

## Consideraciones sobre las láminas neurales de los dinosaurios saurópodos y su significado morfofuncional

Leonardo SALGADO<sup>1</sup>, Rodolfo A. GARCÍA<sup>1</sup> & Juan D. DAZA<sup>2</sup>

<sup>1</sup>CONICET- Museo de Geología y Paleontología, Universidad Nacional del Comahue, Buenos Aires 1400, 8300 Neuquén, Argentina; e-mail: lsalgado@uncoma.edu.ar y rgarcia@uncoma.edu.ar. <sup>2</sup>Universidad de Puerto Rico, Departamento de Biología, PO BOX 23360, San Juan, Puerto Rico, 00931-3360; e-mail: dinosuchus@yahoo.com

**Abstract: Considerations on the neural laminae of the sauropod dinosaurs and their morpho-functional meaning.** The axial skeleton of sauropod dinosaurs is distinguished by the presence of vertebral laminae that connect different points between the neural arch and the centrum. Previous exhaustive studies have conferred phylogenetic value to the array and organization of these structures. These studies among others, have also explored the function of the laminae. Many authors suggested that the characteristic cross-shaped transverse section of the sauropod dorsal neural spine (resulting of the axial prespinal and postspinal laminae, and the lateral structures formed by the fusion of the spinodiapophyseal and spinopostzygapophyseal laminae) is a function of four large pneumatic grooves. In this study, we associate the pattern of the sauropod (specially of the titanosaur) neural laminae with soft anatomy structures, such as aerial diverticula and interneural and other epaxial muscles; we consider surfaces and spaces bounded by these laminae, and how they vary in the dorsal sequence. The inferred musculature, specially the transversospinalis group, is based on myology of extant lepidosauriomorphs and archosauriomorphs.

**Key words:** Sauropoda, Vertebral Anatomy, Neural Laminae; Pneumaticity.

Una de las características más notables del esqueleto axial presacro de los dinosaurios saurópodos es la existencia de un conjunto de láminas óseas que conectan, entre sí y con el centro vertebral, diferentes puntos del arco neural. Algunos investigadores, entre quienes se destacan Bonaparte (1986, 1999) y Wilson (1999), han estudiado en detalle su disposición y organización, reafirmando su valor filogenético (en un tiempo puesto en duda por algunos paleontólogos, como Curtice, 1998). También, estos y otros autores han reflexionado sobre la probable función de estas estructuras. Britt (1997) sugirió que las láminas de origen complejo de orientación axial (formadas a partir de la unión de las láminas pre y postespinales con las láminas espinopre-zigapofiseales y espinopostzigapofisiales mediales) y lateral (formadas a partir de la unión de los segmentos distales de las láminas espinodiapofisiales y espinopostzigapofisiales laterales), separaban cuatro divertículos aéreos. Según este autor, durante la ontogenia, el contacto con el epitelio que revestía esos órganos neumáticos habría provocado la remodelación ósea de las estructuras que originalmente se interponían entre divertículos contiguos, reduciéndolas a delgadas láminas de hueso. Cabe recordar aquí que,

por lo general, los tejidos blandos tienen primacía morfofuncional sobre los tejidos esqueléticos, de manera que la forma de los huesos (en este caso, de las espinas neurales) está mayormente gobernada por tejidos blandos específicos (Witmer, 1997, p.2).

Por su parte, Wilson (1999) coincidió en que las láminas neurales son estructuras primariamente neumáticas, aunque admitió una posible función estructural secundaria. En este caso, la orientación de las láminas sería el resultado del *stress* generado sobre la estructura ósea por ciertos tendones o ligamentos durante el desarrollo ontogenético. Bonaparte (1999) se ha mostrado abiertamente contrario a la hipótesis neumática. Para él, «la complejidad vertebral de los saurópodos estuvo totalmente ligada a un muy especializado sistema de músculos axiales de sostén y de control de movimientos, y no a un sistema de aligeramiento del peso de los huesos como se ha hipotetizado con frecuencia» (Bonaparte, *op. cit.*, p. 116). Finalmente, Wedel (2003a, 2003b), al igual que Britt y que Wilson (en parte), interpretó a las láminas óseas de las vértebras de los saurópodos como septos que separaban divertículos neumáticos contiguos.

Por supuesto, esos divertículos no se han pre-servado como fósiles, sino que han sido inferidos a partir de estructuras morfológicas o marcas osteo-histológicas; no ha sido posible en este caso aplicar el criterio de los «Extant Phylogenetic Brackets» de Witmer (1997), ya que los mencionados divertículos se hallan presentes en uno de los taxones de referencia (aves), pero ausente en el otro (cocodrilos).

En este trabajo, interpretamos el patrón de algunas de las láminas neurales que recorren la espina neural de los saurópodos, con especial énfasis en los titanosaurios, a partir de la presencia de ciertas estructuras blandas, tales como divertículos aéreos y paquetes musculares. No es nuestra intención aquí revisar o discutir la neumaticidad del esqueleto axial de los saurópodos; entendemos que, en general, esta hipótesis es sólida, y válidos los argumentos expuestos por Britt, Wilson, Wedel y demás autores. Simplemente queremos mostrar de qué modo podría entenderse, en el marco de la hipótesis neumática, la distribución y orientación de las principales láminas neurales de los saurópodos (sobre todo las ubicadas en sus espinas neurales).

En su mayoría, los autores que han investigado este asunto han puesto su interés en las propias láminas, y en su probable función de medianeras o de soportes estructurales. Aquí nos centraremos o, más bien, en las áreas o superficies comprendidas por esas estructuras, y en cómo esas superficies óseas (sobre las que, según interpretamos, se disponía una serie de estructuras blandas) varían a lo largo de la secuencia dorsal.

#### MORFOLOGÍA GENERAL DE LA ESPINA NEURAL PRESACRA DE LOS SAUROPODOS

Las espinas neurales de las vértebras cervicales de los saurópodos se hallan recorridas por cuatro láminas principales: dos espinopre-zigapofisiales (sprl, spinoprezygapophyseal laminae) y dos espinopostzigapofisiales (spol, spinopostzygapophyseal laminae) (mantenemos las abreviaturas del inglés, de acuerdo con la terminología propuesta por Wilson, 1999). En vista lateral (Fig. 1A-C), se observa generalmente una amplia y profunda superficie en forma de paralelogramo (denominada por Bonaparte [1999, fig. 1] «zona lateral dorsal»), delimitada por la lámina postzigodiapofisial (podl, postzygodiapophyseal lamina) y la lámina prezigo-diapofisial (prdl, prezygodiapophyseal lamina), además de las dos láminas antes mencionadas (la sprl y la podl corresponden, precisamente, a los lados mayores de ese paralelogramo). Por lo gene-

ral, las sprl se hallan más cercanas al plano axial que las spol, de manera que estas últimas son perfectamente visibles en vista anterior (Fig. 1A).

