



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE GEOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

LÚCIA HELENA DE SOUZA ELEUTERIO

**IDENTIFICAÇÃO TAXONÔMICA DE VERTEBRADOS CRETÁCEOS DA
SUB-BACIA JAMES ROSS (PENÍNSULA ANTÁRTICA) POR MEIO DA
ANÁLISE OSTEOHISTOLÓGICA**

Recife

2022

LÚCIA HELENA DE SOUZA ELEUTERIO

**IDENTIFICAÇÃO TAXONÔMICA DE VERTEBRADOS CRETÁCIOS DA
SUB-BACIA JAMES ROSS (PENÍNSULA ANTÁRTICA) POR MEIO DA
ANÁLISE OSTEOLÓGICA**

Tese submetida ao curso de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Doutor em Geociências.

Área de concentração: Geologia Sedimentar e Ambiental
Linha de pesquisa: Paleozoologia

Orientadora: Dra. Juliana Manso Sayão

Recife

2022

.Catalogação de Publicação na Fonte. UFPE - Biblioteca Central

Eleuterio, Lúcia Helena de Souza.

Identificação taxonômica de vertebrados cretáceos da Sub-bacia James Ross (Península Antártica) por meio da análise osteohistológica / Lucia Helena de Souza Eleuterio. - Recife, 2022.

184f.: il.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Tecnologia e Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geociências, 2022.

Orientação: Juliana Manso Sayão.

Inclui referências e apêndices.

1. Paleohistologia; 2. Répteis; 3. PALEOANTAR; 4. Antártica.
I. Sayão, Juliana Manso. II. Título.

UFPE-Biblioteca Central

Dedico este trabalho a Deus e ao meu amado filho
Luan Eleuterio, que me fortalece todos os dias diante dos
desafios, tornando cada conquista mais significativa.

AGRADECIMENTOS

- ◆ Serei eternamente grata a todos que, de maneira direta ou indireta, contribuíram com suas ações e palavras ao longo desses anos de doutorado.
- ◆ Enfrentei muitos obstáculos durante essa jornada, repleta de trabalho, esforço e dedicação, mas também marcada por quedas superadas graças às pessoas que entraram, saíram e permaneceram ao meu lado.
- ◆ Cada uma delas desempenhou um papel essencial para a conclusão deste processo, tanto nas fases boas quanto nas desafiadoras, e todas serão lembradas por suas lições, tanto pessoais quanto profissionais.
- ◆ Um agradecimento especial àqueles que nunca desistiram de mim e acreditaram até o fim que tudo daria certo.

"Eu sou uma mulher que faz ciência.
Para mim, é a única maneira de viver."

Marie Curie

RESUMO

Os vertebrados fósseis da Antártica são raros e frequentemente fragmentados, o que dificulta a compreensão da história evolutiva da biota do continente. Análises osteohistológicas são essenciais para a identificação desses registros, pois preservam informações sobre a história de vida dos organismos. No entanto, poucos estudos foram realizados com a osteohistologia de espécimes antárticos. Este estudo teve como objetivo identificar grupos de vertebrados cretáceos na Sub-bacia James Ross, utilizando vinte e um fragmentos ósseos coletados durante a Operação Antártica XXXV em 2016, pelo projeto PALEOANTAR. As análises histológicas mostraram uma predominância de répteis aquáticos, como também registros de animais terrestres e voadores. Padrões ósseos osteoporóticos, paquiosstóticos, osteocleróticos e paquitososcleróticos foram associados a Plesiosauria e Mosasauria indeterminados, refletindo adaptações ao nado. Fibras estruturais em osteoderma permitiram identificar dinossauros da infraordem Ankylosauria, enquanto um córtex fino com tecido fibrolamelar e canais vasculares homogêneos confirmou o primeiro registro de pterossauros no Cretáceo da Antártica. Esse estudo confirma que a microestrutura óssea é uma ferramenta eficaz para identificar material fragmentado, contribuindo para o conhecimento da evolução, diversidade e paleobiologia da fauna fóssil na Península Antártica.

Palavras-chave: Paleohistologia. Répteis. PALEOANTAR. Antártica. Cretáceo.

ABSTRACT

Fossil vertebrates from Antarctica are rare and often fragmented, posing a challenge in understanding the evolutionary history in that continent. Osteohistological analyses are essential for the identification of these records, as they preserve information about the life history of the organisms. However, few studies have focused on the osteohistology of Antarctic specimens. This study aimed to identify groups of Cretaceous vertebrates in the James Ross Sub-basin, considering twenty-one bone fragments collected during Operation Antarctic XXXV in 2016 as part of the PALEOANTAR project. Histological analyses revealed a majority of aquatic reptiles, but also some records of terrestrial and flying animals. Osteoporotic, pachyosteosclerotic, osteoclerotic, and paquitosclerotic bone patterns were associated with indeterminate Plesiosauria and Mosasauria, reflecting adaptations for swimming. Structural fibers in osteoderm allowed the identification of dinosaurs from the infraorder Ankylosauria, while a thin cortex composed of fibrolamellar tissue and homogeneous vascular channels confirmed the first record of pterosaurs from the Cretaceous of Antarctica. This study demonstrates that bone microstructure is an effective tool for identifying fragmented material, thus contributing towards the understanding of the evolutionary history, diversity, and paleobiology of the fossil fauna in the Antarctic Peninsula.

Keywords: Paleohistology. Reptiles. PALEOANTAR. Cretaceous. Antarctica.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Representação artística do paleoambiente da Antártica Ocidental durante o Turoniano-Santoniano.	17
Figura 2. Diversidade de vertebrados distribuídos na estratigrafia do Cretáceo Superior da Península Antártica.	18
Figura 3. Esquematização dos níveis ou ordens de organização do tecido ósseo.	21
Figura 4. Ilustração do crescimento de um osso longo em comprimento e diâmetro.	22
Figura 5. Tecido compacto (A) e tecido esponjoso (B) nos ossos do crânio de Triceratops	23
Figura 6. Estrutura do osso trabecular e cortical, incluindo as células responsáveis pela remodelação e crescimento ósseo.	23
Figura 7. Padrão osteohistológico em répteis fósseis	25
Figura 8. Representação esquemática da orientação dos canais vasculares no córtex primário.	26
Figura 9. Representação esquemática da matriz óssea com indicação das microestruturas.	28
Figura 10. Esquema esquelético do elasmosaurídeo e sua osteohistologia	30
Figura 11. Microestrutura dos ossos de Plesiosauria.	32
Figura 12. Microestrutura da costela de Plesiosauria	33
Figura 13. Representação da compactação e microestrutura de vértebras caudais em Plesiosauria.	34
Figura 14. Análise da compactação óssea realizada com o software Bone Profile© em cortes transversais, mostrando sua microestrutura.	35
Figura 15. Fragmento ósseo e microestrutura de Plesiosauria	36

Figura 16. Elementos vertebrais de Plesiosauria e microestrutura	37
Figura 17. Microestrutura das vértebras de Mosasauria.....	38
Figura 18. Microanatomia e histologia de vértebras de mosassauros da Ilha Seymour (Formação López de Bertodano)	39
Figura 19. Cortes verticais da superfície externa de três osteodermos com sistema de fibras de Sharpey atravessando os canais vasculares ao longo de toda seção	40
Figura 20. Microestrutura de <i>Antarctopelta oliveroi</i>	41
Figura 21. Visão geral da microanatomia dos tarsometatarsos em aves.....	42
Figura 22. Histologia óssea de alguns Spheniciformes	43
Figura 23. Microanatomia do tarsometatarso de <i>Delphinornis arctowskii</i> ; A - Visão da histologia óssea do córtex com a presença do tecido fibrolamelar e demarcação dos <i>Globuli ossei</i> ; B e C - Ampliação dos <i>Globuli ossei</i>	44
Figura 24. Microanatomia e microestrutura dos ossos de <i>Vegavis iaai</i> (Aves, Anseriformes).....	45
Figura 25. Fóssil de um pterossauro da Antártica e sua osteohistologia	46
Figura 26. Localização da área de coleta dos fósseis pelo projeto PALEOANTAR, na Operação Antártica XXXV.....	49
Figura 27. Estratigrafia da Sub-bacia James Ross mostrando o local de origem das amostras (estrela).	50
Figura 28. Fragmentos utilizados para a confecção das lâminas histológicas. Escala: 2 cm.	53
Figura 29. Preparação de lâminas osteohistológicas.....	55
Figura 30. Grupo 1: Alto grau de porosidade óssea e cavidade medular ausente. A. ...	57
Figura 31. Grupo 1: Alto grau de porosidade óssea e cavidade medular ausente. A. ...	58
Figura 32. Grupo 2: Elevado grau de compactação óssea e cavidade medular ausente.	59

Figura 33. Grupo 2: Elevado grau de compactação óssea e cavidade medular ausente.	60
Figura 34. Grupo 3: Cavidade medular parcialmente preenchida ou aberta	61
Figura 35. Grupo 4: Presença de fibras estruturais. Grupo 5: Exemplar não categorizado em grupo comum: MN 7800-V.....	62
Figura 36. Seção transversal de CAV-A3 e sua microestrutura	64
Figura 37. Seção transversal de CAV-12V e sua microestrutura	66
Figura 38. Seção transversal de AK-37C e sua microestrutura.....	67
Figura 39. Seção transversal de CAV-5V e sua microestrutura	70
Figura 40. Seção transversal de CAV-5V-2 e sua microestrutura.....	71
Figura 41. Seção transversal de CAV-2V e sua microestrutura	73
Figura 42. Seção transversal de CAV-3V e sua microestrutura	75
Figura 43. Seção transversal de CAV-4V e sua microestrutura	77
Figura 44. Seção transversal de CAV-A2 e sua microestrutura	79
Figura 45. Seção transversal de CAV-A11 e sua microestrutura.....	81
Figura 46. Seção transversal de AK317 e sua microestrutura.....	82
Figura 47. Seção transversal de AK-316-2 e sua microestrutura.....	84
Figura 48. Seção transversal de CAV-1V e sua microestrutura	87
Figura 49. Seção transversal de AK-316-4 e sua microestrutura.....	89
Figura 50. Seção transversal de AK-316-1 e sua microanatomia	91
Figura 51. Seção transversal de AK-316-3 e sua microestrutura.....	92
Figura 52. Seção transversal de CAV-A1 e sua microestrutura	93
Figura 53. Seção transversal de AK-316-0 e sua microestrutura.....	94

Figura 54. Seção transversal de CAV-A5 e sua microestrutura	95
Figura 55. Seção transversal de CAV-A10 e sua microestrutura	98
Figura 56. Seção transversal de CAV-A4 e sua microestrutura	99
Figura 57. Seção osteohistológica mostrando o córtex formado basicamente por osteons primários marcados pelas setas, em amarelo os canais vasculares menores e em vermelho os canais vasculares mais desenvolvidos.....	101
Figura 58. Esquema da evolução do esqueleto de tetrápodes com adaptações secundárias à vida na água.....	114

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Comparação dos resultados dos espécimes pertencentes ao grupo 1.	103
Tabela 2. Comparação dos resultados dos espécimes pertencentes ao grupo 2.	104
Tabela 3. Comparação dos resultados dos espécimes pertencentes ao grupo 3.	106
Tabela 4. Resultados dos espécimes pertencentes ao grupo 4 e grupo 5.....	107

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

Siglas Institucionais

BIONE	Laboratório de Biodiversidade do Nordeste
CAV	Centro Acadêmico de Vitória
UFPE	Universidade Federal de Pernambuco

Abreviaturas

CC	cartilagem calcificada
CM	cavidade medular
CVP	canal vascular plexiforme
CVR	canal vascular reticular
EFS	lamelas externas
ER	espaço de reabsorção
FB	tecido fibroso (“woven”)
FBL	tecido fibrolamelar
FBP	tecido paralelo-fibroso
FBPI	tecido paralelo-fibroso de fibra incomum
FS	fibras de Sharpey
LAGs	linha de pausa de crescimento
LC	linha de cementação

LO	lacunas de osteócitos
OP	ósteon primário
OS	ósteon secundário
RC	região cortical
RM	região medular
RTM	resquício de tecido medular
SF	fibras estruturais.
SH	tecido haversiano
s.l.	sensu lato
s.s.	sensu stricto
T	trabécula
TC	tecido compacto
TE	tecido esponjoso
TL	tecido lamelar
TPL	tecido pseudolamelar

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	16
1.1	Paleohistologia.....	19
1.1.2	Tecido ósseo e níveis de organização.....	20
1.1.3	Biologia e crescimento ósseo	21
1.1.4	Tipos de Matriz óssea	24
1.1.4.1	Osso entrelaçado fibroso (“woven”).....	25
1.1.4.2	Osso lamelar	25
1.1.4.3	Osso paralelo-fibroso (pseudolamelar)	26
1.1.5	Vascularização óssea	26
1.1.5.1	Tecido fibrolamelar	27
1.1.6	Marcas de crescimento.....	27
1.2	Estudos paleohistológicos em vertebrados antárticos.....	29
1.2.1	Plesiossauros.....	30
1.2.2	Mosassauros	38
1.2.3	Dinossauros	40
1.2.4	Aves	42
1.2.4.1	Spheniciformes	42
1.2.4.2	Anseriformes	45
1.2.5	Pterosauria	46
2	GEOLOGIA REGIONAL	48
3	OBJETIVOS	51
3.1	Objetivo geral	51

3.2	Objetivos específicos	51
4	MATERIAIS E MÉTODOS	52
4.1	Confecção de Lâminas Osteohistológicas.....	54
4.2	Distribuição das características microanatômicas e microestruturais	56
5	RESULTADOS	63
5.1	Grupo 1 - Alto grau de porosidade óssea e cavidade medular ausente.	63
5.1.1	CAV-A3.....	63
5.1.2	CAV-12V.....	65
5.1.3	AK-37C	67
5.1.4	CAV-5V.....	69
5.1.5	CAV-5V.2	71
5.1.6	CAV-2V	72
5.1.7	CAV-3V	74
5.2	Grupo 2 – Elevado grau de compactação óssea e cavidade medular ausente.	76
5.2.1	CAV-4V	76
5.2.2	CAV-A2.....	78
5.2.3	CAV-A11.....	80
5.2.4	AK317	82
5.2.5	AK-316-2.....	84
5.2.6	CAV-1V	86
5.2.7	AK-316-4.....	88
5.3	Grupo 3 – Cavidade medular parcialmente preenchida ou aberta. ..	90
5.3.1	AK-316-1.....	90
5.3.2	AK-316-3.....	92
5.3.3	CAV-A1.....	93
5.3.4	AK-316-0.....	94

5.4 Grupo 4 - Presença de fibras estruturais.	95
5.4.1 CAV-A5	95
5.4.2 CAV-A10	97
5.4.3 CAV-A4	99
5.5 Grupo 5: Exemplar não categorizado em grupo comum.....	101
5.5.1 MN 7800-V	101
5.6 Resumo da análise osteohistológica dos espécimes	102
6 DISCUSSÃO	108
6.1 Taxas de crescimento	108
6.2 Ontogenia	111
6.3 Adaptações microestruturais para a vida na água	113
6.4 Remodelação haversiana em animais aquáticos.....	118
6.5 Comparações microestruturais dos osteodermos	119
6.6 Comparações microestruturais dos pterossauros com outros tetrápodes	121
7 CONCLUSÃO	123
REFERÊNCIAS	125
APÊNDICE – ARTIGOS PUBLICADOS	141

1 INTRODUÇÃO

A preservação da vida ao longo das eras geológicas é evidenciada nos fósseis, que registram a evolução dos organismos, dos continentes e das condições ambientais de diversas regiões. A Antártica, atualmente conhecida como um continente gelado, guarda registros valiosos de organismos fossilizados que habitaram tanto a Península Antártica quanto o continente, desde a Era Paleozóica até a Cenozoica (OTERO et al., 2015). Durante o período Cretáceo, esta região fazia parte do continente de Gondwana Oriental, que incluía a atual Austrália e Antártica, um resultado da fragmentação de Gondwana. Nesse período, o clima era significativamente mais quente, com temperaturas variando entre 4 e 8 °C (39 a 46 °F) durante o Maastrichtiano (VAUGHAN et al., 2012; LADANT; DONNADIEU, 2016). Esse ambiente propiciou o desenvolvimento de florestas polares, dominadas por coníferas, cicadáceas e samambaias, que dependiam de um clima temperado e chuvas abundantes (FRANCIS; POOLE, 2002).

As formações geológicas que contém fósseis e oferecem informações sobre a Antártica incluem as Formações Santa Marta e Sobral, na Ilha Seymour, além das Formações Snow Hill Island, López de Bertodano e Hidden Lake, todas localizadas ao longo da Península Antártica. As Formações Eumeralla e Wonthaggi, na atual Austrália, também são cruciais para o entendimento dessa época (PIRRIE et al., 1997; OTERO et al., 2015). Os fósseis encontrados na Antártica representam uma diversidade de plantas, invertebrados, vertebrados e microfósseis, com os depósitos fossilíferos mais significativos concentrados no oeste do continente (FARQUHARSON, 1982; PIRRIE, 1994). Embora a sequência cretácea nessa região seja quase completa (INESON et al., 1986), os vertebrados fósseis são relativamente raros e, frequentemente, apresentam aspecto fragmentado, dificultando a compreensão da história evolutiva da biota fóssil (MARTIN; CRAME, 2006).

A ação das geleiras na atualidade é um agente transformador que afeta as rochas e os fósseis, levando à fraturação, transporte e dispersão destes organismos por toda a região. Essa dinâmica complica tanto a identificação dos fósseis quanto o refinamento de sua procedência estratigráfica (MCGLONE; BAIRD, 2006). O paleoambiente do Cretáceo antártico era caracterizado por alta sazonalidade climática e níveis elevados de umidade, que favoreceram a formação de florestas exuberantes e uma fauna diversificada (FRANCIS; POOLE, 2002) (Fig. 1). Modelos climáticos indicam que as temperaturas de verão seco variavam entre 15 e 23 °C, enquanto as temperaturas de inverno úmido poderiam não ultrapassar valores abaixo de zero (HAYES et al., 2006; VALDES et al., 1996; ANDO et al., 2009). Esse resfriamento ocorreu após um pico de aquecimento no início do Cretáceo Superior, no Turoniano, com temperaturas baixas predominantes durante o final do Cretáceo Superior (WILSON et al., 2002; FRANCIS; POOLE, 2002; FRIEDRICH et al., 2012).

Figura 1. Representação artística do paleoambiente da Antártica Ocidental durante o Turoniano-Santoniano.

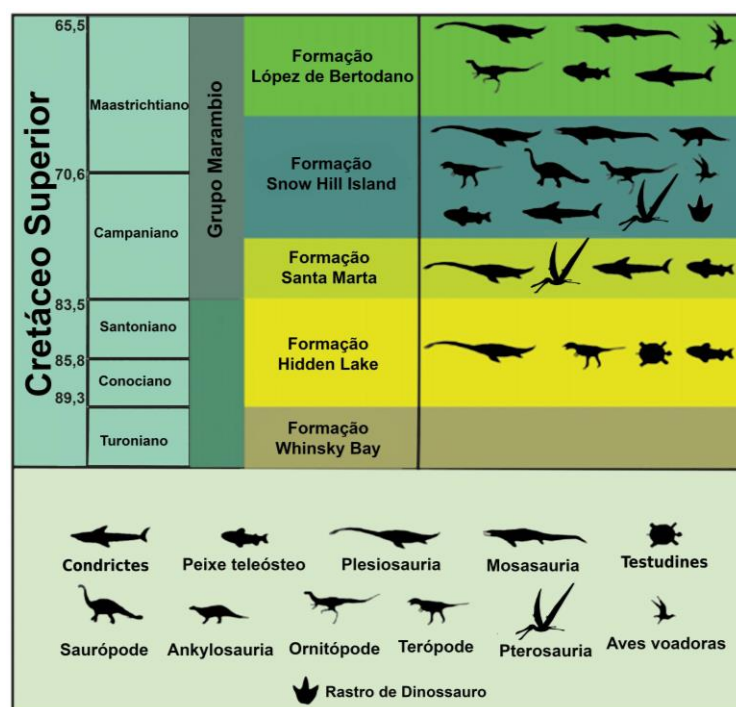


Fonte: Modificado de Klages et al. (2020).

Na região que compreende o arquipélago de James Ross, na Península Antártica, a fauna era composta por dinossauros da Ordem Ornithischia como Ankylosauria (OLIVERO et al., 1986, 1991; GASPARINI et al., 1987, 1996; DE RICQLÈS et al., 2001; SALGADO; GASPARINI, 2004, 2006; CORIA et al., 2011; ROZADILLA et al., 2016A), Hadrosaurus (CASE et al., 2000b; CASE et al., 2007; CORIA et al., 2007, 2008; ROZADILLA et al., 2016b), da ordem Saurischia como Titanosauria (CERDA et al., 2012; CORIA, 2013) e vários dinossauros terópodes (MOLNAR et al., 1996; CASE et al., 2003) (Fig. 2).

Além dos dinossauros, répteis marinhos também fizeram parte dessa fauna. Foram encontrados nos registros fósseis animais como Plesiosauria (DEL VALLE et al., 1977; CHATTERJEE; SMALL, 1989), Mosasauria (GASPARINI; DEL VALLE, 1981), Testudines (DE LA FUENTE et al., 2010), Pterosauria (KELLNER et al., 2019), Aves (MYRCHA et al., 1990; CHATTERJEE, 1989; OLSON, 1992; CLARKE et al., 2005), peixes Teleostei e Chondrichthyes (GRANDE; CHATTERJEE, 1987; STAHL; CHATTERJEE, 1999; MARTIN; CRAME, 2006) (Fig. 2).

Figura 2. Diversidade de vertebrados distribuídos na estratigrafia do Cretáceo Superior da Península Antártica.



Fonte: Modificado de Reguero et al. (2013b).

1.1 Paleohistologia

Os vertebrados fósseis da Antártica são abundantes e exibem uma diversidade de fauna e flora, embora muitos dos fósseis apresentem características fragmentadas e desarticuladas. (DEL VALLE et al., 1977). A paleohistologia, que consiste no estudo da microestrutura biomineralizada preservada nos ossos fossilizados, é uma técnica essencial para investigar esses registros (PADIAN; LAMM, 2013). Essa abordagem é comumente empregada no estudo de tecidos duros, como dentes, ossos e osteodermos, permitindo a identificação da composição microestrutural por meio de seções delgadas (SAYÃO, 2003). Os componentes orgânicos do osso, que incluem células e vasos sanguíneos, se decompõem após a morte do animal, enquanto a parte inorgânica, quando fossilizada, preserva a forma dos componentes decompostos (RAY; BOTHA; CHINSAMY, 2009).

Estudos paleohistológicos com vertebrados fósseis constituem uma importante ferramenta para esclarecer uma série de problemas relacionados à biologia de animais extintos (SANDER, 2000; CHINSAMY-TURAN, 2005; PADIAN; LAMM, 2013). Inferências podem ser realizadas comparando a microestrutura óssea de fósseis com a de animais vivos (CHINSAMY et al., 2014). A análise osteohistológica dos vertebrados fósseis relaciona a deposição do tecido e a organização das microestruturas a diversos aspectos, como ontogenia, filogenia, biomecânica e ambiente (BENNETT, 1993; STEEL, 2008; ELEUTERIO et al., 2015). Dessa forma, a análise da microestrutura óssea, entre outras perspectivas, pode ajudar a relacionar fragmentos ósseos com possíveis grupos já estudados histologicamente, através de similaridades no padrão microestrutural apresentado.

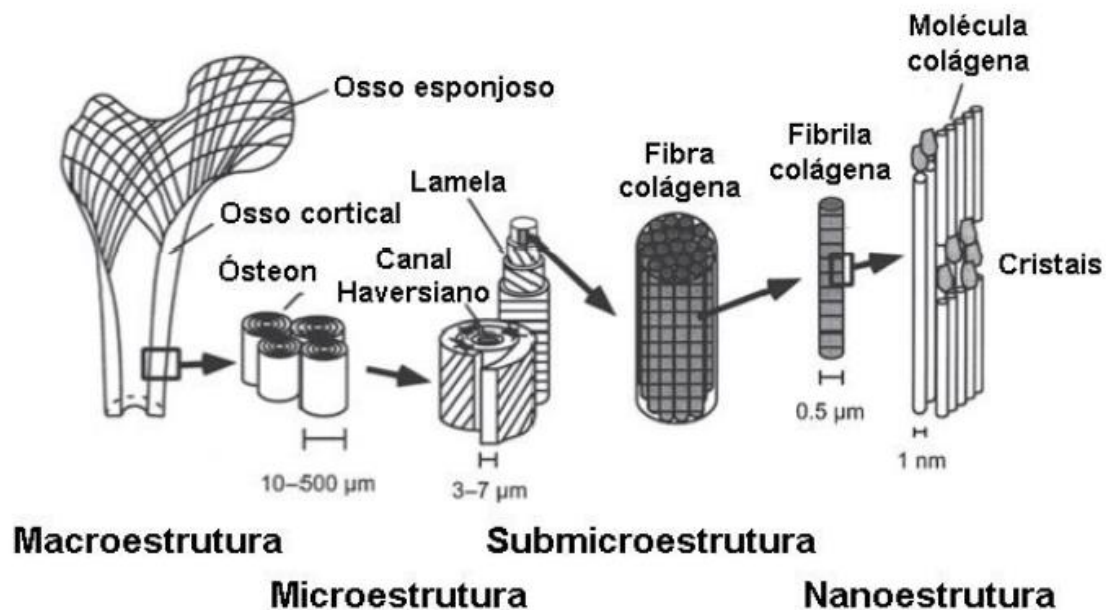
A prática da técnica paleohistológica tem limitado a quantidade de estudos realizados com vertebrados fósseis, já que envolve o seccionamento dos ossos, destruindo parcialmente os fragmentos para a confecção de lâminas histológicas e análise da microestrutura (CHINSAMY; RAATH, 1992; WILSON, 1994). No entanto, em materiais fragmentados, o corte poderá trazer informações que seriam impossíveis de se alcançar sem a paleohistologia.

1.1.2 Tecido ósseo e níveis de organização

O osso é um tecido conjuntivo mineralizado, formado por uma porção inorgânica composta por microcristais de hidroxiapatita ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$) (REID, 1997), associados à uma estrutura de fibras de colágeno do tipo 1. Proteínas colágenas como as cadeias alpha-1 e alpha-2 e proteínas não-colágenas como osteocalcina, osteopontina e osteoconectina, também estão presentes na matriz óssea (MAROTTI, 2000). Essa disposição com alto grau de dureza e resistência abriga a porção orgânica formada por células ósseas, vasos sanguíneos e linfáticos, além de numerosos canais (CHINSAMY; DODSON, 1995).

O tecido ósseo apresenta uma complexidade biológica com estruturas anisotrópicas que se comportam de diferentes formas em escalas variadas (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990). Para melhor compreensão e estudo, as estruturas do tecido ósseo podem ser organizadas em quatro níveis ou ordens (Fig. 3). Na primeira ordem, a visualização anatômica da morfologia óssea evidencia a orientação vascular no osso compacto e trabecular no osso esponjoso. Na segunda ordem, as características histológicas requerem o uso da microscopia para mais detalhes das estruturas. É possível observar número e tamanho das trabéculas e dos canais vasculares em cada tipo de osso. Na terceira ordem, a parte citológica mostra detalhes das células e da matriz extracelular. O nível molecular que traz informações sobre a organização química e biofísica dos componentes orgânicos e mineral é exibida na quarta ordem (PETERSEN, 1930). Neste trabalho, serão exploradas a primeira, segunda e terceira ordem abrangendo as características macroanatômicas, microestruturais e submicroestruturais.

Figura 3. Esquematização dos níveis ou ordens de organização do tecido ósseo.

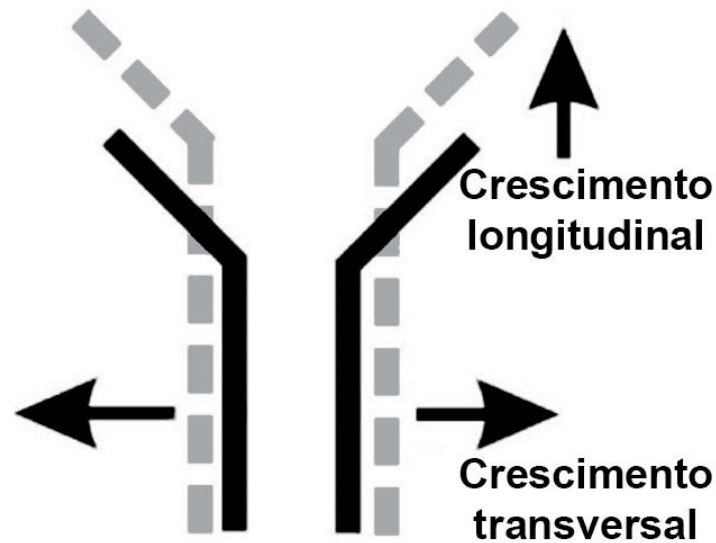


Fonte: Modificado de Rho et al. (1998).

1.1.3 Biologia e crescimento ósseo

O osso tem função estrutural como suporte do corpo, proteção dos órgãos e é um local de ligação para tendões e músculos. É formado por um tecido vascularizado que requer níveis variáveis de oxigênio que dependem em grande parte de sua taxa de crescimento. Os ossos crescem em duas direções: longitudinal (em comprimento) e transversal (em diâmetro) (Fig. 4) (FRANCILLION-VIEILLOT et al., 1990; DE RICQLÈS et al., 1991). O crescimento longitudinal ocorre por ossificação endocondral que substitui a cartilagem por tecido ósseo (FRANCILLION-VIEILLOT et al., 1990; CHINSAMY-TURAN, 2005; RAY et al., 2009). No crescimento transversal, várias superfícies como periósteo (camada externa) e endósteo (camada interna) participam do processo. Neste caso, tecidos são retirados da superfície oposta para o crescimento superficial do osso (RAY et al., 2009).

