de la cadena con los grandes carnívoros.

Los rincosaurios experimentaron una rápida diversificación durante el Triásico Medio, y durante el Carniano constituyeron uno de los eslabones tróficos más importantes, pues fue cuando se establecieron como los herbívoros que dominaron en la mayoría de las paleocomunidades en las que estuvieron presentes (Martínez, 1994; Martínez *et al.*, 1995a,b; Langer, *et al.*, 2000).

El papel ecológico de los rincosaurios está visto como el rol típico de vertebrados herbívoros, los cuales podrían haberse alimentado de rizomas (Huene, 1939), semillas de cícadas (Romer, 1960, 1962) o frutos (Sill, 1971). Sin embargo, algunos autores especulan con una posible dieta malacófaga (Chatterjee, 1974), e inclusive con formas carnívoras e insectívoras (Lydekker, 1885).

Azevedo (1987) propone que los rincosaurios podrían haber mascado los vegetales, para extraer algún tipo de jugo, o para la maceración de brotes carnosos. En el mismo trabajo, este autor afirma que la composición florística debería haber sido lo suficientemente abundante como para mantener esta fauna de herbívoros. Por otro lado, analiza la dentición de tres especies diferentes de rincosaurios, *Scaphonyx sulcognathus*, *S. fischeri* y *S. sanjuanensis*, y

basándose en las diferencias existentes entre ellas, sugiere la ocupación de nichos ecológicos diferentes para cada una. Este estudio constituye uno de los ejemplos en los que, basándose en caracteres óseos se reconstruye, al menos en parte, el papel paleoecológico de un animal.

Entre algunos de los aspectos ecológicos importantes de una especie, puede citarse su comportamiento, como los mecanismos utilizados por las presas para escapar de sus predadores, los cuales van desde los más sencillos hasta los más complicados y sutiles. Pianka (1982), cita como ejemplos etológicos a la mayoría de los lagartos, los cuales excavan túneles, y forman un sistema de galerías que les permiten huir y esconderse de sus predadores.

La contraparte paleontológica de la cita anteriormente mencionada es la que sugiere hábitos subterráneos para los rincosaurios (Heredia *et al*, 2002), trabajo en el cual se propone tal comportamiento en base al hallazgo de un conjunto de rincosaurios juveniles en una cueva.

Dicho hallazgo consiste en tres esqueletos del mismo tamaño, alineados en el mismo sentido, y cortando la estratificación. En estos esqueletos se han observado el desplazamiento de algunos huesos, sin apreciarse señales de intemperización, por lo tanto se propone que pequeños animales necrófagos estaban actuando sobre los rincosaurios, en un ambiente protegido de las condiciones atmosféricas. Sumada a las características ya mencionadas, se agrega el hecho de que no se observaron mecanismos tractivos de enterramiento, y siendo los tres esqueletos del mismo tamaño, es que se sugiere que ésta fue la muerte de un grupo de individuos juveniles, pertenecientes a la misma camada que se encontraba en ese momento dentro de una cueva.

El mencionado trabajo representa la primer evidencia real de mortalidad masiva en la Formación Ischigualasto, y sugiere para estos reptiles comportamientos gregarios.

Con el fin de conocer más profundamente algunos de los aspectos ecológicos de los rincosaurios, y con ello las condiciones reinantes durante el Triásico en el suroeste de Gondwana, es que en este trabajo se llevaron a cabo estudios biomecánicos, para dilucidar el modo de locomoción de estos reptiles, y evaluar la capacidad que podrían haber tenido para excavar sus propios refugios.

## **CAPITULO 3. ASPECTOS BIOMECÁNICOS**

### **1. Introducción**



Mediante la utilización de los datos que surgen de los rasgos óseos, y siguiendo uno de los principios básicos de la biología, el cual relaciona la forma de las estructuras biológicas con una función específica para cada diseño, pueden llegar a determinarse algunos hábitos del modo de vida de los animales (Kardong, 1998).

La biomecánica se basa en los principios fundamentales de la física para dilucidar problemas biológicos, la “base de datos físicos-biológicos” del presente estudio está en los fósiles, aquí a partir de datos puntuales, como longitudes del estilopodio, diámetro de un zeugopodio, o marcas de inserciones musculares, se pueden llegar a conocer determinados movimientos de dichos miembros, y con estos a su vez, proponer tipos de locomoción para cada uno de ellos.

Una clara visión de lo anteriormente expuesto está en los cavadores actuales, como topos, xenartros, y el género local *Ctenomys* por ejemplo. Estos son los “ingenieros” de los hábitats que ocupan, de esta manera influyen indefectiblemente en el funcionamiento del ecosistema en general, removiendo suelo, generando estrategias de huida o protección, movilizandobancos de semillas enterradas, e incluso modificando cursos de agua (Pianka, 1982). Es por ello que sin lugar a dudas, el conocer las formas de locomoción de los animales extintos, podría sacar a la luz rasgos importantes del ecosistema que se desarrolló durante la época en que vivieron.

Con el conocimiento de los aspectos geológicos, sumados a los tipos de locomoción de los animales, se puede llegar a un mejor entendimiento de su entorno y de sus interrelaciones con otras especies, y con su medio; por ejemplo, la forma de alimentación, estrategias de huida, o relaciones predador presa. En las interacciones predador presa, la selección natural actúa sobre la población de presas favoreciendo la adquisición de adaptaciones que les permitan evitar ser capturados y comidos. Esta fuerza selectiva se ve contrapuesta con la que actúa favoreciendo a los predadores, haciéndolos más rápidos y ágiles al momento de buscar y atrapar una presa; con todo esto queda claro que la interacción en cuestión no es estática, y que a medida que las adaptaciones de un grupo cambian, las del otro se ven obligadamente a hacerlo en forma opuesta (Pianka, 1982). Un claro ejemplo de esta evolución conjunta de patrones podría ser el hecho de que la presencia y extinción local de los rincosaurios coincide con la del dinosaurio basal *Herrerasaurus*, uno de los predadores que convivieron con los mencionados reptiles (Martínez, com pers.). Es por esto que, conociendo los hábitos y posibilidades atléticas de los rincosaurios, se puede especular sobre el modo de vida de sus predadores.

En este trabajo en particular, utilizando como base los datos que puede aportar la biomecánica a cerca de las posibilidades óseas para excavar, y mediante la comparación con estructuras

óseas actuales, es que luego se especuló sobre el uso de excavaciones como escondite o como una forma de proteger las crías de los predadores. Con todos estos datos se proponen algunos aspectos del modo de vida que estos reptiles llevaban a cabo.

## **2. Antecedentes generales**

En lo que respecta a trabajos sobre biomecánica en paleontología, son destacables los aportes que se han realizado para mamíferos extintos como los de Fariña (1995, 1998), Monteiro y Abe (1999), Bargo *et al.* (2000), y Vizcaíno *et al.* (2003), y entre otros.

Entre los estudios realizados con grandes tetrápodos extintos Fariña *et al.* (1997), publican un Indicador de Capacidad Atlético, donde se expresa tal índice como una función de las dimensiones óseas de los miembros.

Más reciente es el trabajo de Vizcaíno (2003), donde se hacen estudios morfofuncionales y biomecánicos en restos óseos de *Eustatus seguini*, con el objeto de inferir las adaptaciones locomotoras, así como generar índices para analizar las proporciones de los miembros y sus correlaciones con hábitos cavadores, en especies actuales. Para ello se basa en la arquitectura general y las dimensiones de los miembros; en este estudio el autor llega a dilucidar hábitos más o menos especializados en actividades fosoriales para las diferentes especies con las que trabajó.

En la misma línea de trabajo, Monteiro & Abe (1999) evalúan los cambios morfogénicos de la escápula de xenartros, apuntando a diferenciar la causa de estos cambios hacia una vía funcional o hacia una filogenética, y llegando a la conclusión de que dichas modificaciones son el resultado de una compleja mezcla de procesos evolutivos, los cuales actúan en la diferenciación de la forma de la escápula.

Atendiendo a otro grupo de animales, pero también en pos de describir los movimientos que estos desarrollaban, Jenkins (1971) analiza y describe los caracteres poscranianos de cinodontes, y sugiere que estos animales no extendían y flexionaban sus miembros tal como lo hacen los mamíferos. Propone para este grupo de animales ondulaciones laterales del cuerpo, tales como que ejecutan los reptiles, dichas ondulaciones podrían haber estado facilitadas por un sistema muscular iliocostal extendido insertos en las láminas costales. Finalmente, propone un andar transicional, con caracteres mamalianos y reptilianos al mismo tiempo.

Por otro lado, hay estudios dirigidos particularmente a la locomoción de lagartos como el de Farley y Ko (1997), y un importante número de trabajos referidos a humanos y vertebrados en

general, entre los que se encuentran los de Alexander (1983, 1985, 1989), Casinos *et al.* (1993), Kardong (1998), Hof (2001), y Galis (2001).

### **3. Antecedentes biomecánicos para los rincosaurios**

En lo que se refiere a la biomecánica aplicada a los rincosaurios, cabe mencionar el trabajo realizado por Chatterjee (1974), en el cual propone para *Paradapedon* un modo de vida no acuático, y basándose en caracteres craneales, especula sobre posibles hábitos cavadores para esta especie, asignándoles una dieta de rizomas, especialmente de equisetites, y corteza de cícadas y ginkgos.

Por otro lado, Benton (1983 a) propone para *Hyperodapedon* hábitos subcursoriales, y plantea la imposibilidad de dicha especie para levantarse sobre sus miembros posteriores y cola, ya sea para cavar o alimentarse; agregando además que los miembros anteriores y las manos no parecen haber estado adaptadas para la manipulación de alimentos. En este estudio se destaca también la descripción que hace Benton para *Hyperodapedon*; donde observan caracteres tales como miembros posteriores robustos, y “garras” similares a las de los mamíferos cavadores modernos, por ello se propone para estos rincosaurios un tipo de hábito fosorial.

Los miembros posteriores de *Hyperodapedon*, estaban adaptados para una marcha semierecta, con una pequeña rotación del fémur. Mientras que los miembros anteriores podrían haber tenido una posición semitendida, y una importante rotación en el húmero, rasgos importantes para dilucidar los movimientos relacionados con la locomoción.

### **4. Metodología**

En una primera etapa, se realizó el reconocimiento y evaluación de los ejemplares de rincosaurios pertenecientes a la Colección del Museo de Ciencias Naturales, de la Universidad Nacional de San Juan. Esta tarea se llevó a cabo con el fin de seleccionar los ejemplares más completos y con menor deformación debida a factores tafonómicos. Una vez escogidos los ejemplares, se procedió a hacer su limpieza con lupa y un martillo neumático del tipo utilizado para la limpieza de restos fósiles.

En una segunda etapa, se realizaron las copias necesarias para montar luego un esqueleto, estas copias se hicieron en poliuretano expandido, tallando en este material las dimensiones reales de un ejemplar adulto. Una vez obtenida la forma definitiva de cada elemento, se cubrió

cada una con varias capas de cartapesta, con el fin de darles cuerpo y solidez para el trabajo de montaje posterior.

El montaje de las copias obtenidas se realizó con vistas a observar: los movimientos de las articulaciones y el trabajo de los músculos de cada pieza ósea. Para evaluar lo anteriormente descrito se recurrió al uso de bisagras y bandas elásticas, simulando así las articulaciones y los músculos respectivamente.

Cabe mencionar, que la ubicación de los elementos musculares en el montaje en cuestión, está basada en la identificación de zonas rugosas o estriadas que han sido identificadas en los elementos óseos de los restos fósiles de la Colección de Vertebrados del Instituto y Museo de Ciencia Naturales de la U. N. S. J. Dichas estriaciones y rugosidades representan inserciones musculares.

La ubicación de los grupos musculares, también se basó en la descripción de rincosaurios desarrollada por Sill (1970), Chatterjee (1974) y Benton (1983), para *Scaphonyx sanjuanensis*, *Paradapedon huxleyi* e *Hyperodapedon gordonii* respectivamente.

Se revisaron las descripciones de estructuras musculares de especies de reptiles actuales, como las desarrolladas por Romer (1971), haciendo énfasis en animales con algún tipo de actividad fosorial.

También se hicieron comparaciones con otros grupos de similar porte estructural y valor ecológico como los cinodontes descritos por Jenkins (1971).

Una vez realizado el montaje, y aplicado las bandas elásticas y las bisagras, se procedió a comparar las estructuras fósiles con descripciones de los aparatos musculares de esqueletos actuales.

Con el fin de complementar la información obtenida de esta comparación, se realizó una tercera observación en la cual se incluyeron los restos fósiles del rincosaurio *Hyperodapedon*, especie de la cual ya se reconocen sus elementos musculares (Benton 1983).

A partir del montaje se analizaron capacidades y grados de movimientos articulares y musculares que permitieran conocer los caracteres atléticos de la especie en cuestión.

## **5. Resultados y discusión: Descripción osteológica de los miembros de *Scaphonyx sanjuanensis***

## **5. 1. Miembros delanteros**

Tanto los componentes óseos de los miembros anteriores, como los posteriores, son muy robustos y con marcas pronunciadas en las zonas de inserción de los músculos.

El húmero es un hueso corto y masivo, con forma general similar a la de un “8”, la diáfisis es subcilíndrica mientras que los extremos están achatados, siendo de menor tamaño el extremo distal. ( Figura N°1).

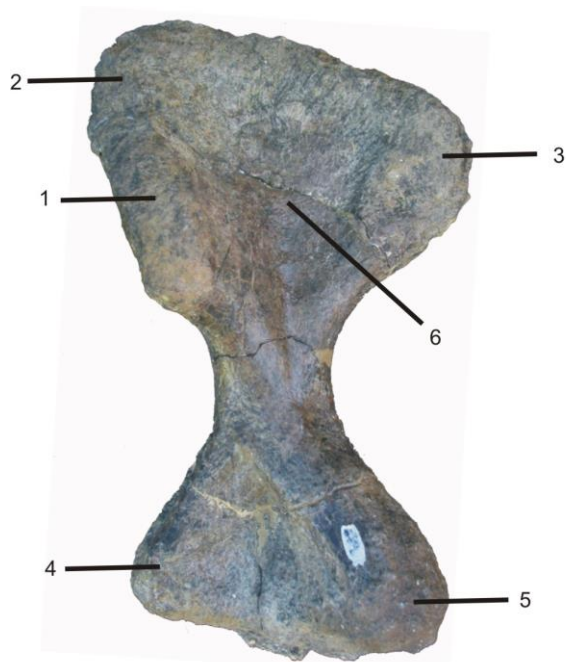


Fig 1: Vista dorsal del húmero de *S. sanjuanensis* .

- Referencias: 1. Cresta deltopectoral  
 2. Tuberosidad mayor  
 3. Tuberosidad menor  
 4. Ectepicóndilo  
 5. Entepicóndilo  
 6. Fosa intertuberosa

En particular, es interesante la rotación que presenta el húmero, pues da una idea de la posición que adoptaban los rincosaurios para la locomoción. El extremo distal y el proximal se encuentran en diferentes planos, con una angulación de  $45^\circ$  entre ellos.

Sobre la parte proximal del hueso, en su borde anteroventral, se observa una prominente cresta deltopectoral, inmediatamente por debajo de la tuberosidad mayor, el borde anterior del extremo proximal está flanqueado por la tuberosidad menor.

Entre las tuberosidades mencionadas hay una marcada depresión de forma triangular con su vértice orientado hacia el extremo distal.

El extremo distal es más ancho que el proximal, y presenta en la superficie ventral, una depresión de forma triangular, a los lados de la cual se encuentran el ectepicóndilo y el entepicóndilo, sobre los bordes anterior y posterior respectivamente. Estos no presentan forámenes para vasos o nervios.

Entre los epicóndilos, se encuentra la tróclea, o cóndilo ulnar, sobre el cual yace la ulna, y el capitellum, o cóndilo radial, que es el área del húmero donde el radio se mueve libremente.

El radio es un elemento columnar, con el extremo proximal más ensanchado que el distal.

La porción proximal presenta una sección triangular, con el vértice hacia anterior

La diáfisis de este hueso está comprimida anteroposteriormente, suavemente curvada en su margen lateral, y presenta una cresta que acompaña el recorrido de la ulna.

Como en todos los elementos óseos de los miembros de *S. sanjuanensis*, los extremos presentan un anclaje del elemento cartilaginoso muy desarrollado.

La porción distal del radio es de sección trapezoidal, y si bien está más ensanchado que la diáfisis, este ensanchamiento es muy suave. La superficie de este hueso presenta marcadas estriaciones, lo que sugiere el contacto de esta con las aponeurosis musculares. El radio es, en comparación al húmero, un 25% más corto, lo que indica que el zeugopodio de estos reptiles era significativamente mas corto que el estilopodio. (Figura N°2)



Fig 2:Vista anterolateral del radio de *S. sanjuanensis* .

L

La ulna es un hueso cilíndrico, con ambos extremos ensanchados de similar forma. En la porción proximal la sección es más rectangular que en su opuesta, la cual se presenta redondeada.



Las articulaciones con el radio se dan en dos puntos: el proximal donde hay una suave, pero marcada curvatura para el contacto ulno-radial, y la distal, donde presenta una pequeña proyección para el contacto.

La ulna es más corta que el radio y no presenta un olécranon desarrollado.

Los elementos carpales de *Scaphonyx sanjuanensis*, no presentan mayores particularidades que los diferencien de las del resto de las especies de rincosaurios. El radial, tiene aproximadamente las mismas dimensiones que el radio, y presenta tamaño y forma tales que sugieren, la ausencia del intermedium, o bien su presencia como un elemento muy pequeño. (Figura N° 3).