En las vértebras dorsales se manifiesta, apomórficamente, una importante lámina, la espinodiapofisial (spdl, spinodiapophyseal lamina) (Fig. 1D-I). De acuerdo con Wilson (2002), la presencia de esta lámina constituye una sinapomorfía del clado *Barapasaurus* + (*Patagosaurus* + [(Omeisauridae + (*Jobaria* + Neosauropoda))] (Wilson, 2002, su carácter 99).

En los miembros del clado *Barapasaurus* + eusaurópodos más derivados, cada spol se divide longitudinalmente en dos ramas: lateral y medial (Fig. 1E, F). Hacia las dorsales posteriores, la rama lateral de la spol tiende a unirse distalmente con la spdl, constituyendo una lámina lateral compuesta (que Janensch [1929] llamó «late-ralspinalleiste», aunque Wilson [1999], precisamente debido a su condición mixta, no le dio una denominación formal), en tanto que la rama medial (aquella designada «suprahiposfenal» por Osborn & Mook, 1921), tiende a unirse (al menos en algunos grupos, como los diplodocoideos) a una nueva lámina posterior, la lámina postespinal (posl, postspinal lamina) (Wilson, 1999) (Fig. 1H, I).

En algunos grupos (e.g., *Camarasaurus*), este patrón se mantiene a lo largo de toda la secuencia dorsal. En otros (e.g., los diplodocoideos), las sprl comienzan a cerrarse, aproximándose una a la otra, hasta fusionarse en las dorsales posteriores en una única lámina axial anterior, apriñando otra lámina, también apomórfica: la lámina prespinal (prsl, prespinal lamina, Wilson, 1999) (Fig. 1G, H).

Ciertamente, existe una importante variación con relación a este diseño general, incluso dentro de un mismo grupo taxonómico. Por ejemplo, en las dorsales posteriores del titanosaurio basal *Andesaurus* (Cenomaniano inferior de la Provincia del Neuquén), la spol parece dividirse (normalmente) en las dos ramas mencionadas (observación personal), lo que no sucede en los titanosaurios más derivados, como *Malawisaurus* (Cretácico Inferior de África, Gomani, 2005), *Neuquensaurus* (Campaniano inferior de Río Negro, Salgado *et al.*, 2005), y *Saltasaurus* (Maastrichtiano de Salta, Powell, 2003) (la división longitudinal de la spol no es clara en el titanosaurio basal *Epachthosaurus*, Cretácico Superior bajo del Chubut, Martínez *et al.*, 2004). Wilson (2002; p. 268) consigna «middle and posterior dorsal neural arches with divided spinopostzygapophyseal lamina» como una sinapomorfía del clado Nemetosauridae + («Tita-

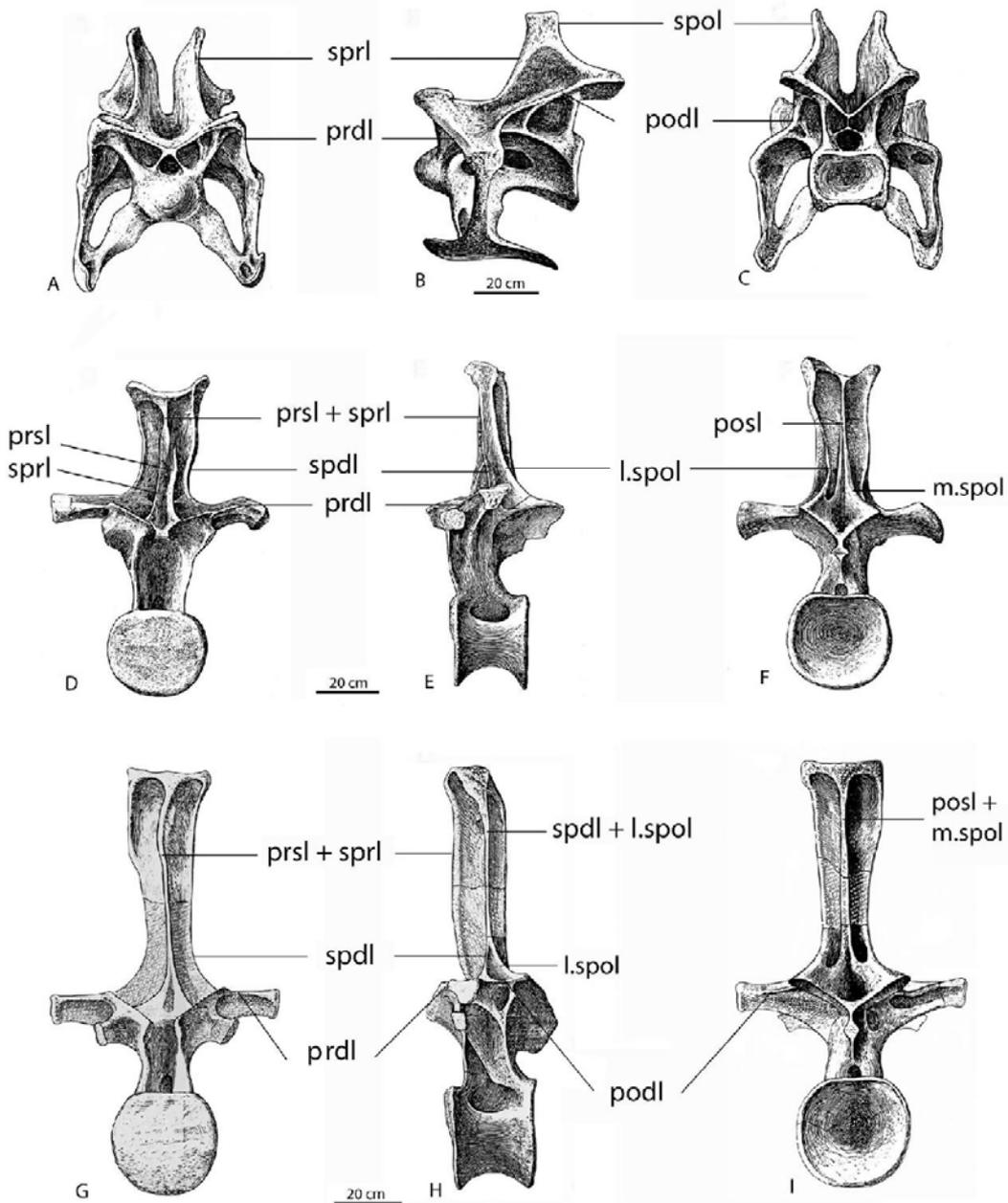


Fig. 1: Esqueleto axial de *Apatosaurus*. CM (Carnegie Museum) 563 (*A. excelsus*): A-C, 8va. vértebra cervical en vistas anterior, lateral y posterior. CM 3018 (*A. louise*): D-F, 5ta. vértebra dorsal en vistas anterior, lateral y posterior; G-I, 7ma. vértebra dorsal en vistas anterior, lateral y posterior (Tomado de Gilmore, 1936). Abreviaturas: l.spol, lamina espinopostzigapofisial lateral; m.spol, lamina espinopostzigapofisial medial; podl, lamina postzigodiapofisial; posl, lamina postespinal; prdl, lamina prezigodiapofisial; spdl, lamina espinodiapofisial; spol, lamina postespinal; sprl, lamina espinoprezigapofisial.