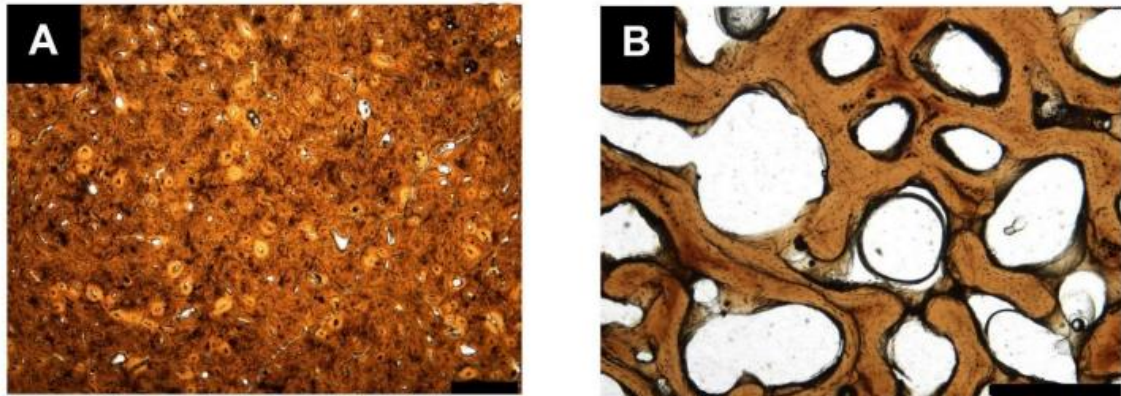
Figura 4. Ilustração do crescimento de um osso longo em comprimento e diâmetro. As linhas pretas representam a estrutura óssea antes do crescimento, enquanto as linhas cinzas mostram sua forma após o crescimento. As setas indicam a direção do crescimento.



Fonte: Modificado de Ray et al. (2009).

A organização morfológica dos ossos pode ser dividida em tecido compacto ou esponjoso (Fig. 5). Para diferenciar o grau de porosidade é necessário que o volume mineral presente no osso seja maior que 50% para a área compacta ou esponjosa (PADIAN; LAMM, 2013). Em ossos longos, a diáfise, que se refere a haste é formada por tecido compacto, enquanto as extremidades chamadas de epífises apresentam tecido esponjoso. O osso compacto evidencia maior densidade e melhor organização da microestrutura. O arranjo microestrutural do tecido esponjoso é formado por trabéculas que são anastomosadas em meio ao espaço de cavidades medulares, formando espaços intertrabeculares (Fig. 5) (CHINSAMY-TURAN, 2005).

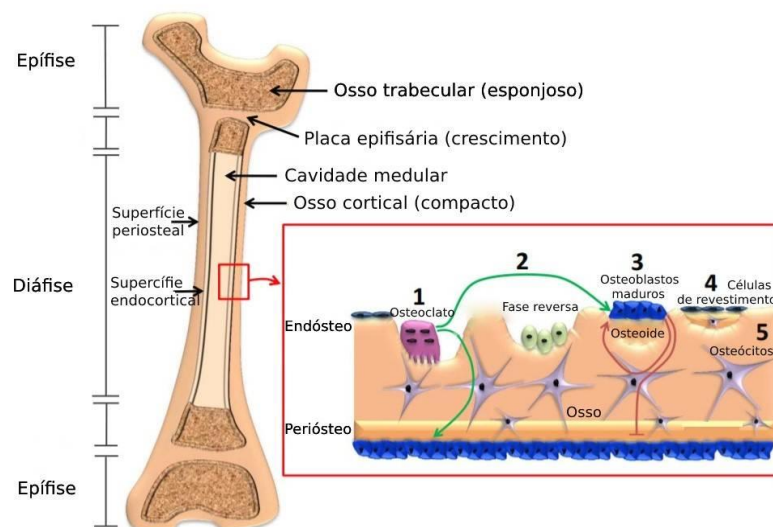
Figura 5. Tecido compacto (A) e tecido esponjoso (B) nos ossos do crânio de Triceratops. Escala: A – 1 mm; B – 100 μ m.



Fonte: Modificado de Bailleul e Horner (2016).

Os componentes celulares presentes no tecido ósseo são representados por células osteogênicas, osteoblastos, osteócitos e osteoclastos. As células osteogênicas ficam armazenadas na camada interna do osso, no endóstio, e na porção externa chamada de perióstio (Fig. 6) (GARTNER; HIATT, 2008). Possuem a função de se diferenciar em osteoblastos que são células responsáveis pela síntese da matriz óssea. Formadas por fibras de colágeno do tipo I, pequenas quantidades de colágeno tipo V e de componente amorfo, contendo sulfato de condroitina e ácido hialurônico (CORMACK, 1991).

Figura 6. Estrutura do osso trabecular e cortical, incluindo as células responsáveis pela remodelação e crescimento ósseo.



Fonte: Modificado de Sims e Vrahnas (2014).

À medida que a matriz óssea é depositada, ocorre o processo de diferenciação celular, dando origem a células maduras chamadas osteócitos. Inúmeros prolongamentos em forma de túneis partem dos osteócitos formando canalículos que se comunicam com outros adjacentes por meio de junções comunicantes (Fig. 6). Os osteócitos ficam localizadas em lacunas e possuem a função da troca de nutrientes e metabólitos (GARTNER; HIATT, 2008; JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2008). Em vertebrados fósseis, os osteócitos não permanecem nas lacunas, preservando apenas o espaço (PADIAN; LAMM, 2013).

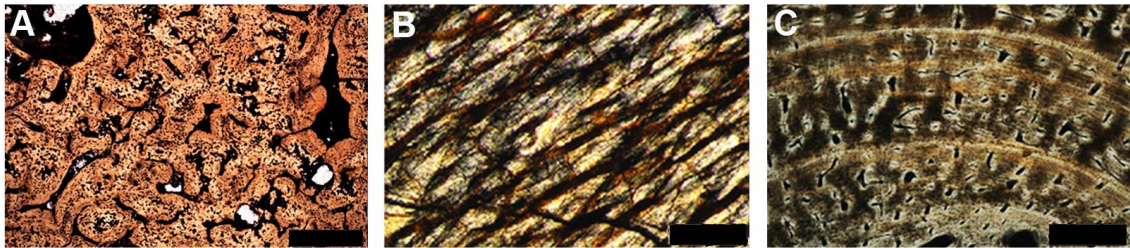
Os osteoclastos são responsáveis pela reabsorção óssea, sofrendo apoptose após o término da sua função (Fig. 6). Ocupam depressões rasas chamadas de lacunas de *Howship* e sua atividade juntamente com os osteoblastos é responsável pela formação, manutenção, remodelação e reparo dos ossos (GARTNER; HIATT, 2008; JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2008). Durante a osteogênese periosteal, pode haver a formação de tecidos ósseos primários ou secundários (RAY et al., 2009). Para formação dos ósteons primários ocorre primeiramente a reabsorção dos canais primários, seguida por deposição centrípeta de osso lamelar concêntrico. Após a deposição subsequente de tecido lamelar nos ósteons, as linhas de cementação circundam o depósito lamelar concêntrico por remodelação óssea para dar origem ao tecido secundário, no processo chamado de remodelação haversiana (CHINSAMY-TURAN, 2005).

1.1.4 Tipos de Matriz óssea

A organização mineral e fibrosa é utilizada para classificar a matriz óssea com base em critérios como composição, porosidade, modo de formação, estágio de desenvolvimento. Cada padrão traz importantes implicações funcionais e fisiológicas, exibindo características como taxas de deposição óssea, tipos e estágio de desenvolvimento e crescimento (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990). Neste estudo também foram utilizados esses padrões para classificar a matriz óssea dos

espécimes selecionados: tecido entrelaçado fibroso, paralelo-fibroso e lamelar (Fig. 7).

Figura 7. Padrão osteohistológico em répteis fósseis. A – Tecido entrelaçado fibroso (*woven bone*) no prodópio de Plesiosauria; B – Tecido paralelo-fibroso no fêmur de dinossauro Sauropoda; C – Tecido lamelar no úmero de Crocodylia. Escala: A – 0,5 mm; B – 0,1 mm.



Fonte: Modificado de A – Ossa-Fuentes et al. (2017), B – Cerda et al. (2017), C – Woodward et al. (2014).

1.1.4.1 Osso entrelaçado fibroso (“woven”)

Consiste no arranjo desorganizado das fibras colágenas grosseiras e porosas que estão dispostas de forma aleatória e apresentam diferentes tamanhos. Os osteócitos encontram-se distribuídos de forma aleatória e arredondados, em forma de estrela. O osso entrelaçado fibroso é encontrado em animais muito imaturos com elevada taxa de crescimento e vascularização (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990) (Fig. 7).

1.1.4.2 Osso lamelar

Apresenta as fibras de colágeno estreitamente compactadas e altamente organizadas em lamelas. Possui lenta deposição do tecido em um padrão “plywood” (cores alternadas), onde as fibras de colágeno se alternam de acordo com a direção da deposição para a camada concêntrica. Na microscopia, observa-se um padrão de cores claras e escuras que permite a identificação do tecido. O osso lamelar pode ser encontrado em animais de crescimento lento, formando trabéculas no tecido esponjoso e preenchendo cavidades para formação dos ósteons primários e secundários (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990) (Fig. 7).

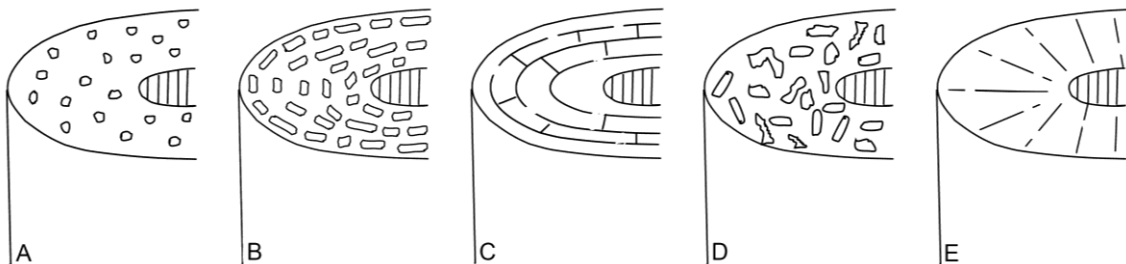
1.1.4.3 Osso paralelo-fibroso (pseudolamelar)

O osso paralelo-fibroso também denominado como pseudolamelar é caracterizado pela compactação das fibras de colágeno organizadas paralelamente. Pode ser considerado um tecido intermediário entre o entrelaçado fibroso e o lamelar. Sob microscopia com luz polarizada, o tecido aparece homogeneamente escuro ou claro de acordo com a orientação das fibras (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990) (Fig. 7).

1.1.5 Vascularização óssea

A nutrição do tecido ósseo ocorre por vasos sanguíneos que se distribuem ao longo do comprimento do osso, como os canais de Havers. Os canais haversianos são interligados obliquamente ou perpendicularmente por canais de Volkman (PADIAN; LAMN, 2013). Esse arranjo dos canais vasculares presente no tecido primário assume orientações distintas que fornecem informações sobre a velocidade de crescimento do osso. A partir da orientação transversal, os padrões vasculares podem ter diferentes conformações: longitudinal, laminar, plexiforme, reticular ou radial (Lamm, 2013). (Fig. 8).

Figura 8. Representação esquemática da orientação dos canais vasculares no córtex primário. **A** – Longitudinal; **B** – Laminar; **C** – Plexiforme; **D** – Reticular; **E** – Radial.



Fonte: Modificado de Lamm (2013).

Na vascularização longitudinal, os canais ficam dispostos aleatoriamente, em fileiras radiais ou circunferenciais no córtex (Fig. 8A). A orientação da vascularização laminar é circunferencial e em linhas circunferenciais (Fig. 8B). Quando há a junção dos canais laminares com a vascularização radial, o arranjo formado é caracterizado por grande densidade de anastomoses, resultando no tipo plexiforme (Fig. 8C). No padrão de vascularização reticular são encontrados canais oblíquos ao longo da seção (Fig. 8D). Por fim, pode ainda ser encontrado um padrão radial na seção transversal denominada de vascularização radial (Fig. 8E) (LAMM, 2013; PADIAN; LAMM, 2013).

1.1.5.1 Tecido fibrolamelar

O osso fibrolamelar é caracterizado por apresentar a maior variação histológica de tecido ósseo. Está presente em animais com alta taxa de crescimento e propenso às pressões das cargas mecânicas do meio. Para alcançar um esqueleto suficientemente rígido ocorre a deposição de fibras altamente entrelaçadas entre si associadas à vascularização reticular, radial, plexiforme e/ou laminar. Por ser extremamente poroso, o tecido é preenchido por osso lamelar denso que fortalece o esqueleto. A disposição dessas lamelas dentro do tecido é responsável pela formação dos ósteons primários (CURREY, 2003). Diferentes orientações vasculares podem ser exibidas dentro do tecido fibrolamelar dificultando a distinção dos canais (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990; PADIAN; LAMM, 2013).

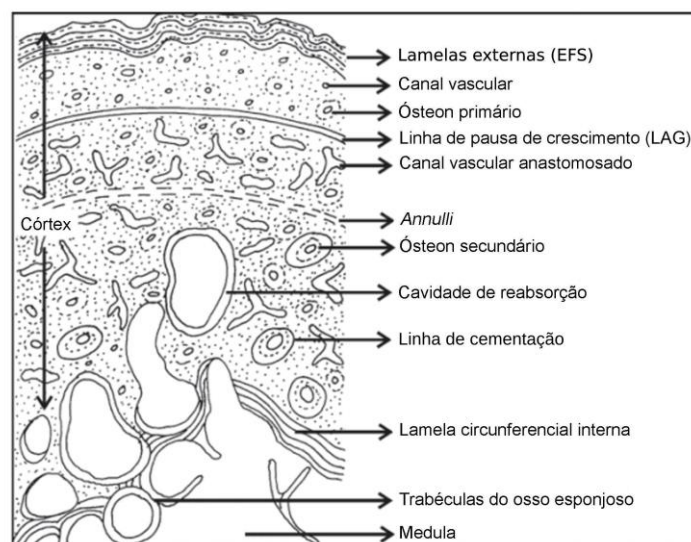
1.1.6 Marcas de crescimento

Ao longo do desenvolvimento e crescimento do tecido ósseo são formadas marcas na matriz óssea, que indicam a maturidade esquelética. Essas podem aparecer sob a forma de linhas de pausa de crescimento, *annuli* e deposições de tecido lamelar na região endosteal e periosteal (PEABODY 1961; DE RICQLÈS, 1969; KLEVEZAL, 1996; CHINSAMY, 1997). As marcas de crescimento são uma

característica comum na maioria dos ossos de vertebrados, e geralmente representam uma diminuição na aposição óssea (SAYÃO, 2003; STEEL, 2008). Embora sejam encontradas em muitos grupos de vertebrados como peixes e mamíferos (DE RICQLÈS, 1980; KLEVEZAL, 1996; TURVEY et al., 2005; KOHLER et al., 2012), são mais frequentemente observadas e estudadas em anfíbios e répteis (CASTANET; SMIRINA, 1990; SAYÃO et al., 2016; ANDRADE et al., 2018; CERDA et al., 2019).

As linhas de pausa de crescimento apresentam uma periodicidade anual ou cíclica claramente definida, com cessação momentânea do crescimento. Os *annulli* surgem apenas em períodos de crescimento lento (Fig. 9). As duas marcas podem estar presentes em qualquer tipo de tecido, do osso avascular à altamente vascularizado (FRANCILLON VIEILLOT et al., 1990; PADIAN; LAMM, 2013). Elas podem se formar independentemente da taxa metabólica e são influenciadas por estresse ambiental (CASTANET et al., 2004). A lamela endosteal é sempre avascular, orientada de modo circunferencial contendo lacunas de osteócitos. A presença de uma lamela endosteal, na maioria das vezes, é acompanhada pela formação de lamelas externas, indicando que o crescimento do periósteo também cessou ou retardou a taxas insignificantes (PADIAN et al., 2001; STEEL, 2008; ANDRADE et al., 2015; ELEUTERIO et al., 2015).

Figura 9. Representação esquemática da matriz óssea com indicação das microestruturas.



Fonte: Modificado de Ray et al. (2009).

Vários estudos correlacionaram o número de linhas de pausa de crescimento preservadas com a idade dos indivíduos (DE BUFFRENIL; CASTANET, 2000; SNOVER; HOHN, 2004; KLEIN et al., 2009; ANDRADE; SAYÃO, 2014; ANDRADE et al., 2018). De acordo com essa relação ontogenética, a idade pode ser inferida assumindo a deposição anual das linhas de pausa de crescimento. À medida que há o envelhecimento dos indivíduos, a espessura entre as linhas diminui, indicando uma desaceleração no crescimento anual até que o córtex mais externo apresente anéis bem próximos em uma camada avascular e acelular. Essa condição indica que o crescimento assintótico do animal foi estabelecido com a deposição das lamelas circunferenciais externas ou periosteais (Fig. 9).

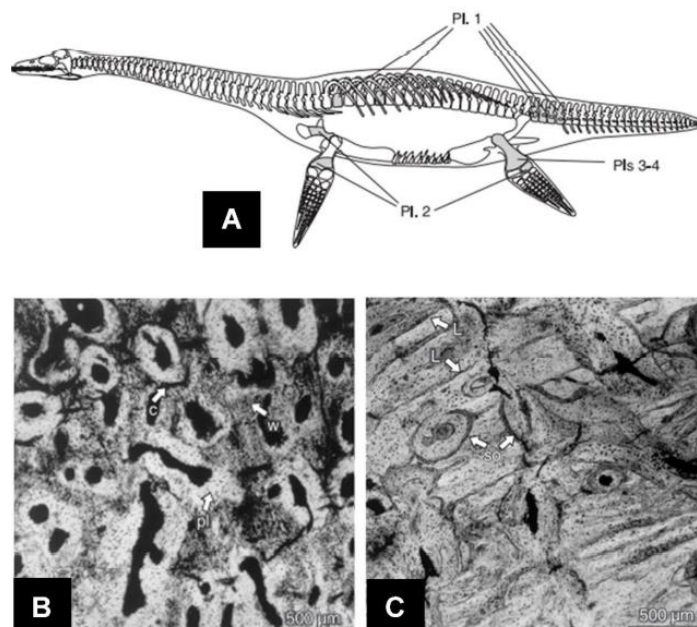
1.2 Estudos paleohistológicos em vertebrados antárticos

Os estudos paleohistológicos de ossos de animais encontrados na Antártica são escassos em comparação com os realizados em outras regiões. A maioria das pesquisas é relativamente recente e abrange grupos como plesiossauros (FOSTOWICZ-FRELIK; GAZDZICKI, 2001; TALEVI, 2010, 2015; OSSA-FUENTES et al., 2017; O'GORMAN et al., 2017; GARAT, 2019), mosassauros (SALGADO et al., 2007; TALEVI, 2010; TALEVI et al., 2011; TALEVI; BREZINA, 2019), dinossauros (DE RICQLÈS et al., 2001; CERDA et al., 2019), aves (CERDA et al., 2015; GARCIA MARSÀ et al., 2019.; GARCIA MARSÀ et al., 2020) e pterossauros (KELLNER et al., 2019). Esses estudos vão além da descrição, desempenhando um papel fundamental na identificação de material fragmentado e desarticulado encontrado na Península, ao relacioná-lo com a osteohistologia.

1.2.1 Plesiossauros

Vértebras, propodiais e fragmentos de cintura e costelas bem preservados (Fig. 10A) foram o objeto do estudo osteohistológico desenvolvido por Fostowicz-Frelik e Gazdzicki (2001). O material estudado por refere-se à Plesiosauria da família Elasmosauridae proveniente da Formação López de Bertodano na Ilha de Seymour, na Antártica e não foi identificado a nível de gênero e espécie. A osteohistologia do osso propodial mostrou predominância do tecido pseudolamelar composta por densa remodelação haversiana com linhas de cementação bem demarcadas (Fig. 10B). Este tecido estava associado com áreas de crescimento intensivo e presença de linhas de pausa de crescimento, sugerindo ontogeneticamente um estágio subadulto. O tecido ósseo primário paralelo-fibroso foi sobreposto por ósteons secundários em algumas regiões das vértebras e verificou-se também a presença de linhas de pausa de crescimento (Fig. 10C). Morfologicamente, os arcos neurais não estavam fusionados, confirmando a relação da microestrutura com a ontogenia para o grupo.

Figura 10. Esquema esquelético do elasmosaurídeo e sua osteohistologia. A - Esquema do esqueleto do elasmosaurídeo; B - Microestrutura do córtex propodial, com ósteons secundários e tecido pseudolamelar (pl) com linhas de cementação (c) em uma matriz de tecido paralelo-fibroso (w). C - Microestrutura do centro vertebral, apresentando tecido ósseo primário com fibras paralelas, sobreposto por ósteons secundários e linhas de pausa de crescimento (L).

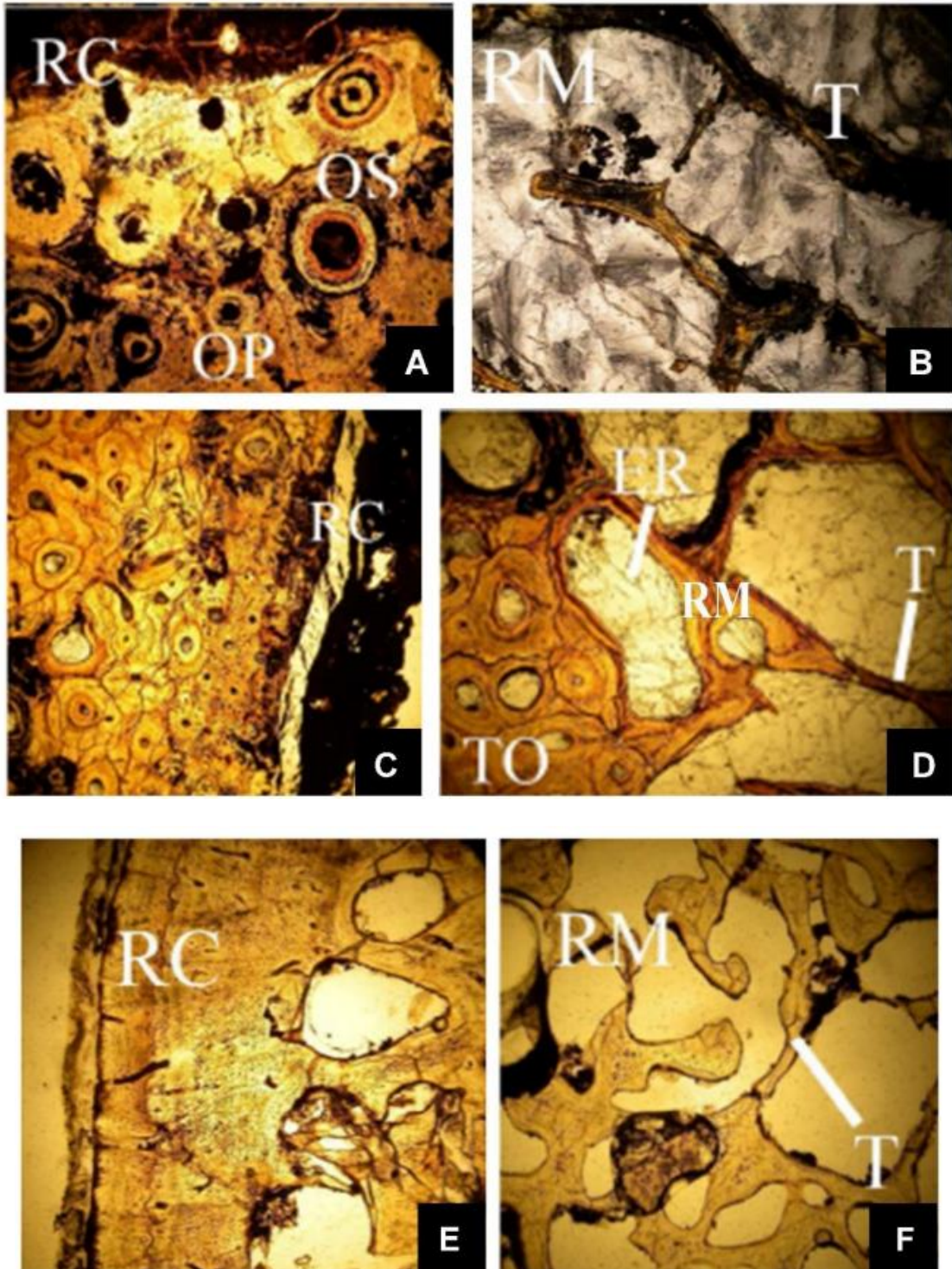


Fonte: Modificado de Fostowicz-Frelik e Gazdzicki (2001).

Os ossos da costela e cintura apresentaram uma especialização paquiostótica, que tornava o esqueleto mais pesado com função de lastro, sugerindo que o animal habitava águas rasas. Inferências paleoambientais e paleobiológicas foram realizadas em conjunto com a análise morfológica.

Talevi (2011) realizou uma tese com vários cortes osteohistológicos em répteis aquáticos como Plesiosauria, Mosasauria, Ichthyosauria e Chelonia, procedentes em sua maioria da Argentina, e apenas 2 fragmentos de Plesiosauria da Antártica (Ilha Vega). Neste material foram realizadas várias seções da gastrália, costela e falange. Histologicamente, a costela (Fig. 11A) e gastrália (Fig. 11C) do mesmo espécime apresentaram uma região cortical compacta e espessa com ósteons primários e secundários. Várias gerações de ósteons secundários sobrepostas indicaram um processo de remodelação ativa na região medular com espaços de reabsorção óssea. Na região medular detectou-se a presença de trabéculas recobertas por tecido lamelar (Fig. 11B, 11D). Diferentemente da gastrália e costela, a falange do mesmo exemplar apresentou uma microestrutura diferente com tecido totalmente trabecular e baixa preservação do tecido cortical (Fig. 11E). Espaços de remodelação envoltos de tecido lamelar na região cortical e tecido esponjoso trabecular na região medular foram observados (Fig. 11F) (TALEVI, 2010).

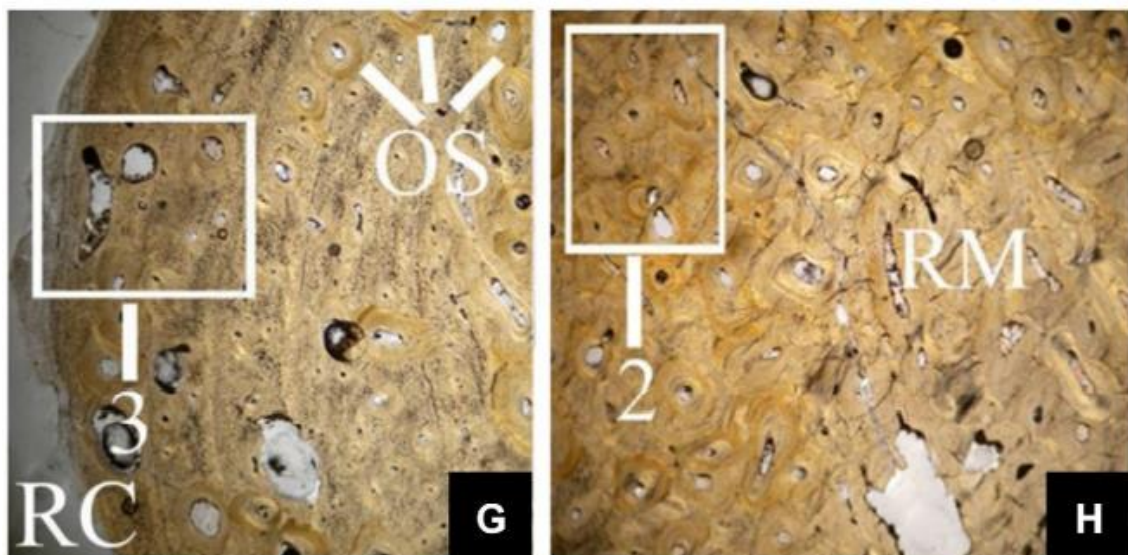
Figura 11. Microestrutura dos ossos de Plesiosauria. Costela: A. Seção com ósteons primários (OP) e ósteons secundários (OS) na região cortical (RC); B. Região medular (RM) com trabéculas (T). Gastrália: C. Seção do tecido compacto na região cortical (RC); D. Região medular com espaços de remodelação (ER) e trabéculas (T). Falange: E. Seção do tecido na região cortical (RC); F. Região medular (RM) composta por trabéculas (T).



Fonte: Modificado de Talevi (2010).

A microestrutura óssea das costelas de outro exemplar de Plesiosauria também estudado por Talevi (2010) mostrou uma região cortical formada por tecido lamelar com linhas de pausa de crescimento e ósteons secundários (Fig. 12G). Na região medular foram encontrados poucos espaços de reabsorção óssea e ósteons secundários. Tanto a região cortical quanto a medular evidenciaram uma alta compactação (Fig. 12H).

Figura 12. Microestrutura da costela de Plesiosauria. G - Seção revelando o tecido compacto da região cortical (RC) com ósteons secundários (OS); H - Região medular exibindo detalhes dos ósteons secundários (OS) e linhas de cementação (2).



Fonte: Modificado de Talevi (2010).