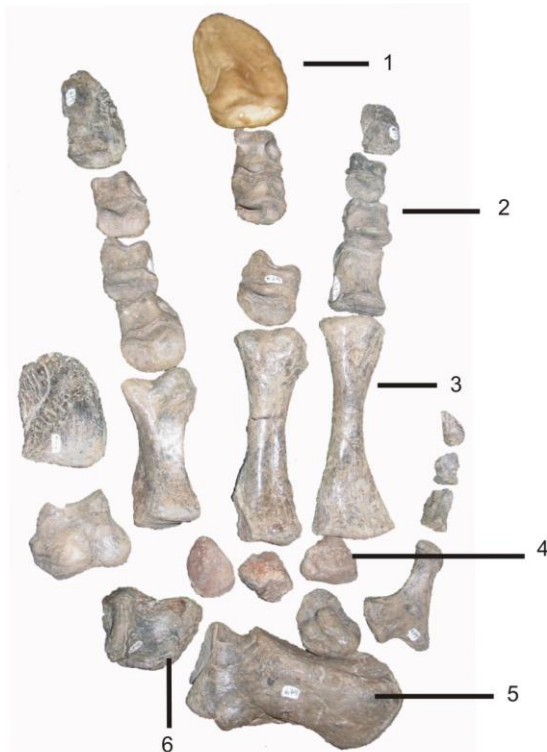


Fig 3 :Vista dorsal de autopodio delantero de *S. sanjuanensis* .

- Referencias: 1. Unguales  
 2. Falanges  
 3. Metacarpos  
 4. Carpos  
 5. Radial  
 6. Ulnar

Las manos poseen cinco dedos, de los cuales el tercero es el más largo, y el quinto es el que tiene menor longitud.

Los unguales (Figura N° 4) están bien desarrollados, y se observa en ellos una compresión en sentido lateral, a lo largo de estos se desarrolla un surco que los recorre longitudinalmente, y que podría estar asociado con los vasos sanguíneos que irrigaban los tejidos de esa zona.



1

Fig 4 :Vista lateral de ungual de *S. sanjuanensis* .

Referencias: 1. Surco ungual

## 5. 2. Cintura escapular

La escápula de *Scaphonyx sanjuanensis* presenta un gran desarrollo de su lámina , ésta posee un borde distal achatado, y algo rugoso, expandido hacia anterior y algo hacia posterior. Dicho borde, probablemente estaba cubierto de cartílago durante la vida del animal. (Figura N° 5).

Sobre el margen anterior de este hueso, se encuentra el proceso del acrómion, lugar en el que se recibe la clavícula. Este proceso está bien formado, lo cual sugiere que la clavícula estaba bien desarrollada, aunque no es frecuente el hallazgo de este hueso de manera articulada en esta especie fósil.

Sobre el borde posterior de la escápula, la misma se expande para formar una ancha cavidad glenoidea semicircular, la cual está orientada posterolateralmente.

Esta cavidad articular presenta un gran desarrollo de sus márgenes, dorsal y ventral, a modo de pico. Este desarrollo no se encuentra en el margen anterior, lo que sugiere un amplio movimiento anteroposterior del húmero. Por otro lado, los márgenes de la cavidad glenoidea en su parte superior e inferior limitan al húmero en sus movimientos dorsoventrales.

El coracoides es un elemento redondeado que contacta con la escápula en una superficie ancha, y forma la parte inferior de la fosa glenoidea. En vista ventral, este hueso probablemente toca la interclavícula a ambos lados.





Fig 5 :Vista lateral de escápula y coracoides de *S. sanjuanensis* .

- Referencias: 1. Escápula  
 2. Acrómion  
 3. Foramen coracoideo  
 4. Cavidad glenoidea  
 5. Coracoides

El coracoides se observa formando una placa que tiene tanto una componente ventral, como una porción lateral, y la curvatura está marcada por el borde lateral, frente a la fosa glenoidea.

El coracoides de *Scaphonyx sanjuanensis* presenta un gran foramen coracoideo, ubicado al frente y por debajo de la glenoidea, dicho foramen es elíptico y presenta gran desarrollo.

En los ejemplares PVSJ 680 y PVSJ 679 se encuentra una estructura ósea alargada, algo achatada, que sugiere la forma de una interclavícula. (Figura N° 6).

No se han encontrado, hasta la fecha otras estructuras que confirmen lo anteriormente dicho, ni material que esté asociado a formas similares a las de clavículas o cleitros. Estas piezas óseas muy probablemente estén en la especie sanjuanina ya que se han citado para *Hiperodapedon* (Benton, 1983).







Fig 6 : Interclavícula de *S. sanjuanensis* .

### 5. 3. Miembros traseros

El fémur de *Scaphonix sanjuanensis* es columnar, de aspecto tosco y robusto, pero pueden diferenciarse en él algunas estructuras típicas de este hueso, siendo un rasgo llamativo del mismo, la ligera torsión que presenta alrededor de su eje longitudinal. (Figura N° 7).

En la cara ventral, del extremo proximal, presenta una profunda y amplia fosa intertrocantérica, la cual tiene forma de “Y”.

Aunque se ha citado ausente en otros rincosaurios (Benton, 1983; Chatterjee, 1974), en la base de la fosa intertrocantérica, se encuentra ligeramente esbozado el cuarto trocánter, estructura en la cual se insertan los músculos de la cola (caudifemoral), que llevan el fémur hacia atrás (Romer, 1971).



Fig 7 :Vista ventral del fémur de *S. sanjuanensis* .

- Referencias: 1. Cabeza femoral  
2. Trocánter interno  
3. Fosa intertrocantérica  
4. Cuarto trocánter  
5. Cóndilo lateral  
6. Fosa intercondilar  
7. Cóndilo medial

En el extremo proximal, el rasgo más llamativo del fémur es un marcado trocánter interno, sitio en el que se encuentra el agarre del músculo obturador externo.

En el extremo distal, pueden observarse dos cóndilos orientados medial y lateralmente, donde apoya la tibia, y un tercer punto de apoyo con orientación posterolateral para la fíbula. En la cara dorsal de este extremo, entre los dos cóndilos anteriormente mencionados, se observa la fosa intercondilar.

La tibia es de aspecto columnar, en su extremo proximal presenta la sección triangular típica de este hueso, y aquí pueden observarse dos zonas correspondientes a los dos cóndilos donde articula este hueso con el fémur. (Figura N° 8).

La cresta cnemial, donde se agarra el tríceps, está débilmente marcada, y representa un área poco profunda. En el extremo distal, se encuentra la zona en la que la tibia articula con el astrágalo, la cual se encuentra algo aplanada dorsoventralmente.

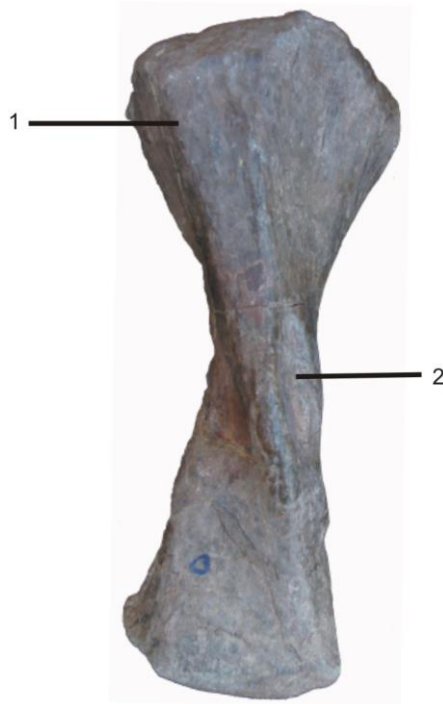


Fig 8 :Vista anterior de la tibia de *S. sanjuanensis* .

Referencias: 1. Cresta cnemial  
2. Cara articular para la fíbula

En la tibia de *S. sanjuanensis*, aproximadamente a la mitad de su longitud, sobre la cara ventral de la misma, se observa una oquedad de forma elíptica, con bordes bien marcados. Esta depresión puede deberse al apoyo de la fíbula sobre esta área, durante los movimientos de locomoción del animal.

La fíbula es un elemento delgado, en relación al resto de los elementos de los miembros, achatada lateralmente, y presenta un ángulo de rotación sobre su eje longitudinal, el cual produce que las facetas proximal y distal se encuentren en un ángulo cercano a los 45° entre ellas. Estas facetas terminales son achatadas, y no presentan apófisis proximales. (Figura N° 9).





Fig 9 : Fíbula de *S. sanjuanensis* .

Sobre el extremo distal, presenta dos áreas bien diferenciadas, y con diferente angulación entre ellas, correspondientes a la zona articular con el astrágalo y el calcáneo.

A la mitad la longitud de la fíbula, puede observarse una curvatura del hueso de unos 30°, ésta puede deberse al arreglo con el que se ubica este hueso con respecto a la tibia.



Los tarsos de *Scaphonyx sanjuanensis* son los típicos encontrados en otros rincosaurios, se trata de tres elementos llamados tibiale; intermedium y fibulare, estos se supone que son homólogos al central; astrágalo; y calcáneo en los reptiles primitivos (Carroll, 1976). El central está firmemente articulado con el astrágalo; y éste recibe a la fíbula sobre su cara posterior. (Figura N° 10).

Los pies, así como las manos de *S. sanjuanensis*, presentan cinco dedos, los cuales forman poderosas garras que presentan una compresión lateral; y probablemente estaban cubiertas por tejido córneo.

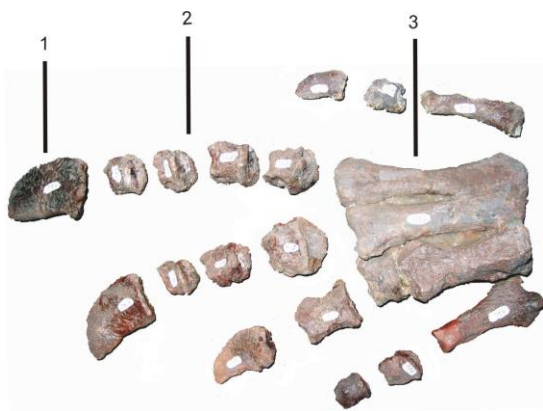


Fig 10 :Vista dorsal de autopodio trasero de *S. sanjuanensis* .

Referencias: 1. Unguales  
2. Falanges  
3. Metatarsos

#### 5. 4. Cintura pélvica

Sobre la cara lateral de la cintura pélvica se encuentra la cavidad acetabular, la misma está formada por los tres huesos pélvicos: ilion; isquiún; y pubis. La parte dorsal está conformada por el ilion, la anteroventral por el pubis y la posteroventral por el isquiún.

Esta cavidad presenta un marcado borde en toda su circunferencia, el cual se encuentra interrumpido, dando lugar a la abertura característica de esta fosa, la cual está orientada posterodorsalmente, sobre el mismo borde del ilion. (Figura N° 11).

El acetábulo tiene forma elíptica, con superficie algo rugosa, sin aberturas, y con una profundidad máxima de cuatro centímetros en los ejemplares adultos.

El ilion se presenta como una placa vertical, con dos expansiones en la parte superior, característica que se encuentra más pronunciada que en otros rincosaurios. Estas expansiones, relativamente angostas, forman un ángulo cercano a los 60° la orientada a posterior, y 90° la que lo hace hacia delante, los márgenes inferiores de ambas proyecciones están más engrosados.

La proyección anterior sigue una línea que se origina en la parte anterodorsal del acetábulo, y su dirección es paralela al axis. La proyección que sale hacia atrás lo hace también hacia lateral, formando con el eje del axis un ángulo de aproximadamente  $25^\circ$ , de manera que en vista dorsal las proyecciones se observan formando una “S” .

Sobre la placa ilíaca que queda entre las mencionadas proyecciones, se encuentra la zona de origen del iliofemoral, ésta se prolonga ventralmente, formando un cuello que rodea la parte superior del borde y la abertura acetabular.

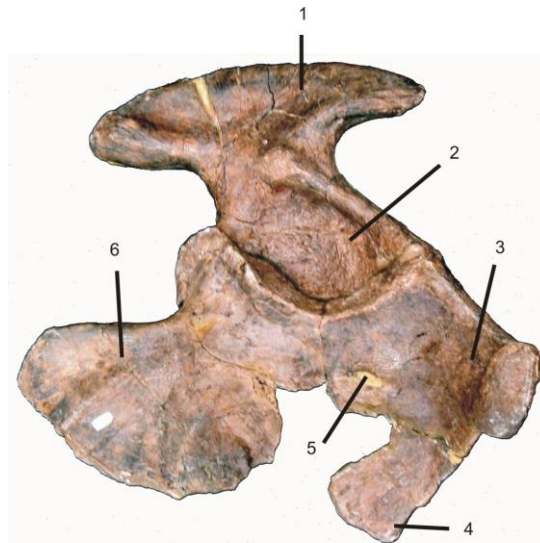


Fig 11 :Vista lateral de la pelvis de *S. sanjuanensis* .

- Referencias: 1. Lámina ilíaca  
 2. Acetábulo  
 3. Púbis  
 4. Sínfisis pelviana  
 5. Foramen obturador  
 6. Isquiión

El resto del ilion se encuentra formando la parte dorsal de la cavidad acetabular ya mencionada. Los márgenes de esta cavidad se bifurcan en un ángulo de aproximadamente 90°; el margen anterior se presenta más desarrollado que el posterior, y posee en el vértice de este ángulo una tuberosidad.

En la cara interna del ilion, puede observarse la zona de apoyo de las costillas sacras, sobre el cuello del mismo. El resto de la superficie ilíaca se presenta poco rugosa.

El pubis se observa formando la parte anteroventral de la pelvis, articulando con el ilion en su zona dorsal y posterior. La forma de este elemento óseo es la de una placa que se ve adelgazada en la unión con el isquiión, y presenta dos estructuras salientes más robustas, una hacia delante, y lateral; y la otra más medial hacia atrás, la cual forma la sínfisis pelviana.

En la parte posterior del pubis, a dos centímetros de la articulación con el isquiión, se presenta el forámen obturador de los nervios que atraviesan este hueso. Dicho forámen es elíptico, y presenta dimensiones de dos centímetros de largo por un centímetro de ancho, con su eje mayor orientado anteroposteriormente.

El isquiión es una placa ósea que se articula con el ilion en la zona ventroposterior del mismo, y con el pubis en la anterior, mediante una finísima lámina, que por lo general se encuentra

esbozada o ausente, aún en los ejemplares adultos, lo que sugiere su escasa osificación. La forma de este elemento, en la parte lateral del mismo, se presenta con un ensanchamiento en la zona ventral, y con una marcada cresta en vista medial, la cual lo recorre en todo su eje vertical, terminando con sección triangular en la zona de la sínfisis pélvica.

La placa isquial, de forma subcircular, está presente en forma de una amplia superficie, de escaso espesor, que se encuentra suavemente curvada hacia medial, para unirse a su opuesta.

## **6. Descripción de los elementos musculares de *Scaphonix sanjuanensis***

### **6. 1. Musculatura del miembro anterior y la cintura escapular**

Sobre la parte proximal del húmero, en su borde anteroventral, se observa una prominente cresta deltopectoral, en la cara ventral de esta estructura yace el músculo pectoral, y en la otra cara de la misma lo hace el deltoide. Sobre la misma superficie ventral del húmero, pero en su borde posterior, se encuentra una zona rugosa que corresponde al agarre del músculo subcoracoescapular. (Figura N° 12 y 13).

El ectepicondilo lleva una pequeña cresta que soporta los músculos supinadores.

Sobre la cara dorsal del húmero, en su extremo proximal, se observa una zona de marcadas rugosidades, probablemente correspondientes al origen del músculo latissimus dorsi.

Sobre la superficie del extremo proximal de la lámina escapular, puede observarse la inserción del músculo deltoide. Por debajo de este elemento muscular, por encima del acromion se encuentra el área de inserción del escapulohumeral anterior. ( Figura N° 14).

En el borde anterior de la cintura escapular, levemente por encima de la fosa glenoidea, puede observarse una pequeña zona que determina la inserción del subcoracoescapular.

El tríceps se inserta sobre el borde posterior de la cintura escapular, mostrando en esta especie dos zonas de inserción. Una sobre la lámina escapular, por encima de la cavidad glenoidea; y otra por debajo de la misma, sobre el coracoides.



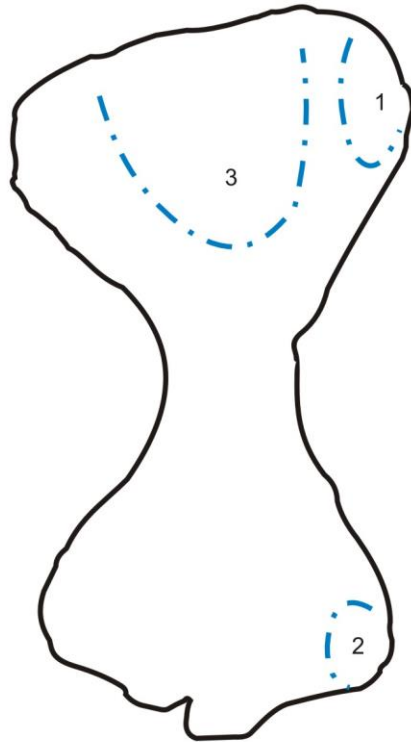


Fig 12: Inserciones musculares dorsales del húmero.