*nosaurus*» [= *Isisaurus*] *colberti* + Saltasauridae) (su carácter 100). Es probable que se trate de un error, por cuanto en su propia matriz de caracteres se anota (correctamente) a los representan-

tes de ese clado como portadores de la condición que él indica como plesiomórfica (Wilson, 2002, appendix I, p. 257). La reversión sinapomórfica del clado Nemegtosauridae + («*Titanosaurus*»

[=*Isisaurus*] *colberti* + Saltasauridae) es, en realidad, «arco neurales dorsales medios y posteriores con lámina espinopostzigapofisial no dividida». Del mismo modo, Bonaparte (1999, p.148) señala que, dentro de Diplodocidae, la división longitudinal de la spol ocurre en *Apatosaurus* pero no en *Diplodocus*, aunque Wilson (2002, p. 256) es contrario a esa opinión. El saurópodo español recientemente descrito *Galvesaurus herreroi* (Barco *et al.*, 2005), presenta igualmente una spol no dividida, que se une distalmente a la spdl (Barco, 2005, p. 32).

También existen diferencias importantes en cuanto a cómo la spdl se manifiesta inicialmente y desarrolla progresivamente a lo largo de la secuencia de vértebras dorsales. En general, esta lámina comienza modestamente como una división longitudinal posterior de la base de las sprl. En *Amargasaurus* (Barremiano inferior de la Provincia del Neuquén), ese desdoblamiento comienza a producirse a partir de la 3<sup>a</sup>-4<sup>a</sup> dorsal (observación personal). En algunos diplodocoides (e.g., *Apatosaurus*), la lámina más conspicua que resulta de ese desdoblamiento es, aparentemente, la posterior (Gilmore, 1936, lám. XXV), mientras que en otros (e.g., *Diplodocus*, *Amar-ga-saurus*), la anterior (Hatcher, 1901, pl. VIII).

En los titanosaurios parecen presentarse dos modos diferentes de diferenciación secuencial de las láminas neurales, especialmente con relación a la spdl y podl. En algunos casos (*Neuquen-saurus*), la lámina espinodiapofisial se manifiesta y expande normalmente según se indicó, aunque, como también se señaló, sin alcanzar a contactar distalmente la lámina espinopostzigapofisial (que a su vez no se encuentra desdoblada). Aquí, la podl presenta un normal desarrollo. En otros casos, como en DGM (Divisão Geología y Mineralogía) «Serie B», material sobre el cual se erigió recientemente *Trigonosaurus pricei* (Campos *et al.*, 2005) y en *Opisthocoelicaudia*, la lámina espinodiapofisial se manifiesta incipientemente en las dorsales anteriores, e inmediatamente queda reducida a una lámina anterior (que Borsuk Bialynicka [1977, p. 12] llama «supradiapophyseal lamina», y Salgado *et al.* [1997, p. 22] y Powell [2003, p. 61], «accessory spinodiapophyseal lamina») (Fig. 2). Normalmente, esta lámina, que llamaremos de aquí en más «spdl relictual», contacta a la lámina axial anterior (prsl + sprl), o, en el caso de *Opisthocoelicaudia*, la base de las «metapofisis» (Borsuk Bialynicka, 1977, p. 12). Hacia atrás en la secuencia dorsal, en este segundo caso, la podl se extiende caudodorsalmente, sobrepasando las postzigapofisis, hasta alcanzar prácticamente el extremo de la espina neural (la cual, invariable-

mente, se halla fuertemente inclinada hacia atrás), transformándose de hecho en una verdadera lámina espinal lateral (que podría fácilmente confundirse con una lámina espinodiapofisial) (Fig. 2). Borsuk Bialynicka llama a esta lámina «horizontal posterior»; Bonaparte (1999, fig. 34), «diapofisial posterior»; Powell (2003, p. 61), «supra-diapophyseal». En algunos casos (*Trigonosaurus pricei*), la spdl relictual y la lámina lateral que resulta de la expansión caudodorsal de la podl se fusionan por su base (Fig. 2, dorsales 5-7); Powell (2003, p. 61) interpreta la configuración resultante de esa unión, como una especial arquitectura de la lámina «supradiapofisial» (a la que supone «bifurcada hacia arriba»).

Bonaparte (1999, p. 165) ha demostrado que la lámina lateral que se presenta en las espinas neurales de algunos titanosaurios (precisamente, en *Opisthocoelicaudia* y en *Trigonosaurus*) no corresponde a la «supradiapofisial», sino probablemente a una estructura propia de un cierto «morfotipo vertebral» (su «tipo titanosáurido»). Nosotros añadimos que las láminas «diapofisial posterior» de Bonaparte (1999) y «postzigodiapophyseal» de Wilson (1999) son homólogas, de acuerdo con la variación secuencial que se observa en *Trigonosaurus*. Recíprocamente, en aquellos casos en los que las dorsales posteriores presentan un desarrollo típico de la podl, es decir, conectando la diapofisis con la postzigapofisis (como en *Neuquensaurus*), la lámina que recorre la espina neural es invariablemente la spdl (Salgado *et al.*, 2005, fig. 4).

Bonaparte (1999, p. 170) menciona que «en *Camarasaurus*, la citada lámina diapofisial posterior se conecta con el borde posterior de la espina», aunque en su descripción del «tipo camarasáurido» no menciona dicha lámina (pp. 152-154).