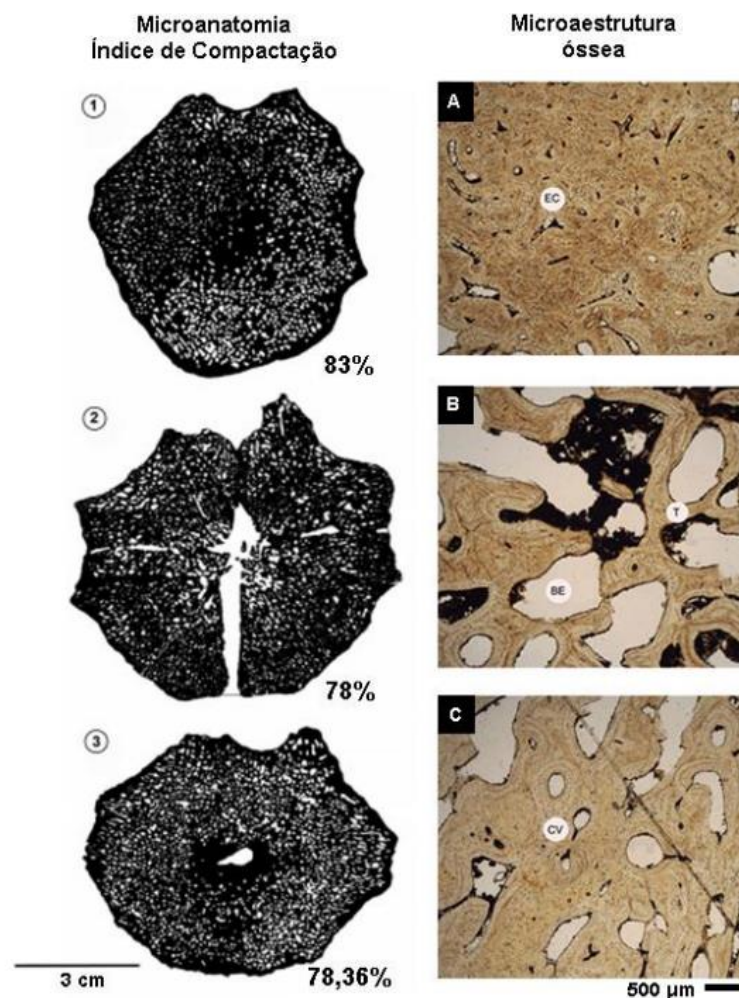
A partir de seu estudo, Talevi (2010) concluiu que havia histovariabilidade com diferenças na velocidade de crescimento e remodelação em diferentes elementos do mesmo esqueleto. Encontrou também correlação entre o estágio ontogenético e o grau de compactação dos ossos.

Com intuito de observar mais indícios sobre a relação entre o grau de compactação e a organização do tecido ósseo, mais um trabalho foi realizado por Talevi (2015). Foram estudadas diferentes seções transversais de um único esqueleto pertencente a Plesiosauria da Ilha Vega. O objetivo foi avaliar a histovariabilidade dentro do mesmo esqueleto encontrada por ele anteriormente e a relação entre o grau de compactação e ontogenia (Fig. 13). Um padrão tipicamente denso paquiestiótico indicaria um estágio juvenil e um padrão tecidual leve

osteoporótico indicaria um estágio adulto. Os resultados mostraram que na vértebra caudal, o índice de compactação não varia significativamente dentro do mesmo esqueleto (TALEVI, 2015).

Histologicamente, o elemento caudal em adultos apresentou tecidos compactos (Fig. 13A), mas também muitas regiões com trabéculas e espaços de erosão (Fig. 13B-C). Talevi (2015) concluiu que os elementos vertebrais do esqueleto não seriam bons indicativos para inferir dados ontogenéticos em Plesiosauria.

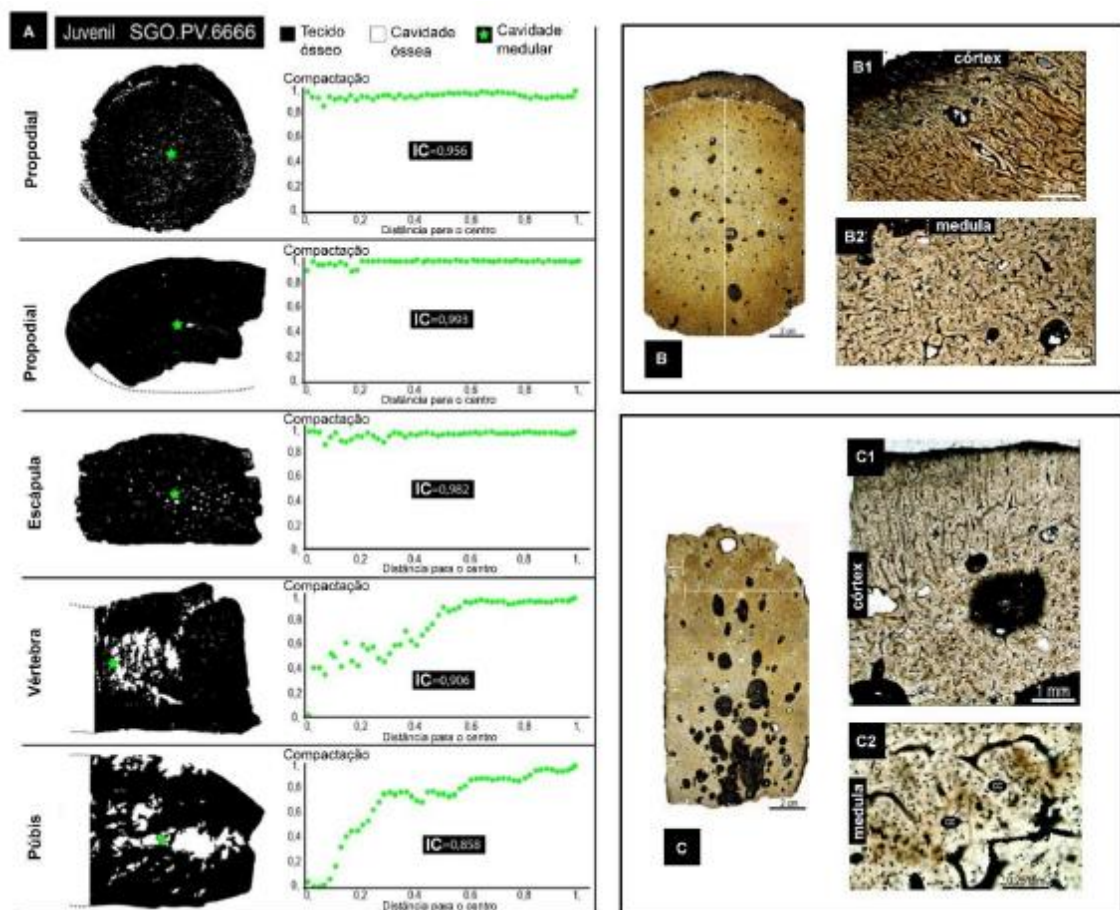
Figura 13. Representação da compactação e microestrutura de vértebras caudais em Plesiosauria.



Fonte: Modificado de Talevi (2015).

Em contrapartida, Ossa-Fuentes et al. (2017) analisaram a compactação de vários ossos de um *Plesiosaurus elasmosaurídeo* juvenil da ilha Marambio. Utilizaram o software Bone Profiler© para medir a compactação óssea em dois propodiais, fragmentos de vértebra, escápula e o púbis (Fig. 14A). Os resultados apontaram uma alta compactação com esqueleto osteoclerótico. Apresentou um tecido altamente vascularizado e entrelaçado fibroso com canais vasculares radiais anastomosados e presença de cartilagem calcificada, sugerindo um indivíduo muito juvenil (Fig. 14B-C). A compactação do tecido para Ossa-Fuentes et al. (2017) tem relação com o estágio ontogenético analisado na morfologia, diferentemente do que foi encontrado por Talevi (2015).

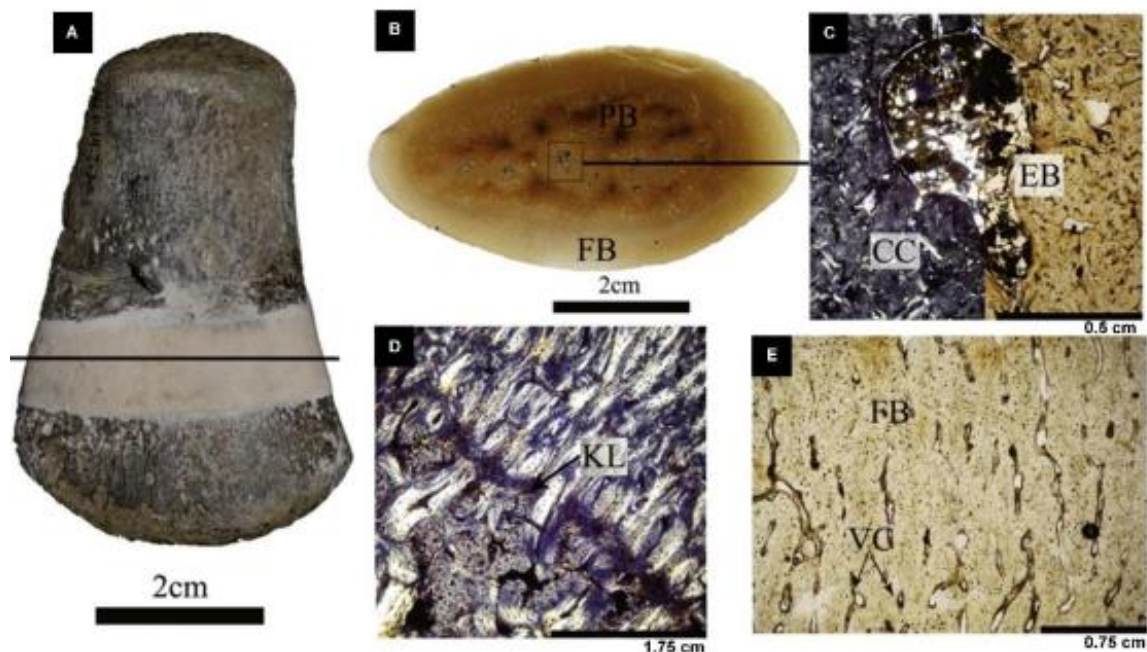
Figura 14. Análise da compactação óssea realizada com o software Bone Profile© em cortes transversais, mostrando sua microestrutura. A - Propodiais, incluindo um fragmento de escápula e um pedaço de púbis, com os valores de compacidade óssea (BC) apresentados na figura; B - Seção histológica do propodial; C - Seção histológica do fragmento de escápula.



Fonte: Modificado de Ossa-Fuentes et al. (2017).

Com objetivo de analisar a relação entre a ontogenia e microestrutura, O’Gorman et al. (2017) estudaram a morfologia e histologia de uma amostra de um indivíduo perinatal Aristonectine (Plesiosauria; Elasmosauridae) da Ilha Seymour (Fig. 15). Observaram uma ossificação endocondral incompleta com retenção de um núcleo cartilaginoso calcificado na medula denominada linha de *Kastschenko* (Fig. 15D). Essa linha ocorre quando o tecido cartilaginoso ainda não foi totalmente reabsorvido para deposição do tecido ósseo. Houve também predominância de tecido ósseo primário sem remodelação secundária nem ósteons primários ou secundários (Fig. 15C, 15E). O padrão osteohistológico apontou que o indivíduo era um neonato no momento da morte, reforçando a relação entre a ontogenia e microestrutura com este estudo.

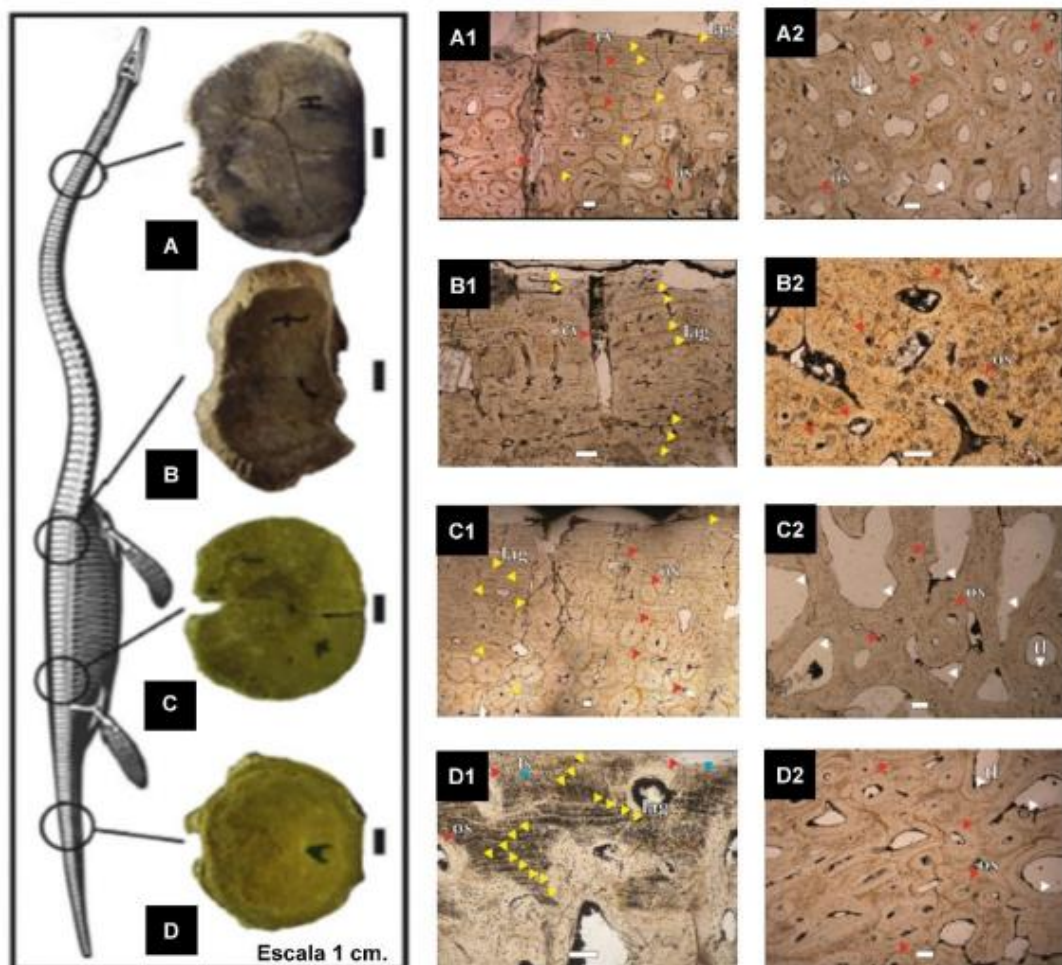
Figura 15. Fragmento ósseo e microestrutura de Plesiosauria. A - Corte do úmero direito do réptil marinho; B - Vista geral da seção delgada do osso primário (PB) e do tecido fibrolamelar (FB); C - Região medular apresentando abundante cartilagem calcificada (CC), com algumas cavidades de erosão e deposição de osso endosteal (EB); D - Separação entre a região medular e cortical pela linha de *Kastschenko* (KL); E. Região cortical exibindo o tecido fibrolamelar (FB) e canais vasculares (VC).



Fonte: Modificado de O’Gorman et al. (2017).

Garat (2019), realizou um trabalho para analisar a variação histológica dentro de um mesmo esqueleto, utilizando diferentes seções da coluna vertebral de Plesiosauria (Elasmosauridae) da Ilha Vega. Observou o mesmo resultado que Talevi (2015), não encontrando variação significativa ao longo de um mesmo elemento do esqueleto. Todas as vértebras analisadas apresentaram alto grau de remodelação e lamelas externas (Fig. 16), indicando que o crescimento assintótico teria sido atingido. Dentre todas vértebras analisadas, a caudal foi a que melhor conservou as linhas de crescimento, compatíveis com a de idade adulta (Fig. 16D, 16D1, 16D2).

Figura 16. Elementos vertebrais de Plesiosauria e microestrutura. A, A1, A2. Cervical; B. B1, B2. Peitoral; C, C1, C2. Dorsal; D, D1, D2. Caudal. Escala: 400 µm.

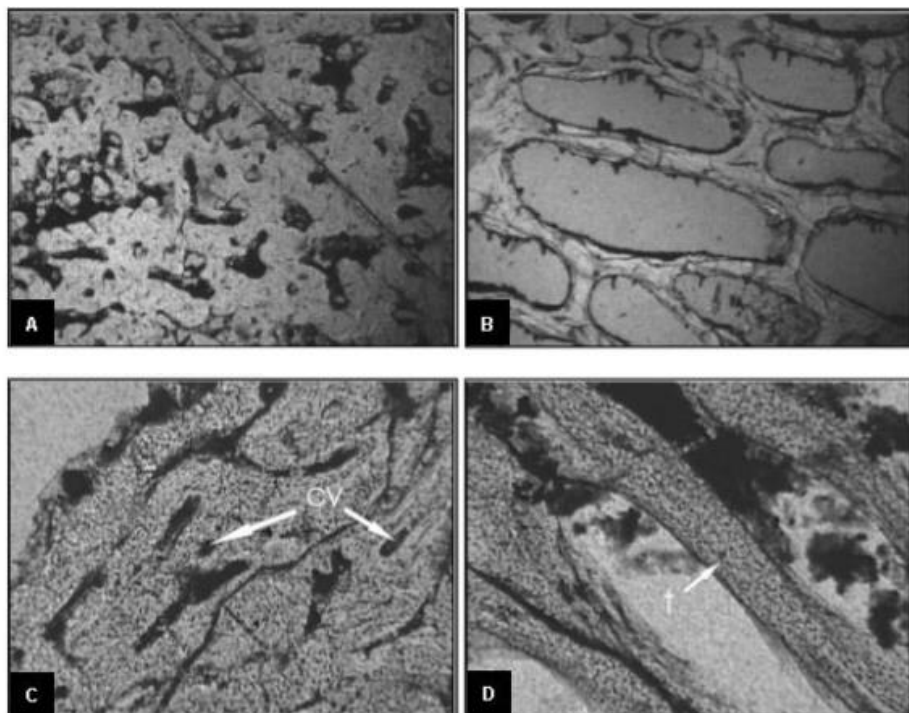


Fonte: Modificado de Garat (2019).

1.2.2 Mosassauros

Salgado et al. (2007) analisaram ossos das vértebras de um mosassauro adulto da Ilha Seymour. Na histologia da primeira vértebra, o tecido compacto compõe a parte interna (Fig. 17A), enquanto na região de processos transversos há maior proporção de tecido poroso (Fig. 17B). No segundo fragmento de vértebra, onde o corte foi feito aproximadamente no meio do corpo vertebral, o tecido compacto ocupa a parte externa (Fig. 17C), enquanto a parte interna é porosa (Fig. 17D). Este trabalho concluiu que ambos os tipos de osso, osteoporótico e osteoesclerótico, podem estar distribuídos de maneira desigual no esqueleto, dependendo dos processos de remodelação interna e da dinâmica de crescimento desses animais.

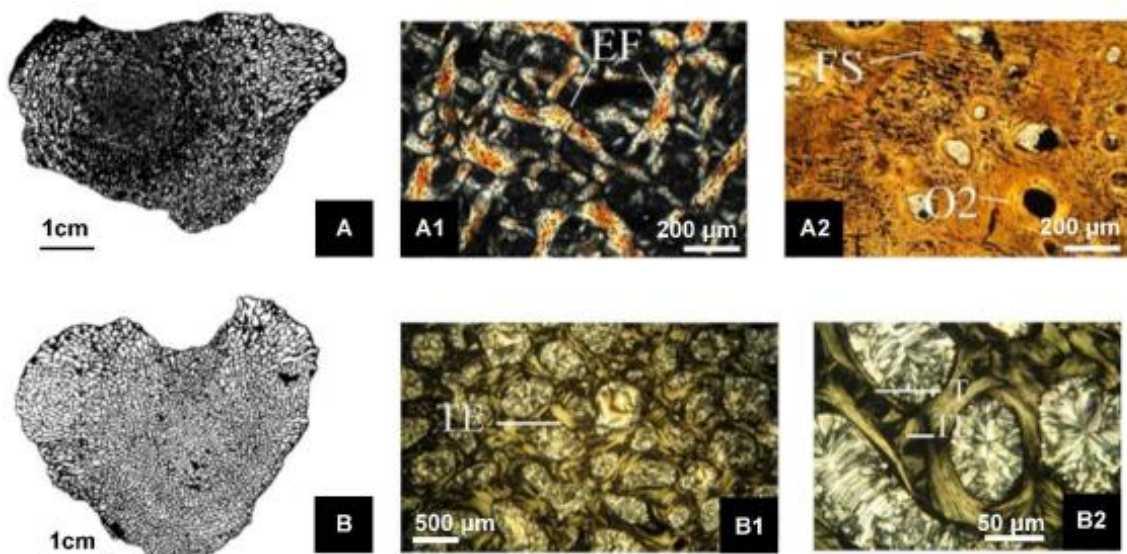
Figura 17. Microestrutura das vértebras de Mosasauria. A - Tecido compacto na parte interna da primeira vértebra; B - Região dos processos transversos com maior proporção de tecido poroso; C - Tecido compacto na parte externa do segundo fragmento de vértebra; D - Parte interna do segundo fragmento com tecido poroso.



Fonte: Modificado de Salgado et al. (2007).

Vértebras de mosassauros da Ilha Seymour (Formação López de Bertodano) foram estudadas posteriormente por Talevi et al. (2011) (Fig. 18). Encontraram tecido osteoporótico e compacto nas vértebras. O mais compacto se encontra constituído por fibras que se organizam formando empacotamentos anisotrópicos (Fig. 18A, 18A1, 18A2). Na vértebra mais porosa, o tecido lamelar é mais evidente com a presença de trabéculas distribuídas de maneira uniforme em toda a seção (Fig. 18B, 18B1, 18B2).

Figura 18. Microanatomia e histologia de vértebras de mosassauros da Ilha Seymour (Formação López de Bertodano). A - Tecido compacto, constituído por fibras organizadas em empacotamentos anisotrópicos (18A, 18A1, 18A2). B - Tecido lamelar mais evidente na vértebra porosa, com trabéculas distribuídas uniformemente em toda a seção (18B, 18B1, 18B2).



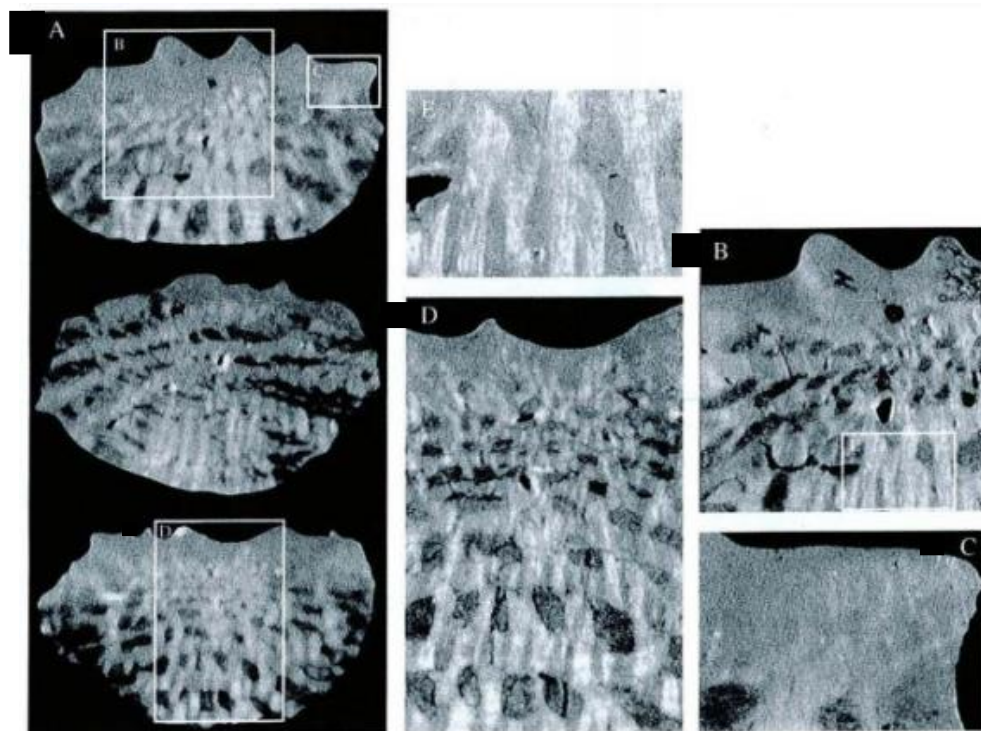
Fonte: Modificado de Talevi et al. (2011).

A diferença no grau de compactação apontou a existência de dois indivíduos com hábitos de vida diferentes preservados na mesma Formação. Um seria mais costeiro com menor velocidade de natação e tecido mais compacto e o outro mais pelágico com maior porosidade óssea. Foi concluído ainda, neste estudo, que a ontogenia em mosassauros não seria o principal fator determinante do padrão histológico, sendo mais influenciada pelo hábito de vida (TALEVI et al., 2011).

1.2.3 Dinossauros

O primeiro dinossauro Ankylosauria, *Antarctopelta oliveroi*, descoberto na Antártica na Formação Santa Marta, Ilha James Ross (ver GASPARINI et al., 1987), teve seus osteodermos seccionados e analisados por De Ricqlès et al. (2001). A osteohistologia bastante característica dos grupos dos Ankylosauria apresentava fibras de Sharpey nas duas superfícies dos osteodermos e nas aberturas de canais vasculares na superfície basal, demonstrando que a armadura foi totalmente incorporada na derme. A organização do tecido em pacotes de fibras paralelas densamente compactadas com espaços celulares e vascularização escassa, tem relação mais com tecido conjuntivo denso do que com o tecido ósseo. Concluíram no estudo que os osteodermos em Ankylosauria seriam uma construção dérmica formada por neoplasia (Fig. 19).

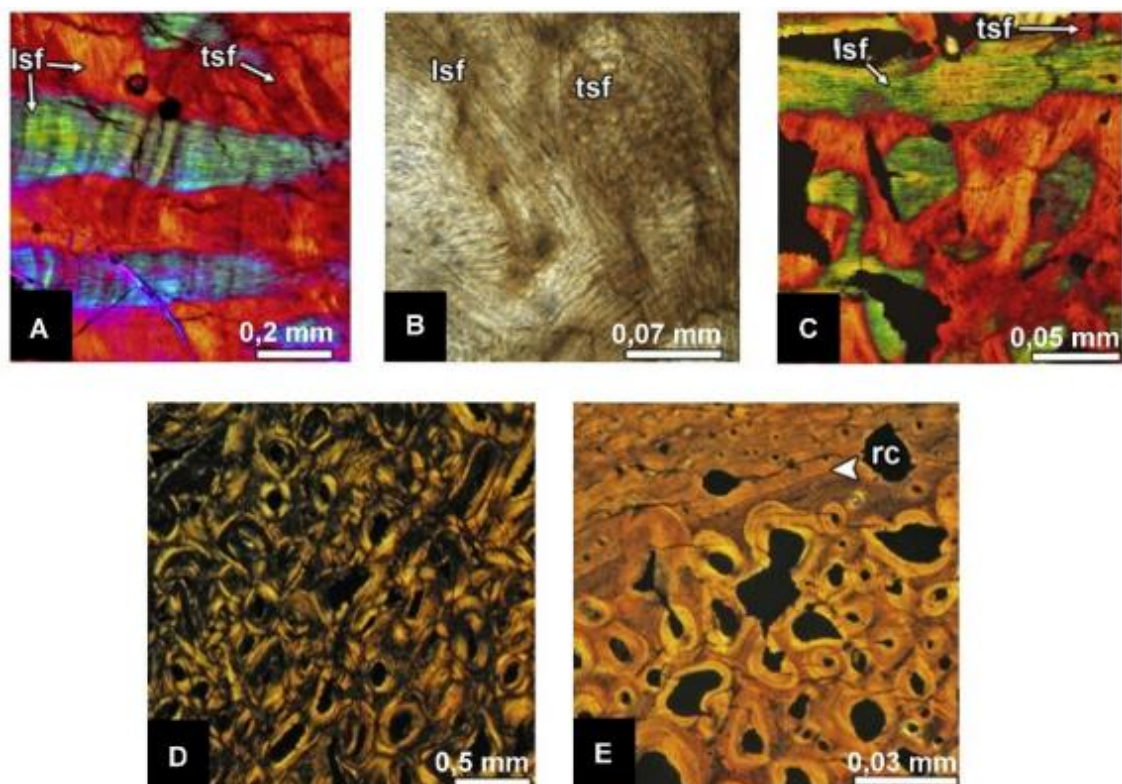
Figura 19. Cortes verticais da superfície externa de três osteodermos com sistema de fibras de Sharpey atravessando os canais vasculares ao longo de toda seção.



Fonte: Modificado de De Ricqlès et al. (2001).

Com o objetivo de aumentar o conhecimento histológico sobre o grupo Ankylosauria, Cerda et al. (2019), recentemente analisaram *Antarctopelta oliveroi* (SALGADO; GASPARINI, 2006). Incluiu diversas amostras como osteodermos, ossos apendiculares, costelas e tendões ossificados. Foram elencados diversos aspectos dessa espécie baseados na osteohistologia, tais como implicações paleobiológicas, ontogenia, variação dentro do mesmo esqueleto, afinidade filogenética, influência de um ecossistema de alta latitude, além de comparar o padrão histológico com outros dinossauros anquilossauros. Encontraram ampla remodelação haversiana com mineralização das fibras estruturais que são exclusivas do grupo (Fig. 20).

Figura 20. Microestrutura de *Antarctopelta oliveroi*. A e B - Detalhes dos feixes de fibras estruturais nos osteodermos. C - Feixes de fibras em tendões ossificados. D e E - Intensa remodelação haversiana em metapodiais e fragmento plano não identificado.



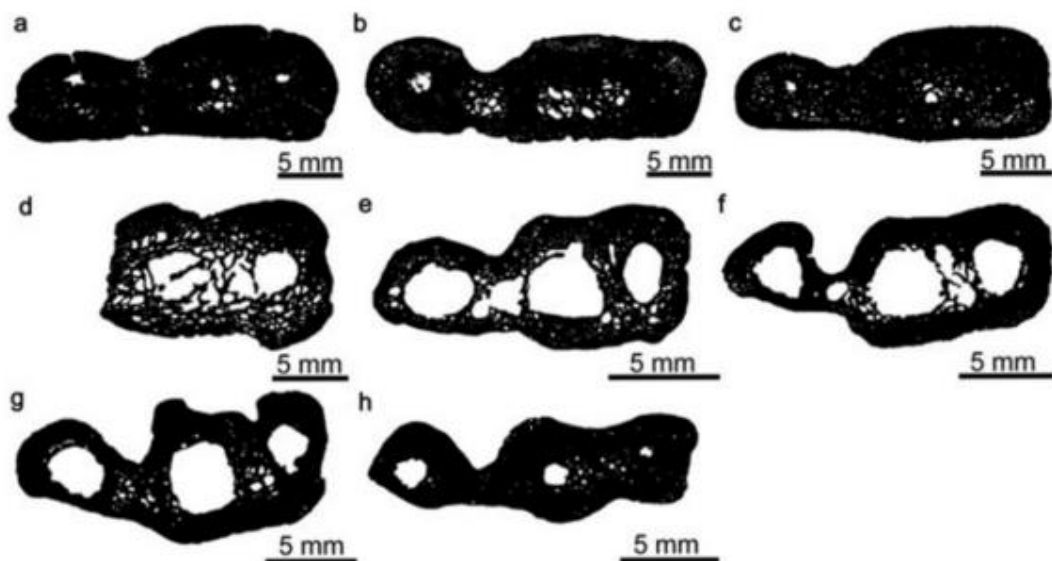
Fonte: Modificado de Cerda et al. (2019).