- Referencias: 1. Deltoidesl  
 2. Supinadores  
 3. Latissimus dorsi

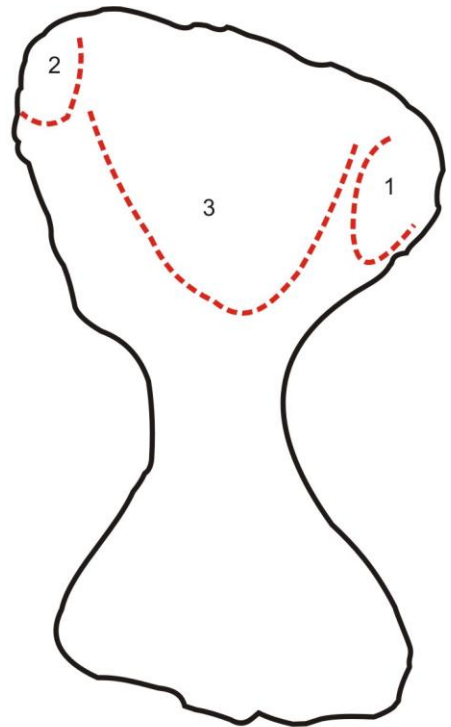


Fig 13 : Inserciones musculares ventrales del húmero.

- Referencias: 1. Pectoral  
 2. Subcoracoescapular  
 3. Bíceps

Entre los músculos ventrales de la cintura escapular se encuentran, sobre el borde anterior del coracoides, en su zona más distal, se observa la inserción del músculo supracoracoideo, el cual no ha dejado grandes marcas en este hueso

Otro músculo ventral, presente en la zona de la apófisis del coracoides, sobre el borde posterior del mismo hueso, se encuentra la zona de inserción del coracobraquial. Este es el músculo que presenta una superficie mayor, con estriaciones en todo el área.

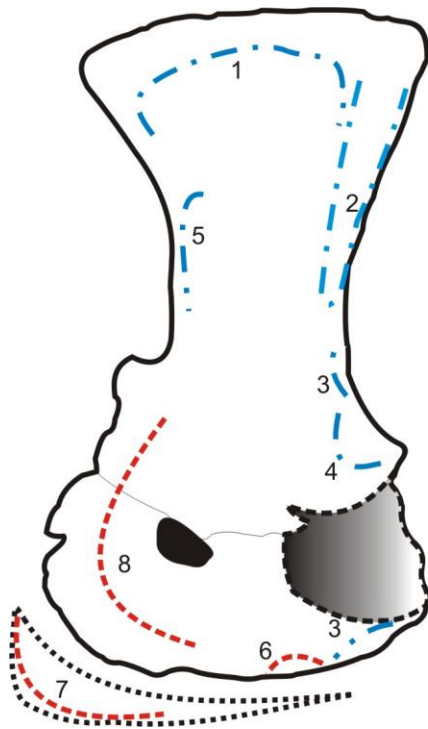


Fig 14: Inserciones musculares en la cintura escapular.

Referencias: Músculos dorsales

1. Deltoides
2. Latissimus dorsal
3. Tríceps
4. Subcoracoescapular
5. Escapulohumeral

Músculos ventrales

6. Coracobraquial
7. Pectoral
8. Supracoracoideo

## 6. 2. Musculatura del miembro posterior y la cintura pélvica

Sobre la cara ventral de fémur, en su fosa intertrocantérica, puede observarse la inserción del puboisquifemoral externo. (Figura N° 15 y 16).

En la base de la fosa intertrocantérica, sobre el cuarto trocánter, se observa una zona rugosa correspondiente a la inserción de los músculos de la cola (caudifemoral), que llevan el fémur hacia atrás

En el extremo proximal, el rasgo más llamativo del fémur es un marcado trocánter interno, sitio en el que se encuentra el agarre del músculo obturador externo.

En la cara dorsal del extremo femoral distal de *Scaphonyx sanjuanensis*, entre los dos cóndilos, se presenta un área rugosa, lugar donde se inserta el cuádriceps.



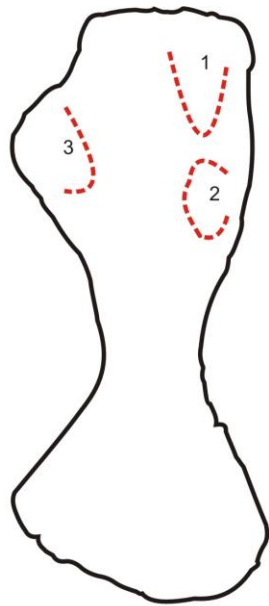


Fig 15: Inserciones musculares ventrales del fémur.

Referencias: 1. Puboisquiofemoral externo  
2. Caudifemoral  
3. Iliofemoral

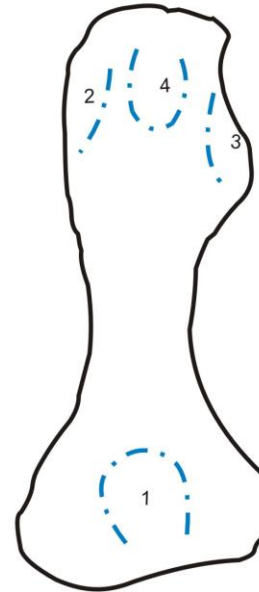


Fig 16 : Inserciones musculares dorsales del fémur.

Referencias: 1. Cuádriceps  
2. Puboisquiofemoral interno  
3. Isquiotrocantérico  
4. Femorotibial

Sobre el borde superior de la expansión posterior del ilion se presenta el origen del músculo iliofibular, debajo de este el caudifemoralis brevis, y en el borde superior de la expansión anterior, el iliotibial. (Figura N° 17).

Sobre la placa ilíaca que queda entre las expansiones del ilion, se encuentra la zona de origen del músculo iliofemoral.

En el pubis, entre la placa que lo comunica con el isquión, y el acetábulo se presenta la zona de inserción del músculo ambiens, y en el área inferior de la saliencia lateral de este hueso, puede observarse una superficie rugosa, que indica el agarre del puboisquiofemoral ventral. Posteriormente a éste, se encuentra el área de inserción del puboisquiofemoral, la cual se extiende hacia dorsal, hasta el forámen obturador.

La gran placa isquial, en su cara lateral, soporta la zona de origen del puboisquiofemoral, este músculo ocupa la parte lateroventral del pubis y la mayor porción de la placa isquial. En la parte dorsal de isquión se observa el agarre del ambiens.

En la cara medial del isquión, puede observarse un área estriada que indicaría la zona de inserción del isquiotrocánterico.



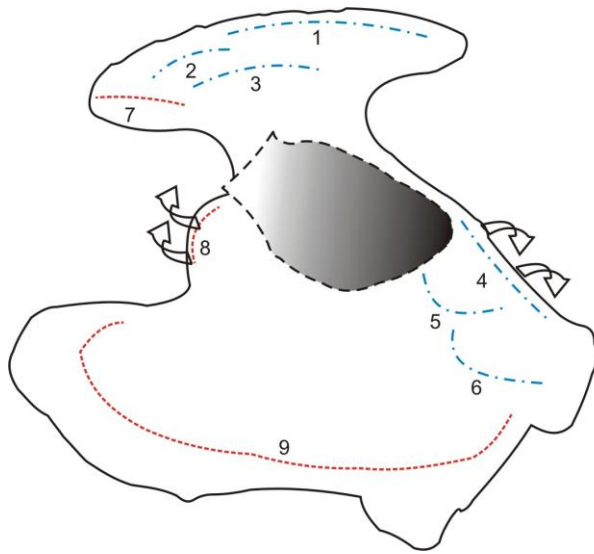


Fig 17: Inserciones musculares en la cintura pélvica.

Referencias: Músculos dorsales

1. Iliotibial
2. Iliofibular
3. Iliofemoral
4. Puboisquiofemoral interno
5. Ambiens
6. Pubotibial

Músculos ventrales

7. Caudifemoral
8. Isquiotrocantérico
9. Puboisquiofemoral externo

## **7. Comparación de las estructuras óseo-musculares de *Scaphonyx sanjuanensis* con otras especies**

En esta sección se describen las observaciones procedentes de la comparación de los elementos óseos y musculares, encontrados en el ejemplar en cuestión, con los elementos clásicos de un reptil generalizado, y otro género de rincosaurio (*Hyperodapedon*).

En los cuadrúpedos, la musculatura axial pierde importancia, y los músculos de los miembros casi siempre presentan una masa considerable (Romer, 1971).

El tipo de desarrollo embrionario en los miembros de los cuadrúpedos terrestres, permite hacer una clasificación natural de los mismos. En etapas tempranas de la ontogenia, cuando los músculos son aún unas pequeñas yemas, se forma una masa de tejido premuscular sobre las superficies superior e inferior del esqueleto en desarrollo. De estas masas, se desarrollan todos los elementos musculares del miembro maduro, basándose en esto Romer (1971) propone dos agrupaciones principales: una dorsal y otra ventral, correspondiéndose con los músculos extensores y flexores de los miembros, respectivamente.

### **7. 1. Cintura escapular**

Basada en la descripción de una lagartija , como representante de una condición cuadrúpeda primitiva, pueden distinguirse en la cintura escapular los músculos dorsales que se detallan a continuación. (Figura N° 18).

Existen dos músculos que se fijan sobre el húmero, cerca de la cabeza de este hueso, y son los responsables de la mayoría de los movimientos del mismo. Estos dos músculos superficiales, que tienen forma de abanico, son: el dorsal ancho o latissimus dorsi y el deltoides.

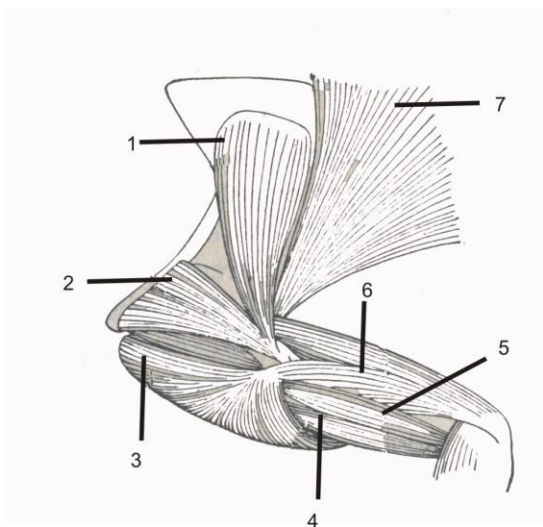


Fig 18: Músculos del hombro y brazo de una lacertílido, tomado de Romer (1973).

- Referencias:
1. Deltoides (fascículo escapular)
  2. Deltoides (fascículo clavicular)
  3. Pectoral
  4. Bíceps
  5. Braquial
  6. Tríceps
  7. Dorsal ancho

El primero se origina en la aponeurosis del flanco y la espalda, y el segundo en el omóplato y la clavícula (Romer, 1971).

Por debajo del deltoides, se encuentra un pequeño músculo externo llamado escapulohumeral anterior (Romer, 1971). El subcoracoescapular de los reptiles es un músculo ancho, que va desde el borde interno de la cintura escapular hasta el húmero (Romer, 1971).

Benton (1983), mediante la observación de rugosidades que indican las zonas de inserción muscular, reconoce en *Hyperodapedon gordonii* el área de origen de algunos grupos musculares. Entre estos, se encuentra un gran deltoides escapular ubicado dorsalmente, sobre la superficie lateral de la escápula. También identifica la zona correspondiente al escapulohumeral anterior, cercana al borde anteroinferior de la escápula.

## 7. 2. Miembros delanteros

Las rugosidades cercanas al borde proximal del húmero de *Hyperodapedon*, sobre la superficie posterodorsal, representan las zonas de agarre del escapulohumeral anterior y del subcoracoescapular (Benton, 1983), elementos ya mencionados antes para un reptil generalizado. Más distalmente, la superficie del húmero está cubierta por el tríceps, el cual nace en el húmero y se fija en zonas vecinas de la cintura mediante una o varias cabezas. Este músculo termina en el olécranon de la ulna, y es el que permite extender el seugopodio (Romer, 1971).

Por debajo del codo, el grupo dorsal se continúa con el grupo extensor del antebrazo, a este nivel se presenta un plano muscular complejo de gran importancia. Dicho complejo se dirige hacia abajo desde el codo, y se reparte entre el hueso del antebrazo y el de la mano. Por último, en la región de la “muñeca” y los dedos existe una serie de cortos extensores (Romer, 1971).

En *Hyperodapedon gordonii* puede observarse la zona de inserción, correspondiente al proceso supinador, sobre el margen distal anterior del húmero, dicho proceso indica la zona de origen de los músculos supinadores (Benton, 1983), los cuales producen la rotación de la parte distal del miembro.

Entre los músculos ventrales, o flexores del miembro anterior, se encuentra el pectoral. Este músculo superficial, que se encuentra en la cara inferior del hombro, es el que produce una potente tracción hacia atrás y abajo sobre el húmero. Se ensancha, a modo de abanico, sobre el esternón y las costillas, y se inserta sobre una fuerte apófisis, por debajo del extremo proximal del húmero (Romer, 1971).

Otro músculo más superficial de los miembros anteriores es el coracobraquial, éste nace en la apófisis del coracoides y termina en la cara inferior del húmero (Romer, 1971).

El bíceps y el braquial son músculos flexores que se oponen al tríceps, éstos se insertan sobre los huesos del antebrazo, cerca de su extremo proximal, y ocupan todo el largo del húmero (Romer, 1971).

El quinto músculo de acción flexora, característico de los reptiles, es el supracoracoideo. Éste es un gran elemento carnososo, que va desde la placa coracoidea hasta la cara inferior del húmero, y su función en los cuadrúpedos primitivos (los cuales presentan las patas extendidas) es la de impedir que el cuerpo cuelgue hacia abajo (Romer, 1971).

En el autopodio existe un grupo de músculos muy potentes, que tienen como función realizar el principal esfuerzo de propulsión hacia atrás del antebrazo y los dedos. Similar a lo que sucede

con los extensores del pie, éstos largos flexores se reparten al antebrazo y a la región de la muñeca. De esta manera, estos elementos musculares pasarían por debajo de la curva de la muñeca, y si tuvieran que actuar directamente sobre los dedos, su función se vería seriamente afectada. Para evitar esto último, aparece una aponeurosis (cojinete de tejido conectivo), que se ubica por debajo de la muñeca. Sobre esta estructura se fijan los flexores largos, en la zona proximal, y algunos músculos y tendones cortos, en la parte distal (Romer, 1971).

### **7. 3. Miembros traseros y cintura pélvica**

Entre los músculos dorsales de los miembros posteriores se encuentra el puboisquiofemoral interno, este potente y carnoso elemento muscular, nace en la región lumbar y en la superficie interna de la cintura, y termina cerca de la cabeza del fémur (Romer, 1971).

La inserción de este músculo extensor, la observa Benton (1983) en *Hyperodapedon gordonii*, sobre las caras dorsal, anterior y ventral del fémur.

El cuádriceps crural es un grupo de músculos que se dirigen hacia abajo, sobre el fémur, y se insertan ,mediante un grueso tendón común, sobre la cabeza de la tibia. La función de este grupo muscular es la de extender la pierna, función similar a la que cumple el tríceps en el miembro anterior. Los músculos vastos son fascículos de este agrupamiento, son los llamados iliotibial y ambiens, y nacen de la zona de la pelvis, o directamente del fémur. Los otros músculos pertenecientes a este paquete muscular son: el iliofemoral y el iliofibular (o ilioperoneal), ambos nacientes en el ilion, y terminan sobre el fémur y la tibia, respectivamente (Romer, 1971). (Figura N° 19).

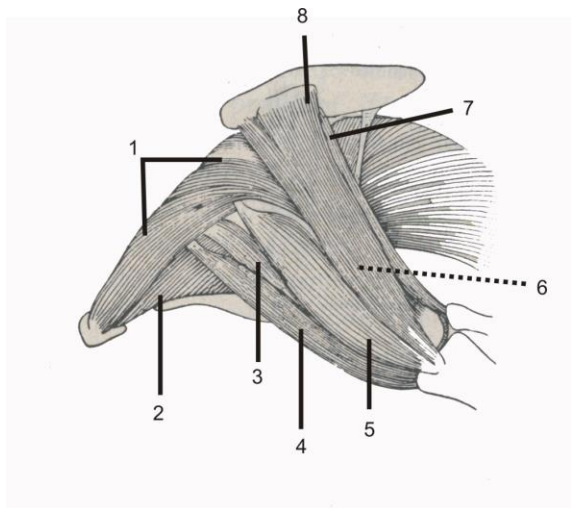


Fig 19: Músculos de la cintura pélvica de un lacertido tomado de Romer (1973)

- Referencias: 1. Puboisquiofemoral interno  
 2. Puboisquiofemoral externo  
 3. Pubotibial  
 4. Puboisquiotibial  
 5. Ambiens  
 6. Femorotibial (cubierto)  
 7. Ilioperoneal  
 8. Iliotibial

Los músculos anteriormente descritos, pueden observarse en la superficie lateral de la placa ilíaca de *Hyperodapedon gordonii*, la cual se divide en dos áreas: una gran depresión anterior, indicativa del iliofemoral y del ilioltibial ; y una pequeña zona posterior, para el iliofibular. En esta última zona se insertaba también el músculo caudal caudifemoralis brevis. La terminación del iliofemoral se cita, para esta especie, anteriormente al trocanter interno, probablemente detrás de una pequeña arruga que se observa en vista posterolateral (Benton, 1983).

Los elementos extensores de los miembros posteriores, ocupan una posición similar a la ya descrita para los miembros anteriores (Romer, 1971).