La condición existente en *Saltasaurus loricatus* no puede establecerse con certeza, debido a que algunos de los materiales asignados por Powell (2003) a esta especie son disímiles, en cuanto a que varias de las vértebras dorsales posteriores presentan podl (PV [Paleovertebrado, Instituto Miguel Lillo] 4017-137; PV 4017-135) mientras que otras no (PV 4017-42, PV 4017-14). De acuerdo con este autor (*op. cit.*), las vértebras que carecen de lámina postzigodiapofisial son anteriores con relación a las que sí la poseen (interpretación hecha, aparentemente, a partir de lo observado en *Trigonosaurus*), aunque aún cabe la posibilidad de que el conjunto de materiales asignados a *Saltasaurus loricatus* corresponda a más de una especie de titanosaurio. En este sentido, no es posible saber si la podl que se observa en las vértebras PVL 4017-135 y PV 4017-137, y

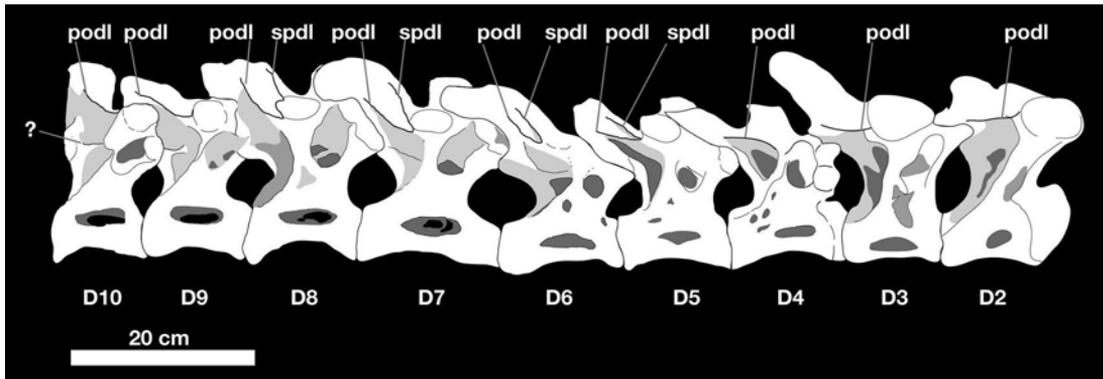


Fig. 2: Esquema de la secuencia de vertebras dorsales de *Trigonosaurus*. (Redibujado de Powell, 1987). Obsérvese cómo la podl de las primeras cinco dorsales termina constituyendo una lamina espinal lateral en las últimas dorsales. La spdl permanece en forma relictual en las dorsales 5-8. En la dorsal 10, el signo de interrogación indica una lamina nueva, que ocupa una posición similar a la de la podl de otros saurópodos. Abreviaturas como en Fig. 1.

la incipiente lámina observada en las dorsales medias de *Trigonosaurus* (que ocupa una posición coincidente con la podl, y que hacia la dorsal 10 se vuelve importante, al adquirir la espina una orientación vertical, Fig. 2) son estructuras homólogas. Lo mismo puede plantearse con relación a la lámina que, en *Saltasaurus*, recorre lateralmente la espina neural: ¿corresponde a la spdl o se trata de la podl original, expandida caudodorsalmente? Powell (2003, lám. 29, p.117) llama a esa lámina lateral «espino-diapofisial»; Bonaparte (1999, fig. 32F), la designa como «lámina diapofisial posterior» (LDP). Ya explicamos que, para este último autor, las láminas LDP y spdl no son homólogas.

Salgado et al. (1997) interpretaron la presencia de «accessory spino-diapophyseal laminae» (su carácter 30) como una sinapomorfía de un subgrupo de titanosaurios (su «unnamed taxon III», que comprende a *Argentinosaurus huinculensis*, *Opisthocoelicaudia skarzynskii* y Titanosaurinae indet. [DGM «Serie B», *Trigonosaurus pricei*]). Sin embargo, a la luz de la evidencia presentada anteriormente, esto debería ser revisado: dichas láminas accesorias parecen ser, en realidad, láminas espinodiapofisiales relictuales. En el caso de *Argentinosaurus huinculensis*, ni siquiera parece tratarse de verdaderas láminas, sino de simples robustecimientos que recorren la cara anterior de la espina (ver fig. 6G en Salgado et al. 1997).

Al margen de las diferencias que se presentan en ciertos grupos de saurópodos, en particular en algunos titanosaurios, es evidente que el desarrollo y expansión de la spdl hacia atrás en la secuencia dorsal, y el acercamiento de las spl

producen, a partir de las dorsales anteriores, una nueva superficie orientada antero-lateralmente, sin correspondencia en las vértebras cervicales (Fig. 3). Del mismo modo, la división de la spol en dos ramas (en la mayoría de los saurópodos, exceptuando *Galvesaurus herreroi* y los titanosaurios derivados), produce una nueva superficie, orientada posterior y lateralmente. En algunos grupos, la primera de las superficies mencionadas adquiere la condición de una verdadera cavidad: es lo que, precisamente, Osborn & Mook (1921, fig. 39) denominaron «cavidad supra-prezigapofisial».

#### MUSCULATURA EPAXIAL Y NEUMATICIDAD

Como se mencionó, Bonaparte (1999) se ha volcado hacia una interpretación alternativa a la hipótesis neumática; según él, el sistema de láminas neurales de los saurópodos ha evolucionado como resultado del incremento en complejidad de su musculatura axial. Para este autor (*op. cit.*), las cavidades o depresiones delimitadas por láminas habrían estado ocupadas por paquetes musculares. Así, en *Plateosaurus*, la «cavidad infradiapofisial central» que se observa en sus vértebras dorsales (delimitada por las láminas centrodiapofisial anterior y posterior), habría estado ocupada por musculatura hiposomática. En los saurópodos, esa musculatura se habría extendido a la región del cuello, por la existencia de esa misma cavidad en la serie cervical. En las dorsales anteriores de los dicraeosáuridos, la cavidad infradiapofisial central es muy profunda, según Bonaparte, lo que podría vincularse a la

ausencia de «pleurocelos» en los centros dorsales (p. 156) (para Bonaparte, los «pleurocelos», también habrían estado ocupados por musculatura hiposomática). Por delante de la «cavidad infradiapofisial central», se presenta en los saurópodos una depresión en la zona lateral posterior a la prezigapófisis (p. 129). El desarrollo de esta última cavidad en las cervicales de estos dinosaurios indicaría, de acuerdo con Bonaparte, un avance de la musculatura episomática, particularmente del músculo *longissimi-mus*. En la zona lateral dorsal, a su vez, se dispondrían paquetes musculares episomáticos (p. 129). En *Plateosaurus* y en los saurópodos (p. 131), en la zona prespinal, se habría ubicado musculatura episomática intervertebral, mientras que en ciertas depresiones circumneurales, el músculo *longissimus* y parte del *intertransversari* (p. 131). En la zona postespinal (p. 131), a su vez, se habría acomodado una fuerte musculatura ligada a la región prespinal de la vértebra subsiguiente.