1.2.4 Aves

1.2.4.1 Spheniciformes

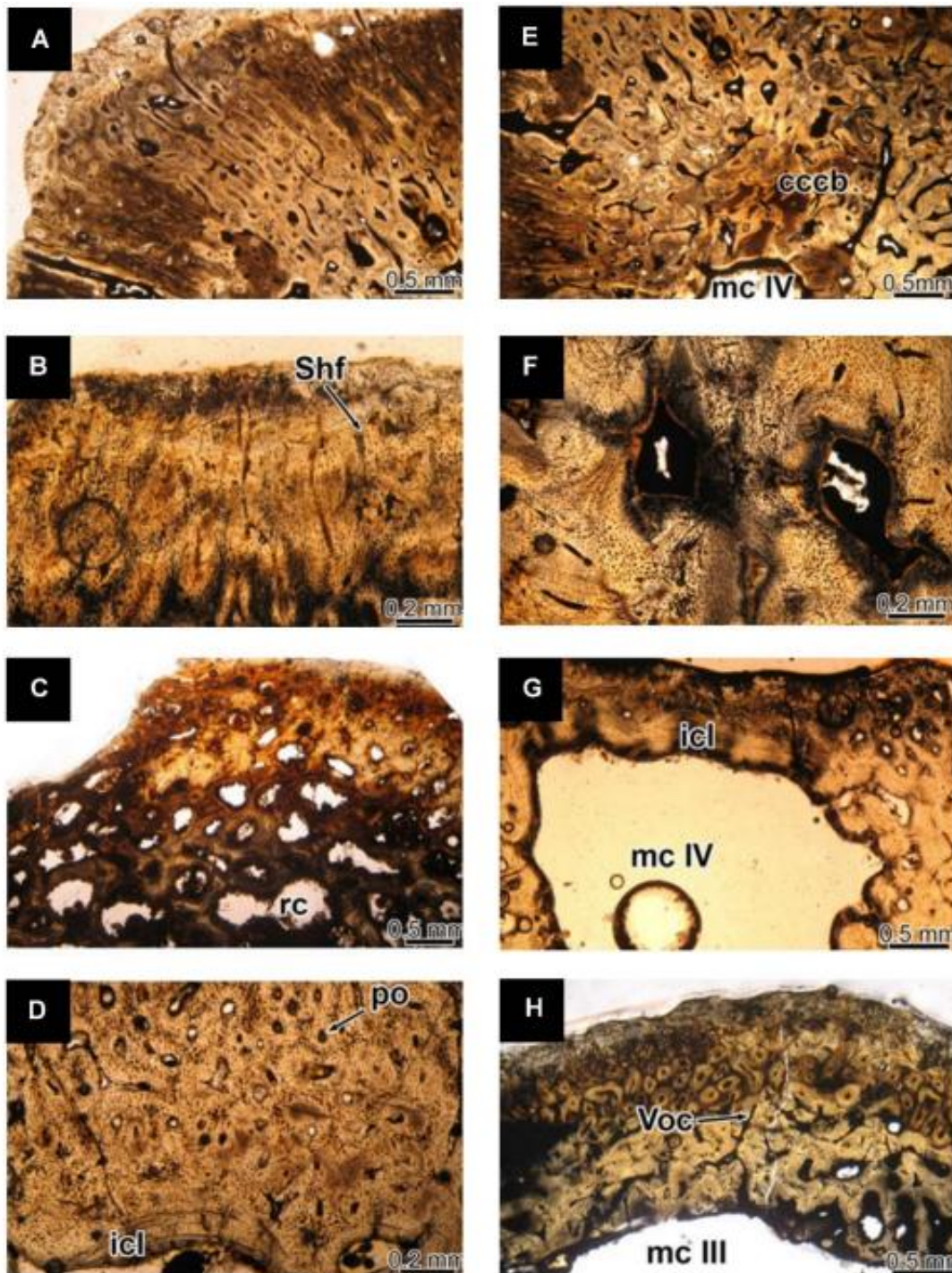
Cerda et al. (2014) estudaram a osteohistologia de oito tarsometatarsos adultos pertencentes a oito espécies fósseis do pinguim do Eoceno da Antártica, coletados na Formação La Meseta (Fig. 22). As seções finas revelaram uma variação microanatômica distinta entre os táxons (Fig. 22). O osso cortical em todas as amostras consiste de tecido fibrolamelar primário e bem vascularizado com quantidades variáveis de osso secundário (Fig. 22A-D). As cavidades medulares são revestidas por uma espessa camada de tecido ósseo lamelar e osso esponjoso compacto. Alguns demonstraram ossos osteoscleróticos enquanto outros cavidades medulares bem desenvolvidas (Fig. 22E-H). Isso possivelmente refletia em diferentes hábitos de vida no ambiente aquático, os táxons com ossos mais massivos estiveram adaptados a mergulhos mais profundos e prolongados (CERDA et al. 2014).

Figura 21. Visão geral da microanatomia dos tarsometatarsos em aves.



Fonte: Modificado de Cerda et al. (2014).

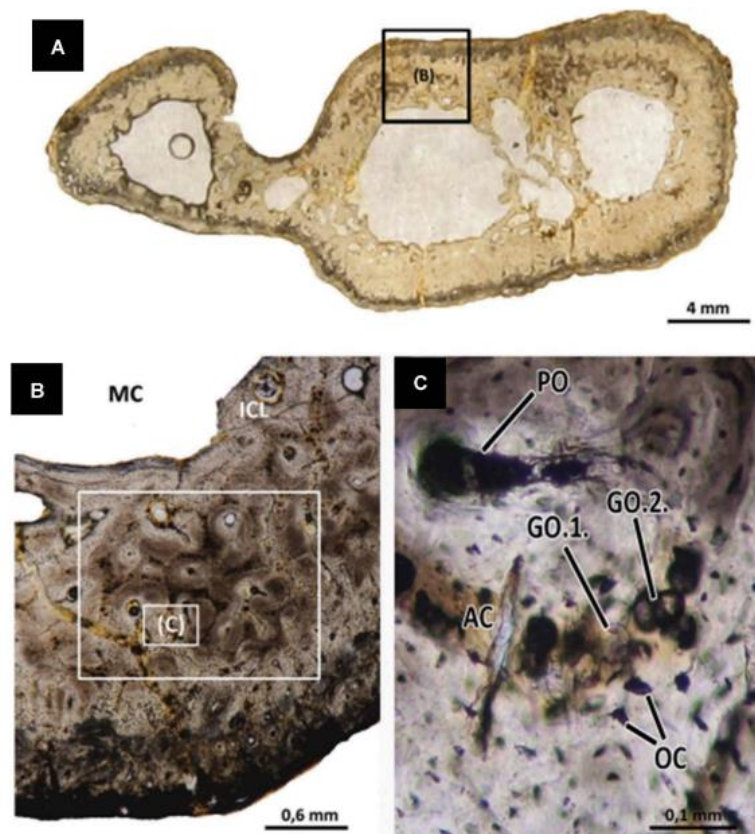
Figura 22. Histologia óssea de alguns Spheniciformes. A, B, C, D - Microestrutura cortical composta por tecido primário fibrolamelar, bem vascularizado, com quantidades variáveis de osso secundário em todas as amostras. Microestrutura das regiões medulares: E, F- Camada espessa de tecido ósseo lamelar e esponjoso compactado; G, H - Cavidades medulares bem desenvolvidas.



Fonte: Modificado de Cerda et al. (2014).

Garcia Marsà et al. (2020) estudaram a microanatomia de *Delphinornis arctowskii* (Aves, Sphenisciformes), um gênero extinto de pinguins do Eoceno da Antártica. Eles identificaram uma região cortical fina, além de uma cavidade medular que estava total ou parcialmente revestida por uma espessa camada de tecido ósseo lamelar (Fig. 23A). Na análise da microestrutura óssea da região cortical, foi identificado um tecido ósseo primário fibrolamelar com alta vascularização (Fig. 23B). Os canais vasculares são organizados como ósteons primários, que são principalmente orientados longitudinalmente e radialmente. Foram observadas *Globuli ossei*, estruturas descritas pela primeira vez em Aves (Fig. 23C). Embora seja difícil inferir o significado da presença dessas estruturas, parecem não estar relacionados as adaptações à vida aquática nem dependem do pequeno tamanho ou estágio ontogenético do espécime. A origem patológica dessas estruturas carece de evidências que sustentem essa hipótese (GARCIA MARSÀ et al, 2020).

Figura 23. Microanatomia do tarsometatarso de *Delphinornis arctowskii*; A - Visão da histologia óssea do córtex com a presença do tecido fibrolamelar e demarcação dos *Globuli ossei*; B e C - Ampliação dos *Globuli ossei*.

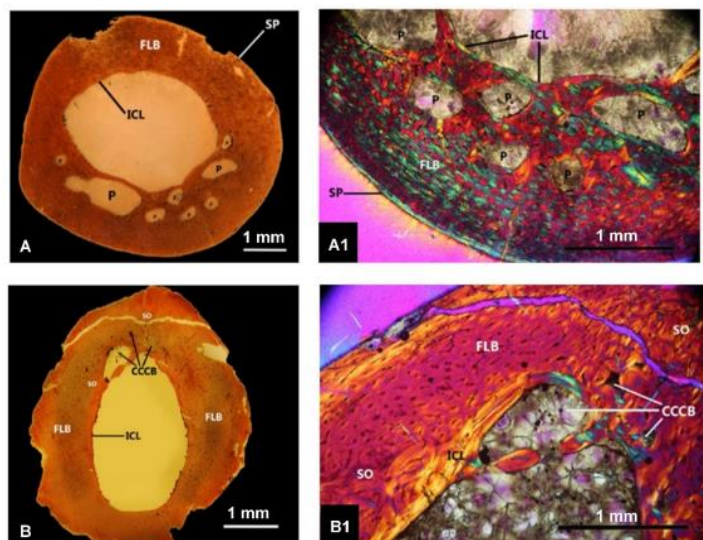


Fonte: Modificado de Garcia Marsà et al, (2020).

1.2.4.2 Anseriformes

Garcia Marsà et al. (2019) analisaram a microestrutura óssea do fêmur (Fig. 24A) e úmero (Fig. 24B) de *Vegavis iaai* (Aves, Anseriformes) a fim de inferir sobre a paleoecologia dos primeiros pássaros neornitídeos. O material é proveniente do Cretáceo Superior da Ilha Vega, Formação López de Bertodano (Península Antártica). Verificou-se nas amostras uma alta vascularização com a presença do tecido fibrolamelar e ausência de linhas de pausa de crescimento. O padrão dos canais vasculares mostrou uma vascularização semireticular na região perimedular, tornando-se longitudinais em direção ao subperiósteo (Fig. 24A1, 24B1). A porosidade era mais evidente no fêmur (Fig. 24A, 24A1) quando comparado ao úmero (Fig. 24B, 24B1). Apresentou ainda, osteosclerose nos membros, com aumento na compactação interna do osso e inibição da remodelação secundária, sem efeito nas dimensões externas do osso. Com base nos aspectos osteohistológicos, foi inferido que a ave era uma mergulhadora com alto metabolismo para sobreviver em altas altitudes e que teria uma propulsão a pé para alçar seu voo (GARCIA MARSÀ et al., 2019).

Figura 24. Microanatomia e microestrutura dos ossos de *Vegavis iaai* (Aves, Anseriformes). A, A1 - Fêmur; B, B1 - Úmero. Predomínio de tecido ósseo fibrolamelar em A1 e B1.

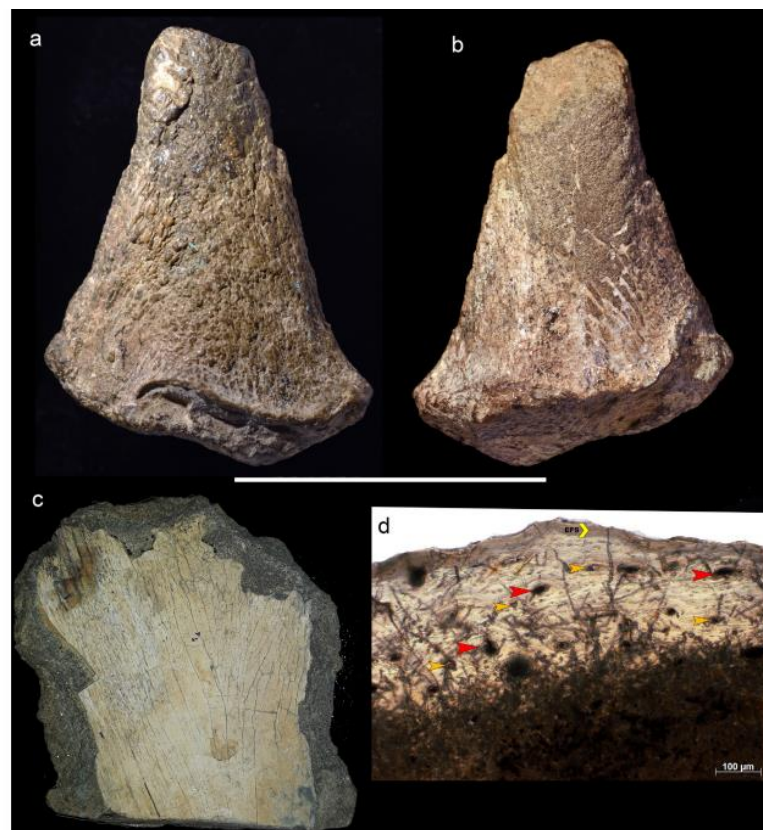


Fonte: Modificado de Garcia Marsà et al. (2019)

1.2.5 Pterosauria

No estudo de Kellner et al. (2019), são examinadas descobertas de fósseis de pterossauros na Antártica, focando em dois ossos do grupo Pterodactyloidea, que constituem os primeiros répteis voadores totalmente descritos nesse continente. O primeiro espécime, encontrado na Ilha James Ross, foi identificado como a articulação distal de uma falange do dedo da asa, representando um animal com uma envergadura estimada entre 3 e 4 metros. A análise das características microestruturais foi realizada exclusivamente neste primeiro exemplar (Fig. 25).

Figura 25. Fóssil de um pterossauro da Antártica e sua osteohistologia. Porção anterior do fóssil (a) e (b), e posterior em (c), seção osteohistológica em (d). O córtex é basicamente composto por ósteons primários (marcados por setas), com os canais vasculares menores em amarelo e os mais desenvolvidos em vermelho. Escala: (a)-(c) = 50 mm, (d) = 100 μm .



Fonte: Retirado de Kellner, et al. 2019.

Na análise osteohistológica, constatou-se a ausência de LAGs e EFS, o que sugere a necessidade de investigações complementares. O córtex é predominantemente formado por ósteons primários, sendo mais fino e apresentando uma cavidade medular livre. Apesar da falta de outras características microestruturais identificáveis, acredita-se que o espécime representava um adulto prestes a concluir seu crescimento assintótico (Fig. 25).

O osso fibrolamelar analisado não apresentou um córtex remodelado (Fig. 25d), em contraste marcante com outros espécimes do mesmo depósito, como dinossauros ornithópodes e plesiossauros. Os ornithópodes possuem um córtex robusto, com fibras paralelas no osso primário, um córtex externo lamelar e um córtex interno remodelado por ósteons secundários, além de múltiplas LAGs. Em contrapartida, o osso fibrolamelar do pterossauro não demonstra essa remodelação cortical e não apresenta crescimento cíclico (Fig. 25d).

Ao analisar a osteohistologia dos plesiossauros, observa-se uma matriz óssea que quase preenche completamente a região medular, resultando em um esqueleto denso. Isso contrasta com o espécime estudado por Kellner et al. (2019), que possui um córtex mais fino e uma cavidade medular livre (Fig. 25d).

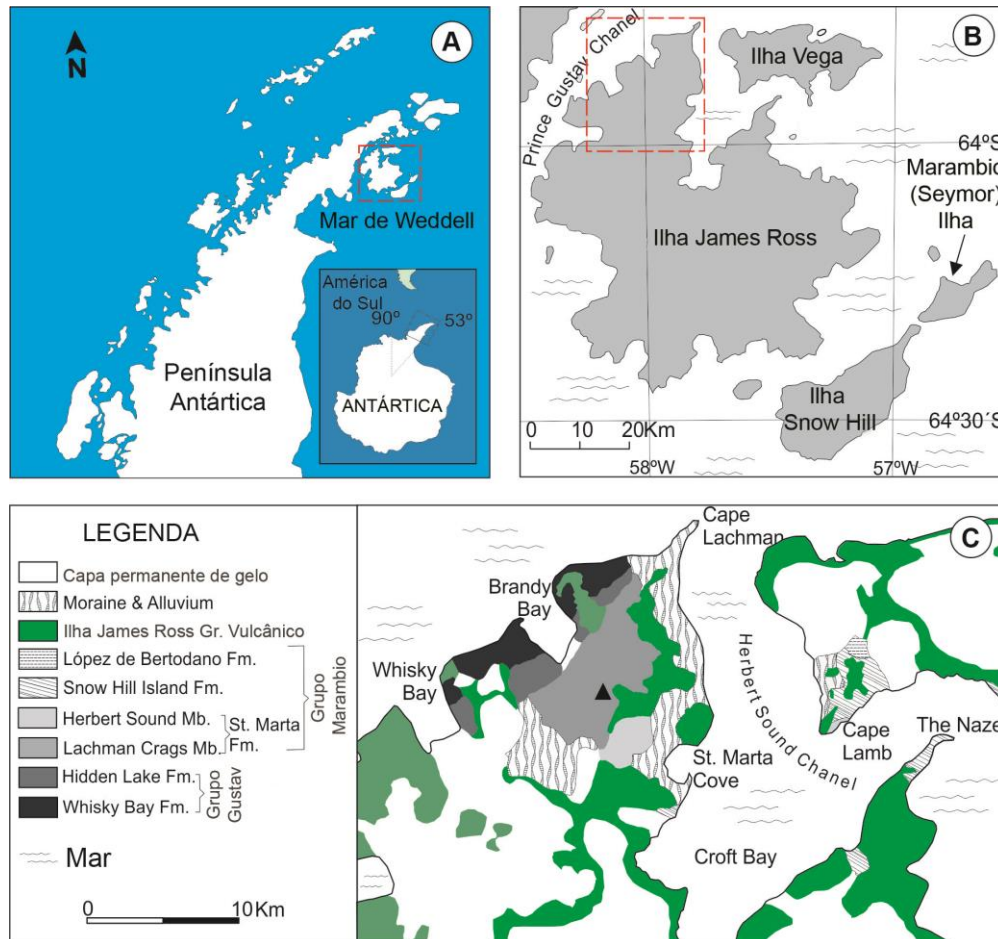
2 GEOLOGIA REGIONAL

A deposição cretácea-paleógena da Antártica Ocidental ocorreu com a ativação e soerguimento de um arco magmático formado durante a subducção da crosta pacífica sob a crosta antártica. Este arco deu origem à Península Antártica, em um processo que compõe a fragmentação do Gondwana e a formação do Mar de Weddel (ELLIOT, 1988). Foram formadas pequenas bacias de ante-arco, intra-arco e retro-arco, servindo como depocentros de sedimentos (POOLE; CANTRILL, 2005). À leste da Península Antártica formaram-se bacias retro-arco, preenchidas por depósitos marinhos, destacando-se as Bacias Larsen e Ladany (HATHWAY, 2000).

A Bacia Larsen contém uma das mais espessas e completas sequências sedimentares depositadas entre o Cretáceo e o Paleógeno do Hemisfério Sul (CRAME et al., 1996; FRANCIS et al., 2006). A Bacia Larsen, a principal bacia sedimentar a oeste da Península Antártica (MACDONALD et al., 1988; HATHWAY, 2000), é subdividida nas Sub-bacias Larsen e James Ross. A Sub-bacia James Ross compreende mais de 6 km de estratos marinhos clásticos e foi formada por uma megassucessão vulcano-sedimentar, constituindo uma das mais significativas bacias sedimentares de alta latitude da região sul, com extensos afloramentos livres de gelo. Uma característica importante da Sub-bacia é a abundância e diversidade de fósseis vertebrados, invertebrados e plantas (CRAME et al., 1996). Foi dividida formalmente em três unidades litoestratigráficas: a Formação Nordenskjöld, o Grupo Gustav e o Grupo Marambio (HATHWAY, 2000; CRAME, 2002).

O Grupo Marambio contém mais de 3 km de estratos que consistem basicamente de sedimentos siliciclásticos, principalmente arenitos, siltitos e arenitos intercalados com níveis de coquinas depositados sob condições de tempestade na plataforma interna e externa (CRAME et al., 2004). São reconhecidas quatro formações para o Grupo Marambio: Santa Marta, Ilha Snow Hill, López de Bertodano e Sobral (Fig. 26).

Figura 26. Localização da área de coleta dos fósseis pelo projeto PALEOANTAR, na Operação Antártica XXXV. A - Península Antártica; B - Detalhe da Ilha James Ross; C - Estratigrafia da área de estudo.



Fonte: Modificado de Kellner et al. (2019).

A Formação Santa Marta foi depositada entre o Santoniano e o Campaniano (OLIVERO et al., 1986, MARENSSI et al., 2001), constituindo a unidade mais basal do grupo. A litologia que compõe a formação é constituída por arenitos, siltitos, lamitos, tufos vulcânicos e coquinas raras, consideradas depósitos vulcanoclásticos formados em um sistema deltaico (OLIVERO, 2012). Acredita-se que o ambiente deposicional da Formação Santa Marta era constituído por um sistema de leques abissais, irradiados do delta de um grande rio. O rápido assoreamento dos sedimentos do delta produziram um íngreme declive deltaico (OLIVERO et al., 2004). Um alto grau de atividade na região tectônica nesse momento, pode explicar as camadas de tufos intermitentes ao longo da formação (PIRRIE et al., 1997). Na porção noroeste da Ilha James Ross, a Formação Santa Marta é dividida entre os membros Lachman Crags e Herbert Sound (CRAME et al., 1991).

A sequência estratigráfica da Sub-bacia James Ross é baseada, principalmente, na correlação bioestratigráfica de palinomorfos, amonitas, nanoplânctons e dados de isótopos raros em associação com os princípios estratigráficos de sequência (Fig. 27) (OLIVERO, 1986; CRAME et al., 1999).

Figura 27. Estratigrafia da Sub-bacia James Ross mostrando o local de origem das amostras (estrela).

	Pliocene	James Ross Island Vulcanic Group	
	Miocene		
	Oligocene Eocene	Seymour Group	La Meseta Fm.
			Cross Valley Fm.
	Paleocene	Marambio Group	Sobral Fm.
			Lopez de Bertodano Fm.
	Maastrichian		Snow Hill Fm.
			Rabor Fm.
	Campanian		Santa Marta Fm.
	Santonian	Gustav Group	Hidden Lake Fm.
	Coniacian		Whisky bay Fm.
	Turonian		Kotick Point Fm.
	Cenomanian		Langrelus Point Fm.
	Albian		
	Aptian		
	Barremian		
P/Tr		Peninsula Trinity Group	

Herbert Sound Mb.
 ★
 Lachman Crags Mb.

Fonte: Modificado de Olivero et al. (1986) e Marenssi et al. (2001).

O Membro Lachman Crags é o mais antigo e composto por rochas siliciclásticas com conglomerados raros, possuindo cerca de 850 metros de espessura (CRAME et al., 1991). A parte inferior desse membro consiste de pelitos, enquanto a seção superior é composta por turbiditos, formados por avalanches submarinas. Bioturbações são evidentes em todo membro devido ao rompimento de sedimentos pela vida bentônica durante o período de deposição (OLIVERO et al., 2004). É revestido pelo Herbert Sound Member (Campaniano-Maastrichtiano), que consiste em uma seção de 250 m composta por arenitos finos com estratificação cruzada e coquinas (CRAME et al., 1991; OLIVERO et al., 1992).

3 OBJETIVOS

3.1 Objetivo geral

Identificar taxonomicamente os fragmentos de vertebrados cretáceos encontrados na Baía de Santa Marta, Ilha James Ross (Península Antártica), por meio de análise osteohistológica.

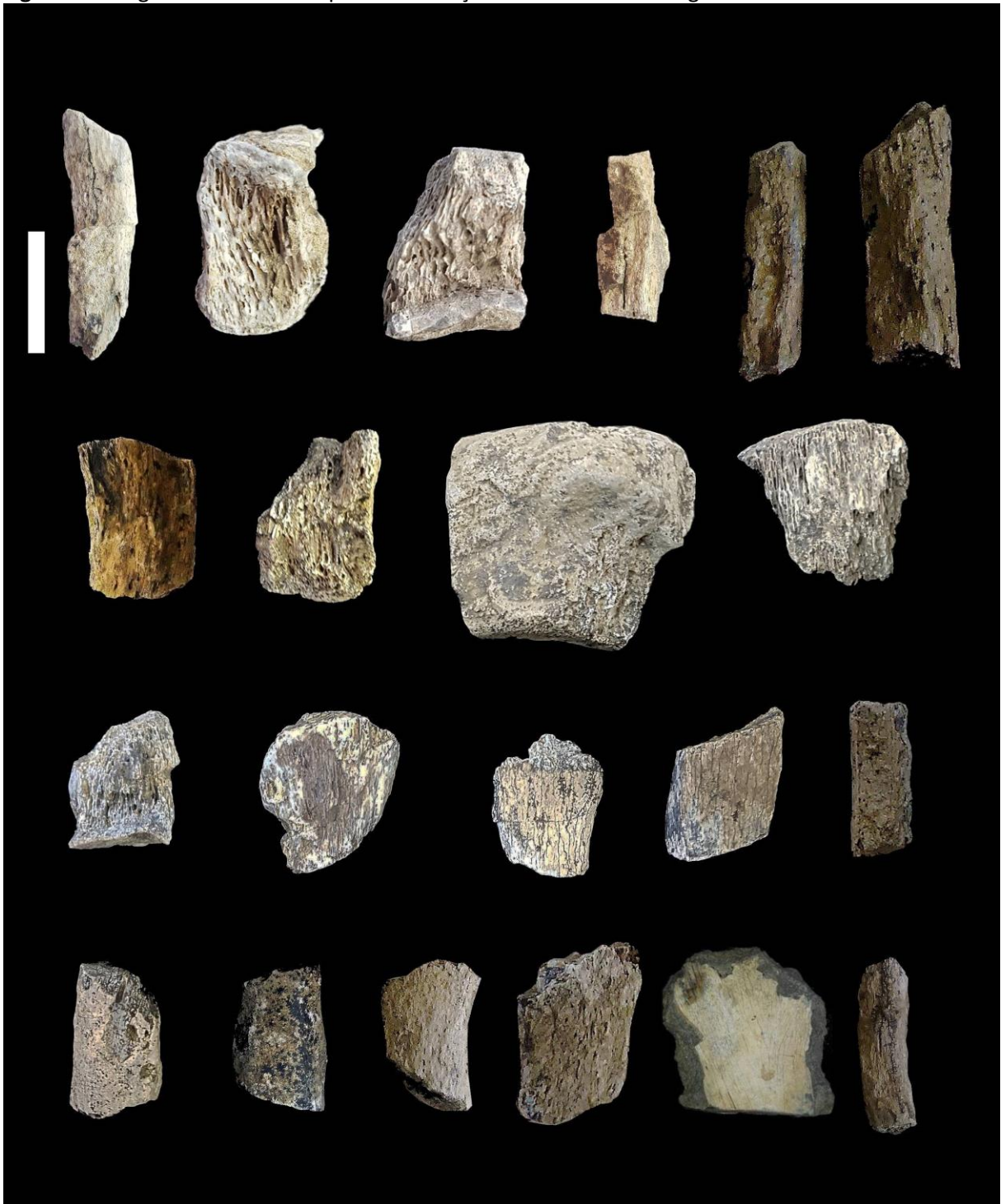
3.2 Objetivos específicos

- ◆ Descrever a histologia dos ossos de vertebrados fósseis procedentes de depósitos do Cretáceo Superior da Ilha James Ross;
- ◆ Tecer inferências paleobiológicas dos répteis fósseis com base na microestrutura óssea;
- ◆ Relacionar os aspectos paleoecológicos com o padrão microestrutural e microanatômico observado;
- ◆ Comparar a microestrutura dos fragmentos antárticos com a de outras faunas já estudadas, a fim de estabelecer alguma identificação taxonômica dos fragmentos coletados na Baía Santa Marta.

4 MATERIAIS E MÉTODOS

O material fóssil utilizado neste trabalho foi coletado durante os anos de 2015 e 2016 pela equipe do Projeto PALEOANTAR, na Operação Antártica XXXV. Nesta ocasião foram retirados 1ton de fósseis e rochas da Baía de Santa Marta, localizada na ilha James Ross (Península Antártica), provenientes da Sub-Bacia James Ross. Das amostras coletadas, foram selecionados vinte e um fragmentos ósseos de vertebrados (Fig. 28), cuja identificação pela morfologia externa era inviável. Esses fragmentos foram utilizados na confecção de lâminas osteohistológicas para a análise da microanatomia e microestrutura, com o objetivo de possibilitar sua identificação. Todos os exemplares são provenientes do Grupo Marambio, Formação Santa Marta, Membro Lachman Crag, Ilha James Ross, na Península Antártica. Para atender o objetivo principal deste estudo, na identificação dos grupos de tetrápodes cretáceos preservados na Sub-bacia James Ross (Península Antártica), a microestrutura óssea foi comparada com as de outras biotas gondwânicas e de outros continentes.