Los músculos ventrales del miembro posterior, presentan como función principal la de elevar el cuerpo, e impulsarlo hacia adelante durante la marcha, para ello producen la aducción del fémur y la flexión de la rodilla. Éstos son grandes músculos, de gran complejidad, y marcada importancia debido a la función que cumplen. Se los divide en tres grupos principales:

1. El puboisquiofemoral, el cual se origina en la mayor parte de la superficie externa del pubis y el isquion.
2. En segundo lugar, existe un grupo complejo de músculos que flexionan la tibia, éstos son: el puboisquiotibial; el flexor tibial externo; el flexor tibial interno; y el pubotibial.
3. La tercera agrupación comprende dos potentes músculos que se dirigen hacia adelante, y se insertan en el fémur, éstos son llamados caudifemoralis brevis y caudifemoralis longus. Éstos músculos contribuyen al desplazamiento del cuerpo hacia delante, generando una potente tracción hacia atrás (Romer, 1971).



En *Hyperodapedon gordonii*, la inserción de la masa muscular cercana al extremo proximal del fémur, está poco demarcada, sin embargo, puede asumirse que el trocánter interno, y la fosa intertrocántérica, soportaban un gran puboisquiofemoral externo y el grupo caudifemoral. Por otro lado, el grupo puboisquiofemoral interno, como ya se mencionó, podría haber terminado en áreas ventrales del fémur (Benton, 1983).

El gastrocnemio de los reptiles en general, al igual que en los flexores del miembro anterior, debe resolver el problema de pasar por la curva de una estructura ósea, que en este caso es el tobillo, y lo soluciona de la misma manera: con una aponeurosis (Romer, 1971).

En la siguiente tabla se muestran las inserciones musculares que se encontraron en *Scaphonyx*, en *Hiperodapedon*, y aquellos generalizados por Romer (1971), para un reptil típico.

		Reptil Generalizado	<i>Hyperodapedon gordonii</i>	<i>Scaphonyx sanjuanensis</i>
Miembro Ant	Músculos Ventrales	Pectoral Coracobraquial Bíceps braquial Supracoracoideo		
	Músculos Dorsales	Latissimus dorsi Deltoides Escapulohumeral Ant Subcoracoescapular Tríceps Supinador, extens. Extensores cortos	Deltoides Escapulohumeral Ant Subcoracoescapular Supinadores	
Miembro Post	Músculos Ventrales	Puboisquiofemoral(i) Puboisquiotibial Flexor tibial Ext. Flexor tibial Int Pubotibial Caudifemoral (l y b) Gastrocnemio	Puboisquiofemoral (Int)     Caudifemoral (l y b)	Puboisquiofemoral (Int)     Caudifemoral (l y b)

		Puboisquiofemoral(e)	Puboisquifemoral (Ext. )	Puboisquifemoral (Ext. )
		Iliotibial	Iliotibial	Iliotibial
	Músculos	Ambiens	Ambiens	Ambiens
	Dorsales	Iliofemoral	Iliofemoral	Iliofemoral
		Iliofibular	Iliofibular	Iliofibular
		Extensores		Isquiotrocanterico

## 8. Morfología general y adaptaciones de los cavadores

Se consideran fosoriales a todos aquellos animales que pasan al menos una parte de su vida bajo la superficie de la tierra, referido esto a su habilidad para excavar (Hildebrand et al, 1985).

La mayoría de los animales fosoriales presentan muchas modificaciones, dirigidas a adaptarse al modo de vida subterráneo. La primera necesidad morfológica, relata la necesidad de desarrollar herramientas que les permitan remover, y eliminar el material que conforma el suelo. Estas herramientas cavadoras deben tener la capacidad de producir y transmitir fuerzas, deben ser un mecanismo de transporte del suelo, y deben proporcionar resistencia a la carga del peso del cuerpo al mismo tiempo (Hildebrand et al, 1985).

La segunda necesidad tiene que ver con el hábitat confinado y habitualmente húmedo, en el cual desarrollan sus actividades los animales fosores. Esto requiere ajustes relacionados a la forma del cuerpo, modificaciones comportamentales, cambios en los órganos de los sentidos, y especializaciones relacionadas con el intercambio de gases y calor (Hildebrand et al, 1985).

En lo que respecta al desarrollo de estas herramientas en diferentes grupos de animales, la mayoría de los anuros tienen un tubérculo tarsal que les sirve como un borde filoso durante el movimiento de barrido de las piernas. Los reptiles cavadores, por lo general, usan sus garras como herramientas cavadoras, la tortuga *Gopherus*, por ejemplo, presenta para ello grandes ungüales con forma de espátula. Muchos mamíferos utilizan sus garras para romper el suelo, éstas son grandes y presentan crecimiento rápido (Hildebrand et al, 1985).

Gambarian (1960) notó que si las garras son utilizadas como herramientas de corte, son comprimidas lateralmente, y tienen el hueso de la falange rodeado por un uña, en estos animales

la planta del pie se encuentra desplazada hacia la base de la garra. Para el género de roedores que estudió, el desgaste es mayor en la cara dorsal de la garra, debido al ángulo del esfuerzo, de esta manera, la callosidad en la superficie lateral es más gruesa, y de crecimiento más rápido. Con estas características, en la garra, queda esculpida una herramienta que sirve como borde cortante, resistente al roce con el sustrato.

Por otro lado, las garras traseras de los animales que cavan con las delanteras, o bien aquellas anteriores de animales que no rompen el suelo con ellas, suelen presentar formas anchas, sin filos, y tienen las plantas de los pies más extensas (Hildebrand et al, 1985). En contraste, las garras que tienen algún borde con filo, ejercen más presión sobre el sustrato que aquellas que son gruesas y romas (Goldstein, 1968).

Existe un tejido que forma una callosidad en las garras de los animales fosores, al tener dicha estructura un rápido crecimiento activo durante la vida del animal, este tejido está altamente vascularizado. Algunos cavadores tienen estrechos canales para vasculizar la zona a lo largo del hueso de la garra, los cuales pueden verse extendidos hasta su extremo, en algunas especies este canal es lo suficientemente prominente como para que el hueso de la garra tenga una estría que causa que el hueso se presente agrietado (Reed, 1951).

Con el fin de efectuar fuerzas de gran magnitud contra la superficie del sustrato, los animales fosores presentan músculos agrandados (en comparación con los relativos de animales no cavadores), incluso, pueden verse músculos modificados para complementar o reemplazar su función usual por otra relacionada con el modo de vida fosorial. Otra forma de mejorar la efectividad de las fuerzas puestas en juego por los miembros cavadores, es la de aumentar el brazo de palanca, es decir, que las inserciones y orígenes de los músculos de los fosores están ubicados relativamente lejos del punto de pivote, en el cual giran las articulaciones, y son cortas las distancias desde este punto hasta las herramientas cavadoras, por ejemplo el largo de los carpos y metacarpos (Hildebrand et al, 1985).

### **8. 1. Cavadores con rotación del húmero**

Entre los mecanismos que utilizan los animales que excavan, existe un grupo que presenta rotación del humero alrededor de su eje longitudinal, ejemplos de éstos son los topos y topos-musarañas, la anatomía funcional de estos animales la describieron Reed (1951) y Yalden (1966).

Esta rotación también es el principal movimiento de los equidnas durante la marcha, y probablemente también en la excavación.

En este tipo de fosores (que presentan rotación del húmero), la parte superior del esternón lleva hacia arriba la fosa glenoidea, esto permite que los miembros anteriores queden alejados de la nariz durante la actividad fosora. Además, las manos están orientadas con las palmas verticales hacia atrás, y al exterior, de manera tal que quedan ubicadas para barrer contra las paredes de la cueva, a medida que el húmero rota. Las manos nunca se ubican juntas, cuando una está hacia delante la otra se encuentra posicionada hacia atrás (Hildebrand et al, 1985).

En este tipo excavadores existen tres mecanismos que deben ser especialmente considerados:

1. El fuerte golpe que debe darse con la garra para excavar es producido principalmente por el latissimus dorsi, el cual se presenta como el músculo más largo del cuerpo, lo asisten el subescapular y parte del pectoral (Hildebrand et al, 1985).
2. La función del bíceps también tiene gran importancia, ya que su contracción, durante la recuperación del golpe, no sólo flexiona el codo, sino que también produce una “contrarrotación” del húmero. Otros músculos “contrarrotadores” son el supinador, y parte del pectoral.
3. Los músculos flexores de los dígitos son enteramente tendinosos, y se originan en una fosa sobre el epicóndilo medial. A medida que el húmero rota, el tendón antes mencionado es llevado hacia atrás, mientras el radio es empujado hacia delante. De esta manera, las manos, que estaban extendidas, durante la recuperación del golpe son llevadas a la posición de inicio para el siguiente movimiento (Hildebrand et al, 1985).

## **8. 2. Cavadores que raspan el sustrato**

Otro grupo de animales fosores, que excavan raspando el sustrato, fueron estudiados por Huene (1939), estos son llamados “fosores-raspadores”, y entre algunas de las adaptaciones que observó se encuentran: fuertes huesos en los miembros traseros; garras grandes; gran desarrollo de los músculos retractores de los miembros traseros; fuertes flexores en los pies; y fuertes tarsos “rodados”.

Estos animales realizan las excavaciones cortando y aflojando el sustrato con las garras, y lo llevan hacia atrás con la planta del pie, mediante flexión y extensión de los miembros (Hildebrand, 1974; Hildebrand et al, 1985).

Por otro lado, Benton (1983) encontró evidencias en *Hyperodapedon* que ubican a este rincosaurio entre estos fosores-raspadores, desde el punto de vista de Huene. Dichas características se presentan en la pelvis; fémur; parte superior del esternón; y pies de la mencionada especie.

La larga proyección posterior del isquión pudo haber incrementando la tracción posterior del puboisquiofemoral externo, y la inclinación posteromedial del mismo hueso pudo dirigir un importante movimiento posterior del miembro. La fuerte pelvis, la columna vertebral lateralmente rígida en la región sacra; y el marcado origen del caudifemoral en la cola, podrían haber asistido en los movimientos de excavación (Benton, 1983).

Los movimientos parasagittales del fémur, los cuales generaban un golpe poderoso, se producían principalmente por los músculos flexores femorales (puboisquiofemoral externo; iliofemoral; caudifemoral longus y brevis). De cualquier forma, los músculos aductores de los miembros traseros (grupo puboisquial; aductor femoris), los cuales se insertaban más distalmente, también eran importantes retractores del fémur. Estos se insertan sobre el ligamento puboisquial en los lagartos (Romer, 1942) y en *Sphenodon* (Byely, 1925), y si bien esto no puede apreciarse en los restos fósiles, los fornidos procesos laterales de *Hyperodapedon*, podrían indicar su presencia (Benton, 1983).

La tibia en el fósil anteriormente mencionado, es ancha y gruesa, y presenta sitios de agarre para los poderosos músculos flexores (iliofibular; pubotibial; flexor tibial interno y externo) y extensores (ambiens; iliotibial; femorotibial) (Benton, 1983).

Los flexores plantares de los pies, también tenían importante desempeño en la excavación. Un poderoso gastrocnemio corría desde la superficie dorsal del fémur (cavidad poplitea o fosa flexora en el extremo distal), hasta la aponeurosis plantar, sobre el lado posterior del tarso y metatarso, como en *Sphenodon* (Byely, 1925). Tal como lo sugieren los gruesos tarsales, metatarsales y falanges, el peroneus y el grupo flexor de los dígitos deben haber estado bien desarrollados (Benton, 1983).

Los pies del rincosaurio *Hyperodapedon* son muy largos y las garras son enormes, si se las compara con reptiles fósiles de tamaño similar (Romer, 1956), y la forma bilateralmente

achatas de las garras sugiere una acción dorsoventral. Las grandes fosas para los ligamentos, ubicadas a ambos lados de los metatarsos y las falanges, apuntan a la necesidad de asegurar estos elementos para que no se disloquen. Las garras de las manos son similares, pero de menor tamaño y de estructura más débil, lo cual sugiere que no eran usadas usualmente para excavar (Benton, 1983).

Benton (1983) sugiere que los rincosaurios se ubican dentro del grupo de fosores llamados fosores-raspadores, según una categorización de animales cavadores realizada por Hildebrand (1974). En una comparación entre los dígitos cavadores de los rincosaurios y los mamíferos fosores-raspadores, Benton (1983) encontró algunas adaptaciones que son análogas en ambos grupos:

- Un dígito principal con falanges cortas; metatarsos (o metacarpos) poderosos en algunos, en otros, se presentan los dígitos reducidos, o bien una secuencia de tamaños de las garras (esto último es lo que sucede en rincosaurios) (Hildebrand, 1974).
- Garras largas y curvadas, comprimidas lateralmente, pero no son cortantes ni retorcidas.
- Las superficies articulares de las falanges son gruesas y curvadas, y presentan una lengüeta con la cual se traban mutuamente. También se observan fuertes ligamentos laterales para prevenir la dislocación.
- Se observa un arco de flexión o extensión de los dígitos ancho, con lo cual dirigen la excavación profunda y proyectan la garra durante la marcha.
- Los metatarsos (o metacarpos) principales están expandidos proximalmente, y presentan prominencias laterales curvadas.

La excavación llevada a cabo con un miembro a la vez, requiere de una postura tripodal estable. Por otro lado, el rango de movimientos del fémur en el acetábulo podría permitir a *Hyperodapedon* balancearse, pasando el peso de la pelvis de un lado a otro, mediante la flexión de una pierna a la vez. El gran abanico de músculos originados en la pelvis son los responsables de todas las estas posturas referidas al balanceo (Benton, 1983).

## **9. Conclusiones**

### **9. 1. Biomecánica locomotora**

El acetábulo no presenta una profundidad considerable, y la cabeza femoral es pequeña y poco prominente, por lo cual se sugiere que esta articulación tenía una importante masa cartilaginosa que mejorara el “encaje” de la cavidad acetabular. Esto implica que podría haberse dado un rango de posiciones posibles para el fémur, desde tendida hasta semierecta.

La ubicación de las dos facetas distales del fémur, que articulan con la tibia, se ubican en posición dorsal (más que ventral) por lo tanto esto indica que el fémur debió tener una posición más verticalizada, no totalmente horizontal, por lo tanto los miembros posteriores del rincosaurio *Scaphonyx sanjuanensis* debieron adoptar un posición semierecta durante la marcha.

Otras teorías que apoyan la posición semierecta de *Scaphonyx* son los estudios realizados sobre la evolución de la locomoción de los arcosaurios (Bakker, 1971; Charig, 1972). Entre las características que enumeran estos trabajos, y que se observan en esta especie de rincosaurio son:

- Dos vértebras sacras
- En el ilion: proceso iliaco anterior bien desarrollado; cresta acetabular pequeña; acetábulo no perforado
- Pubis e isquión ligeramente elongado
- En el fémur: cabeza sin rotación hacia el interior del acetábulo; forma algo sigmoidea; cuarto trocánter pequeño
- Tibia sin torsión

La ya mencionada rotación a lo largo del eje longitudinal del húmero, durante los movimientos de retracción de *Scaphonyx sanjuanensis*, estaba producida principalmente por los músculos subcoracoescapular; coracobraquial; y el latissimus dorsi.

La extensión de la porción más distal del miembro delantero se llevaba a cabo mediante la contracción del tríceps.

Para generar los movimientos de protracción de los miembros anteriores durante la locomoción, debieron actuar en forma conjunta los músculos pectoral; supracoracoideo; y el escapulohumeral. Tal como lo propone Benton (1983) para *Hiperodapedon*, todos estos músculos (por ejemplo, deltoides escapular; escapulohumeral anterior, más que tener una potente fuerza de golpe, debieron actuar como aductores o elevadores del cuerpo. En particular, el músculo flexor, con ubicación ventral, llamado supracoracoideo, es el que desempeña el rol fundamental para evitar que el cuerpo “cuelgue” hacia abajo

Por otro lado, el bíceps debió generar los movimientos de flexión de la parte inferior del miembro (contrarios a la función del tríceps).

En esta especie de rincosaurio, la interclavícula no es muy conocida, y sólo se han hallado unos pocos elementos óseo incompletos que indicarían su forma, por lo tanto los movimientos producidos por el músculo pectoral, ubicado en esta zona, no son claramente deducidos desde las estructuras que se conocen de esta especie, al menos hasta la fecha. Sin embargo, como sucede en todos los reptiles, este músculo debió nacer en la interclavícula y las costillas, para insertarse sobre el húmero, y producir la tracción hacia atrás y abajo del mismo hueso.

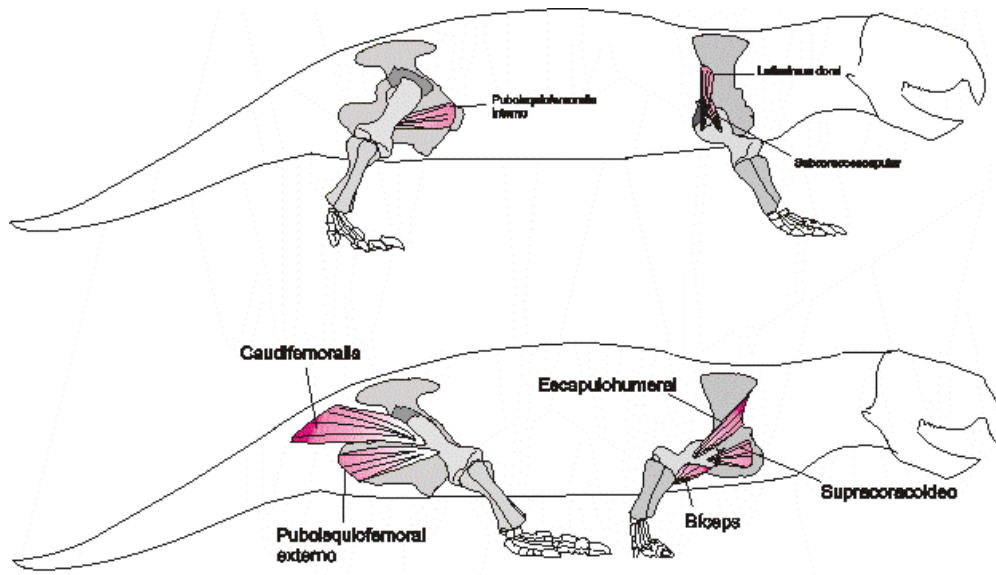
Respecto a los movimientos realizados por los miembros traseros, los músculos ventrales caudifemoral y puboisquiofemoral externo debieron realizar la retracción de los estos miembros. A su vez, estos se complementaban con la acción del resto de los músculos ventrales para elevar el cuerpo y generar la potencia que impulsaba el cuerpo hacia adelante.