Con respecto al tipo de órgano blando que, en los dinosaurios, habría estado situado a ambos lados de la espina neural, Bonaparte piensa que se trataba de musculatura episomática. Específicamente, en el saurópodo *Patagosaurus*, este autor menciona que el espacio lateral de la espina comprendido por la *sp1* y la *sp2* habría estado ocupado por paquetes musculares (Bonaparte, 1999, p. 140-141). Si bien Bonaparte toma nota de las importantes diferencias entre el patrón laminar de las vértebras dorsales posteriores del «tipo diplodócido» (en + y el de *Patagosaurus* (en X), no explica si esas diferencias osteológicas son (como pensamos aquí) el reflejo de diferencias en la anatomía blanda (p. 144).

Por último, en los titanosaurios, «el espacio limitado por el borde anterior de la espina neural y las caras internas de los procesos transversos (... ) debieron albergar una musculatura vinculada a las conexiones intervertebrales, y que corresponde a parte del espacio en donde se acomoda la región posterior de la espina de la vértebra precedente» (Bonaparte, 1999, p. 165).

Los trabajos de Britt (1997) y Wedel (2003a, 2003b) sobre la neumaticidad postcraneana de los saurópodos se han centrado en los espacios internos de las vértebras y en otros elementos postcraneanos, elaborados como resultado de la invasión de divertículos neumáticos, así como en las fosas / forámenes externos a través de los cuales esos divertículos habrían penetrado en el interior del hueso. Los «pleurocelos», que, según Bonaparte, albergaban musculatura hiposomática, son para Britt y Wedel verdaderas fosas neumáticas. Las cavidades infradiapofisiales

(ocupadas según Bonaparte por musculatura episomática, la anterior y posterior, e hiposomática, la central), también son, de acuerdo con Britt (1997), espacios de naturaleza neumática.

Hasta hoy, la correspondencia entre divertículos aéreos y láminas neurales espinales (*prsl*, *spdl*, *sp1*, y *sp2*) sugerida por Britt (1997) ha sido apenas investigada, más allá de la citada función de las láminas como medianeras entre divertículos contiguos. En este sentido, y aunque la hipótesis neumática goza de un relativamente amplio consenso, aún falta una interpretación que dé cuenta de la precisa ubicación de esos divertículos (y demás órganos blandos) a lo largo de la secuencia de vértebras presacras. Nuestra intención es, en esta sección, ofrecer algunos elementos de análisis que contribuyan a esa interpretación.

La inferencia de la musculatura epaxial que presentamos, en particular de los músculos del grupo *transversospinalis*, se basa en la miología de formas actuales de lepidosauriomorfos y arcosauriomorfos. Al divergir en el Pérmico Temprano (Benton, 2004, 2005), estos grupos muestran un cambio importante en el plano de flexión del esqueleto axial. En algunos lepidosauriomorfos, como se ha demostrado experimentalmente, la flexión del cuerpo es el producto de la acción de músculos principalmente hipaxiales (Carrier, 1990), lo cual sugiere que la musculatura epaxial, cuya función en este grupo es la de proveer rigidez y fortaleza a la columna vertebral (Zug *et al.*, 2001), sería en este grupo más conservadora. Por el contrario, los arcosauriomorfos parecen haber experimentado una mayor transformación de su musculatura epaxial.

En las vértebras presacras de los tetrápodos, particularmente de los reptiles, una serie de músculos epaxiales correspondientes al mencionado grupo *transversospinalis* (entre los que se hallan el *multifidus*, el *spinalis* y el *semispinalis*), se inserta sobre la cara lateral de la espina neural dirigiéndose hacia adelante, hacia arriba y ligeramente hacia adentro, hasta alcanzar la espina neural de una vértebra anterior, ubicada dos o tres elementos por delante (Gasc, 1981). Otros músculos del mismo grupo, los *interneuralis*, vinculan vértebras contiguas, llenando el espacio entre las zigapófisis y la espina neural (las zonas «prespinal» y «postespinal», según la terminología propuesta por Bonaparte para los saurópodos, 1999, fig. 10) (Gasc, 1981; Rockwell *et al.*, 1938, fig. 2).

Si bien, como advertimos, la distribución y relación entre esos músculos son muy inconstantes, sobre todo dentro del grupo de los arco-

sauriomorfos, es posible aún reconocer un patrón común para los reptiles. En general, tal como puede observarse en cocodrilos (Gasc, 1981), el *semispinalis*, cuya área de inserción se ubica en las inmediaciones de la postzigapofisis, al igual que el *multifidus*, es el más lateral de los músculos del grupo. El *spinalis*, en cambio, ocupa generalmente una posición medial con relación al anterior, originándose normalmente en la base de la espina neural, sobre su cara lateral.

A partir de lo que se conoce en otros diápsidos [reptiles y en aves], puede inferirse la disposición de los principales paquetes musculares de las vértebras cervicales de los saurópodos (Wedel & Sanders, 2002), incluso tomando en cuenta las profundas modificaciones musculoesqueléticas que se presentan en el esqueleto axial de los arcosauriomorfos, tales como el acortamiento y el aumento de la rigidez de la columna post-cervical, desde el ancestro hipotético de Archosauria hasta el ancestro hipotético de los Neornithes (Gatesy, 2002). En estos dinosaurios, como en los demás reptiles, el área de origen de los músculos pertenecientes al grupo *transversospinalis* se habría ubicado en el sector posterior del área comprendida por las láminas espinoprezi-gapofisiales, espinopostzigapofisiales, prezigodia-pofisiales y postzigodiapofisiales (aunque en algunos casos, como en el braquiosáurido *Sauro-poseidon proteles*, esa área se encuentra profundamente excavada y posiblemente invadida y ocupada en su mayor parte por un divertículo neu-mático [Wedel et al., 2000a, 2000b], dejando poco espacio a la musculatura epaxial). Desde allí, esos músculos se habrían dirigido anterodorsomedialmente, hasta alcanzar la espina neural de una vértebra anterior, como ocurre en la mayoría de los reptiles. Es probable que el notable desarrollo de la *podl* en los saurópodos se deba, no sólo al incremento en el volumen de los músculos homólogos a los del grupo *transversospinalis*, sino además a la inserción de fibras de un músculo homólogo al *intercostalis externus*, como ocurre en algunos grupos de reptiles (e.g., del infraorden Scolecophidia, Gasc, 1981, fig.51). Si bien esta última lámina se encuentra presente en todos los saurisquios (Wilson, 1999), es en los saurópodos donde alcanza su mayor expansión. Aún en los saurópodomorfos basales, como *Riojasaurus* (Triásico de La Rioja, en Argentina) y *Plateo-saurus* (Triásico de Europa) esa lámina es conspicua, aunque recién a partir de la 9na. cervical (Bonaparte, 1999, figs.7 y 10).