Figura 28. Fragmentos utilizados para a confecção das lâminas histológicas. Escala: 2 cm.



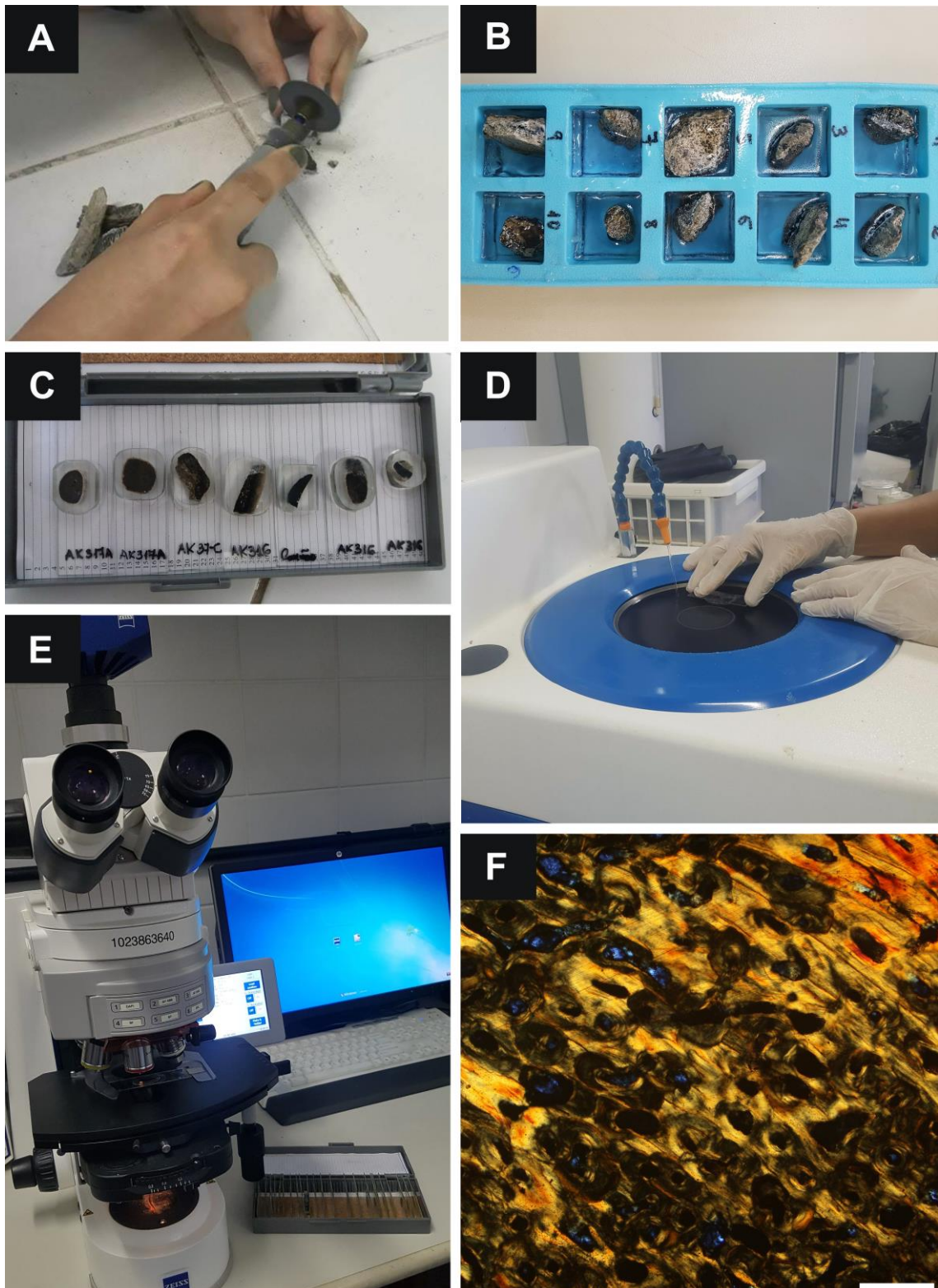
Fonte: A autora (2021).

4.1 Confeção de Lâminas Osteohistológicas

As lâminas osteohistológicas foram preparadas no Laboratório de Paleobiologia e Microestruturas localizado no Centro Acadêmico de Vitória da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE). A metodologia utilizada seguiu a proposta de Lamm (2013). Antes de realizar o corte, todos os exemplares foram descritos, medidos e fotografados. Em seguida foram realizados cortes de espessura entre 0,5 mm e 1 cm com o auxílio de uma microretífica (Dremel 4000 com cabo extensor 225), acoplado à uma lâmina diamantada. Posteriormente, as amostras foram incluídas em resina epóxi cristal (Resapol T-208), catalisada com Butanox M50 a uma concentração de 5%. Após a secagem da resina, o bloco formado foi desbastado em politriz metalográfica acoplada com lixas de granulometrias decrescentes (120/P120, 320/P400, 1200/P2500). Para promover a evaporação da água penetrada nos blocos de resina durante o processo, foi utilizada uma estufa à 100 °C por 2 horas. A superfície polida foi então colada com adesivo epóxi (de nome comercial Araldite com secagem em 10 minutos) em lâmina de vidro e novamente submetida ao polimento até atingir a espessura de 35 µm (CHINSAMY; RAATH, 1992; LAMM, 2013; ANDRADE; SAYÃO, 2014).

As lâminas histológicas foram observadas, descritas e fotografadas com utilização de microscópio de luz transmitida (Zeiss Inc. Barcelona, Espanha) acoplado a uma câmera AxioCam, com software de obtenção de imagens Axio Imager.M2. Para análise sob nicóis cruzados foi utilizado um microscópio petrográfico (Opton, Hexasystems, Brasil), utilizando-se uma câmera acoplada (Fig. 29).

Figura 29. Preparação de lâminas osteohistológicas. A - Corte do exemplar para análise; B - Inclusão das amostras em resina epóxi; C - Blocos de resina colados à lâmina de vidro; D - Desbaste e polimento dos blocos de resina utilizando politriz metalográfico; E - Análise da microestrutura no microscópio óptico; F - Imagem da microestrutura observada com microscópio petrográfico sob luz polarizada. Escala F: 0,25 mm.



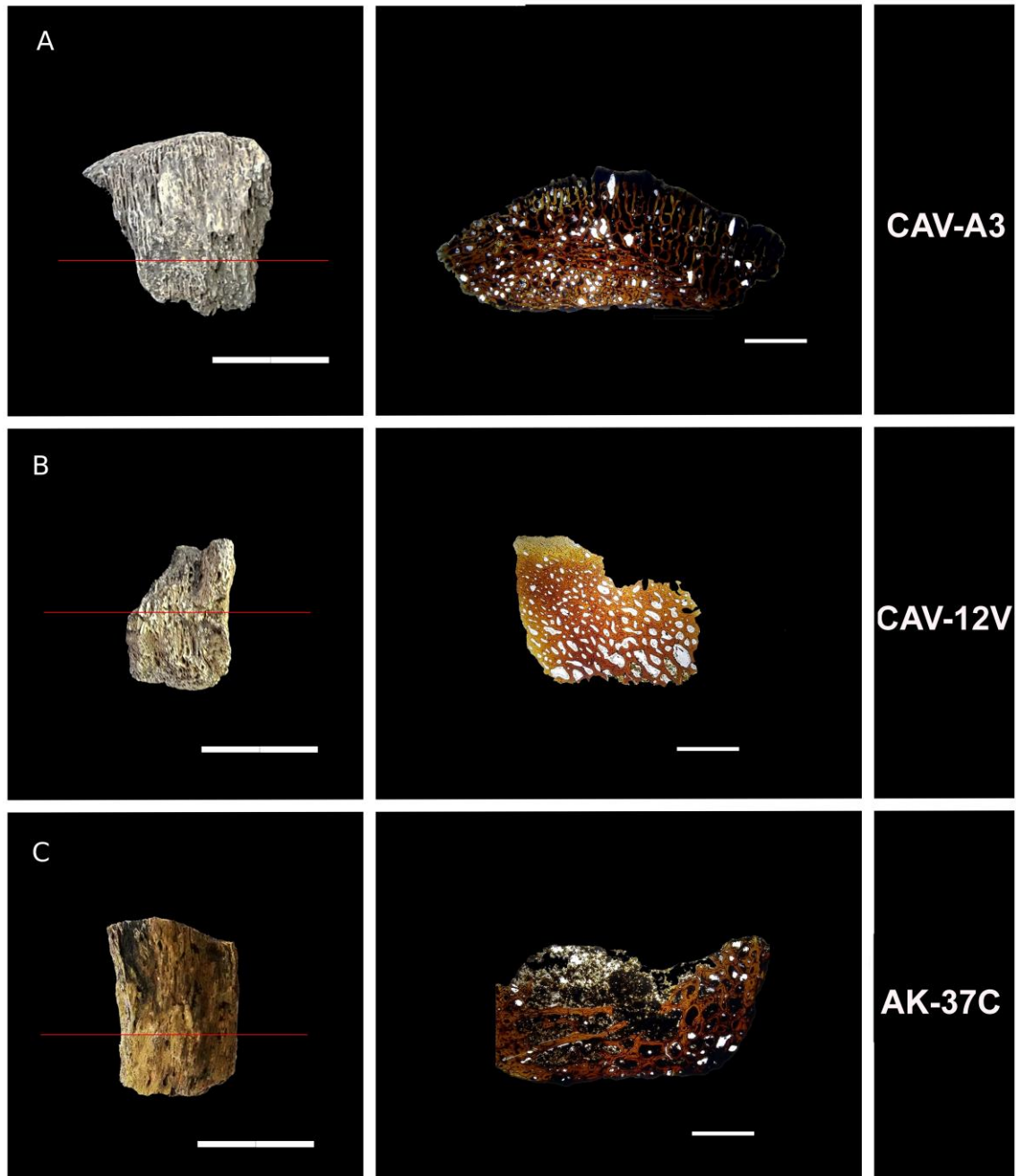
Fonte: A autora (2021).

4.2 Distribuição das características microanatômicas e microestruturais

Foram estabelecidas cinco categorias para classificar as características microanatômicas e microestruturais. A análise incluiu a presença ou ausência de cavidade medular aberta, o tipo de tecido ósseo (compacto e/ou poroso) e a presença de fibras estruturais. Os exemplares foram agrupados de acordo com suas semelhanças e diferenças histológicas nas seguintes categorias:

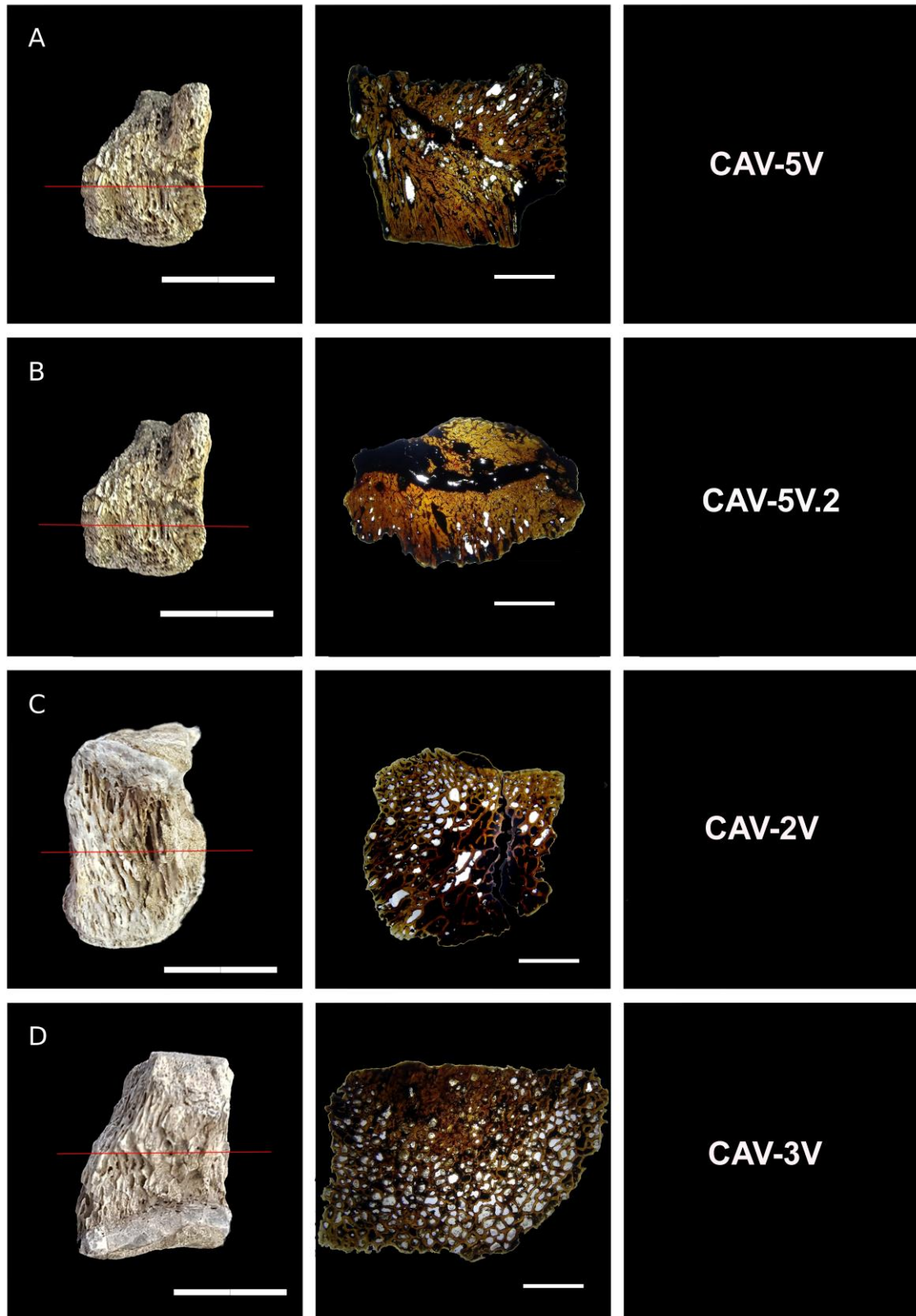
- **Grupo 1:** Alto grau de porosidade óssea e cavidade medular ausente ((Fig. 30, Fig. 31);
- **Grupo 2:** Elevado grau de compactação óssea e cavidade medular ausente (Fig. 32, Fig. 33);
- **Grupo 3:** Cavidade medular parcialmente preenchida ou aberta (Fig. 34);
- **Grupo 4:** Presença de fibras estruturais (Fig. 35);
- **Grupo 5:** Exemplar não categorizado em grupo comum. (Fig. 35).

Figura 30. Grupo 1: Alto grau de porosidade óssea e cavidade medular ausente. A. CAV-A03; B. CAV-12V; C. AK-37C. A linha vermelha indica o local da secção. Escala: osso – 2 mm; microanatomia – 0,5 mm.



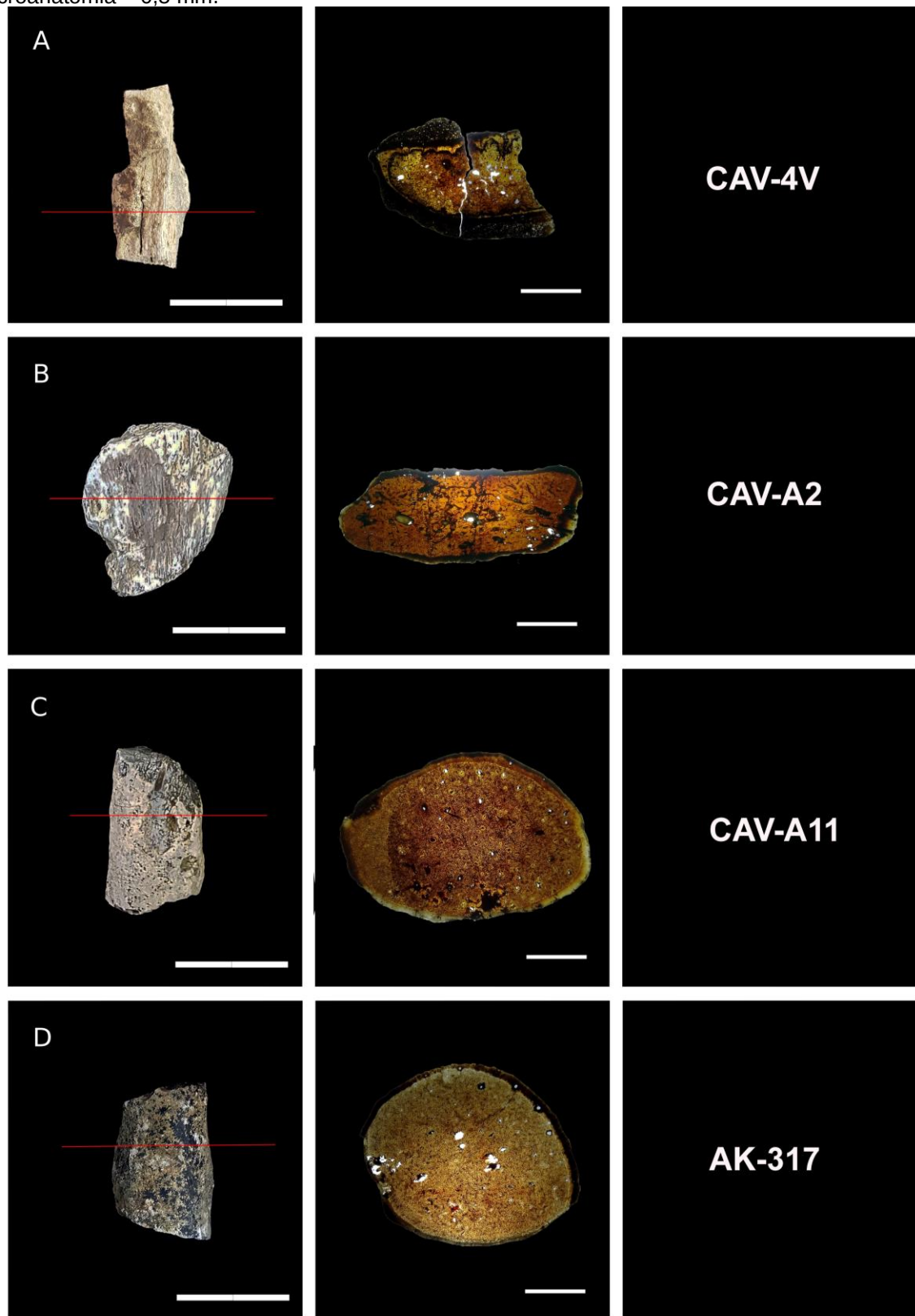
Fonte: A autora (2021).

Figura 31. Grupo 1: Alto grau de porosidade óssea e cavidade medular ausente. A. CAV-5V; B. CAV-5V.2; C. CAV-2V; D. CAV-3V. A linha vermelha indica o local da secção. Escala: osso – 2 mm; microanatomia – 0,5 mm.



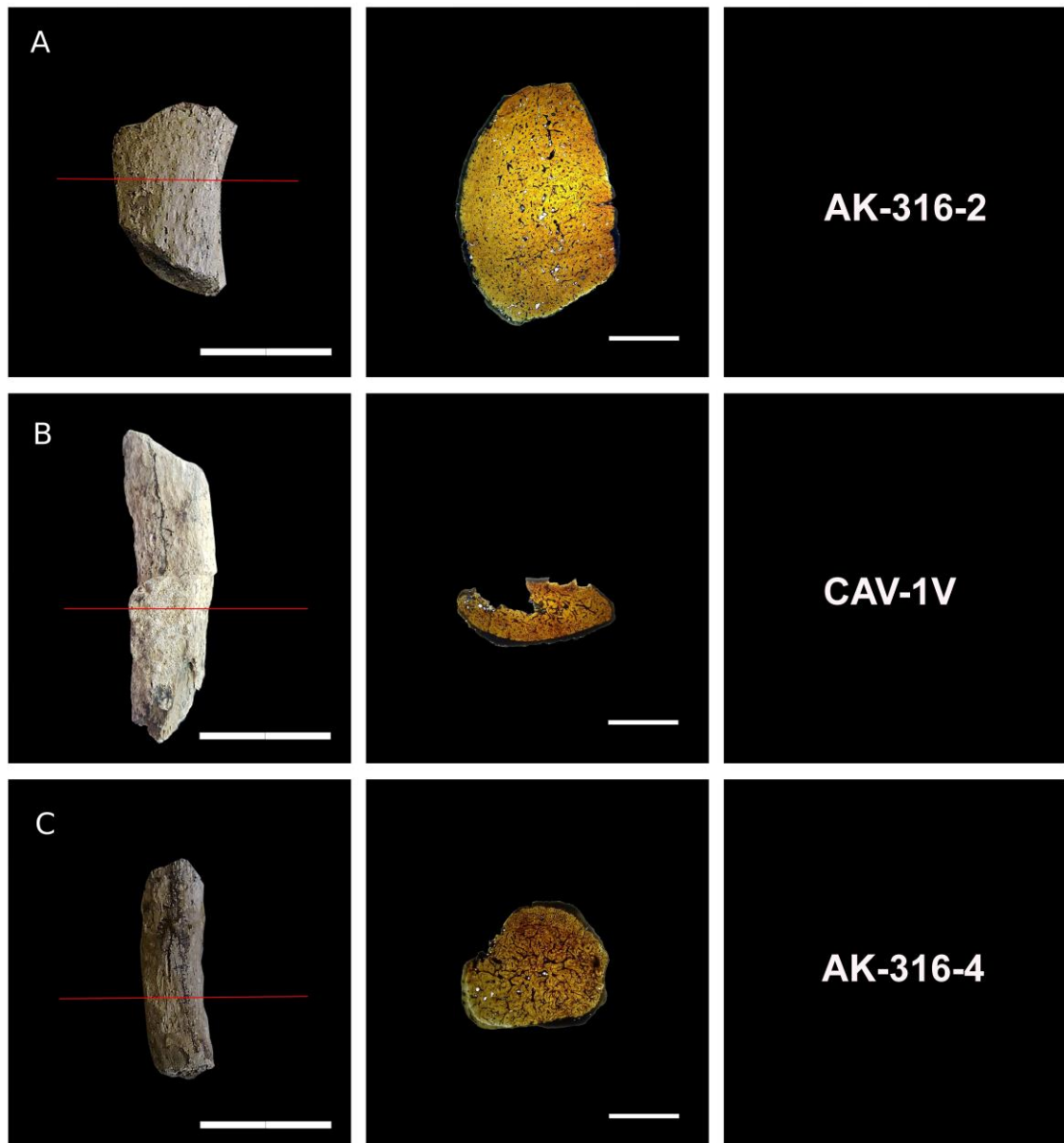
Fonte: A autora (2021).

Figura 32. Grupo 2: Elevado grau de compactação óssea e cavidade medular ausente. A. CAV-4V; B. CAV-A2; C. CAV-A11; D. AK-317. A linha vermelha indica o local da secção. Escala: osso – 2 mm; microanatomia – 0,5 mm.



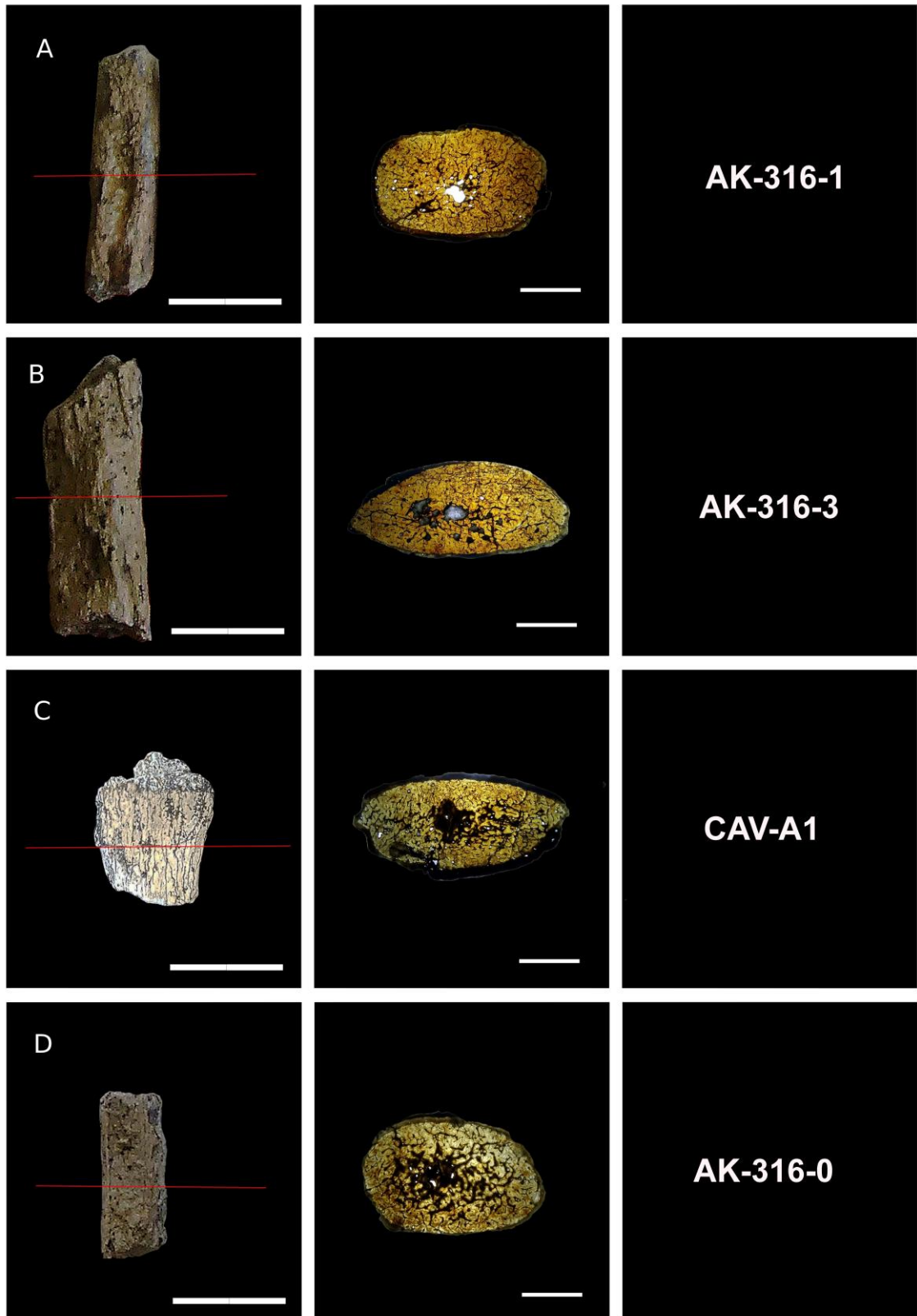
Fonte: A autora (2021).

Figura 33. Grupo 2: Elevado grau de compactação óssea e cavidade medular ausente. A. AK-316-2; B. CAV-1V; C. AK-316-4. A linha vermelha indica o local da secção. Escala: osso – 2 mm; microanatomia – 0,5 mm.



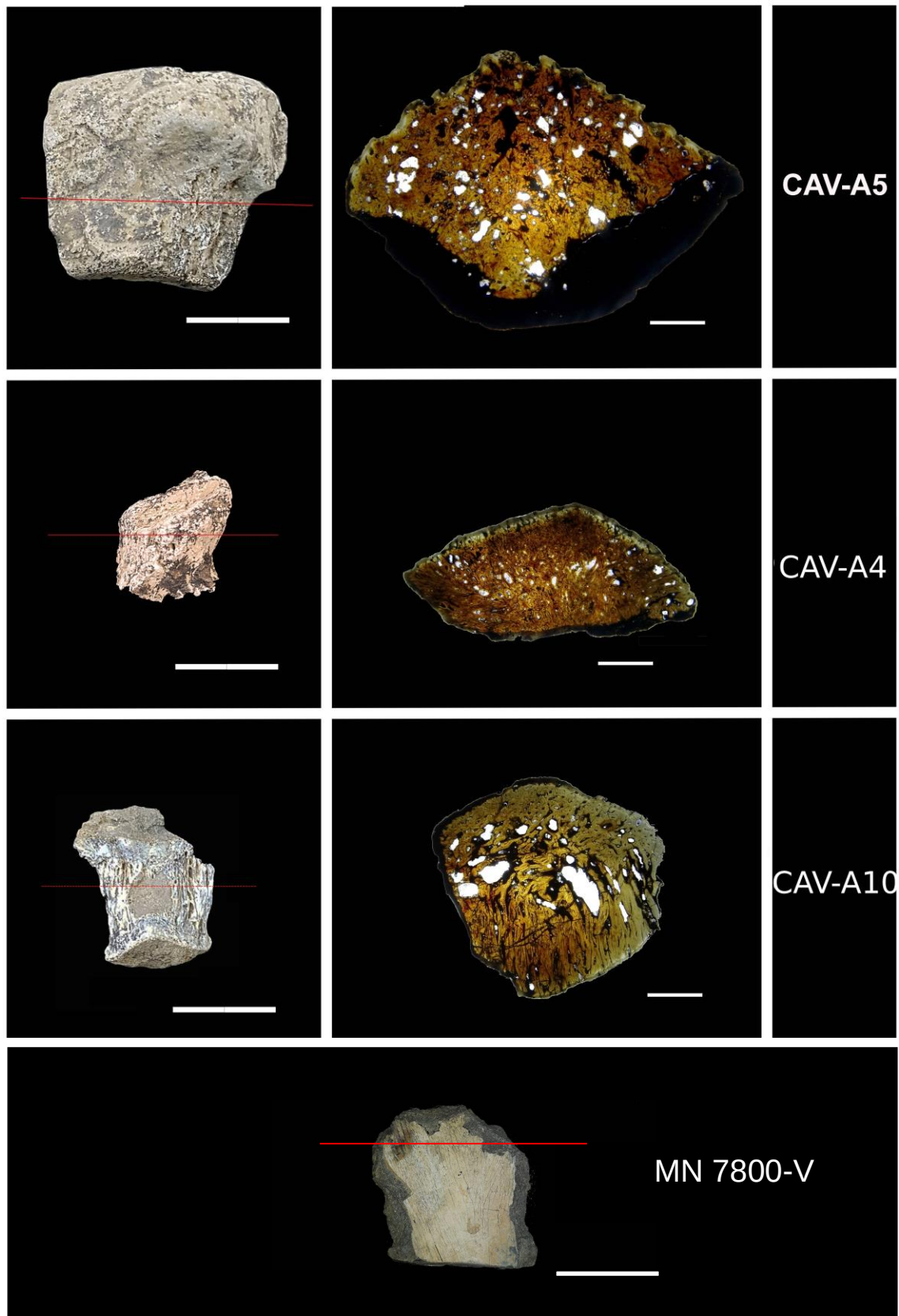
Fonte: A autora (2021).