El fémur tenía una pequeña rotación durante los movimientos de locomoción del animal, estos movimientos de retracción, y la rotación anteriormente mencionada que se presenta en los rincosaurios, eran ejecutados por el iliofemoral, músculo que se insertaba en la placa ilíaca.

La recuperación de la zancada era producida por el puboisquifemoral interno, que se insertaba sobre la mayor parte de la superficie interna de la cintura, y cuya función principal era la de elevar y llevar hacia adelante al fémur.

El grupo muscular compuesto que se origina en el fémur, y se inserta en la cresta cnemial mediante un tendón común, era el encargado de ejecutar la extensión de la parte distal del miembro trasero. Estos músculos eran el iliotibial y el femorortibial. La flexión de la parte inferior del miembro era ejecutada por el iliofibular.





Esquema de los músculos en retracción y protracción, durante la marcha de *S. sanjuanensis*.

En resumen, el andar de *Scaphonyx sanjuanensis*, podría describirse como el típico desplazamiento que generan los reptiles para su marcha. Estos debieron trasladarse con el cuerpo ligeramente elevado, con los miembros posteriores algo más elevados que los anteriores, pero ambos con ubicación semitendida con respecto al eje del cuerpo.

Se propone que, tal como lo hacen la mayoría de los cuadrúpedos, y los reptiles actuales, la estabilidad del cuerpo de *Scaphonyx sanjuanensis* cuando está en movimiento aumenta a medida que se incrementa el tamaño relativo de los pies, y el área ocupada por estos.

Por otro lado dicha estabilidad también se incrementa a medida que disminuya el grado de elevación que tenga el centro de gravedad del cuerpo con respecto al sustrato.

Por todas estas razones, es que los cuadrúpedos que presentan posición de sus miembros tendida o semitendida, como en el caso de *Scaphonyx sanjuanensis*, son más estables cuando tres o cuatros pies están tomando el rol de puntos de apoyo en el suelo (Hildebrand, 1985).

En lo que se refiere a la maniobrabilidad, tal como la mayoría de los cuadrúpedos que se mueven a velocidades lentas o moderadas, *Scaphonyx sanjuanensis*, generaba un mayor grado de estabilidad seleccionando un mecanismo de locomoción en el cual, los tres pies que sirven de punto de apoyo conforman un triángulo. Mientras más grande sea el área ocupada por el

mencionado triángulo, mayor es el área que cumple el rol de soporte del cuerpo, y más estable es la marcha.

En este tipo de movimiento, la zancada se produce de manera tal que al mismo tiempo que una de las patas anteriores se encuentra hacia atrás, apoyada en el sustrato, la otra lo hace en posición hacia delante.

La pata trasera que se ubicaba en el aire era la que correspondía al mismo lado que la delantera que lo hacía hacia atrás. Y el otro miembro posterior, ubicado hacia atrás, correspondía al lado en el que el miembro anterior lo hacía hacia adelante.

Para completar el esquema de este tipo de movimiento cabe agregar un rasgo fundamental de este, la curvatura de la columna hacia uno y otro lado, a medida que el rincosaurio daba una sucesión de zancadas consecutivas. (Figura N° 20).

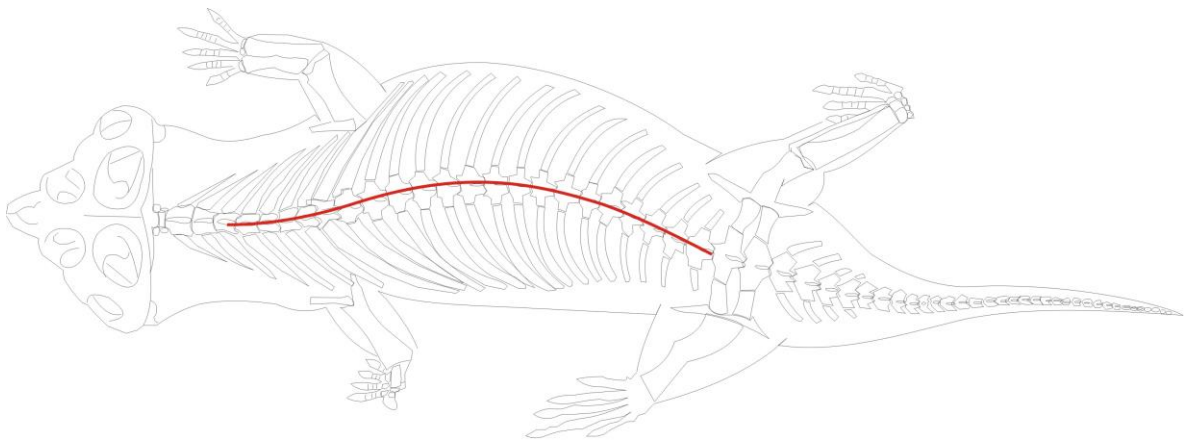


Fig 20: Esquema de la curvatura que sufre la columna durante la marcha, sobre gráfica de *Hiperodapedon gordonii*, tomado de BENTON (1983).

## 9. 2. Biomecánica de la excavación

*Scaphonyx sanjuanensis* presenta muchas de las adaptaciones que se citaron anteriormente para cavadores actuales y extintos, con lo cual puede decirse que esta especie de rincosaurio tenía la posibilidad de excavar.

Sin embargo, a la hora de ubicarlo en una de las categorías de animales cavadores propuestas por Hildebrand (1985), no presenta estructuras óseas que lo posicionen absolutamente dentro de una

categoría. El hallazgo de estructuras adaptadas para excavar, enumeró caracteres que corresponden tanto a la categoría de animales con “rotación del húmero”, como a la de “cavadores-raspadores”. Con base en esto, se propone que esta especie de rincosaurios, pudo haber tenido un método para excavar que implicara caracteres de ambos sistemas.

Las formas que indicarían el tipo de cavador con “rotación del húmero” son, principalmente, la rotación que presenta el húmero a lo largo de su eje longitudinal, movimiento que presentan algunos animales, como los topos y equidnas, tanto en sus movimientos de marcha, como durante la excavación (Hildebrand, 1985).

En estas formas cavadoras, el músculo que ejerce la mayor fuerza durante los movimientos de excavación es el latissimus dorsi (Hildebrand, 1985), en la posición que este músculo ocupaba en vida sobre el húmero de *Scaphonyx*, se encontró una marcada rugosidad, por lo cual se sugiere que éste cumplía un rol importante en los movimientos excavatorios que desarrollan rotación del húmero. Otros músculos que asisten en esta función son el subescapular y parte del pectoral, ambos ubicados y señalados en las figuras.

Otra estructura que caracteriza a este tipo de animales que rotan el húmero durante sus movimientos, es la presencia de un profundo flexor digital, el cual es enteramente tendinoso, pero que al originarse en un fosa sobre el epicóndilo, puede verse indicado en el material fósil. La función final de éste es empujar el radio hacia delante, mientras el húmero rota, de este modo las manos, en la recuperación del golpe, son llevadas a la posición de inicio para la nueva zancada.

Como ya se mencionó anteriormente, no se encuentran presentes todas las estructuras que definirían a esta especie de rincosaurio dentro de una categoría de cavadores, en relación a esto, puede observarse la falta de una estructura ósea que caracteriza a los animales que presentan “rotación del húmero”. Esta formación es un “túnel” en el húmero que hace las veces de desvío para el tendón del bíceps, de manera que este músculo, durante la recuperación del golpe flexiona el codo y “contrarota” el húmero (Hildebrand, 1985). Si bien este arreglo óseo-muscular no está presente en *Scaphonyx sanjuanensis*, Hildebrand (1985) propone que otros músculos que asisten en este movimiento, entre ellos cita parte del músculo pectoral, por lo tanto podría sugerirse que éste cumplía, al menos en parte, esta función.

Entre las características que hacen a un animal “cavador-raspador”, pueden observarse en *Scaphonyx* los fuertes huesos de los miembros traseros; grandes garras; gran desarrollo de las

marcas dejadas en el fósil por los músculos de los miembros traseros; así como características en la pelvis y en el fémur, entre otras.

En la pelvis pueden observarse las pronunciadas proyecciones que presenta el ilion, con marcas profundas para las inserciones de los músculos iliofibular; iliotibial; iliofemoral; y caudifemoral. Toda esta estructura posibilitaría el incremento de fuerza para movilizar el fémur, con la consiguiente posibilidad del mismo de generar la presión necesaria para romper el sustrato. También podrían haber participado en esta tarea los músculos aductores del fémur, como el puboisquiotibial, los cuales se encuentran sugeridos por rugosidades sobre los huesos donde se originan.

Sobre la tibia también se encontraron agarres para músculos que están preparados para hacer fuerza durante la excavación, entre estos poderosos músculos flexores se encuentran el iliofibular; y el iliotibial, ambos citados sobre la pelvis. Entre las marcas dejadas por la inserciones musculares, también se encontraron rugosidades pertenecientes a la inserción de músculos extensores de la tibia, estos son el ambiens; el iliotibial; y el femorotibial, todos ellos importantes en la tarea de excavar.

Entre otros aspectos, se observaron marcas correspondientes a la inserción del gastrocnemio; y a los músculos flexores de los dígitos. Esto, acompañado por la observación de gruesos tarsales; metatarsales; y falanges, indicarían que los músculos tiraban el pie hacia atrás y le proveían una firme retención durante los movimientos de raspado del sustrato, dirigidos posteriormente.

Otras características que completan este cuadro son la presencia de falanges cortas; garras grandes curvadas, comprimidas lateralmente; y metatarsos expandidos proximalmente.

Sin embargo, la caracterización no queda del todo completa, ya que faltan rasgos característicos de este tipo de “cavadores-raspadores” que no han sido encontrados en *Scaphonyx sanjuanensis*. Tales caracteres son, entre otros, la ausencia en esta especie de un olécranon desarrollado, estructura característica de este tipo de cavadores. Esta estructura es la que completa el esquema para generar la fuerza necesaria para excavar, ya que en ella se insertan los orígenes de los músculos flexores de los dígitos y carpales. Por otro lado, esto sugiere que los miembros que llevan a cabo la tarea de excavar son los delanteros, y no los grandes traseros, como lo sugiere Benton (1983).

Otra de las estructuras que son típicas de los “cavadores-raspadores” son los huesos sesamoideos presentes en la garras, pero que no se han encontrado en *Scaphonyx*, ni han sido citadas en *Hyperodapedon* (Benton, 1983).

Aquí se propone que, si bien los rincosaurios del género *Scaphonyx* no presentan todas las características para ubicarlos dentro de una de las clases de cavadores sugeridas, no cabe duda de la posibilidad que estos tenían de ejecutar movimientos de excavación, y dicho trabajo podrían haberlo realizado combinando los dos métodos descriptos.

## **CAPITULO 4. PALEOPATOLOGÍA**

### **1. Introducción y antecedentes**

La paleopatología es el estudio de las enfermedades y lesiones que han sufrido los animales que hoy encontramos en el registro fósil (Tanke, 1997). Este es un campo de estudio que requiere la participación activa de diferentes disciplinas, como la paleontología, veterinaria, medicina y biología, entre otras.

En su comienzo, el estudio de las paleopatologías sólo estaba dirigido a los fósiles humanos, pero luego se empezaron a divulgar trabajos sobre otros vertebrados.

Si bien en la Cuenca de Ischigualasto no se han registrado estudios de estas características, si se han realizado en especies pertenecientes a otras formaciones, siendo las patologías óseas encontradas en restos de dinosaurios las más estudiadas en la actualidad.

La primera enfermedad ósea, definida como tal en un fósil, se documentó y describió en 1838, antes de que se acuñara el termino Dinosauria (el cual se estableció luego de 1841). Esta patología, definida como una fusión vertebral, fue estudiada por Eudes-Deslongchamps, en un dinosaurio terópodo del genero *Poikilopleuron* (Eudes-Deslongchamps, 1838).

A este le sucedieron otros trabajos, permaneciendo siempre los dinosaurios en la mira, como los protagonistas principales. Entre estos estudios se podría mencionar el de Moodie (1916), el cual está referido al estudio de una paleopatología sobre vértebras caudales de un saurópodo.

Más adelante, la paleopatología se hizo más abarcativa, e incluyó en sus conclusiones las ventajas o desventajas que podría traer consigo una enfermedad determinada (Rothschild y Tanke, 1992). En uno de sus aspectos más abarcativos, la paleopatología se ocupa de estudiar cual es el rol que juega el patrón de conductas para favorecer, o no, ciertas condiciones patológicas. Entre estos trabajos puede nombrarse el de Rothschild y Tanke (1992), en el cual proponen, entre otras importantes conclusiones, que aquellos dinosaurios seriamente afectados por una determinada patología, tal como sucede con hadrosaurios o ceratópsidos, pudieron ser ignorados por otros animales de la misma manada, sin recibir ningún tipo de cuidado por parte de sus pares. Situación distinta es la que proponen estos autores para mamíferos extintos, entre los cuales se habría desarrollado algún tipo de cuidado por parte de los miembros sanos del grupo, alimentando y protegiendo al individuo afectado (Rothschild y Tanke, 1992).

Hasta los años setenta, el estudio de las paleopatologías óseas en animales sólo apuntaba a la descripción de los elementos afectados, sin prestar mayor atención a la etiología de las afecciones. En épocas posteriores estas circunstancias cambiaron, se evalúan actualmente las causas y consecuencias de las enfermedades reconocidas como tal en el registro fósil.

Para identificar factores osteopatológicos que pudiesen estar modificando la locomoción de los rincosaurios, se consideró necesario para este trabajo reconocer e identificar posibles patologías que hayan afectado el normal desplazamiento de estos animales. La importancia de conocer las paleopatologías es otro dato que ayuda a establecer las características del ecosistema triásico, ya que con ellas se pueden inferir otros aspectos de la vida en el pasado geológico.

El conocimiento de este ítem particular es de por sí, una arista aún no desarrollada en los restos fósiles de Ischigualasto, por lo tanto ésta es la primera vez que se encara un estudio de este tipo con los fósiles de aquel yacimiento.

## **2. Descripción de la displasia coxofemoral**

### **2. 1. Antecedentes**

En lo que respecta a las patologías óseas actuales, una de las más estudiadas, tanto en el ámbito de la ciencia médica, como en veterinaria, es la displasia de cadera, o displasia acetabular.

El término “displasia de cadera” significa “falla en el desarrollo de la cadera”, dicha enfermedad fue descrita en por Schenelle en 1935. Otra definición más amplia es “un grado variable de laxitud de la cadera, que permite la subluxación del fémur, durante la etapa inicial de la vida, originando un grado variable de pérdida de la profundidad acetabular, aplanamiento de la cabeza femoral y , por último, alcanza inevitablemente la artrosis” (Henricson *et al.*, 1966).

Durante el último medio siglo, pocas cosas han sido más desafiantes en medicina veterinaria que la displasia de cadera; dicho interés comenzó cuando el Dr. Gerry Schnelle proporcionó una nueva máquina de rayos X al Angel Memorial Animal Hospital de Boston, en los años 30 y descubrió que la mayoría de los perros grandes tenían articulaciones coxofemorales defectuosas (Schenelle, 1954).

La displasia de cadera se ha estudiado en más de 150 razas caninas, encontrándose en la mayoría de ellas (Larsen y Corley, 1972; Corley, 1983; Corley y Hogan, 1985), y presentando su mayor frecuencia en razas de talla mediana a grande, con crecimiento rápido (Priester y Mulvihill, 1972; Lust y col., 1973; Freudiger y col., 1973; Corley, 1987; Kealy y col., 1992).

En particular, la mayoría de los estudios referidos a esta patología están dirigidos a los canes domésticos, sumado esto a la condición cuadrúpeda de los mismos, es que se tomaron aquí como referencia para evaluar una posible osteopatología.

## **2. 2. Etiología de la displasia coxofemoral**

El origen de la displasia de cadera es multifactorial. Muchos autores han propuesto que el curso de esta enfermedad está influenciado por la tasa de crecimiento del animal (Lust y col., 1973; Hedhammer *et al.*, 1974; Lust y Farrel, 1977); el peso corporal (Kealy *et al.*, 1997); y el patrón de ejercicios, entre otros factores de carácter ambiental (Riser y Larsen, 1974), sin dejar de lado los causales genéticos que pudiesen estar presentes.

En 1959 el National Institutes of Health organizó una conferencia sobre patología comparativa de artritis y reumatismo, con el fin de evaluar si el conocimiento de las enfermedades óseas en los animales pudiese ayudar al conocimiento de las que se producen en los humanos (Johnson, 1959). En esa ocasión el Dr. Lent Johnson postuló que la causa subyacente de la displasia en personas y perros era la inestabilidad coxofemoral.