Desde la *spol* y hacia adelante se habría dirigido una serie de músculos homólogos a los *intercristales* registrados en las aves (Wedel & Sanders, 2002).

Siempre en las cervicales, el espacio comprendido entre ambas *sprl* y las *spol* de la vértebra inmediatamente anterior, habría sido ocupado por un músculo homólogo al *interneuralis*, como sucede en otros reptiles (Fig. 3). Este espacio es singularmente amplio en los saurópodos, por lo que este órgano debió haber alcanzado un desarrollo importante en ese sector del esqueleto axial.

Muy probablemente, las notables modificaciones anatómicas que se observan en las espinas neurales de las vértebras dorsales con relación a las vértebras cervicales, se deban principalmente a cambios en la anatomía blanda entre uno y otro sector del esqueleto axial. En nuestra opinión, esas modificaciones consistirían en un aumento de volumen de ciertos divertículos aéreos (precisamente de aquellos que se disponían sobre la espina neural) y en una disminución progresiva de la musculatura epaxial, tal como se ha demostrado en aves, e identificado en terópodos no avianos y en pterosaurios (lo cual, a su vez, se ha sugerido como una posible sinapomorfía de los ornithodiros) (O'Connor & Claessens, 2005). En saurópodos, particularmente, la expansión de la lámina espinodiapofisial a partir de las primeras dorsales, y el desdoblamiento de la *spol*, que caracteriza a la mayoría de los eusaurópodos, tendría que ver con la manifestación y ampliación de nuevas superficies óseas, como resultado de la remodelación ósea inducida durante la embriogénesis por cuatro grandes divertículos aéreos (cuya ubicación en las dorsales posteriores estaría, de acuerdo con Britt [1997], a ambos lados de las láminas «axiales»), y la consiguiente reducción del área de inserción de la musculatura epaxial (Fig. 3). Esta última, según nuestra interpretación, quedaría circunscripta a dos áreas principales. 1: entre las láminas axiales de origen complejo de vértebras sucesivas, y 2: en el sector lateral de la base de la espina neural, dorsalmente con relación a los procesos transversos, en un área limitada anteriormente por la *spdl*, posteriormente por la *spol* lateral, y ventralmente por la *podl*; área que Osborn & Mook (1921, fig. 39) denominan «cavidad suprapostzigapofisial». La «cavidad supraprezi-gapofisial» de Osborn & Mook (1921, fig. 39), como se señaló, no posee correspondencia en las vértebras cervicales. Ése es el espacio, precisamente, que habría sido ocupado, según pensamos, por los grandes divertículos aéreos referidos por Britt (1997). Incluso en algunos casos (*Neuquensaurus*, Salgado et al., 2005, fig. 5), la superficie comprendida por las láminas *prsl* + *sprl* y *spdl*, que resulta de una ampliación de la «cavidad supraprezi-gapofisial» como resultado de la formación de una

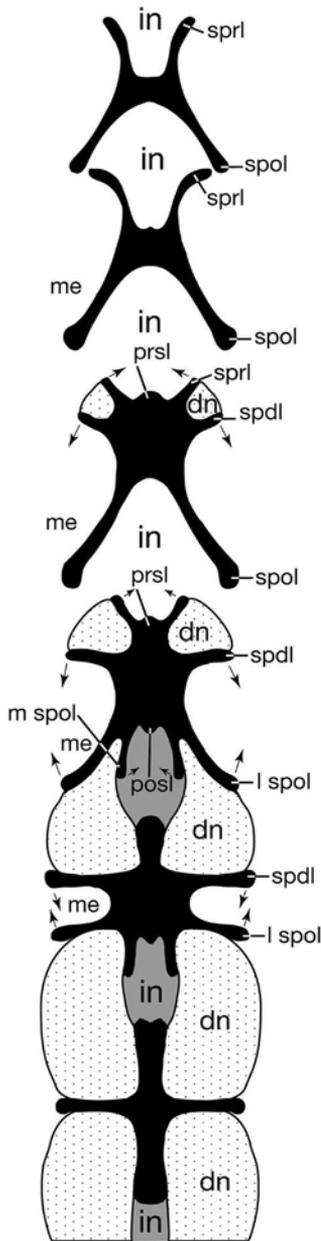


Fig. 3: Esquema interpretativo del patrón de láminas neurales y su relación con la presencia de estructuras blandas en saurópodos, basada principalmente en los ejemplares CM 563 de *Apatosaurus excelsus* y CM 3018 de *Apatosaurus louise*. De arriba hacia abajo, las dos primeras secciones corresponden a vértebras cervicales; las otras, a vértebras dorsales. Las secciones han sido realizadas aproximadamente en la mitad inferior de la espina (las secciones no están a una misma escala). Abreviaturas: dn, divertículos neumáticos; in, musculatura interneural; me, otros músculos epaxiales. Otras abreviaturas como en Fig. 1.

lámina axial anterior, muestra una serie de orificios (supuestamente neumáticos), que comunican con el interior de la espina neural.

En algunos grupos (e. g., *Camarasaurus*, Osborn & Mook, 1921, y, en general, en todos los saurópodos que no presentan «láminas axiales»), la superficie sobre la que se apoyarían los divertículos aéreos es relativamente estrecha. En estos casos, las sprl y las spol mediales no se fusionan en una lámina axial, anterior y posterior respectivamente. En otros grupos (en diplodocoideos y en muchos titanosauriformes), los divertículos aéreos habrían tenido un mayor tamaño, de modo que las sprl y las spol se habrían fusionado medialmente en las dorsales posteriores, como resultado de la ampliación de la superficie ósea ocupada por esas estructuras neumáticas. En este último caso, los músculos *interneuralis* habrían quedado reducidos a un ligamento interespinoso (Wilson, 1999) (Fig. 3).

Bonaparte (1999, p.131) entiende que la musculatura interneural se habría reducido ya en las primeras dorsales de *Plateosaurus*. Es posible incluso que la lámina (o simple rugosidad) prespinal que se observa normalmente entre ambas sprl, se haya desarrollado como resultado de la disminución del área comprendida entre las sprl, y la consiguiente necesidad de contar con una mayor área de inserción para la musculatura interneural. De esta forma podría explicarse el hecho habitual de que la prsl de las vértebras dorsales se manifieste recién cuando las sprl se han aproximado suficientemente, reduciendo así el espacio comprendido entre ambas. En el caso de los saurópodos con espinas neurales cervicales y dorsales bifurcadas, es posible que, durante la ontogenia, la expansión de los divertículos aéreos haya acompañado (¿producido?) el cierre de las espinas neurales dorsales (ver Salgado, 1999).