Figura 34. Grupo 3: Cavidade medular parcialmente preenchida ou aberta. A. AK-316-1; B. AK-316-3; C. CAV-A1; D. AK-316-0. A linha vermelha indica o local da secção. Escala: osso – 2 mm; microanatomia – 0,5 mm.



Fonte: A autora (2021).

Figura 35. Grupo 4: Presença de fibras estruturais: A. CAV-A5; B. CAV-A12; C. CAV-11V. A linha vermelha indica o local da secção. Grupo 5: Exemplar não categorizado em grupo comum: MN 7800-V. Escala: osso – 2 mm; microanatomia – 0,5 mm.



Fonte: A autora (2021).

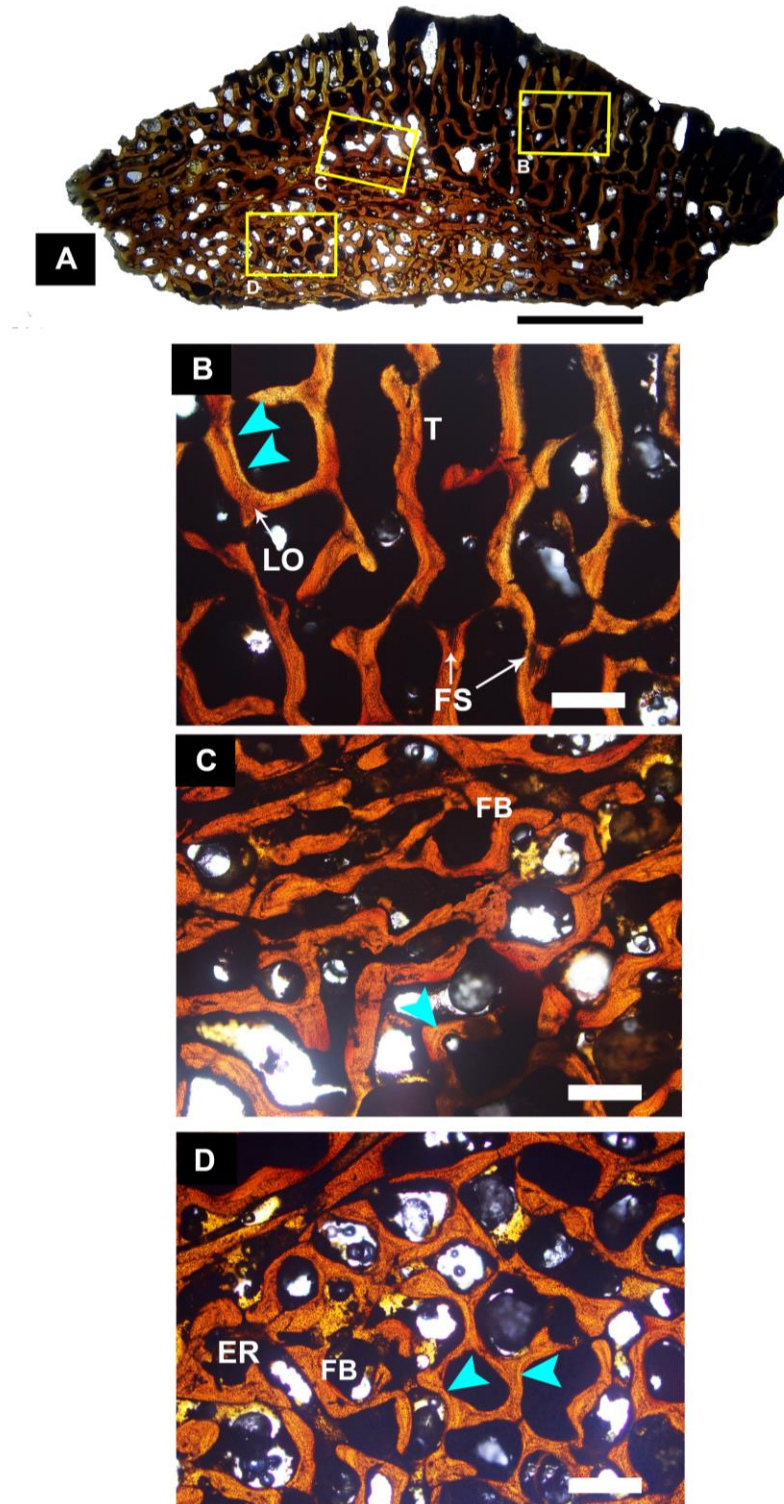
5 RESULTADOS

5.1 Grupo 1 - Alto grau de porosidade óssea e cavidade medular ausente.

5.1.1 CAV-A3

O exemplar foi completamente preenchido por tecido esponjoso fibroso, apresentando numerosas trabéculas que se ramificam por toda a sua extensão (Fig. 36A-D). Em algumas regiões, observou-se a formação de lamelas, caracterizando o tecido fibrolamelar (Fig. 36B-D). As trabéculas são finas e variam em tamanho, alternando entre espaços intertrabeculares grandes e pequenos, indicando uma deposição cíclica associada à aceleração e desaceleração do crescimento (Fig. 36B-D). As trabéculas dispostas em orientação longitudinal (Fig. 36D) demonstraram menor atividade de crescimento ósseo em comparação com aquelas dispostas radialmente (Fig. 36B). As lacunas dos osteócitos estavam distribuídas de forma aleatória, especialmente nas trabéculas longitudinais (Fig. 36D). Fibras de Sharpey foram evidenciadas, acompanhando a orientação das trabéculas (Fig. 36B). Não foram observadas linhas de pausa de crescimento (LAGs), *annuli* ou lamelas externas (EFS). Espaços de reabsorção foram visíveis ao longo de toda a estrutura óssea (Fig. 36D). O padrão ósseo é semelhante ao osteoporótico encontrado em plesiossauros basais, que estavam adaptados a um nado pelágico bem desenvolvido.

Figura 36. Seção transversal de CAV-A3 e sua microestrutura. A – Microanatomia. B, C, D – Trabéculas finas em diferentes orientações. B – Trabéculas com fibras de Sharpey e lacunas de osteócitos. C – Trabéculas dispostas em diagonal com tecido fibroso. D – Espaços de erosão nas trabéculas longitudinais. Setas azuis indicam tecido lamelar; ER – espaços de erosão; FB – tecido fibroso; FS – fibras de Sharpey; LO – lacunas de osteócitos; T – trabéculas. A, B, C, D - luz transmitida. Escala: A – 5 mm; B, C, D – 0,5 mm.

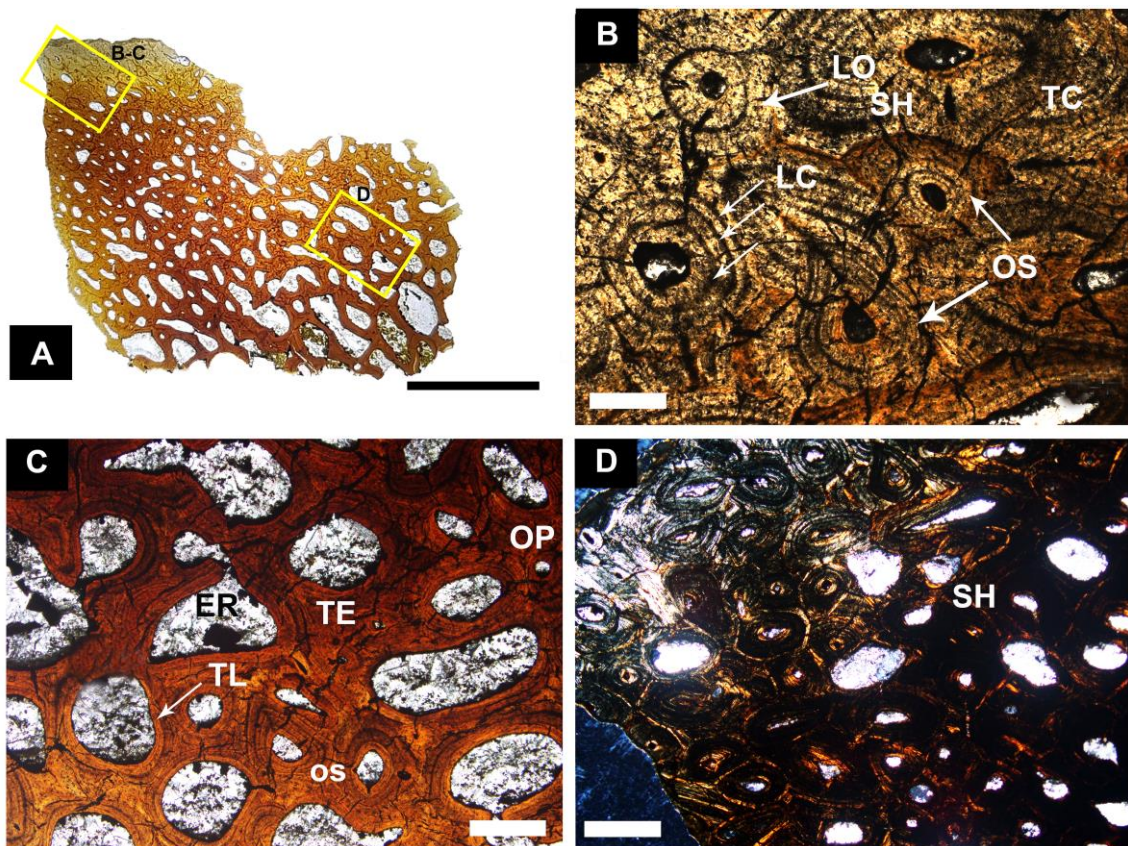


Fonte: A autora (2021).

5.1.2 CAV-12V

Este espécime revelou uma clara distinção entre sua pequena porção cortical, mais compacta, e a região interna esponjosa mais abrangente (Fig. 37A). A região cortical, caracterizada pela remodelação haversiana, formou um tecido haversiano bem definido (Fig. 37B). As linhas de cementação dos ósteons secundários, bem demarcadas, apresentam pelo menos três gerações distintas (Fig. 37B). A região esponjosa, composta por tecido lamelar, exibiu trabéculas de tamanhos variados que aumentam à medida que se afastam da cortical compacta (Fig. 37A, Fig. 37C). Foi observada uma abundância de ósteons secundários nas trabéculas do tecido esponjoso, enquanto os ósteons primários estavam presentes em menor escala, indicando um processo de remodelação óssea (Fig. 37C). O tecido lamelar e o tecido haversiano, visíveis em cores contrastantes na microscopia de luz polarizada, evidenciaram as linhas de cementação e os ósteons secundários (Fig. 37D). O padrão de osteoporose observado é frequentemente associado a animais com hábitos aquáticos pelágicos, característico da ordem Plesiosauria. Além disso, outras características sugerem que este espécime apresentava uma idade ontogenética adulta tardia. A alta taxa de remodelação óssea dificultou o registro de marcas de crescimento, como linhas de pausa (LAGs), *annuli* e lamelas externas (EFS).

Figura 37. Seção transversal de CAV-12V e sua microestrutura. A – Microanatomia. B – Tecido cortical compacto com tecido haversiano e linhas de cementação claramente definidas e múltiplos ósteons secundários. C – Tecido lamelar esponjoso nas trabéculas ósseas, áreas de erosão e ósteons primários e secundários. D – Tecido haversiano sob luz polarizada com linhas de cementação e a configuração dos ósteons secundários. ER – espaço de reabsorção; LC – linha de cementação; LO – lacuna de osteócito; OP – ósteon primário; OS – ósteon secundário; SH – tecido haversiano; TC – tecido compacto; TE – tecido esponjoso; TL – tecido lamelar. A, B, C – luz transmitida; D – luz polarizada. Escala: A – 5 mm; B, C – 0,25 mm; D – 0,5 mm.



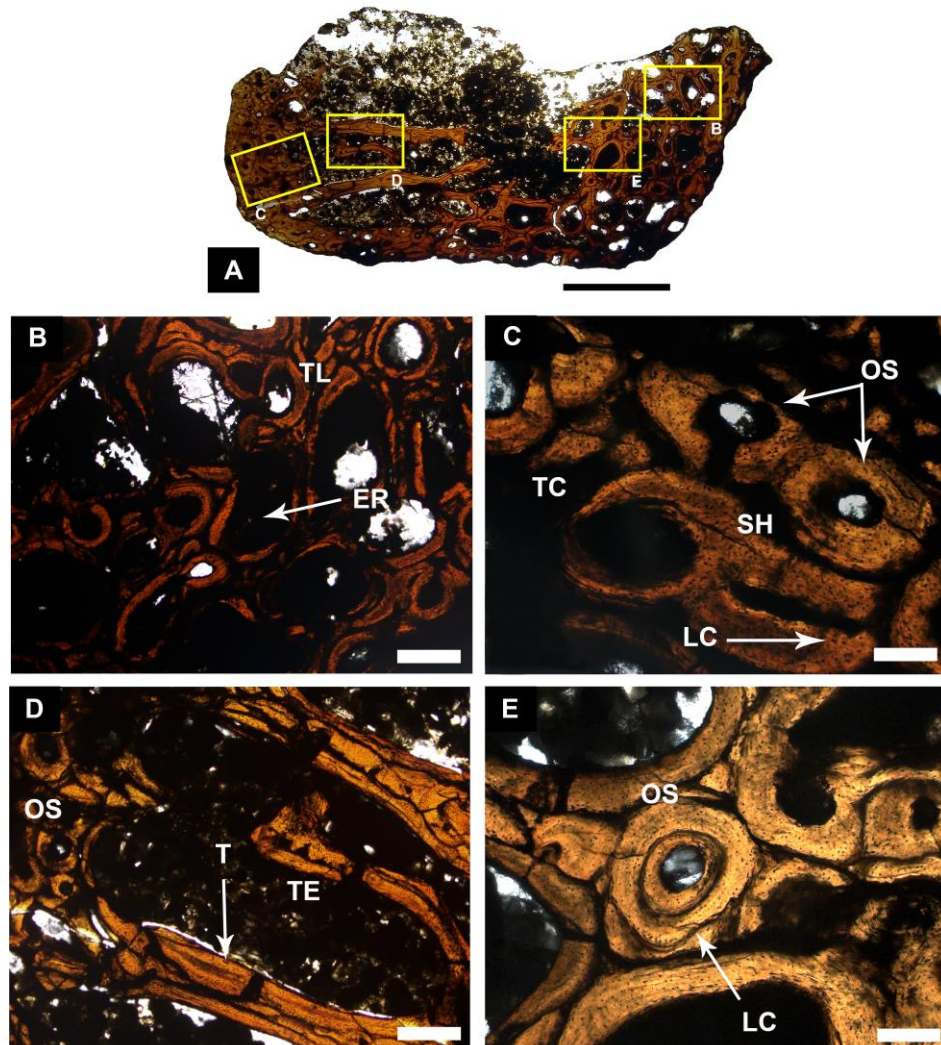
Fonte: A autora (2021).

5.1.3 AK-37C

A histologia óssea revelou um córtex muito fino e compacto, com uma região interna esponjosa representando maior parte do osso (Fig. 38A). A parte interna composta por tecido esponjoso com trabéculas e ósteons secundários se ramificando a partir do córtex (Fig. 38D-E). O tecido lamelar e os espaços de erosão foram predominantes nessa área esponjosa, indicando uma extensa remodelação secundária (Fig. 38B). O córtex com intensa remodelação haversiana, resultou em um tecido haversiano denso e compacto com numerosos ósteons secundários ao longo da seção (Fig. 38C). As lacunas de osteócitos estavam presentes em menor quantidade, predominantemente com formato arredondado (Fig. 38C). A linha de cementação bem definida em toda a extensão do osso, exibiu mais de duas gerações sobrepostas, o que sugere uma significativa remodelação no período imediatamente anterior à morte do animal (Fig. 38C, Fig. 38E). Não foram identificadas linhas de pausa de crescimento (LAGs), *annulli* ou lamelas externas (EFS). O tecido osteoporótico observado é típico de animais aquáticos pelágicos. As características osteohistológicas, como alta porosidade óssea e intensa remodelação haversiana com várias gerações, indicam que o fragmento ósseo apresentava traços de um réptil da ordem Plesiosauria, em um estágio ontogenético adulto tardio.

Figura 38. Seção transversal de AK-37C e sua microestrutura. A – Microanatomia. B – Área interna do osso com tecido lamelar e espaços de reabsorção. C – Córtex compacto com tecido haversiano, e

diversos ósteons secundários com a linha de cementação bem definida. D – Trabécula no tecido esponjoso interno. E – Detalhe do ósteon secundário e das linhas de cementação. TL – Tecido lamelar; ER – Espaço de reabsorção; TC – Tecido compacto; SH – Tecido haversiano; OS – Ósteons secundários; LC – Linha de cementação; T – Trabécula; TE – Tecido esponjoso. A, B, C, D, E – Luz transmitida. Escala: A – 5 mm; B, D – 0,5 mm; C, E – 0,25 mm.



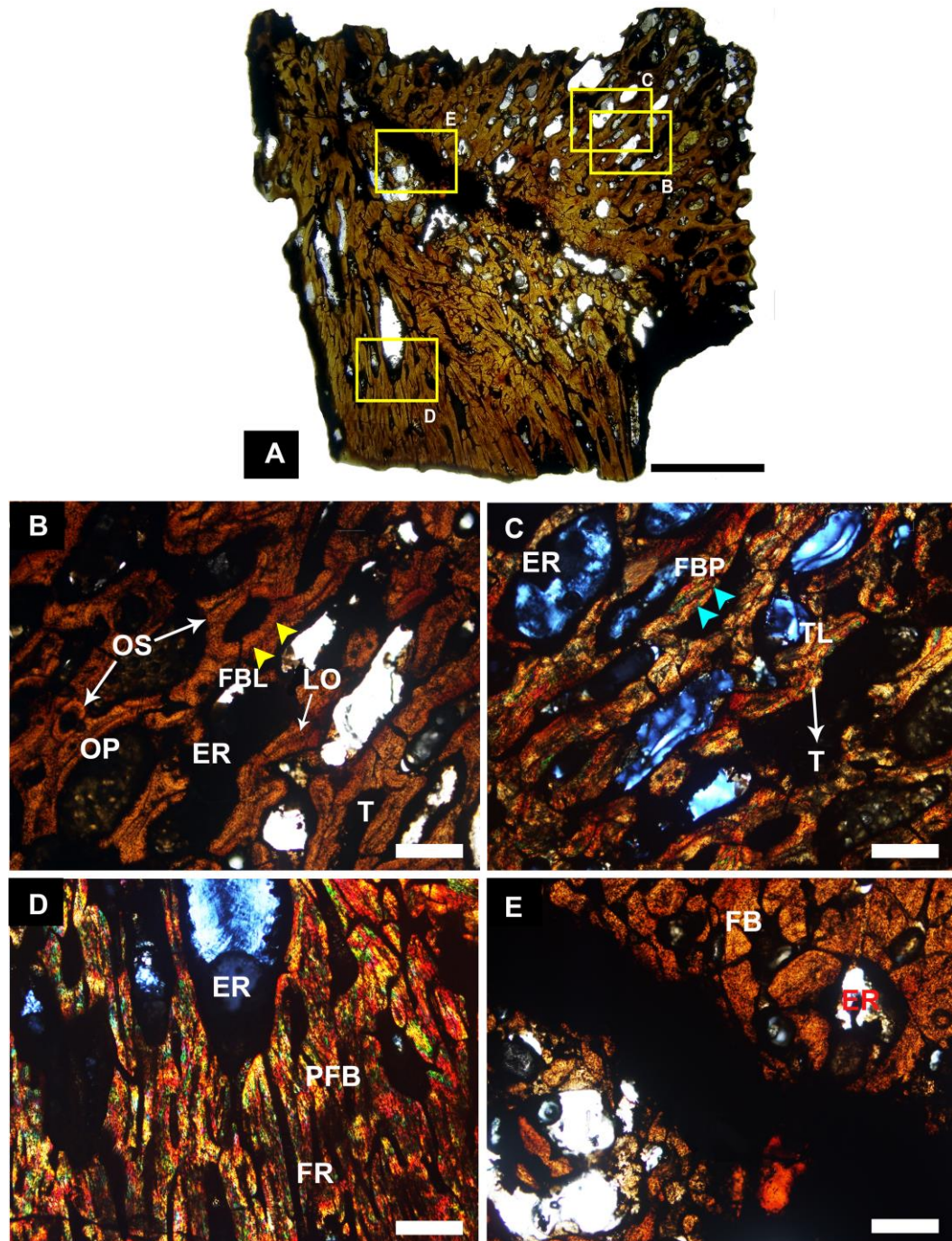
Fonte: A autora (2021).

5.1.4 CAV-5V

Duas lâminas foram preparadas a partir deste exemplar, ambas apresentando uma composição microanatômica semelhante (Fig. 39, Fig. 40). O corte transversal revelou duas regiões distintas, determinadas pela disposição das fibras (Fig. 39A). Observou-se uma área mais esponjosa em contraste com a região adjacente, que era mais compacta (Fig. 39A). Na área esponjosa, foram identificados poucos ósteons primários e muitos espaços de reabsorção (Fig. 39B-C). As trabéculas, que formam os espaços de reabsorção, apresentavam um formato alongado, variando em tamanho conforme a orientação das fibras (Fig. 39B-C). Além disso, houve a formação de tecido lamelar com ósteons primários (Fig. 39B). O tecido ósseo nas trabéculas exibiu um padrão que combina tecido paralelo-fibroso (Fig. 39C) com tecido fibrolamelar (Fig. 39B). As lacunas de osteócitos, abundantes ao longo da amostra, estavam associadas ao tecido paralelo-fibroso e seguiam a orientação das fibras (Fig. 39C). A segunda área da amostra, mais compacta, apresentava uma disposição das fibras mais evidente, com predominância do tecido paralelo-fibroso (Fig. 39D). Essa região, composta por tecido fibroso, possuía lacunas de osteócitos dispostas de forma desorganizada e também apresentava alguns espaços de reabsorção (Fig. 39D-E).

Entre essas duas áreas, foi observada uma interrupção diagonal no meio da amostra, possivelmente relacionada à necrose avascular. Devido à substituição dessa área por sedimento, não foi possível avaliar o tecido que anteriormente ocupava a região (Fig. 39E). Marcas de crescimento, como linhas de pausa de crescimento (LAGs), *annuli* e lamelas externas (EFS), não foram identificadas. O alto nível de desorganização do tecido caracterizou a descrição histológica deste exemplar. Sua microestrutura foi associada aos répteis da ordem Squamata, incluindo animais extintos do grupo Mosasauria, frequentemente encontrados entre os vertebrados fósseis da Baía de Santa Marta.

Figura 39. Seção transversal de CAV-5V e sua microestrutura. A – Microanatomia. B – Área de tecido esponjoso com trabéculas, ósteons primários e secundários, além de numerosas lacunas de osteócitos. C – Detalhe das trabéculas sob luz polarizada, com tecido paralelo-fibroso e lamelar em algumas regiões. D – Organização das fibras que compõem o tecido paralelo-fibroso, com áreas de erosão sob luz polarizada. E – Detalhe do tecido fibroso (*woven*) e da região preenchida por sedimento. Setas amarelas indicam o tecido lamelar; setas brancas, o tecido paralelo-fibroso; T – Trabécula; ER – Espaço de reabsorção; FB – Tecido fibroso (*woven*); FBL – Fibrolamelar; FBP – Tecido de fibras paralelas; FR – Fibras; LO – Lacunas de osteócitos; OP – Ósteon primário; OS – Ósteon secundário; TL – Tecido lamelar. A, B, E – Luz transmitida; C, D – Luz polarizada. Escala: A – 5 mm; B, C, D – 0,5 mm; E – 0,25 mm.

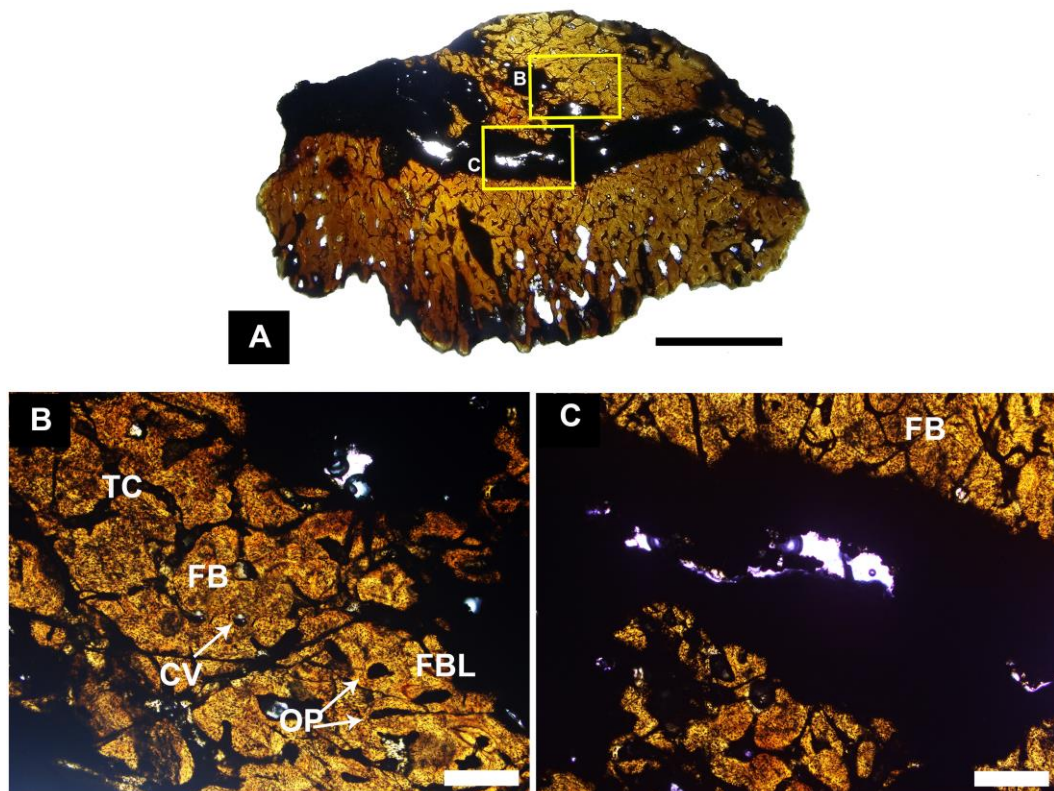


Fonte: A autora (2021).

5.1.5 CAV-5V.2

Proveniente do mesmo fragmento ósseo que CAV-5V, este exemplar revelou uma região compacta composta por tecido fibroso e fibrolamelar, com a presença de ósteons primários (Fig. 40B-C). As lacunas de osteócitos, abundantes, apresentaram orientações variadas (Fig. 40B). Foi também observada uma interrupção na seção, indicando necrose avascular (Fig. 40C). A região trabecular era formada por tecido paralelo-fibroso. Marcas de crescimento, como linhas de pausa de crescimento (LAGs), *annuli* e lamelas externas (EFS), não foram identificadas. O alto nível de desorganização do tecido caracterizou a descrição histológica deste exemplar. A microestrutura identificada foi associada a répteis da ordem Squamata, incluindo animais extintos do grupo Mosasauria, similar ao que foi observado em CAV-5V.

Figura 40. Seção transversal de CAV-5V-2 e sua microestrutura. A – Microanatomia. B – Área do tecido compacto, destacando a presença abundante de tecido fibroso e a restrição do tecido fibrolamelar. C – Detalhe do tecido fibroso e da região coberta por sedimento. CV – Canal vascular; FB – Tecido fibroso (woven); FBL – Tecido fibrolamelar; LO – Lacunas de osteócitos; OP – Ósteon primário; TC – Tecido compacto. A, B, C – luz transmitida. Escala: A – 5 mm; B, C – 0,25 mm.