En esa ocasión, Johnson sugirió que ésta es una enfermedad biomecánica, que representaba una disparidad entre la masa muscular primaria y el crecimiento de la estructura ósea. En ese estudio, propuso que el desarrollo normal del músculo, hasta alcanzar la madurez funcional, al mismo tiempo que los elementos esqueléticos, produce que una articulación mayor (como la cadera), sea traccionada. En contrapartida, en una situación anormal, la ausencia de soporte muscular posibilita la subluxación de la cabeza femoral y el acetábulo, disparando una serie de eventos que concluyen en la displasia acetabular (Johnson, 1959). Esta hipótesis fue probada por Riser (1981) y los resultados sustentaron el supuesto.

### **2. 3. Desarrollo y consecuencias de la displasia coxofemoral**

En pautas generales, esta patología aparece en los estadios más tempranos de desarrollo, y se acentúa durante toda la vida, desencadenando una osteoartrosis articular secundaria en el animal adulto (Kelly y Zacks, 1969).

Uno de los primeros eventos que ocurre, es la subluxación de la cabeza femoral, y como consecuencia de esto, la cabeza del fémur no tiene una congruencia normal con el acetábulo, se pierde el líquido sinovial y luego se atrofia la articulación. Este proceso culmina con la pérdida del tejido cartilaginoso que protege a los elementos óseos del roce entre sí. Cuando se produce el contacto entre ambas estructuras óseas directamente, el hueso se torna esclerótico por presión mecánica excesiva, lo cual produce gran dolor y la consecuente limitación en el movimiento del miembro afectado. Se pierde entonces la función normal de la articulación, produciendo que esta no carga el peso del cuerpo ni transmite el impulso del desplazamiento al tronco. Ante la situación anteriormente descrita, el resto del cuerpo trata de compensar dichos procesos desequilibrantes, y desplaza el centro de gravedad, cargando el peso del cuerpo en las otras patas. Como consecuencia, las estructuras óseas de todo el cuerpo se ven afectadas y pierden su forma normal. Esto se ve reflejado en el diámetro del cuello del fémur, en la angulación anómala de las zigapófisis del sacro y de las vértebras dorsales y en la presencia de estructuras típicas de zonas con presión mecánica excesiva, llamadas osteofitos y geodas que se describen más adelante (Morales Janaver, com. pers.).

En el caso de una cadera normal, en los primeros estadios de desarrollo, los músculos y nervios de la cadera son inmaduros (Kelly y Zacks, 1969). Los tejidos son blandos, plásticos, elásticos y



tienen un límite elástico (punto sobre la curva de deformación más allá del cual el material no retorna a su forma original) (Frost, 1967). Al finalizar la osificación, el cambio de forma se produce por el agregado de hueso nuevo en una zona y la movilización del mismo desde otras.

Frente a una cadera con tendencia displásica, si el peso supera la capacidad de carga de los tejidos blandos de sostén, y los límites de plasticidad de los tejidos articulares, entonces los elementos coxofemorales cambian de forma, produciendo una cadera anormal. En esta etapa temprana de la vida de un animal, la incongruencia del acetábulo y la cabeza del fémur, dispara una serie de eventos que retardan el desarrollo normal y traccionan la articulación fuera de su posición normal. Se produce así el primer estadio de una displasia de cadera, originada como efecto de la sobrecarga articular (Strayer, 1971).

Si la congruencia pudiese mantenerse hasta que los músculos y nervios maduran funcionalmente, el poder de los elementos musculares sería suficiente como para mantener el equilibrio biomecánico; en este caso los cambios se restringen a una movilización normal de hueso de una zona a otra, pudiendo desarrollarse una cadera normal (Strayer, 1971).

El curso de la displasia de cadera está influenciado por la tasa de crecimiento del animal (Lust *et al.*, 1973; Hedhammer *et al.*, 1974; Lust y Farrel, 1977); el peso corporal (Kealy *et al.*, 1997); y el patrón de ejercicios, entre otros factores de carácter ambiental (Riser y Larsen, 1974) y genéticos.

En muchos estudios se ha podido demostrar que la tasa de crecimiento es el factor principal que influye en el desarrollo de una cadera displásica. Aparentemente, una tasa de crecimiento lento, provee la oportunidad para el desarrollo normal de la cadera. Mientras que un rápido crecimiento, resultado de una dieta con mayor aporte energético, presentaría una mayor probabilidad para la aparición de la displasia (Riser *et al.*, 1967; Lust *et al.*, 1973, 1985; Hedhammer *et al.*, 1974; Kasström, 1975; Kealy *et al.*, 1992).

### **2. 3. 1. Osteofitos y geodas**

Como se mencionó antes, existen numerosas evidencias que proponen que la principal causa de la displasia de cadera es la laxitud de la articulación en el comienzo de la vida. Dicha circunstancia produce la subluxación de la cabeza femoral, dando como resultado la falla del desarrollo del

acetábulo, en lo que respecta a la formación de una cavidad lo suficientemente profunda como para mantener en posición adecuada a la cabeza femoral (Månsson y Norberg, 1961).

A los procesos anteriormente expuestos, le sigue la modelación irregular del borde acetabular, la cabeza y el cuello femoral. Esto, a su vez, causa la incongruencia entre las partes que forman la articulación, favoreciendo la aparición de una artrosis secundaria.

La osteoartrosis, produce unas neoformaciones particulares llamadas “osteofitos”, las cuales son causadas por el exceso de presión en la zona (Månsson y Norberg, 1961).

Los osteofitos consisten en tejido óseo esclerificado y reflejan los cambios óseos secundarios que ocurren dentro de una articulación displásica. La observación de estos elementos patológicos constituye un importante indicador de artrosis, y subsecuentemente, puede ser una huella de displasia de cadera (Morgan *et al*, 2001).

Las neoformaciones óseas pueden aparecer como picos o engrosamientos redondeados, estructuras que pueden visualizarse en los rayos X de caninos con displasia. Este hueso neoformado puede tomar dos formas sobre el cuello del fémur. Una de estas formas es periarticular, y tiene por objeto agrandar el borde articular en una articulación con laxitud, a ésta se lo denomina “labios periarticulares” (son los llamados osteofitos). La otra forma de neoformación ósea se denomina entesofitos, se produce en la zona de inserción de los tejidos blandos, y refleja la tracción inusual sobre estas estructuras debida a la inestabilidad articular (Morgan *et al*, 2001).

Otra estructura característica, que acompaña a los osteofitos, son las llamadas “geodas”, éstas son quistes de tejido fibroso se presentan en las zonas articulares defectuosas (Morales Janavel com pers).

### **2. 3. 2. La displasia en un animal adulto**

En el animal adulto, tal como el ejemplar analizado en este trabajo, el resultado final de una displasia coxofemoral es una artrosis dolorosa, de carácter crónico. Los signos de dolor aparecen en forma súbita, después de un ejercicio prolongado, y son causados por el trauma sufrido por los tejidos blandos, con una exacerbación aguda de la sinovitis existente en estos casos (Morgan *et al*, 2001).

El animal adulto con displasia, puede evidenciar rigidez de los miembros, después de un periodo de reposo. Sin embargo, con la entrada en calor, puede eliminar la rigidez, aunque mantendrá un paso acortado.

La marcha “en salto de conejo”, presente en los animales adultos con esta afección, es la solución para que exista un menor rango de movimiento de los miembros pélvicos afectados. Esto lo hacen minimizando los movimientos de la cabeza femoral dentro del acetábulo mal formado, y dándole una máxima utilización a la articulación lumbosacra (Morgan et al, 2001). El “salto de conejo” durante épocas prolongadas, produce un desplazamiento del centro de gravedad del animal, el cual queda evidenciado en una angulación diferencial de las zigapófisis de las vértebras dorsales y del sacro, y en un corrimiento del centro del cuerpo vertebral del sacro (Morales Janavel, com pers).

El animal adulto con displasia de cadera se encuentra la mayoría del tiempo, en posición sentado, más que parado, debido al agudo dolor de la articulación coxofemoral. Con el tiempo, los músculos de los muslos pueden atrofiarse, debido a que el dolor provoca la restricción de su uso (Morgan et al, 2001).

### **2. 3. 3. Afecciones en la cavidad acetabular**

La evaluación del borde acetabular brinda una buena indicación de la relación del fémur con el acetábulo. Normalmente, el borde acetabular no se osifica hasta pasados los primeros meses de vida, esto representa un período de tiempo en el cual el borde acetabular es particularmente vulnerable a las fuerzas biomecánicas, las cuales son el resultado de la disparidad entre el crecimiento del aparato muscular y el esquelético. A medida que la cabeza femoral pierde su ubicación normal, el borde acetabular se va desgastando y redondeándose. Debido a las sobrecargas soportadas por el borde acetabular, se ven afectados los procesos de condrogénesis y osteogénesis, de esta forma se demora la conversión de fibrocartílago a cartílago hialino, y luego a hueso. Este moldeado anormal produce aplanamiento del borde acetabular, y refleja un contacto anormal entre la cabeza femoral y el acetábulo (Morgan et al, 2001).

Con la falta de congruencia en la cavidad acetabular, y el subsecuente desplazamiento de la cabeza femoral, las presiones de carga se concentran sobre un área más pequeña, en la superficie articular sobrecargada. Como resultado se desarrollan dos procesos osteogénicos opuestos: uno

es el aumento del depósito de hueso subcondral, sobre el área sobrecargada, denominado “esclerosis ósea”, lo que origina el aumento en número y espesor de las trabéculas. El otro proceso, es la pérdida de tejido óseo en la zona con menor presión, con la subsecuente disminución de la densidad ósea de la cavidad en el área en cuestión (Prieur, 1980).

La persistencia del acetábulo como cavidad, depende del apropiado asentamiento de la cabeza del fémur dentro del mismo. Por lo tanto, si la cabeza femoral se desplaza de su posición normal, la cavidad acetabular se rellena con hueso nuevo. Eventualmente este depósito nuevo de hueso, da lugar a la completa destrucción del sitio de origen del ligamento redondo de la cabeza femoral, y la cavidad acetabular deja de ser tal para convertirse en un hundimiento superficial del hueso (Morgan et al, 2001).

Acompañando a esta patología existe una estructura denominada “bilabiación”, la cual se describe como un borde acetabular nuevo de hueso, caracterizado por una doble línea. Si la laxitud articular es importante, y se produce durante una etapa temprana de la vida del animal, el efecto sobre el borde del cartílago es una deformación grave, caracterizada por un redondeamiento de la cavidad acetabular. Pero si presenta un menor grado de laxitud articular, y se produce a una edad más avanzada, la osificación del borde ya ha ocurrido, y los osteofitos se extienden desde el borde del acetábulo, en un intento por estabilizar la articulación, formándose así la bilabiación (Lawson, 1963).

La remodelación del acetábulo antes mencionada, puede detenerse en cualquier estadio de la subluxación, cuando la cápsula articular provea un soporte que establezca la articulación. El progreso de la bilabiación también puede ser detenido cuando la subluxación pasa a ser completa (luxación completa de la cabeza del fémur), momento en el que deja de existir contacto entre los dos elementos de la articulación (Morgan et al, 2001).

Los cambios del borde acetabular se ven influenciados por la falta de contacto óseo, y se caracterizan por atrofia del hueso y la desaparición de bandas densas de hueso subcondral que previamente definían el borde del acetábulo (Morgan et al, 2001).

En resumen, pueden darse cuatro patrones en el acetábulo, que indican un desarrollo anormal de la articulación coxofemoral. La cabeza femoral puede subluxarse y:

1. Causar un redondeamiento y aplanamiento del borde acetabular
2. Formar un patrón de remodelación del borde acetabular, denominado bilabiación

3. Permanecer dentro del acetábulo, con la formación de fuertes osteofitos, en un intento de formar un labio funcional que sostenga la cabeza del fémur
4. Separarse por completo del acetábulo, con la consecuente atrofia del borde acetabular, debido al desuso.

Cualquiera de estos estadios puede ser el punto final de la enfermedad, dependiendo de la edad del animal, o bien pueden progresar todos en un mismo paciente (Morgan et al, 2001).

### **2. 3. 4. Afecciones en la cabeza y cuello femoral**

Los primeros cambios en la cabeza femoral de un animal displásico, consisten en el desgaste del cartílago articular y un engrosamiento de la inserción del ligamento redondo (Morgan et al, 2001), rasgos que obviamente no han sido observados en el material fósil, por ser estructuras de tejido blando.

Los cambios que siguen a aquellos, son el resultado de la subluxación, con lo cual la cabeza femoral se remodela, en respuesta a la falla para asentar dentro de la cavidad acetabular. La progresión de los cambios depende de : el grado de laxitud articular; de la edad a la que comienza dicha laxitud; de la actividad atlética del animal; y del peso del mismo (Morgan et al, 2001).

Si los cambios ocurren en un esqueleto inmaduro, se dan con mayor rapidez, ya que la remodelación involucra el desarrollo activo de hueso. En este caso, con la subluxación de la cabeza femoral en una animal joven, los cambios pueden ser masivos, dando como resultado una forma que asemeja “un cucurucho de helado derretido” (Riser, 1973b; 1975).

Si la progresión de la enfermedad se da en forma más lenta, los cambios en la cabeza y cuello femoral comienzan con el desarrollo de un labio óseo, llamado “línea de Morgan”. Con la persistencia de la laxitud, los cambios secundarios causan un engrosamiento en el cuello femoral, y la cabeza pierde su esfericidad, volviéndose algo aplanada (Morgan et al, 2001).

Si la cabeza femoral se luxa por completo, y no existe contacto alguno con el acetábulo, la cabeza sufre una menor remodelación, con pérdida mínima de su forma original. El borde liso de la misma persiste, debido a que ya no existe parte alguna del acetábulo que esté efectuando una acción abrasiva contra ese hueso. De esta manera, cuanto más temprana y completa se desarrolle la luxación, son menores los cambios que ocurren en la forma de la cabeza femoral. Sin embargo,

en muchos casos el cuello del fémur responde a la ausencia de fuerzas provenientes del acetábulo con un engrosamiento (Morgan et al, 2001).

Es importante agregar que los cambios producidos en la cabeza y cuello del fémur son paralelos a los patrones de cambio que se dan en el acetábulo (Morgan et al, 2001).

### **3. Metodología**

Se analizó la posible existencia de paleopatologías sobre el ejemplar en cuestión. Para ello, el trabajo se dividió en dos aristas mutuamente complementarias, una se basa en la comparación de los huesos afectados y aquellos que no lo están (todos pertenecientes al mismo ejemplar), ya que debido a su excelente preservación se cuenta con la mayoría de los huesos, y en ellos es fácil diferenciar rasgos patológicos de otros productos de deformación diagenética.

La segunda etapa del trabajo, es la comparación con elementos óseos de cuadrúpedos actuales que presenten displasia de cadera, para obtener así un rango de patrones que permitan hacer un diagnóstico de la patología.

La comparación con los restos óseos del mismo ejemplar se llevó a cabo midiendo la superficie ocupada por el acetábulo del fémur izquierdo y derecho; luego se visualizaron los rasgos más sobresalientes en el elemento afectado, y se procedió a una descripción detallada de ellos.

Con los restantes huesos se procedió de la misma manera, tomando las medidas correspondientes tales como: diámetro de la cabeza femoral; largo del fémur; inclinación de las zigapófisis en las vértebras dorsales y en las sacras; y finalmente, observando y describiendo en detalle aquellas estructuras patológicas de importancia.

En la instancia de comparación con esqueletos actuales, se observaron las zonas afectadas del ejemplar y los mismos componentes óseos de animales actuales con la patología en cuestión. Para ello se escogieron descripciones de esqueletos de caninos, ya que son los cuadrúpedos que presentan patologías óseas más comunes monitoreadas por veterinarios.

De esta manera, se buscó dilucidar cuál era el estado de salud del animal en cuestión, y conocer sus limitaciones locomotoras.

### **4. Resultados**

#### **4. 1. Descripción del material**

En este punto es importante mencionar que el estado de preservación del ejemplar es excelente, por lo tanto han sido excluidas causas preservacionales que pudiesen confundirse con procesos paleopatológicos. Dicha preservación es tal, que pueden observarse con claridad las zonas en las que se insertan los músculos.

Por otro lado, el grado de deformación es ínfimo, al punto que ambos lados de la pelvis y los elementos de las patas, tienen un contacto neto totalmente armónico y articulado.

#### **4. 2. Cavidad acetabular**

En el borde posteroventral del acetábulo izquierdo de este ejemplar, se observan evidencias de tejido óseo esclerosado y oquedades; estructuras llamadas osteofitos y geodas respectivamente. (Figura N° 21).

Las mencionadas geodas se encuentran tanto en el borde interno, como en la superficie externa del borde del acetábulo, ubicándose sobre la zona que corresponde al área acetabular del isquión. Sobre la superficie interna del hueso púbico, que conforma la cavidad acetabular, se presenta una gran oquedad. En la misma porción de ese elemento óseo se observa la formación de osteofitos con menor desarrollo que en el isquión.

Las estructuras típicas de la displasia encontradas en los elementos púbicos antes mencionados, no presentan gran desarrollo en el ileón, pero si puede observarse aquí una marcada disminución del borde del acetábulo, con la consiguiente pérdida de profundidad en esta cavidad.