En algunos casos, la spdl comienza a manifestarse en una vértebra anterior a aquella en donde comienza a insinuarse el desdoblamiento longitudinal de la spol (ver, por ejemplo, *Diplodocus*, Hatcher, 1901, lámina VIII; *Apatosaurus*, Gilmore, 1936, láminas XXIV y XXV; *Camarasaurus*, Osborn & Mook, 1921, lámina LXX). Una explicación posible para este hecho es la siguiente. En las dorsales anteriores y medias, los divertículos aéreos se habrían dispuesto sobre la cara anterior de la espina neural. Al aumentar su volumen hacia atrás en la secuencia, los divertículos habrían ocasionado una modificación en la cara posterior de la espina precedente consistente en el desdoblamiento de sus spol (Fig. 3).

En las dorsales posteriores de algunos titanosaurios (e.g., *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*),

el área que queda comprendida por la *spdl*, la *spol* y la *podl* es muy amplia, debido, por un lado, al buen desarrollo (lateral) de la primera, y, por otro, a que la segunda (que no se divide en ramas lateral y medial) no se une dorsalmente a la *spdl*, como sucede en la mayoría de los eusaurópodos (Wilson, 2002). Si, como suponemos, ésta es el área que habría ocupado el grupo *transversospinalis*, entonces, esos músculos habrían tenido un importante desarrollo en esa parte de la columna. Contrariamente, en los casos en los que se desarrolla una lámina lateral a expensas de una extensión dorsocaudal de las *podl*, como en *Trigonosaurus*, la musculatura epaxial quedaría restringida al espacio comprendido por la *podl* (o «lámina diapofisial posterior» de Bonaparte, 1999) y la *spdl* relictual. Posiblemente, el espacio entre la lámina axial (*prsl* + *sprl*) y las *spdl* (relictuales) estaría ocupado por divertículos aéreos, como en los demás saurópodos. Esta interpretación difiere de la de Bonaparte, quien ubica en ese mismo sector de la vértebra a musculatura «vinculada a conexiones intervertebrales» (Bonaparte, 1999, p. 165).

Por último, el amplio espacio ubicado entre las postzigapófisis y las *podl* (zona que Bonaparte llama «lateral anterior a la postzigapófisis» (Bonaparte, 1999, fig. 1B), estaría ocupado, como sugiere este autor, por musculatura hipaxial.

Llamativamente, el área que ocupa, según nuestra interpretación, la musculatura epaxial, se orientaría hacia atrás, en los titanosaurios del primer grupo, y hacia adelante en los del segundo.

## CONCLUSION

Las láminas neurales prespinal, postespinal y «laterales» separaban probablemente cuatro divertículos neumáticos contiguos (Wedel, 2003a, 2003b; Britt, 1997; Wilson, 1999). Las diferencias observadas en cuanto al desarrollo secuencial y disposición última de las láminas neurales de las vértebras dorsales, obedecen, principalmente, a la expansión hacia atrás de esos órganos neumáticos, y la consiguiente reducción del espacio para la musculatura epaxial (Fig. 3). En el caso de algunos titanosaurios, esa musculatura estaba probablemente muy desarrollada, incluso en las dorsales posteriores. Esto puede inferirse a partir del hecho de que las láminas espinopostzigapofisiales (que no se escinden en dos ramas, medial y lateral), nunca son laterales, al menos en las formas derivadas (*Neuquensaurus*, *Rocasaurus*, *Saltasaurus*, e incluso en *Malawisaurus* Goman, 2005, fig. 10), y a que la fusión entre las láminas espinodiapofisial y la única espinopostzigapofisial nunca llega a pro-

ducirse. En otros titanosaurios (*Opisthocoelicaudia*, *Trigonosaurus*), en cambio, es posible que la musculatura epaxial haya disminuido hacia atrás en la secuencia dorsal, en desmedro de la hipaxial, como afirmara Bonaparte (1999, p. 165).

En las caudales anteriores de algunos titanosaurios, es muy probable que los divertículos aéreos se hayan dispuesto sobre la espina neural a ambos lados de la *prsl*. Esto puede inferirse a partir de la presencia de orificios (probablemente neumáticos) en esa área (*Bonatitan*, Martinelli & Forasiepi, 2004, fig. 16; *Neuquensaurus*, Salgado et al. 2005, fig. 6; *Rocasaurus*, Salgado & Azpilicueta, 2000, fig. 8).

Si bien en este trabajo hemos puesto la atención en las superficies establecidas por las láminas neurales y en su probable significado morfofuncional, no descartamos que las mismas láminas hayan funcionado además como soportes estructurales, o desempeñado alguna otra función. Lógicamente, ambas estructuras (láminas y superficies), son el resultado de una misma transformación morfofuncional, y por lo tanto no deberían verse como mutuamente independientes.

Si los divertículos neumáticos neurales de las vértebras dorsales aumentan en volumen hacia atrás (como interpretamos aquí), podría pensarse que la neumatización de las vértebras dorsales se habría producido a partir de un saco aéreo abdominal, y no a partir de la simple extensión de divertículos cervicales (ver Wedel, 2003a, 2003b).

Aunque históricamente se ha considerado que la musculatura epaxial cumple una función preponderantemente locomotora (e.g., produciendo una torsión del tronco en las salamandras y algunos reptiles), hoy se piensa que el rol que poseen esos músculos es el de contrarrestar el efecto de las fuerzas de reacción del piso cuando el animal camina (Ritter, 1995), o de estabilizar el tronco durante la locomoción (Ritter et al., 2001). En los saurópodos, el importante desarrollo de la musculatura epaxial del cuello, contrasta notablemente con su escaso desarrollo en la región dorsal (Bonaparte, 1999). Esto puede explicarse por la relativa inmovilidad de la región del tronco, o por las diferentes funciones que esa musculatura epaxial desempeñaba en esas regiones del esqueleto. En los titanosaurios, es posible que el rol de esa musculatura haya sido diferente.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Dr. J. Bonaparte por la lectura crítica del manuscrito, y por brindar-

nos personalmente sus opiniones (no necesariamente coincidentes con las expuestas en este trabajo) acerca de la función de las láminas neurales de los saurópodos. A Richard Thomas por la lectura del manuscrito y por revisar el inglés.