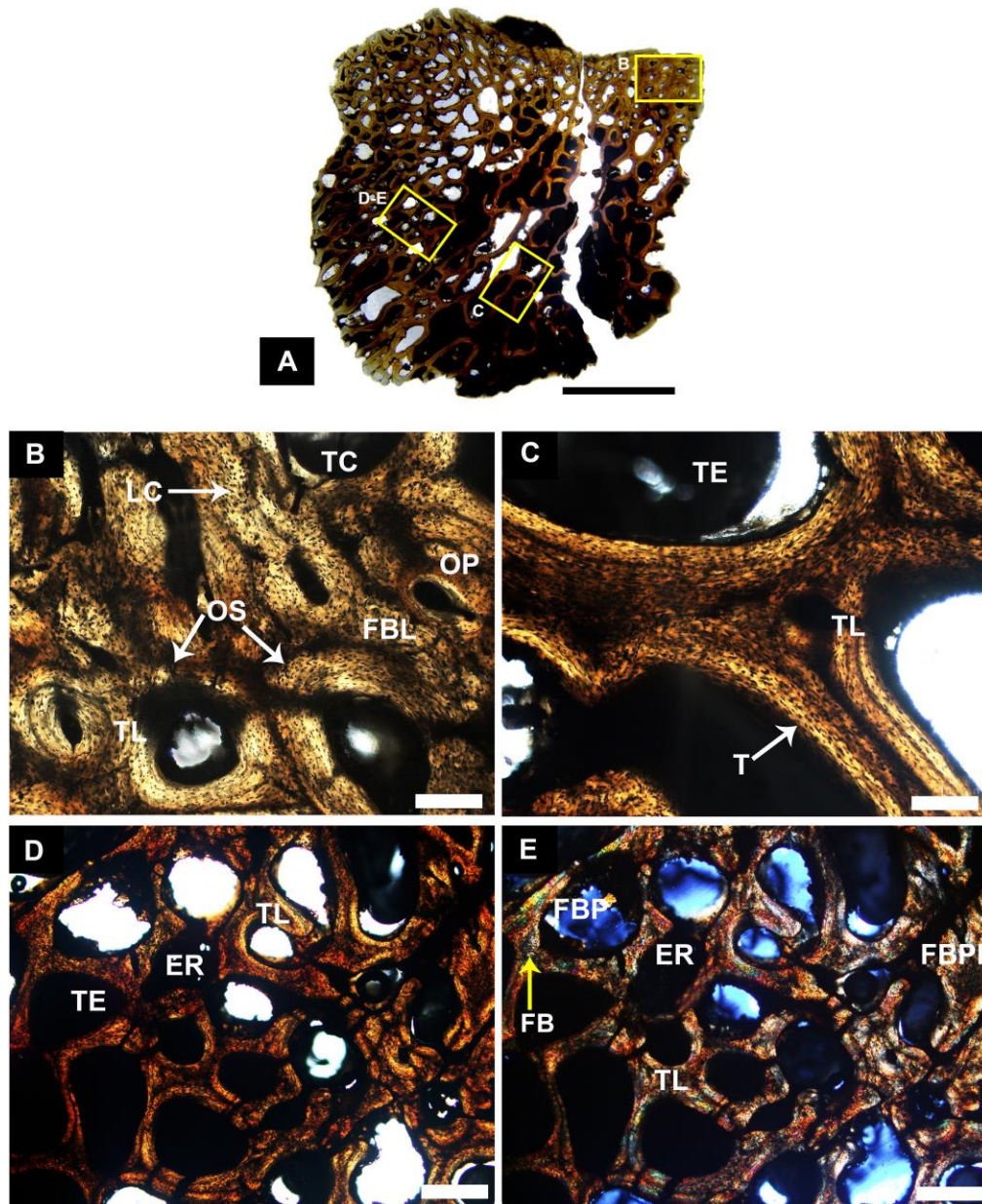


Fonte: A autora (2021).

5.1.6 CAV-2V

O espécime exibiu um córtex delgado e uma região medular altamente esponjosa que dominou a amostra (Fig. 41A). O córtex compacto foi composto por tecido fibrolamelar, contendo ósteons primários e secundários, além de lacunas de osteócitos em abundância (Fig. 41B). A região medular esponjosa esteve inteiramente preenchida por trabéculas, que aumentaram de tamanho à medida que se afastavam do córtex (Fig. 41A-E). O tecido lamelar cobriu parte das trabéculas, mesclando-se com o tecido paralelo-fibroso e fibroso presente na amostra (Fig. 41C-E). Em certas áreas, observou-se ainda a presença de tecido paralelo-fibroso com fibras incomuns (Fig. 41E). Não foram identificadas linhas de pausa de crescimento (LAGs), *annulli* ou lamelas externas (EFS). Essa amostra pode ser interpretada como um exemplar especializado para a vida aquática. A análise osteohistológica apontou a semelhança com animais aquáticos osteoporóticos do Cretáceo Superior antártico, sugerindo uma relação com os répteis do grupo Mosasauria.

Figura 41. Seção transversal de CAV-2V e sua microestrutura. A – Microanatomia. B – Área do córtex compacto com tecido fibrolamelar, ósteons primários e secundários. C – Detalhe do tecido esponjoso com camada lamelar nas trabéculas. D – Visão das trabéculas de menor diâmetro com espaços de erosão. E – Sob luz polarizada, detalhe do tecido de fibra paralela e do tecido de fibra paralela incomum. TC – Tecido compacto; FB – Tecido fibroso; FBL – Tecido fibrolamelar; OP – Ósteon primário; OS – Ósteon secundário; T – Trabécula; TL – Tecido lamelar; TE – Tecido esponjoso; ER – Espaço de reabsorção; FBP – Tecido de fibra paralela; FBPI – Tecido de fibra paralela incomum. A, B, C, D – Luz transmitida; E – Luz polarizada. Escala: A – 5 mm; B, C – 0,25 mm; D, E – 0,5 mm.

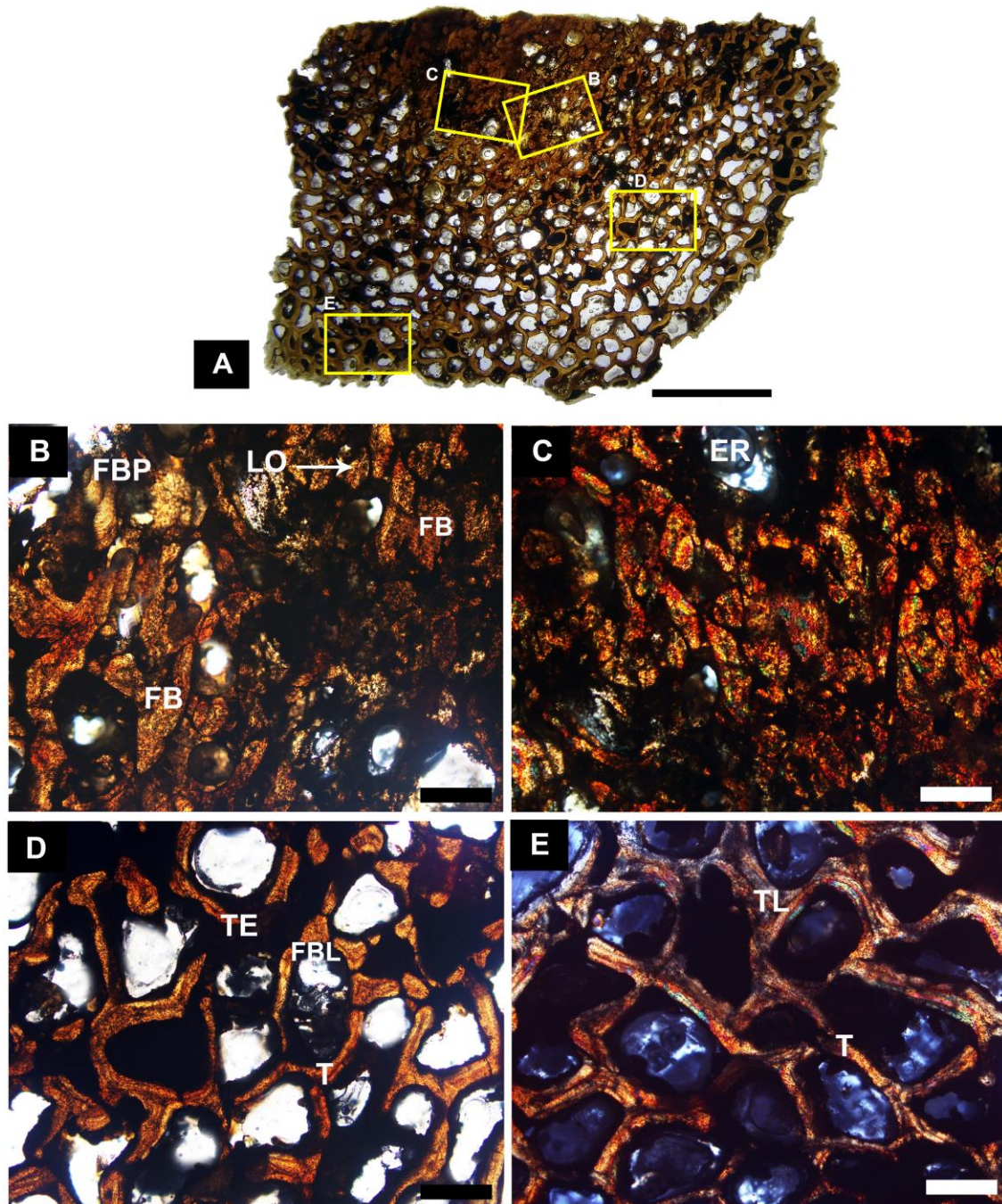


Fonte: A autora (2021).

5.1.7 CAV-3V

O espécime apresentou uma região cortical espessa e compacta e uma área interna esponjosa (Fig. 42A). O córtex foi composto por uma borda de osso primário classificada como tecido fibroso primário, que se misturou com o tecido paralelo-fibroso em algumas partes (Fig. 42B-C). As lacunas de osteócitos eram abundantes e orientadas de diferentes maneiras (Fig. 42B), enquanto espaços de erosão estavam presentes no tecido compacto (Fig. 42C). A cavidade medular foi totalmente ocupada por tecido lamelar, formado por finas trabéculas de formato longitudinal similar (Fig. 42D-E), com a presença difusa de tecido fibrolamelar entre as lamelas (Fig. 42D). Não foram identificados ósteons primários ou secundários, nem marcas de crescimento, linhas de pausa de crescimento (LAGs), *annulli* ou lamelas externas (EFS) em nenhuma das regiões. A adaptação aquática osteoporótica foi evidente em toda a amostra, e a caracterização osteohistológica foi semelhante à observada para o grupo Mosasauria.

Figura 42. Seção transversal de CAV-3V e sua microestrutura. A – Microanatomia. B – Área do tecido compacto, destacando o tecido fibroso desorganizado com diversas lacunas e áreas de tecido paralelo-fibroso. C – Detalhe da área de erosão e do tecido observado sob luz polarizada. D – Trabéculas redondas e uniformes. E – Trabéculas sob luz polarizada, evidenciando o tecido lamelar. T – Trabécula; ER – espaço de reabsorção; FB – tecido fibroso (woven); FBP – tecido paralelo-fibroso; LO – lacunas de osteócitos; TE – tecido esponjoso; TL – tecido lamelar. A, B, D – luz transmitida; C, E – luz polarizada. Escala: A – 5 mm; B, C – 0,25 mm; D, E – 0,5 mm.



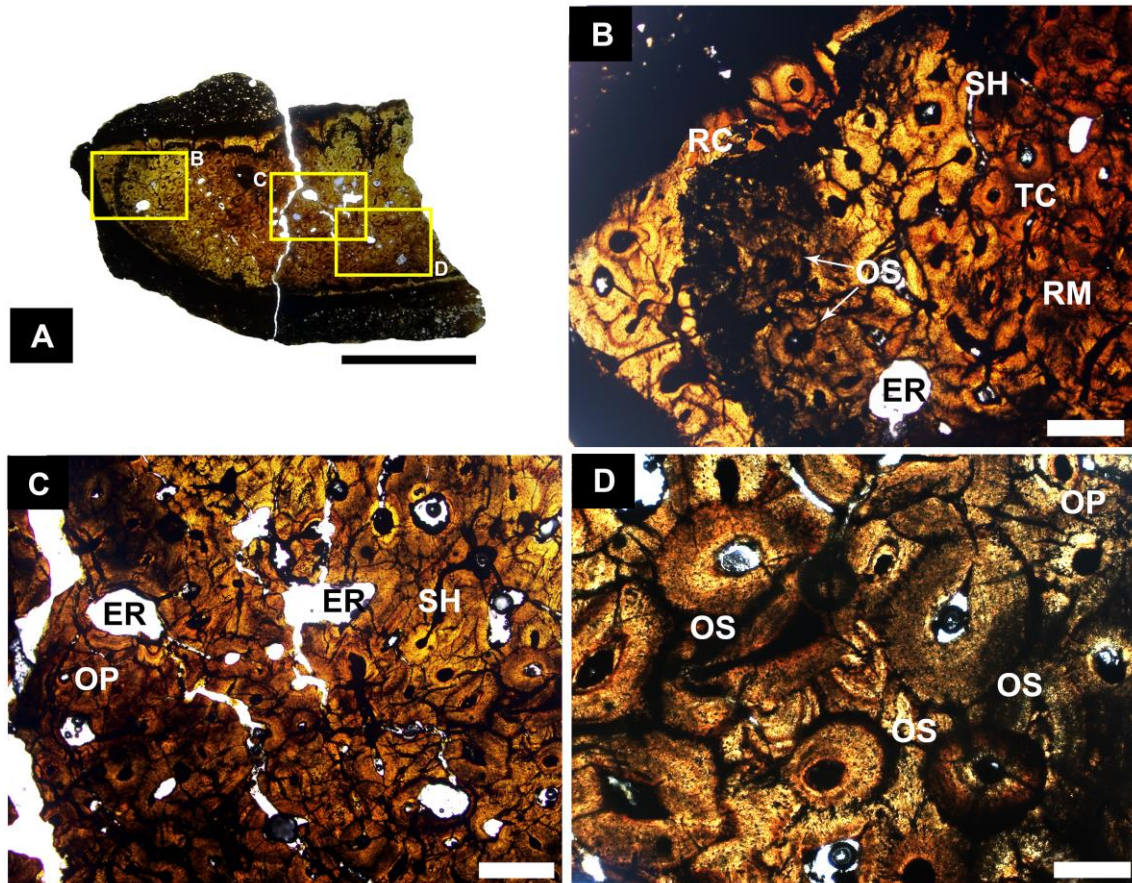
Fonte: A autora (2021).

5.2 Grupo 2 – Elevado grau de compactação óssea e cavidade medular ausente.

5.2.1 CAV-4V

O espécime foi constituído por tecido cortical compacto, com cavidade medular preenchida (Fig. 43A). A área cortical, bastante espessa, apresentou sinais de alto desgaste diagenético, o que permitiu obter poucas informações sobre o córtex mais externo (Fig. 43A). Essa área foi separada da região interna por uma delimitação de coloração mais escura do tecido (Fig. 43B). Tanto o córtex quanto a área interna foram formados por tecido haversiano, com muitos ósteons secundários (Fig. 43B-D). Os ósteons secundários exibiram linhas de cementação bem demarcadas, com mais de duas gerações, e ao longo da área interna, foi possível identificar espaços de reabsorção óssea (Fig. 43B-C). Poucos ósteons primários foram visualizados em toda a amostra (Fig. 43C-D). Não foram identificadas linhas de pausa de crescimento (LAGs), *annulli* ou lamelas externas (EFS). Apesar da compactação em toda a histologia óssea, o exemplar mostrou semelhanças com répteis aquáticos especializados em paquiostose. A microestrutura observada foi análoga à da ordem Plesiosauria em estágio ontogenético adulto.

Figura 43. Seção transversal de CAV-4V e sua microestrutura. A – Microanatomia. B, C, D – Trabéculas com diferentes orientações. B – Trabéculas com fibras de Sharpey e lacunas de osteócitos. C – Direção do tecido paralelo-fibroso. D – Espaços de reabsorção nas trabéculas longitudinais. ER – espaço de reabsorção; LC – linha de cementação; OP – ósteon primário; OS – ósteon secundário; RC – região cortical; RM – região medular; SH – tecido haversiano; TC – tecido compacto. A, B, C, D – luz transmitida. Escala: A, B, C – 5 mm; D – 0,25 mm.



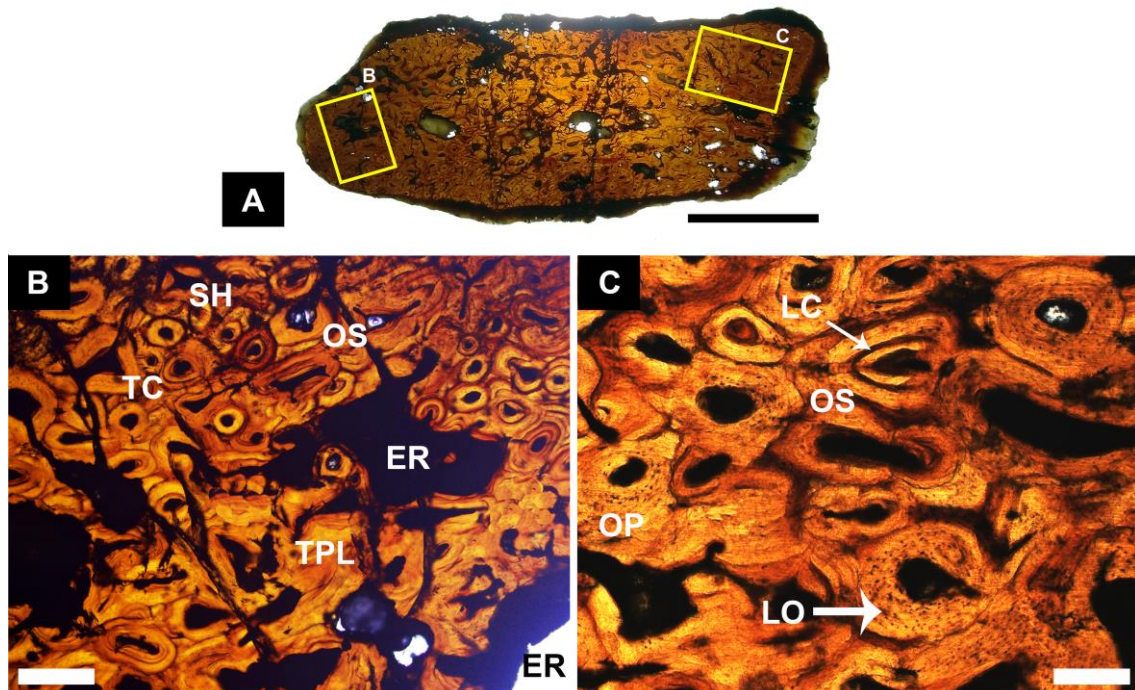
Fonte: A autora (2021).

5.2.2 CAV-A2

O exemplar apresentou uma cavidade medular preenchida, sem uma divisão clara entre o córtex e a medula (Fig. 44A). Sua estrutura interna foi densa e compacta, caracterizada pela sobreposição de ósteons secundários. O tecido encontrado foi composto por tecido lamelar e, em algumas áreas, por tecido paralelo-fibroso (pseudolamelar) (Fig. 44B). As lacunas dos osteócitos foram raras ou até inexistentes em algumas regiões devido à intensa remodelação, mas tornaram-se mais abundantes em outras (Fig. 44C). Os ósteons podem ser primários e secundários, resultantes da substituição haversiana ao longo do osso (Fig. 44C) apresentaram formatos arredondados, ovalados ou achatados (Fig. 44C-D).

Foram observados muitos espaços de reabsorção óssea, especialmente nas regiões centrais (Fig. 44A-B), e as linhas de cementação foram bem visíveis em alguns ósteons secundários com poucas gerações (Fig. 44C). Não foram identificadas linhas de pausa de crescimento (LAGs), *annulli* ou lamelas externas (EFS) ao longo do osso. A intensa compactação da região interna sugeriu uma adaptação aquática do tipo osteoclerótica, com uma histologia óssea semelhante à encontrada em exemplares de ontogenia subadulta da ordem Plesiosauria.

Figura 44. Seção transversal de CAV-A2 e sua microestrutura. A – Microanatomia. B – Tecido compacto evidenciando o haversiano com tecido lamelar e em algumas áreas pseudolamelar e áreas de erosão. C – Detalhe das linhas de cementação dos ósteons secundários e das lacunas de osteócitos escassas. A, B, C, D - luz transmitida. ER – espaço de reabsorção; LC – linha de cementação; LO – lacunas de osteócitos; OP – ósteon primário; OS – ósteon secundário; SH – tecido haversiano; TC – tecido compacto; TPL – tecido pseudolamelar. Escala: A – 5 mm; B – 0,5 mm; C – 0,25 mm.

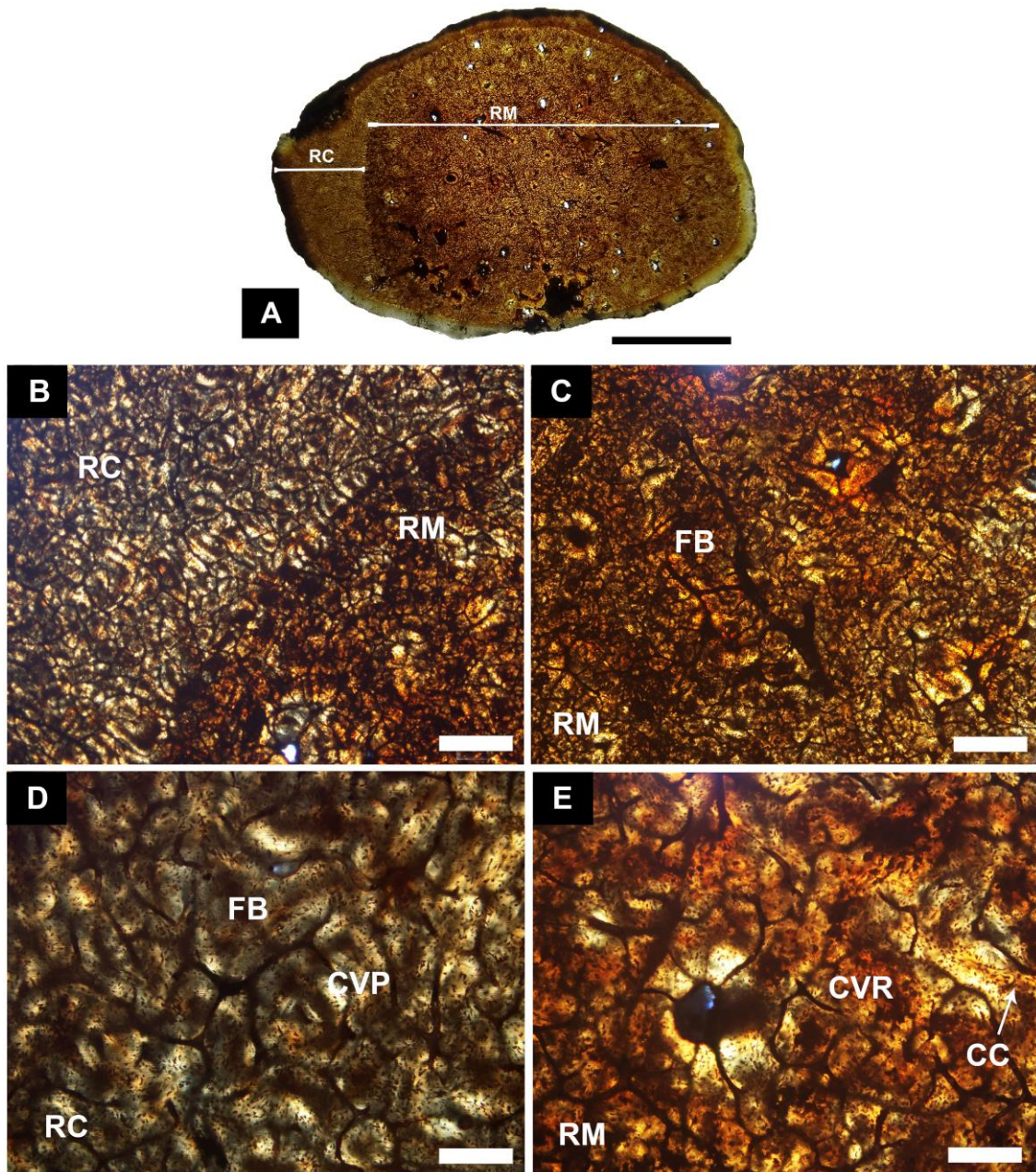


Fonte: A autora (2021).

5.2.3 CAV-A11

A amostra apresentou uma região medular bem demarcada, separada da região cortical por uma alteração na organização dos canais (Fig. 45A). O córtex era espesso e composto por tecido primário do tipo entrelaçado fibroso, com alta vascularização plexiforme orientada radialmente (Fig. 45B, 45D). A área medular compacta foi composta por tecido entrelaçado fibroso, mas com canais organizados de forma reticular (Fig. 45B, 45C, 45E). As lacunas dos osteócitos foram abundantes em ambas as regiões, apresentando diferentes orientações que caracterizaram o tecido fibroso altamente desorganizado (Fig. 45D-E). Além disso, o tecido observado possuía elevada vascularização e, em algumas áreas, houve espaços de erosão e cartilagem calcificada, indicando que o tecido ósseo não foi totalmente depositado (Fig. 45E). Não foram identificados ósteons secundários, a linha de *Kastschenko*, nem marcas de crescimento, como linhas de pausa de crescimento (LAGs), lamelas externas (EFS) e *annulli*. A presença do córtex e da medula hiperplásicos conferiu à amostra a especialização para nadadores lentos, típicos da paquiosteoclerose, característica de répteis da ordem Plesiosauria em um estágio ontogenético juvenil inicial.

Figura 45. Seção transversal de CAV-A11 e sua microestrutura. A – Microanatomia. B – Região do córtex e medula separados pela distribuição dos canais e tecido. B – Região medular com tecido entrelaçado fibroso. C – Região cortical com tecido entrelaçado fibroso e canais vasculares plexiformes. D – Região medular com canais vasculares reticulares e vestígio de cartilagem calcificada. CC – cartilagem calcificada; CVP – canal vascular plexiforme; CVR – canal vascular reticular; ER – espaço de reabsorção; FB – tecido fibroso; RM – região medular; RC – região cortical. A, B, C, D - luz transmitida. Escala: A – 5 mm; B – 0,5 mm; C, D – 0,25 mm.



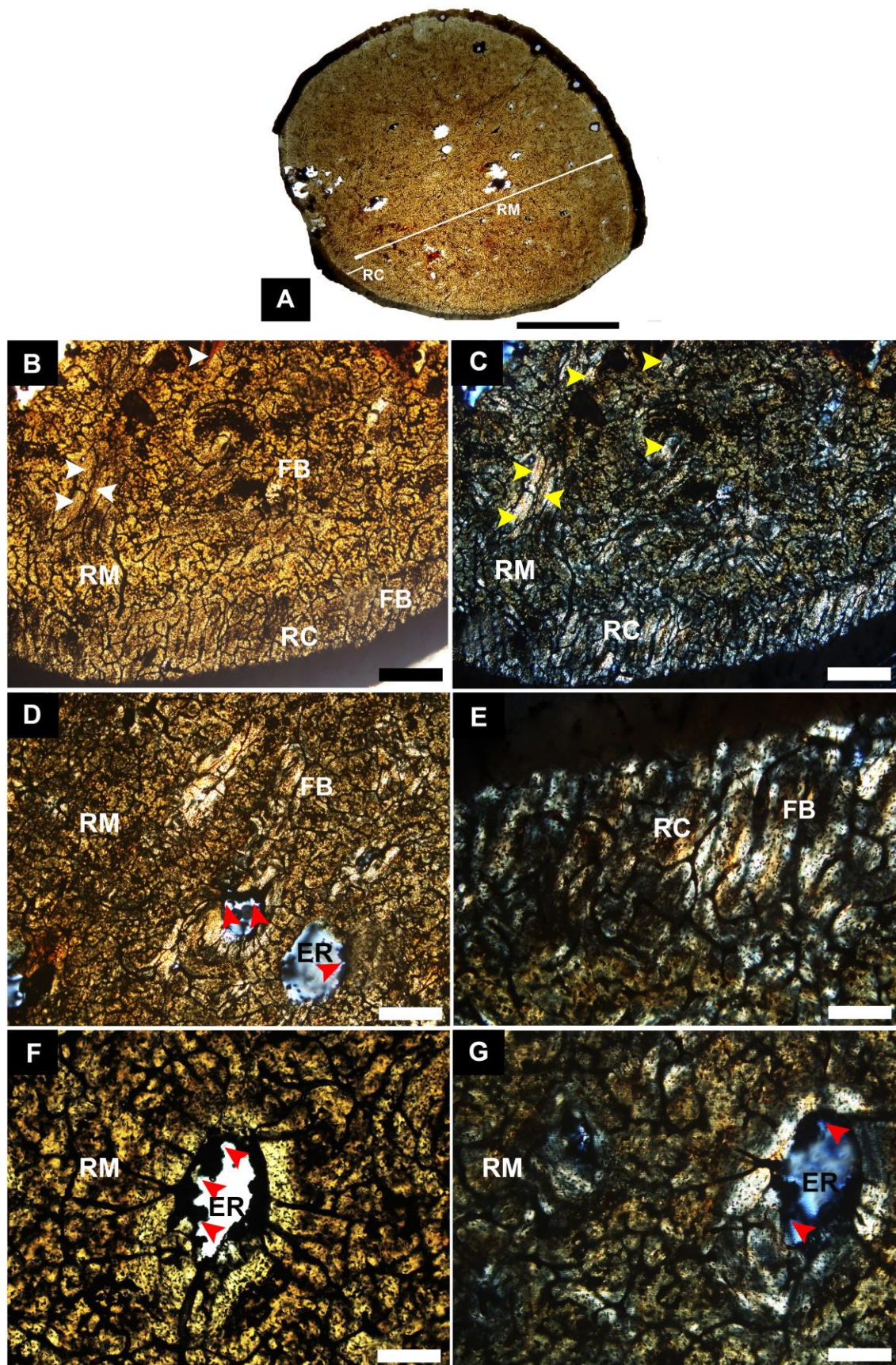
Fonte: A autora (2021).

5.2.4 AK317

A seção histológica do espécime AK317 mostrou-se bastante semelhante à de CAV-A11, com a região medular ocupando quase toda área da seção e deixando apenas um córtex fino na periferia, próximo à superfície subperiosteal (Fig. 46A). Foram observados canais vasculares radiais e oblíquos no córtex, organizados em um arranjo plexiforme (Fig. 46B, 46C, 46E). Tanto o córtex quanto a medula eram compostos por tecido do tipo entrelaçado fibroso, com lacunas dos osteócitos apresentando várias orientações (Fig. 46B-C). Na região medular, houve a presença de cartilagens calcificadas (Fig. 46B-C) e espaços de reabsorção com lacunas de *Howship*, evidenciando a atividade condroclástica no tecido no momento da morte do animal (Fig. 46D, 46F, 46G). A alta vascularização foi uma característica marcante do tecido encontrado em AK317. Não foram identificados ósteons secundários, a linha de *Katschenko*, nem marcas de crescimento, como linhas de pausa de crescimento (LAGs), lamelas externas (EFS) e *annulli*.

A compactação da área medular e o córtex delgado conferiram ao espécime características de um animal aquático com um padrão adaptativo paquiostótico. Essa microestrutura óssea mostrou-se compatível com a observada em répteis da ordem Plesiosauria em um estágio ontogenético juvenil inicial, refletindo adaptações específicas que favoreceram a vida em ambientes aquáticos.