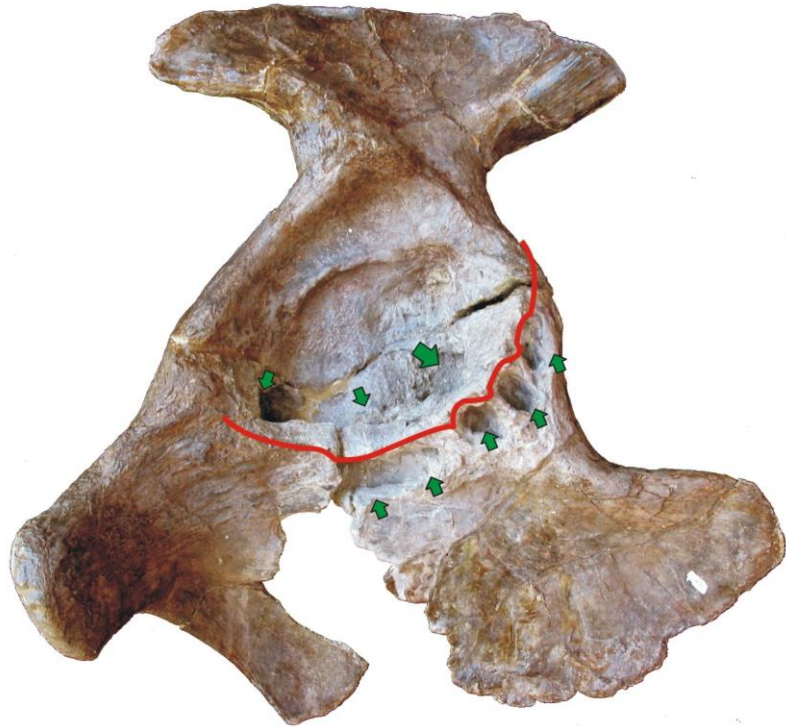


Fig 21 : Pelvis izquierda de *S. Sanjuanensis* PVSJ 679,  
Mostrando la deformación acetabular producto de la displasia.

Referencias: Borde marcado, señalando el esclerosamiento u osteofito.  
Flechas, indicando geodas.

La disminución de la profundidad del acetábulo está acompañada por una mayor abertura de la cavidad sobre el lado posterodorsal, en el cuello del ileon. (Figura N° 22).

Sobre la cara medial de la pelvis no se encuentran desarrolladas estructuras que indiquen con claridad la presencia de una displasia coxofemoral.



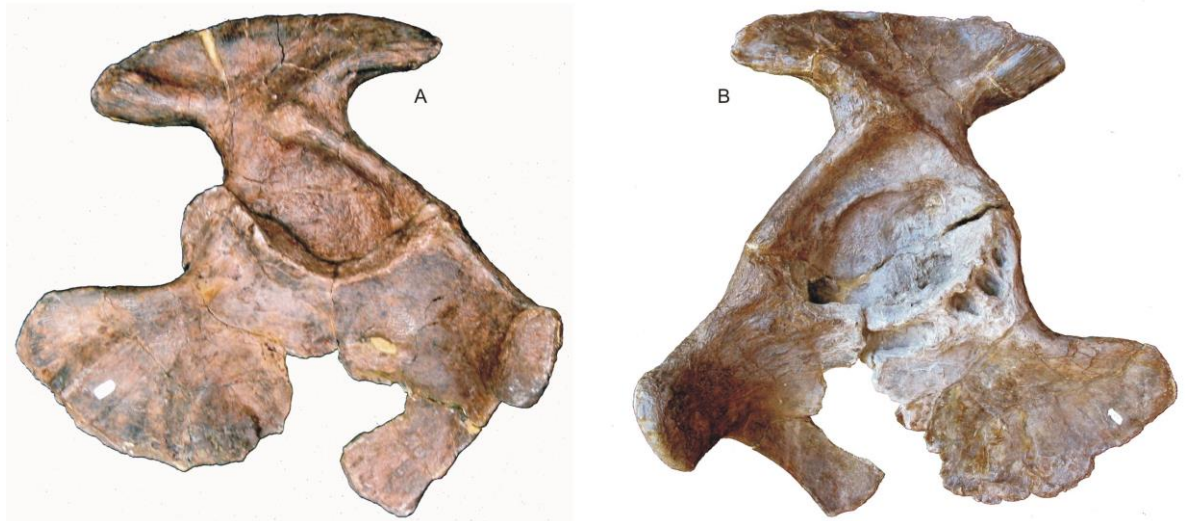


Fig 22 : Pelvis derecha (A) e izquierda (B) de *S. Sanjuanensis* PVSJ 679, Comparando las diferencias entre el lado sano y enfermo. Notese en el lado izquierdo que, además de las geodas y osteofito el acetábulo se ha deformado.

#### 4. 3. Fémur

En el fémur afectado se presenta una disminución del ancho de la cabeza, tanto en sentido anteroposterior, como en el plano dorsoventral.

Aquí también pueden observarse osteofitos sobre toda la superficie de la cabeza femoral más cercana a la articulación con el acetábulo.

Una de las estructuras más afectadas en la cabeza femoral es la fosa intertrocánterica ventral, la cual se encuentra angostada en sentido anteroposterior, y presenta una superficie más rugosa, y con mayor profundidad que la correspondiente en el miembro sano.

El trocánter interno se encuentra adelgazado y con menor desarrollo general. En el cuello femoral se observa una disminución de su circunferencia. Los cóndilos del fémur afectado presentan en toda su superficie osteofitos. También puede observarse un deformación general en el extremo distal, sin poder apreciar claramente la diferenciación entre ambos cóndilos. La longitud total del fémur afectado también presenta una disminución en su largo total. (Figura N°23 ).

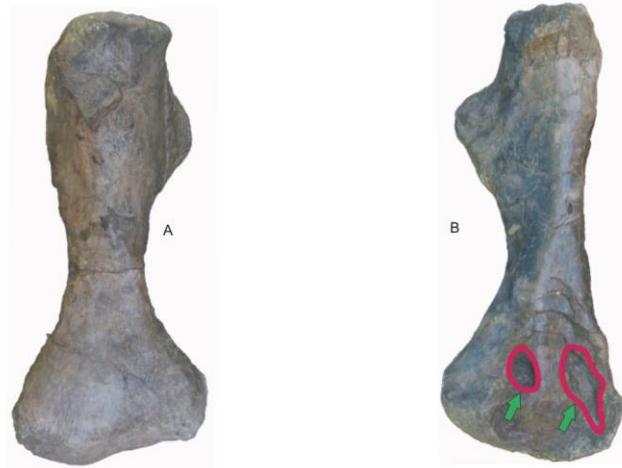


Fig 23 : Fémur derecho (A) e izquierdo (B) de *S. Sanjuanensis* PVSJ 679, Comparando las diferencias entre el lado sano y enfermo. Notese en el lado izquierdo, la reducción de la cabeza femoral y cuello, y la presencia de geodas señaladas con flechas.

#### 4. 4. Vértebras dorsales

En lo que respecta a las vértebras, puede observarse una angulación diferenciada en las zigapófisis de las vértebras dorsales. (Figura N° 24).

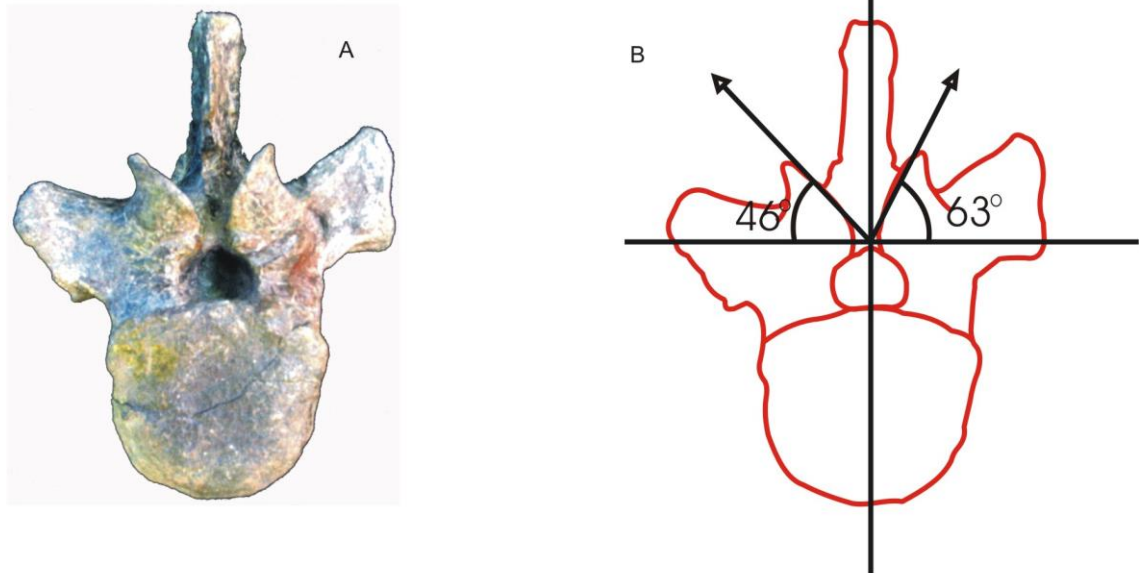


Fig 24 : Vértebra dorsal de *S. Sanjuanensis* PVSJ 679, (A), foto anterior, notese el acortamiento del proceso lateral derecho. (B) diagrama indicando la diferencia de angulación entre las zigapófisis.



Fig 25 : Vista lateral izquierda de vértebra dorsal de *S. sanjuanensis* PVSJ 679, la flecha indica el esclerosamiento del cuerpo vertebral.

También se encuentra tejido óseo esclerosado sobre los bordes del cuerpo vertebral de las mismas, los cuales generan un borde continuo de osteofitos alrededor de éstas.(Figura N° 25). Un leve desplazamiento del centro puede observarse en las vértebras dorsales, siendo menos marcado que el que se da en las vértebras sacras.

#### 4. 5. Sacro

En el ejemplar, puede observarse una angulación diferencial de las zigapófisis de las vértebras dorsales y del sacro, y se presenta un desplazamiento del centro del cuerpo vertebral de las vértebras sacras (DR. Enrique Morales Janavel, com pers). Estos rasgos se ven evidenciados en la marcha por un desplazamiento de el centro de gravedad del animal, lo cual lleva a la ejecución del “salto de conejo”. La marcha “en salto de conejo”, presente en los animales adultos con displasia de cadera, es la solución para que exista un menor rango de movimiento de los miembros pélvicos afectados (Morgan et al, 2001).

Estas características pueden observarse en las fotografías tomadas al ejemplar, y están acompañadas por una disparidad en el largo y angulación de las costillas del sacro. (Figura N° 26).

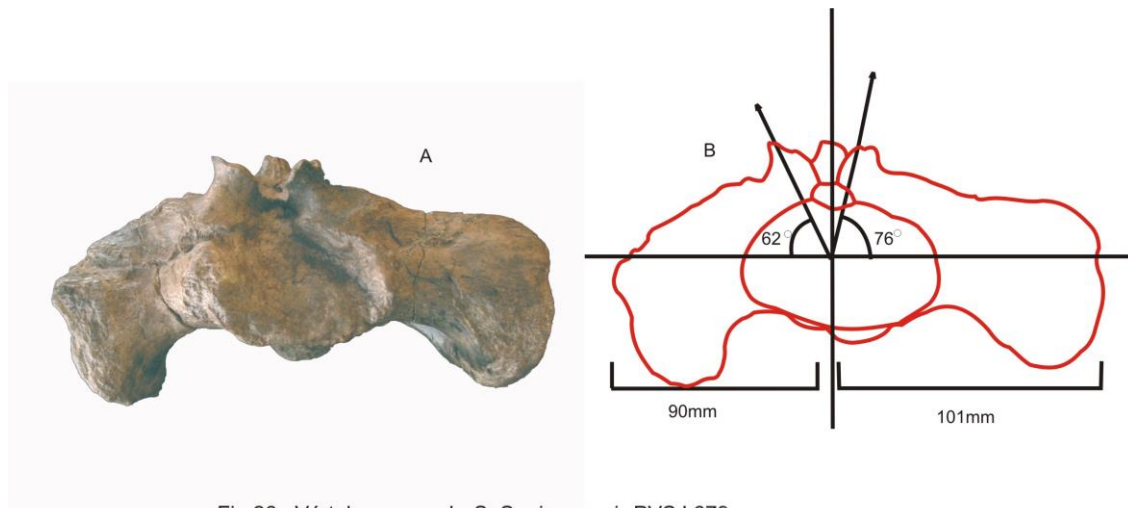


Fig 26 : Vértebra sacra de *S. Sanjuanensis* PVSJ 679,  
 (A), foto vista anterior, notese el acortamiento del proceso lateral derecho.  
 (B) diagrama indicando la diferencia de angulación entre las zigapófisis.

Tabla N° 2. Comparación de los elementos afectados y los sanos del ejemplar PVSJ 679

	Elementos sanos (derechos)	Elementos enfermos (izquierdos)
Profundidad máx acetabular	4.00	2.60
Eje acetabular N°1	5.20	6.70
Eje acetabular N°2	6.50	9.30
Eje acetabular N°3	12.50	19.80
Eje cabeza femoral N°1	94 mm	70 mm
Eje cabeza femoral N°2	73 mm	48 mm
Circunf cabeza femoral	245 mm	191 mm
Circunf cuello femoral	171 mm	160 mm
Largo femoral	261 mm	252 mm
Largo costilla sacra	90 mm	101 mm
Angulación de zigapófisis		
Vértebras dorsales	46°	63°
Vértebras sacras	62°	76°

## **5. Discusión y conclusiones**

Con base en la descripción del animal, y en vista de que los rasgos óseos que el mismo presenta concuerdan con los caracteres desarrollados con anterioridad referidos a la displasia

coxofemoral, es que se postula que el ejemplar en cuestión presenta una displasia de cadera de grado avanzado.

El grado de avance de la enfermedad indica que el ejemplar tenía un andar denominado “claudicación de cuarto grado”, estado en el cual se deja de apoyar el miembro afectado, desplazando el centro de gravedad, y cargando el peso del cuerpo sobre las otras patas.

Esta modificación de la marcha se debe, en primer lugar, a que la enfermedad en este grado de avance es muy dolorosa, y el animal evita el uso de los miembros posteriores, ejecutando el “salto de conejo”, típico en animales con esta enfermedad (Morgan et al, 2001).

Un aspecto que debe tenerse en cuenta es que en los canes, el paso en “salto de conejo” es posible debido a que éstos tienen la posibilidad de elevar el miembro afectado, y llevarlo en el aire durante la marcha. Esto es posible debido a la ubicación ventral del acetábulo en estos mamíferos, y por la acción de los músculos flexores, los que mediante su contracción, posicionan el miembro de esta forma. En los reptiles, la ubicación del acetábulo es más lateral, los músculos que soportan los miembros no se insertan de la misma manera en la pelvis, ni en el fémur. Si a esto se suma la gran masividad que presentan los elementos óseos de los rincosaurios, con el consiguiente peso que esto presupone, entonces se hace evidente que mantener al miembro enfermo en el aire requeriría de un gran esfuerzo.

Por lo tanto el mantenimiento del miembro afectado en el aire durante la marcha, con el consiguiente “salto de conejo”, no se vería realizado de la misma forma que en los canes. Existe mayor probabilidad de que dicho miembro fuese arrastrado por el animal, o levemente elevado, pero sin lograr el movimiento en salto típico de los perros.

En lo referente al aspecto del modo de vida de los rincosaurios, es importante mencionar que las relaciones predador/presa pueden visualizarse como dinámicas y dialécticas, actuando en direcciones opuestas (Pianka, 1982).

A estas características propuestas por Pianka, sería interesante agregar que, si determinadas patologías han podido actuar sobre el modo de locomoción de un animal, entonces éste debe haber generado estrategias que le permitieran sobrevivir a los predadores, a pesar de su patología.

En este caso en particular, las capacidades atléticas deberían estar perturbadas por la presencia de una patología ósea que afecta la locomoción. Esta patología lo pondría en inferioridad de condiciones a la hora de una virtual huida o en la búsqueda de alimento, entre otros hábitos que podrían verse afectados.

Lo anteriormente mencionado, da la pauta que estos herbívoros podrían haber presentado hábitos con algún grado de gregarismo, o comportamiento grupal. Ya que un animal con una

afección en grado tan avanzado como la aquí descrita, y que invalida los movimientos del individuo, podría haber presentado más chances de supervivencia en un grupo que tuviese comportamientos de este tipo, y que hubiese dado a los animales con diferentes enfermedades, la posibilidad de llevar a cabo una vida prolongada hasta la adultez, como puede observarse en el ejemplar aquí estudiado.

Una evidencia que soporta esta hipótesis es el hallazgo de tres esqueletos juveniles de la misma edad, juntos en una posible cueva u oquedad (Heredia et al, 2002), la cual también habla de animales que llevaban una vida con algún tipo de conducta gregaria.