#### BIBLIOGRAFIA

- Barco, J. L. 2005. Estudio y comparación del esqueleto axial de un saurópodo (Dinosauria, Sauropodomorpha) procedente de la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense) de Galve, Teruel. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 13: 15-59.
- Barco, J. L., J. I. Canudo, G. Cuenca-Bescós, & J. I. Ruiz-Omeñaca. 2005. Un nuevo dinosaurio saurópodo, *Galvesaurus herreroi* gen. nov., sp. nov., del tránsito Jurásico-Cretácico en Galve (Teruel, NE de España). *Naturaleza Aragonesa* 15: 4-17.
- Benton, M. J. 2004. Origin and Relationships of Dinosauria. En: D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria, 2nd edition*, pp. 7-24. University of California Press, Berkeley.
- 2005. *Vertebrate Paleontology*, 3rd edition. 455 pp. Blackwell Publishing. Oxford.
- Bonaparte, J. F. 1986. The early radiation and phylogenetic relationships of the Jurassic saurópodo dinosaurs, based on vertebral anatomy. En: K. Padian (ed.), *The beginning of the Age of Dinosaurs*, pp. 247-258, Cambridge University Press. Cambridge.
- 1999. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana* 36(2):115-187.
- Borsuk-Bialynicka, M. 1977. A new camarasaurid saurópodo *Opisthocoeleicaudia skarzynskii*, gen. n. sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Paleontologia Polonica* 37: 5-64.
- Britt, B. B. 1997. Postcranial Pneumaticity. En: P. J. Currie & K. Padian (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*, pp. 590-593, Academic Press. San Diego.
- Campos, D. A., A. W. A. Kellner, R. J. Bertini, & R. M. Santucci. 2005. On a titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) vertebral column from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional* 63: 565-593.
- Carrier, D. 1990. Activity of the hypaxial muscles during walking in the lizards *Iguana iguana*. *Journal of Experimental Biology* 152: 453-470.
- Curtice, B. D. 1998. Saurópodo vertebral variation and its phylogenetic impact. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18:37A.
- Gasc, J-P. 1981. Axial Musculature. En: C. Gans (ed.), *Biology of the Reptilia* vol. 11, pp. 335-435, Academic Press. New York.
- Gatesy, S. M. 2002. Locomotor evolution on the line to modern birds. En: L. M. Chiappe & L. M. Witmer (eds.), *Mesozoic Birds, Above the heads of Dinosaurs*, pp. 432-447, University of California Press. Berkeley.
- Gilmore, C. W. 1936. Osteology of *Apatosaurus*, with special reference to specimens in the Carnegie Museum. *Memoirs of the Carnegie Museum* 11(4): 175-300.
- Gomani, E. M. 2005. Saurópodo dinosaurs from the Early Cretaceous of Malawi, Africa. *Palaeontologia Electronica* vol 8 (1): 27A:37p. [http://palaeo-electronica.org/paleo/2005\\_1/gomani27/issue1\\_05.htm](http://palaeo-electronica.org/paleo/2005_1/gomani27/issue1_05.htm)
- Hatcher, J. B. 1901. *Diplodocus* (Marsh): its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. *Memoirs of the Carnegie Museum* 1(1): 1-63.
- Janensch, W. 1929. Die Wirbelsäule der gattung *Dicraeosaurus*. *Palaeontographica* (Suppl. 7) 2: 37-133.
- Martinelli, A. G. & A. M. Forasiepi. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro province, Argentina, with the description of a new saurópodo dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6 (2): 257-305.
- Martínez, R. D., O. Giménez, J. Rodríguez, M. Luna & M. C. Lamanna. 2004. An articulated specimen of the basal titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the Early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24(1): 107-120.
- Osborn, H. F. & C. C. Mook. 1921. *Camarasaurus*, *Amphicoelias*, and other saurópodos of Cope. *Memoirs of the American Museum of Natural History* n. ser. 3: 249-386.
- O'Connor, P. M. & L. P. A. M. Claessens. 2005. Basic avian pulmonary design and flow-through ventilation in non-avian therópodo dinosaurs. *Nature* 436: 253-256.
- Powell, J. E. 2003. Revision of South American Titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum* 111: 1-173.
- Ritter, D. 1995. Epaxial muscle uncton during locomotion in a lizard (*Varanus salvator*) and the proposal of a key innovation in the vertebral axial musculoskeletal system. *The Journal of Experimental Biology* 198: 2477-2490.
- Ritter, D., P. N. Nassar, M. Fife & D. R. Carrier. 2001. Epaxial muscle function in trotting dogs. *The Journal of Experimental Biology* 204: 3053-3064.
- Rockwell, H., F. G. Evans & H. C. Pheasant. 1938. The Comparative morphology of the Vertebrate spinal column. Its form as related to function. *Journal of Morphology* 63: 87-116.
- Salgado, L. 1999. The macroevolution of the Diplodocimorpha (Dinosauria; Sauropoda): a developmental model. *Ameghiniana* 36: 203-216.
- Salgado, L. & C. Azpillicueta, 2000. Un nuevo saltasaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la Provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico Superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 37: 259-264.
- Salgado, L., S. Apesteguía & S. E. Heredia. 2005. A new specimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous Saltasaurine Titanosaur from North Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(3): 623-634.
- Salgado, L., R. A. Coria & J. O. Calvo. 1997. Evolution of Titanosaurid saurópodos. I. Phylogenetic analysis

- based on the postcranial evidence. *Ameghiniana* 34: 3-32.
- Wedel, M. J. 2003a. Vertebral pneumaticity, air sacs, and the physiology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology* 29(2): 243-255.
- Wedel, M. J. 2003b. The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(2): 344-357.
- Wedel, M. J. & K. Sanders. 2002. Osteological correlate of cervical musculature in Aves and Sauropoda (Dinosauria: Saurischia), with comments on the cervical ribs of *Apatosaurus*. *PaleoBios* 22(3): 1-6.
- Wedel, M. J., R. L. Cifelli & K. Sanders. 2000a. *Sauroposeidon proteles*, a new sauropod from the Early Cretaceous of Oklahoma. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(1): 109-114.
- 2000b. Osteology, Paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Palaeontologica Polonica* 45(4): 343-388.
- Wilson, J. A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 639-653.
- 2002. Sauropod Dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 217-276.
- Witmer, L. M. 1997. The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. *Memoirs of the Society of Vertebrate Paleontology, Journal of Vertebrate Paleontology* 17(Supplement to 1):1-73.
- Zug, G. R., L. J. Vitt & J. P. Caldwell. 2001. *Herpetology*, 2nd edition. 630 pp. Academic Press. New York.

Recibido: 16-II-2006  
Aceptado: 15-VIII-2006