## **BIBLIOGRAFÍA**

- Alcober, O. A. 2000. Redescription of the skull of *Saurosuchus galilei* (Arcosauria-Rauisuchidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*. 20 (2): 302-316.
- Alexander, R Mc N. 1985. Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 83: 1-25.
- Alexander, R. Mc N. 1983. *Animal Mechanics*, 2<sup>nd</sup> edition. Blackwell, Oxford. 301pp.
- Alexander, R. Mc N. 1989. *Dynamics of dinosaurs and other extinct giants*. Columbia University Press, New York. 167 pp.
- Azevedo, S. A. K. 1987b. Estudio paleoecológico de *Scaphomyx sulcognatus*. *Anais de X Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Rio de Janeiro.
- Azevedo, S.A.K. 1987a. *Scaphonyx sulcognathus* sp. nov., um novo rincossaurídeo noetriássico do Rio Grande do Sul, Brasil. *Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Rio de Janeiro.
- Bargo, M. S., Vizcaíno, S. F., Archuby, F. M. And Blanco, R. E. 2000. Limb bone proportions, strenght and digging in some Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene) mylodontid ground sloths (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 601-610.
- Benton, M. J. 1983a. The Triassic Reptile Hyperodapedon from Elgin: functional morphology and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 302: 605-717.
- Benton, M. J. 1983b. Dinosaur succes on the Late Triassic: a noncompetitive ecological model. *The Quartely Review of Biology*, 58 (1): 29-55.
- Benton, M. J. 1984. The relationships and early evolution of the Diapsida. In: Ferguson, M. W. J. (ed). *The Structure, Development, and Evolution of Reptiles*. *Symposia of the Zoological Society of London*, 52: 575-596.
- Benton, M. J. 1990. The species of Rhynchosaurs, a rhynchosaur (Reptilia, Diapsida) from the Middle Triassic of England. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 328: 213-306.
- Brinkman, D. 1981. The origin of the crocodyloid tarsi and the interrelationships of thecodontias archosaurs. *Breviora*. 464, 1-23.
- Byely, T. C. 1925. The myology of *Sphenodon punctatum*. *Stud. Nat. Hist. Iowa Univ.* 11 (6):1-51.
- Carroll, R. L. 1976. Noteosuchus- the oldest know rhynchosaur. *Annals of the South African Musseum*, 72 (3): 37:57.

- Casamiquela, R. M. 1960. Noticia preliminar sobre dos nuevos Estagonolepoideos argentinos. Ameghiniana. Rev. Asoc. Paleont. Arg. Bs. As.
- Casamiquela, R. M. 1961. Dos nuevos Estagonolepoideos argentinos. (de Ischigualasto, San Juan) Rev. Asoc. Geol. Arg. Bs. As.
- Casinos, A. Quintana, C. and Viladiu, C. 1993. Allometry and adaptation in the longbones of a digging group of rodents (Ctenomynae). Zoological Journal of the Linnean Society 107: 107-115.
- Chatterjee, S. 1974. A rhynchosaur from the Upper Triassic Maleri formation of India. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, 267: 209-261.
- Chatterjee, S. K. 1980. The evolution of rhynchosaurs. Mem. Soc. geol. Fr. 139, 57-65.
- Colombi, C. E. 2001. Arquitectura aluvial y tafonomía de Paleovertebrados en un sector basal de la Formación Ischigualasto, San Juan. Tesis de Licenciatura. Inédita. Universidad Nacional de San Juan.
- Cope, E. D. 1870. On the structural Characteristics of the Cranium in the lower Vertebrata (Reptiles, Batrachia and Fishes). The American Naturalist, 4: 226-243.
- Corley, E. A. 1987. Hip dysplasia; a report from the orthopedic foundation for animals. Seminars in Vet Med and Surg (SA) 2: 141-151.
- Corley, E. A., 1983. Hip dysplasia; a monograph for dog breeders and owners. OFA, Columbia Mo.
- Corley, E. A; Hogan, P. M. 1985. Trends in hip dysplasia control: analysis of radiographs submitted to the orthopedic foundation for animals, 1974 to 1984. JAVMA 187: 805-809.
- Eudes-Deslongchamps, J. A. 1838. Memoire sur le Poekilopleuron bucklandi, Gend Saurien Fossile, Intermediare Entre les Crocodiles et les Lezards. Mem. Soc. Linn. Normandie. VI, 37-146.
- Fariña, R. A. 1995. Limb bone strength and habits in large glyptodonts. Lethaia, vol 28, pp 189-196.
- Fariña, R. A. and Vizcaíno, S. F. 1997. Allometry of leg bones in armadillos (Mammalia, Dasypodidae). A comparison with other mammals. Zeitschrift fur Saugetierkunde 62:65-70.
- Farley, C. T. and Ko T. C. 1997. Mechanics of locomotion in lizards. The journal of Experimental Biology 200, 2177-2188.
- Frenguelli, J. 1948. Estratigrafía y edad del llamado "Rético" en la Argentina. An. Soc. Arg. Est. Geogr. GAEA Bs. As.



- Freudiger, U.; Schärer U.; Buser, J-C; Mühlebach, R. Die Resultate der Hüftgelenksdysplaise-Bekämpfung beim D. Schäferhund in der Zeit von 1965 bis 1972. *Schweiz Arch Tierheilkd* 115: 169-173.
- Frost, H. M. 1967. *An Introduction to Biomechanics*. Springfield, I. L, Charles C Thomas.
- Galis, F. 2001. Evolutionary history of vertebrate appendicular muscle. *BioEssays* 23: 383-387.
- Gambarian, P. P. 1960. Adaptive characteristics of the locomotor organs in burrowing mammals. (In Russian). Akad. Nauk. Armianskoi SSR, Erevan.
- Gervais, P. 1869. *Zoologie et paléontologie française*. 2ed. Paris 544p.
- Gervais, P. 1869. *Zoologie et paléontologie française*. 2ed. Paris 544p. Gervais, P. 1869. *Zoologie et paléontologie française*. 2ed. Paris 544p.
- Goldstein, B. 1968. Burrowing mechanisms in some fossorial mammals. Ph. D. diss., University of California at Davis.
- Gunter, A. 1867. Contribution to the anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus, Owen). *Philosophical Transactions of the Royal society*, 167: 595-629.
- Hedhammer, Å; Wu, F.; Krook, L; Schryver, H. F.; Delahaunta A.; Whalen J. P.; Kallfelz F. A.; Nunez E. A.; Hintz, H. F.; Sheffy, B. E.; Ryan G. D. Overnutrition and disease. An experimental study in growing Great Dane Dogs. *Cornell Vet* 64 (Suppl 5).
- Herbst, R. 1970. Estudio palinológico de la Cuenca de Ischigualasto- Villa Unión, (Triásico), Provincia de San Juan- La Rioja. *Ameghiniana* 7: 83-97.
- Heredia, G. J. ; Alcober, O. A. ; Martínez, R. N. y Colombi, C. E. 2002. Evidencias de Gregarismo en Rincosaurios. XVIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. Bahía Blanca, Argentina.
- Hildebrand, M. 1974. *Analysis of vertebrate structure*. New York: Wiley.
- Hildebrand, M.; Bramble, D. M.; Liem, K. F.; Wake, D. B. 1985. *Functional Vertebrate Morphology*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts; and London, England.
- Hof, A. L. 2001. The force resulting from the action of mono and biarticular muscles in a limb. *Journal of Biomechanics* 34: 1085-1089.
- Huene, F. von. 1939a. Die Lebensweise der Rhynchosauriden. *Paläont. Z.* 21:232-238.

- Huene, F. Von. 1939b. Die Verwandtschaftsgeschichte des Rhynchosauriden des sudamerikanischen Gondwanalandes. *Physis*, 14: 499-523. (1939)
- Huene, F. von. 1942. Die fossilen Reptilien des sudamerikanischen Gondwanalandes. Munich: C. H. Beck.
- Hughes, B. 1968. The tarsus of rhynchocephalian reptiles. *J. Zool.* 156, 457-481.
- Huxley, T. H. 1887. Further observations upon *Hyperodapedon gordonii*. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 25: 675-694.
- Jenkins Jr. Farish. 1971. The postcranial skeleton of African cynodonts. *Peabody Museum Bulletin* 36. Peabody Museum of Natural History. Yale University.
- Kasström, H. 1975. Nutrition, weight gain and development of hip dysplasia. An experimental investigation in growing dogs with special reference to the effect of the feeding intensity. *Acta Radiol. (Suppl)* 344: 135-179.
- Kealy, R. D.; Lawler, D. F.; Ballam, J. M.; Lust, G.; Smith, G. K.; Biery, D. N.; Olsson, S-E. Five-year longitudinal study on limited food consumption and development of osteoarthritis in coxofemoral joints of dogs. *JAVMA*. 210: 222-225.
- Kealy, R. D.; Olsson, S-E; Monti, K. L.; Lawler, D. F.; Biery, D. N.; Helms, R. W.; Lust, G.; Smith G. K. 1992. Effects of limited food consumption on the incidence of hip dysplasia in growing dogs. *JAVMA*. 201: 857-863.
- Kelly, A. M. and Zacks, S. I. 1969. The histogenesis of rat intercostal muscle. *J. Cell. Biol.* 42:135.
- Langer, M. C., Ferigolo, J. and Schultz C. L. 2000a. Heterochrony and tooth evolution in hyperodapedontine rhynchosaur (Reptilia, Diapsida). *Lethaia*, vol 33, pp 119-128.
- Langer, M; Boniface, M; Cuny, G; Barbieri, L. 2000b. *Ann. Paléontol.* 86, 2, 101-127.
- Larsen, J. S.; Corley, E. A. 1972. Prevalence of hip dysplasia according to radiographic evaluation among 36 breeds of dogs. *Proc. Canine Hip Dysplasia Symposium*. St. Louis MO. 101-104.
- Lust, G.; Farrell, P. W. 1997. Hip dysplasia in dogs: The interplay of genotype and environment. *Ornell Vet.* 67: 447-446.
- Lust, G.; Geary, J. C.; Sheffy, B. E. 1973. Development of hip dysplasia in dogs. *Am J. Vet. Res.* 34: 87-91.
- Lust, G.; Rendano, V. T.; Summers B. A. 1985. Canine hip dysplasia Concepts and diagnosis. *JAVMA*. 187: 638-640.
- Lydekker, R. 1885. Reptilia and Amphibia of the Maleri and Denwa groups. *Paleontologia Indica*, 4 (1): 1-28.

- Månsson J.; Norberg, I. 1961. Höftledsdysplasi hos hund. Medlemsbl för Sv Vetförb. 12: 330-339.
- Martínez, R. N. y Foster, C. 1996. A new canivorous cynodont from the Ischigualasto Formation (Late Triassic, Argentina), with comments on Eucynodont Phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*. U.S.A.
- Martínez, R. N.; Milana, J. P. y Alcober, O. A.. 1995a. Variación vertical del ambiente sedimentario de la Formación Ischigualasto (Triásico superior- Carniano) San Juan-Argentina. XI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. Tucumán.
- Martínez, R. N. 1994. Estratigrafía del Sector Agua de la Peña- Río de la Chilca, Formación Ischigualasto (Triásico Superior), Cuenca de Ischigualasto, San Juan. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de San Juan.
- Martínez, R. N. ; Milana J. P. Y Alcober, O. A. 1995b. Taphonomy of a basal portion of the Ischigualasto formation, Upper Triassic, San Juan province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15 (suplement) : 38A.
- Monteiro, L. R. y Abe, A. S. 1999. Functional and Historical Determinants of shape in the Scapula of Xenarthrans Mammals: Evolution of a Complex Morphological Structure. *Journal of Morphology*. 241:251-263.
- Moodie, R. L. 1916. Two caudal vertebrae of a Sauropodous dinosaur exhibiting a pathological lesion. *Am. J. Sci.* 191 (4), 530-531.
- Morgan, J. P.; Wind, A.; Davidson, A. P. 2001. Enfermedades articulares y óseas hereditarias del perro. Editorial Intermédica. Buenos Aires. Argentina.
- Osborn, H. F. 1903. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. *Memoirs of the American Museum of Natural History*, 1 (8): 449-507.
- Owen, R. 1842a. Description of an extinct lacertilian reptile, *Rhynchosaurus articeps*, Owen, of which the bones and foot-prints characterizes the Upper New Red Sandstone at Grinshill near Shrewbury. *Transactions of the Cambridge Philosophical Society*, 7 (2): 355-369.
- Owen, R. 1842b. Report on British fossil reptiles. Part II. Reports of the British Association for the Development of Science; 1841: 60-204.
- Owen, R. 1859. Notes on the affinities of *Rhynchosaurs*. *Annals & Magazine of Natural History*, 4 (3): 237-238.
- Pianka, E. R. 1982. *Ecología Evolutiva*. Barcelona- Omega

- Priester W. A.; Mulvihill, J. J. 1972. Canine hip dysplasia: Relative risk by sex, size and breed and comparative aspects. *JAVMA*. 160: 735-739.
- Reed, C. A. 1951. Locomotion and appendicular anatomy in three siricid insectivores. *Am. Midland Nat.* 45:513-671.
- Reig, O. A. 1963. La presencia de Dinosaurios Saurisquios en los "Estratos de Ischichuca" ( Mesotriásico superior) de las provincias de San Juan y La Rioja. *Ameghiniana. Rev. Asoc. Paleont. Arg. Bs. As.*
- Reiser, W. H.; Cohen, D.; Lindquist, S.; Månsson, C. S.; Chen, S. 1967. Influence of early rapid growth and weight gain on hip dysplasia in the German Sheperd Dog. *JAVMA*. 145: 661-668.
- Riser, W. H.; Larsen, J. S. 1974. Influence of breed somatotypes on prevalence of hip dysplasia in the dog. *JAVMA*. 165: 79-81.
- Rogers, R. R.; Swisher, C. C. ; Sereno, P.; Moneta, A. M. ; Foster, C. A. y Martínez, R. N.1993. The Ischigualasto Tetrapod assemblage ( Late Triassic, Argentina) amd 40 Ar/39 Ar dating of dinosaur origins. *Science*. V. 260, p. 794-797.
- Romer, A. S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. Chicago, University of Chicago Press. 772p.
- Romer, A. S. 1971. *Anatomía comparada (vertebrados)*. Cuarta edición. Ed. Interamericana. México.
- Romer, A. S. y Jensen, J. A.1966. The Chañares (Argentina). Triassic reptiles fauna II. Sketch of the geology of hte Río Chañares-Río Gualo region. *Breviora*, Cambridge, 252.
- Romer, A. S.1960. Vertebrate-bearing continental Triassic strata in Mendoza region, Argentina: *Geol. Soc. American Bull*. V. 71, p. 1270-1204.
- Romer, A. S.1962. The fossiliferous Triassic deposits of Ischigualasto, Argentina: Cambridge, Mass., *Mus. Comp. Zoology*, *Breviora*, v. 156, p. 1-7.
- Rothschild, B. M.; Tanke, D. H. 1992. Paleopathology of vertebrates: Insights to lifestyle and health in the geological record. *Geosci. Can.* 19 (2),73-82.
- Schenelle, G. B. 1964. Congenital dysplasia of the hip (canine) and sequelate. *Scien Proceed AVMA meeting*, pp 253-258.
- Schultz, C. L. & Azevedo, S. A K. 1990a .Datos preliminares sobre a ocorrencia de uma nova forma de rincossauro para o Triássico de Rio Grande do Sul- Brasil. *Paula-Couitana*, 4: 35-44.
- Schultz, C. L. & Barberena, M. C. 1990b. On the presence of Hyperodapedon Diapsida, Rhynchosauridae) in the Triassic of South America. In: *Congreso Brasileiro de Paleontologia*. 12. 1991, Sao Pulo, SP. *Boletim de Resumos...* v.1, p.47.

- Schultz, C. L. 1995. Subdivisao do Triassico do Rs com Base em macrofósseis: problemas e perspectivas. Comun. Mus. Cienc. Tecnol. UBEA/PUCRS. Ser. Cienc. Terra. Porto Alegre, n1, p.25-32.
- Sereno, P. C. y Novas, E. F. 1994. the skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. Journal of Vertebrate Paleontology 13 (4): 471-476.
- Sereno, P. C.; Foster, C. A. ; Rogers, R. Y Moneta, A. 1993. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria. Nature 361: 64-66.
- Sereno, P. C. 1994. The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. Journal of Vertebrate Paleontology 13 (4): 425-450.
- Sill, W. D. 1969. The rhynchosaurs of South America. Tesis de doctorado. Cambridge, Harvard University. 206p.
- Sill, W. D. 1970. Scaphonyx sanjuanensis, nuevo rincosaurio (Reptilia) de la formación Ischigualasto, Triásico de San Juan, Argentina. Ameghiniana, VII (4): 341-354.
- Sill, W. D. 1971. Functional morphology of the rhynchosaur skull. Forma & Function, 4: 303-318.
- Sill, W. D. 1967. Proterochampsia barrionuevoi and the early evolution of the crocodilia. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. 135: 8.
- Sill, W. D. 1974. The anatomy of *Saurosuchus galilei* and the relationships of the rauisuchid thecodonts. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. 146:7.
- Spencer, G. L, Heckert A. B. and Hotton N. 2002. The rhynchosaur Hyperodapedon from the upper triassic of Wyoming and its global biochronological significance. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin N° 21: 149-156.
- Stipanovic, A. y Bonaparte, J.F. 1979. Cuenca Triásica de Ischigualasto. En Turner, J. C. (Ed.): Segundo Simposio de Geología Regional Argentina. 1: 523-575, Academia Nacional de Ciencias, Córdoba.
- Tanke, D. H. 1997. The rarity of paleopathologies in "short-frilled" Ceratopsians (Reptilia: Ornithischia: Centrosaurinae): evidence for non-agresive intraespecific behavior. In Paleopathology (B. M. Rothschild and S. Shelton, Eds.), in press. Univ. of Texas Museum of Natural History, Austin.
- Vizcaíno S. F., Milne N. and Bargo S. 2003. Limb reconstruction of *Eutatus seguini* (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). Paleobiological implications. Ameghiniana 40 (1).
- Wilkinson, M. & Benton, M. J. 1995. Missing data and rhynchosaur phylogeny. Historical Biology, 10: 137-150.

Yalden, D. W. 1966. The anatomy of mole locomotion. *J. Zool., Lond.* 149:55-64.