Figura 46. Seção transversal de AK317 e sua microestrutura. A – Microanatomia. B, C – Região do córtex e medula separados pela distribuição dos canais e disposição do tecido entrelaçado fibroso. B, C – Setas indicam as cartilagens calcificadas na medula. Região cortical com tecido entrelaçado fibroso e canais vasculares plexiformes. D – Região medular com espaços de reabsorção e setas indicando as lacunas de *Howship*. E – Região cortical com a disposição do tecido fibroso. F, G – Detalhe da região medular com o espaço de reabsorção e as lacunas de *Howship*. CC – cartilagem calcificada; CVP – canal vascular plexiforme; CVR – canal vascular reticular; ER – espaço de reabsorção; FB – tecido fibroso; RM – região medular; RC – região cortical. A, B, D, F - luz transmitida. C, E, G – luz polarizada. Escala: A – 5 mm; B, C – 0,5 mm; D – 0,25 mm; E, F, G – 0,1 mm.



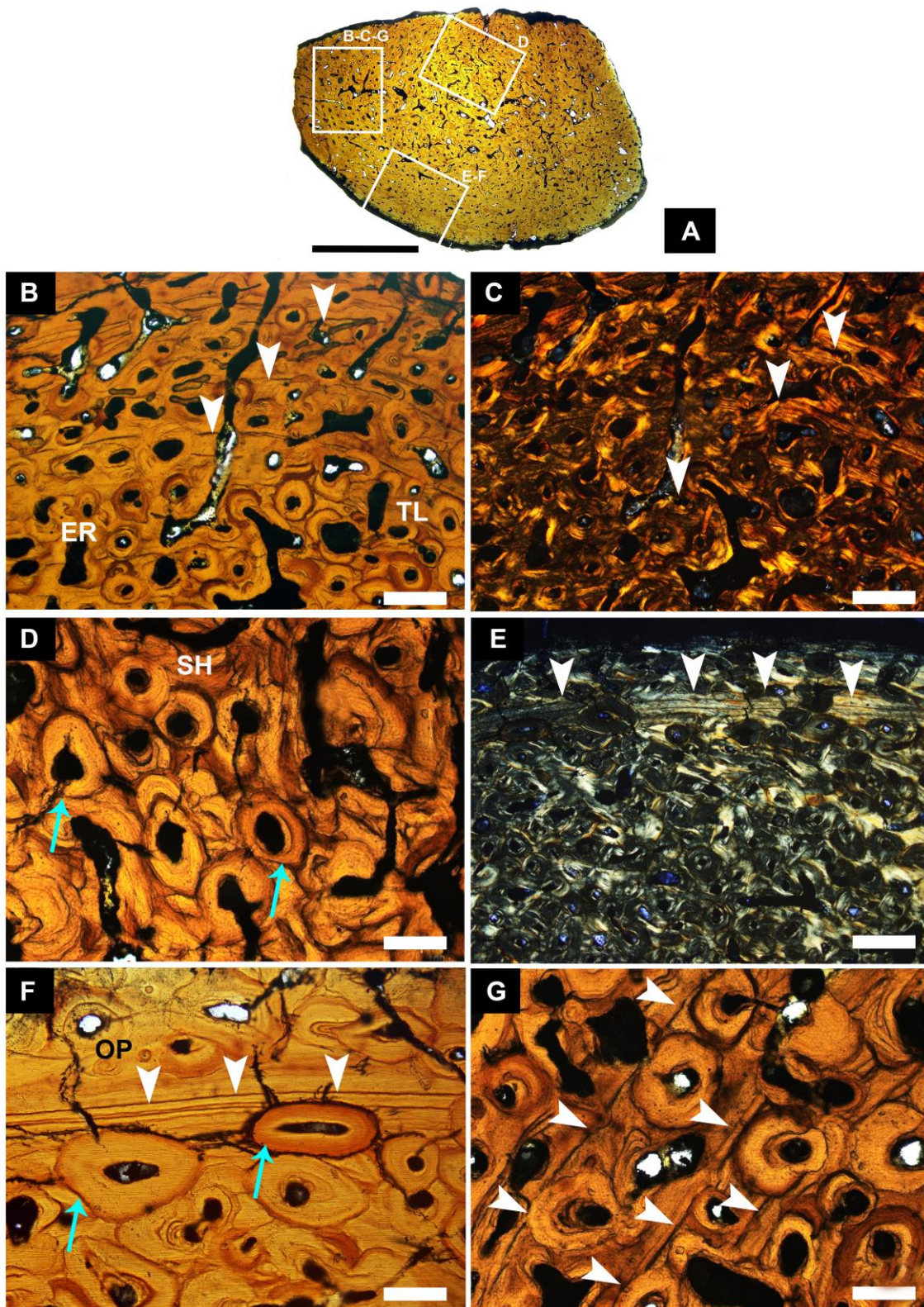
Fonte: A autora (2021).

5.2.5 AK-316-2

O espécime apresentou uma cavidade medular preenchida, sem uma distinção clara em relação à região cortical (Fig. 47A). O córtex, bastante remodelado, mostrou intensa atividade haversiana, sendo composto por tecido secundário denso formado por ósteons secundários (Fig. 47B-D). Esses ósteons tinham uma orientação lamelar e longitudinal, organizados em fileiras circulares e separados por linhas de pausa de crescimento (LAG) e *annuli* bem espaçados (Fig. 47B, 47C, 47G). À medida que se aproximava da região periosteal, as linhas de pausa de crescimento tornaram-se menos espaçadas (Fig. 47E-F). Essa organização cíclica de deposição óssea não resultou na formação de lamelas externas (EFS), indicando que o osso não atingiu seu crescimento assintótico. Ósteons primários foram observados após as marcas de crescimento mais estreitas (Fig. 47F), e a vascularização mostrou-se reticular (Fig. 47B, 47D), com canais de Volkman cortando o osso entre as linhas de pausa de crescimento (Fig. 46B).

As características histológicas deste espécime foram compatíveis com répteis mais basais da ordem Plesiosauria, apresentando uma adaptação osteoclerótica. Essa adaptação sugeriu um padrão de desenvolvimento específico que favoreceu a vida aquática, refletindo as condições ecológicas e morfológicas em que esses organismos se desenvolveram.

Figura 47. Seção transversal de AK-316-2 e sua microestrutura. A – Microanatomia. B, C, D – Trabéculas com diferentes orientações. B, C, G – Organização dos ósteons em lamelas em meio às marcas de crescimento (setas). D – Detalhe do tecido haversiano e ósteons secundários (setas). E – Linhas de marcas de crescimento estreitadas (setas). F – Ósteons secundários (setas azuis) próximos às marcas de crescimento estreitadas (setas brancas). ER – espaço de reabsorção; OP – ósteon primário; SH – tecido haversiano; TL – tecido lamelar A, B, D, F, G - luz transmitida; C, E – luz polarizada. Escala: A – 5 mm; B, C, E – 0,5 mm; F – 0,25 mm; D, G – 0,1mm.



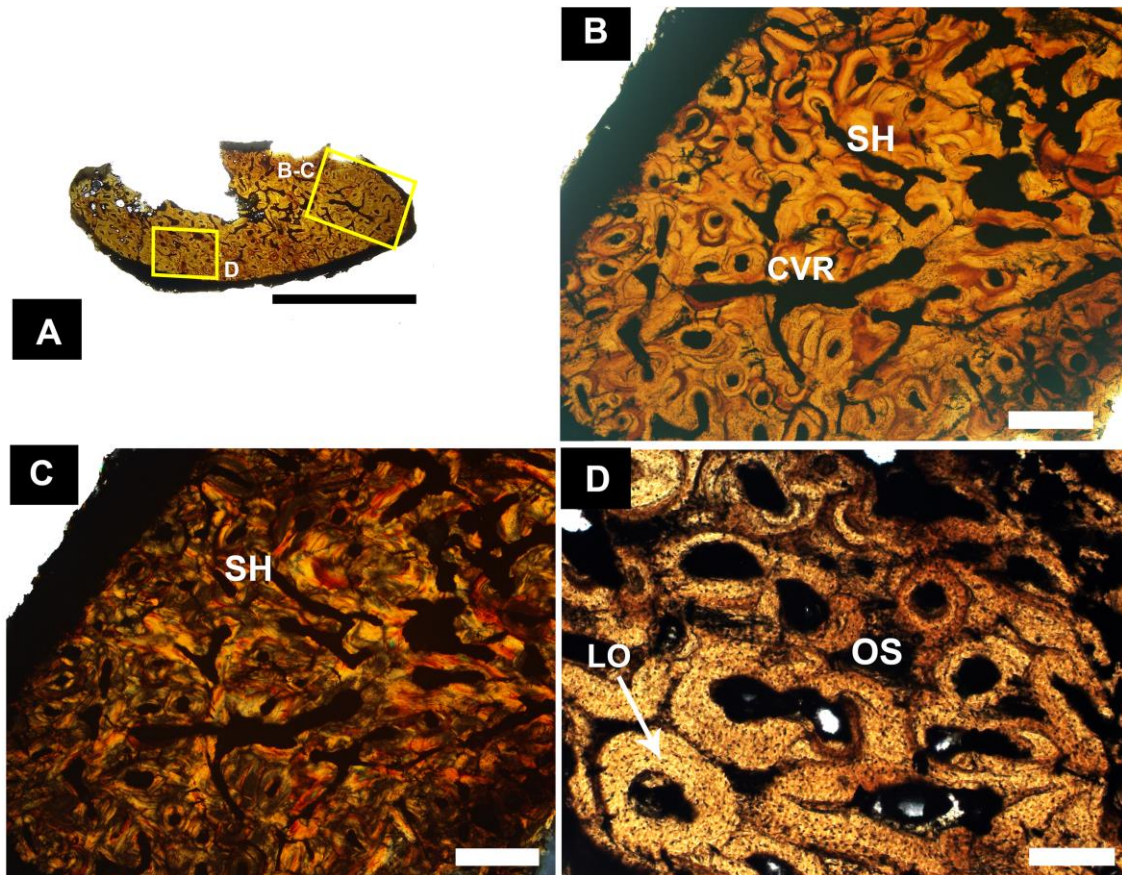
Fonte: A autora (2021).

5.2.6 CAV-1V

A região cortical do espécime não estava completamente preservada, mas ainda assim algumas informações osteohistológicas puderam ser extraídas (Fig. 48A). A cavidade medular estava totalmente preenchida, sem diferenciação entre as regiões do córtex e medula (Fig. 48A). O padrão ósseo bastante compacto exibiu uma abundância de ósteons secundários, formando um tecido haversiano denso ao longo de toda a amostra (Fig. 48B-C). À medida que se afastava da região central em direção à periferia, a densidade dos ósteons secundários aumentava, enquanto a vascularização diminuía (Fig. 48A-C). Os canais vasculares observados apresentavam um arranjo reticular e anastomosado (Fig. 48B-C), e as lacunas dos osteócitos eram arredondadas e abundantes em algumas áreas (Fig. 48B-D). A histologia óssea evidenciou um padrão similar ao exemplar AK-316-2, exceto pela ausência das marcas de crescimento.

A adaptação aquática desse réptil se revelou pela osteoclerose, observada na compactação da região medular. As características histológicas do espécime foram compatíveis com répteis da ordem Plesiosauria em estágio adulto, sugerindo que sua morfologia refletia adaptações específicas para a vida aquática e um estilo de vida ativo nesse ambiente.

Figura 48. Seção transversal de CAV-1V e sua microestrutura. A – Microanatomia. B, C – Área mais externa do osso com tecido haversiano e canais vasculares reticulares. D – Detalhe dos ósteons secundários e das áreas abundantes em lacunas de osteócitos. CVR – canal vascular reticular; LO – lacuna de osteócito; OS – ósteon secundário; SH – tecido haversiano. A, B, D - luz transmitida. C – luz polarizada. Escala: A – 5 mm; B, C – 0,5 mm, D – 0,1 mm.



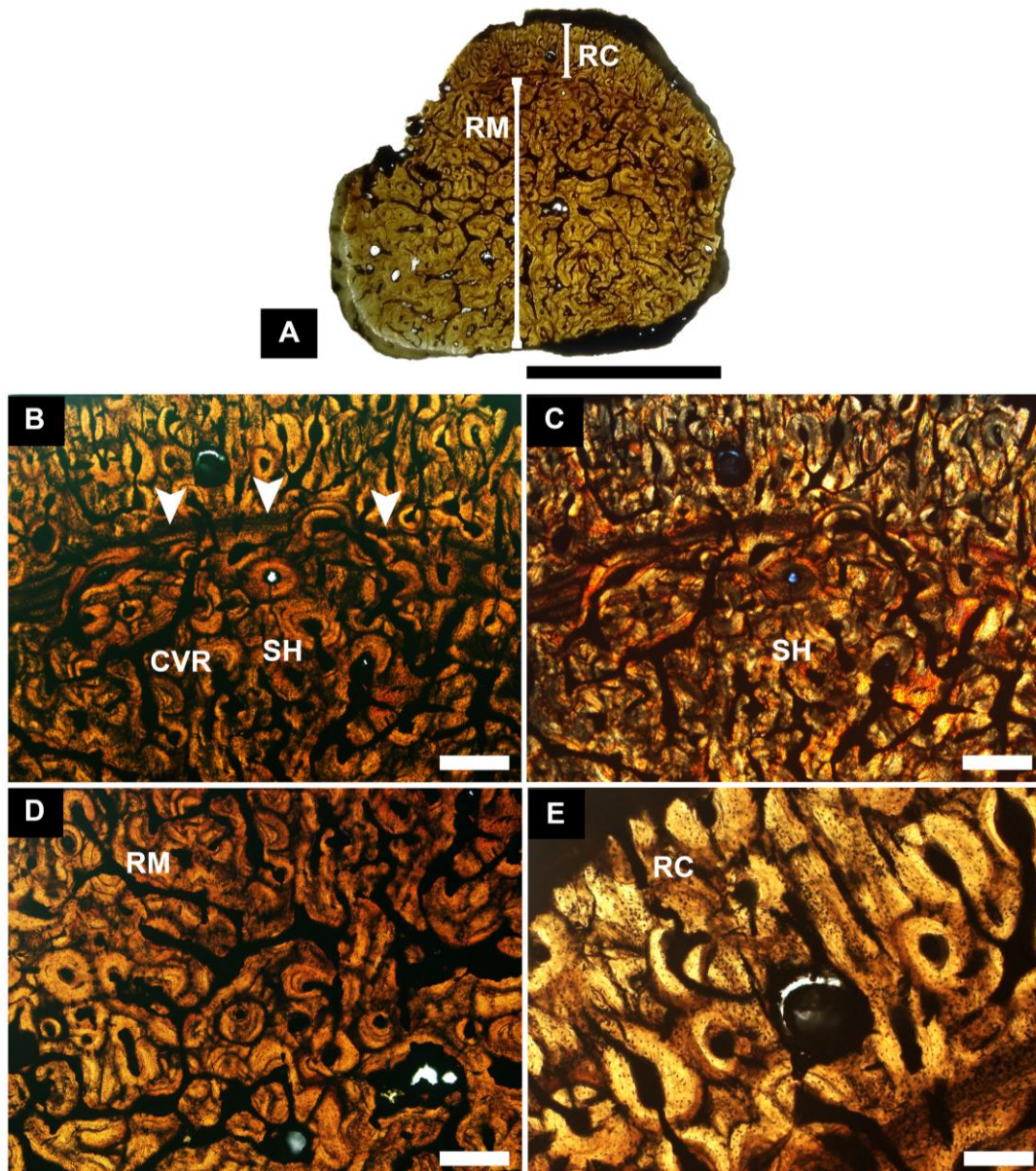
Fonte: A autora (2021).

5.2.7 AK-316-4

Possui um córtex espesso em comparação aos outros exemplares deste estudo (Fig. 49A-E). A cavidade medular está preenchida e separada do córtex por uma linha de pausa no crescimento (Fig. 49A). Tanto na região medular quanto na cortical, observa-se um acúmulo de ósteons secundários com diferentes orientações e intensa remodelação haversiana (Fig. 49B-C). Na parte interna, a vascularização organiza-se de maneira reticular (Fig. 49B-E), diminuindo à medida que se aproxima da periferia do osso. Apesar da presença da linha de pausa de crescimento (LAG), não foram observadas as lamelas externas (EFS).

Esse padrão de vascularização é semelhante ao encontrado nos exemplares AK-316-2 e CAV-1V, que também compartilham um padrão osteohistológico muito próximo. A adaptação aquática deste réptil se caracteriza pela paquisteoclerose, evidenciada pela compactação da região medular e pelo córtex mais espesso e também compactado. As características histológicas deste exemplar são compatíveis com répteis da ordem Plesiosauria em estágio adulto, refletindo adaptações específicas para a vida aquática e um modo de vida ativo neste ambiente.

Figura 49. Seção transversal de AK-316-4 e sua microestrutura. A – Microanatomia. B, C – Tecido haversiano do córtex e da medula separados por uma linha de pausa de crescimento e canais vasculares reticulares nas duas regiões. D – Detalhe da região medular com muitos ósteons secundários e canais reticulares. E – Detalhe da região cortical com os ósteons secundários orientados radialmente. CVR – canal vascular reticular; RC – região cortical; RM – região medular; SH – tecido haversiano. A, B, D, E - luz transmitida; C – luz polarizada. Escala: A – 5 mm; B, C, D – 0,5 mm; E – 0,1 mm.



Fonte: A autora (2021).

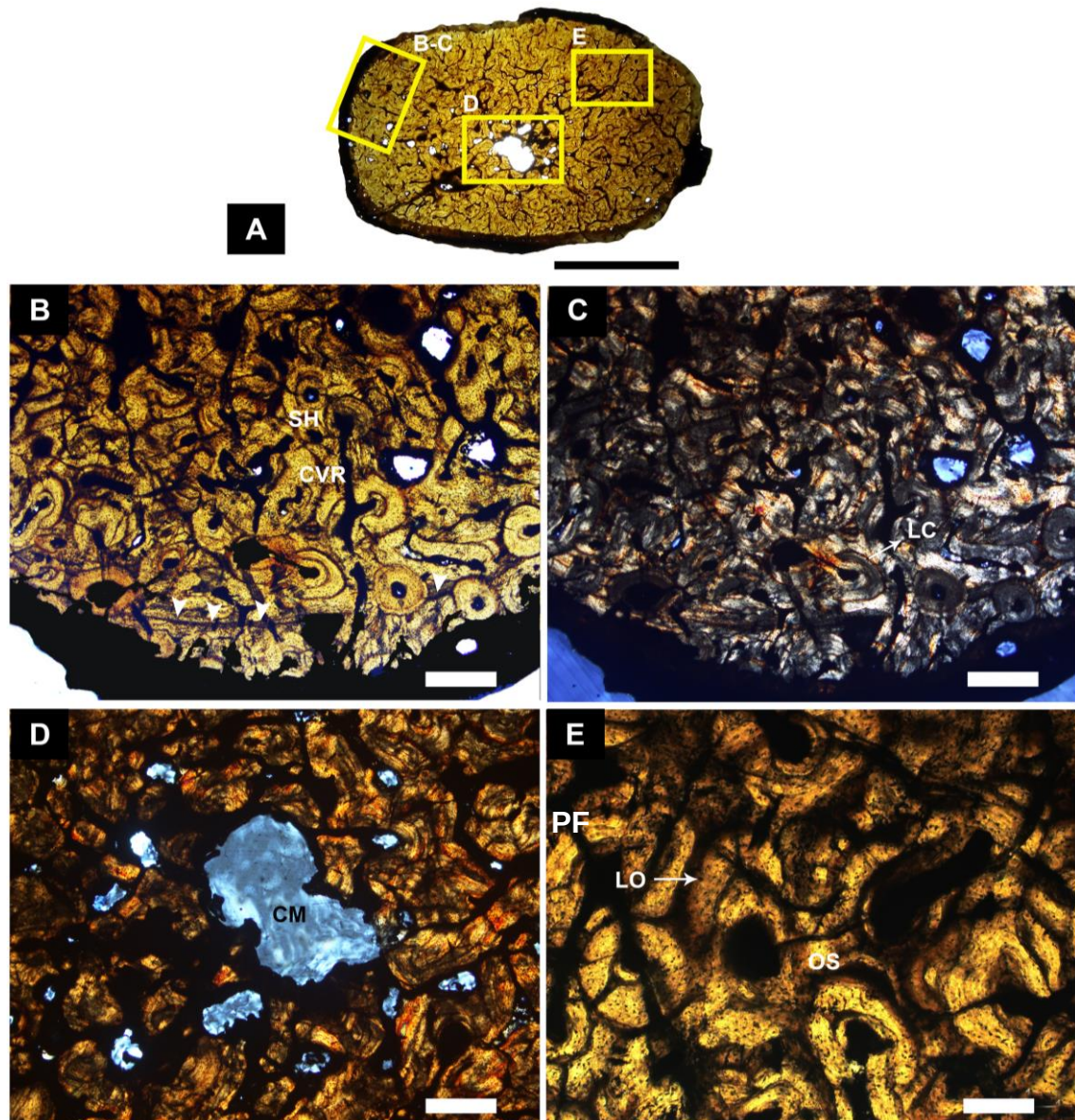
5.3 Grupo 3 – Cavidade medular parcialmente preenchida ou aberta.

5.3.1 AK-316-1

A cavidade medular de AK-316-1 apresentou-se muito reduzida e livre (Fig. 50A). O córtex denso foi formado por abundantes ósteons secundários e apresentou uma linha de pausa de crescimento (LAG) com ausência de lamelas externas (EFS) (Fig. 50B-C). Circundando a cavidade medular, encontrou-se tecido paralelo-fibroso (Fig. 50D). A remodelação haversiana foi intensa, e a vascularização apresentou um arranjo reticular dos canais, com lacunas de osteócitos abundantes (Fig. 50E). Linhas de cementação foram visíveis nos ósteons secundários.

A análise da osteohistologia permitiu caracterizar o espécime como pertencente a animais aquáticos com esqueleto pesado, evidenciando uma adaptação paquiosfótica. A microestrutura deste espécime revelou semelhanças com a do AK-316-3, indicando que, histologicamente, pertenceu à ordem Plesiosauria em um estágio ontogenético adulto.

Figura 50. Seção transversal de AK-316-1 e sua microanatomia. A – Microanatomia. B, C – Tecido haversiano com muitos óstons secundários, canais vasculares reticulares, linhas de cementação e a LAG. D – Cavidade medular aberta com tecido paralelo-fibroso ao redor. E – Detalhe dos ósteons secundários e das lacunas de osteócitos. CM – cavidade medular; CVR – canal vascular reticular; LC – linha de cementação; LO – lacuna de osteócito; OS – ósteon secundário; PFB – tecido paralelo-fibroso; SH – tecido haversiano. A, B, C, D - luz transmitida. Escala: A – 5 mm; B, C – 0,5 mm; D – 0,25 mm; E – 0,1 mm.



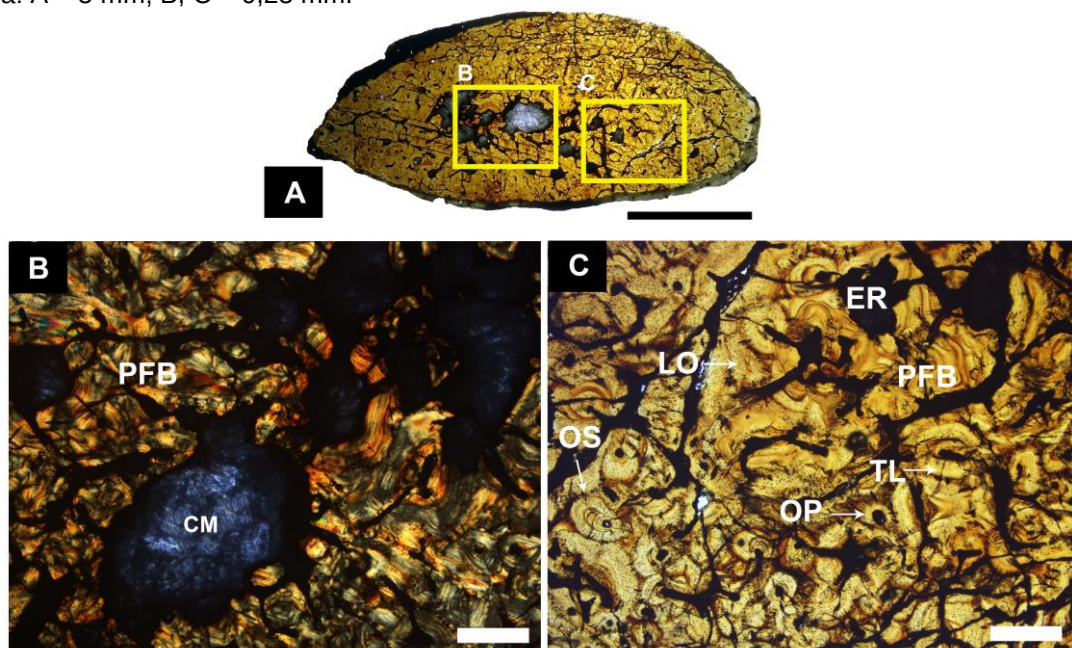
Fonte: A autora (2021).

5.3.2 AK-316-3

A amostra evidenciou uma cavidade medular aberta e muito reduzida (Fig. 51A). Ao redor dessa cavidade, o tecido paralelo-fibroso apresentou intensa remodelação haversiana (Fig. 51B). O tecido lamelar, também presente, mesclou-se ao tecido paralelo-fibroso (Fig. 51C). A vascularização foi intensa, com um arranjo reticular, enquanto as lacunas de osteócitos foram abundantes em algumas áreas e ausentes em outras (Fig. 51C). Cavidades de reabsorção foram observadas nas regiões mais centrais (Fig. 51A, C), e não foram identificadas linhas de pausa de crescimento (LAGs), *annulli*, lamelas externas (EFS) ou linhas de cementação.

Essa especialização caracterizou animais aquáticos com esqueleto pesado, refletindo uma adaptação paquiosfótica. A microestrutura deste exemplar foi semelhante àquela encontrada na ordem Plesiosauria em estágio ontogenético subadulto.

Figura 51. Seção transversal de AK-316-3 e sua microestrutura. **A** – Vista geral da lâmina. **B** – Pequena cavidade medular aberta com tecido paralelo-fibroso circundando. **C** – Direção do tecido paralelo-fibroso e tecido lamelar com alguns osteons primários e secundários. CM – cavidade medular; ER – espaço de reabsorção; LO – lacunas de osteócitos; OP – osteons primários; OS – osteons secundários; PFB – tecido paralelo-fibroso; TL – tecido lamelar. A, B, C, D - luz transmitida. Escala: A – 5 mm; B, C – 0,25 mm.

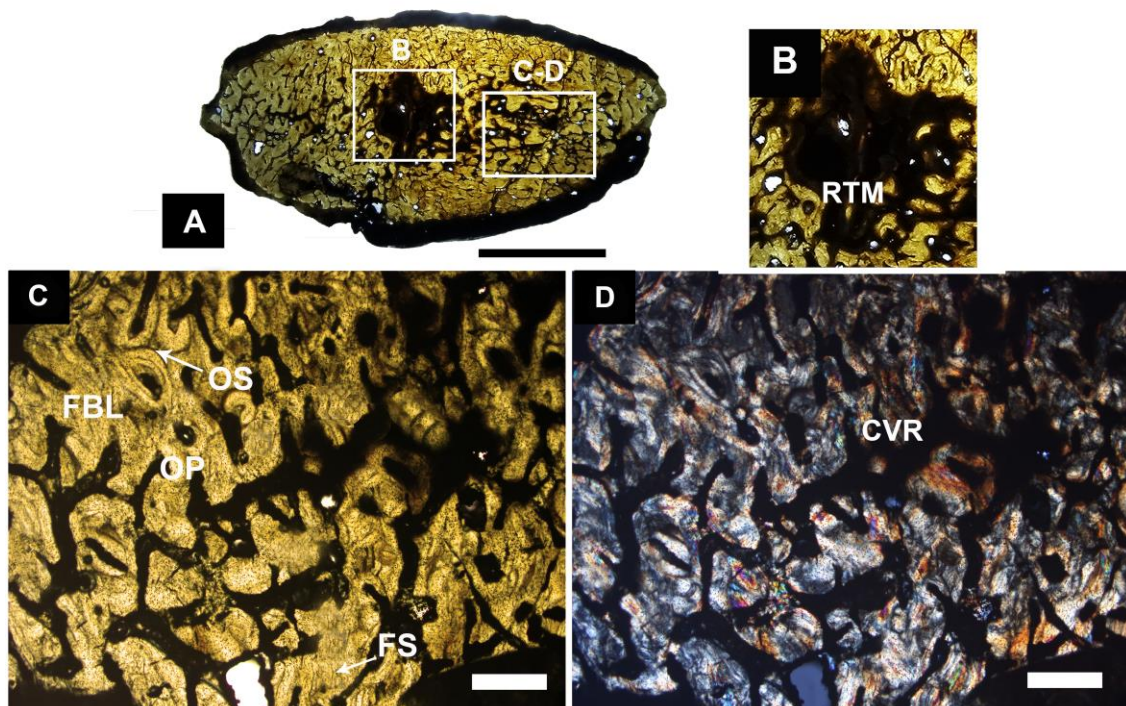


Fonte: A autora (2021).

5.3.3 CAV-A1

O espécime apresentou um córtex espesso e resquícios de tecido ósseo medular (Fig. 52A-B). A região cortical evidenciou ósteons primários e secundários, além de tecido fibrolamelar (Fig. 52C), fibras de Sharpey e remodelação haversiana em menor grau (Fig. 52C). A vascularização foi abundante e reticular (Fig. 52D), e não houve linhas de pausa de crescimento (LAGs), annuli ou lamelas externas (EFS), assim como a ausência de linhas de cementação ao longo do tecido. A adaptação secundária à água observada foi a paquiostose (Fig. 52B), e as características microestruturais foram semelhantes à microestrutura de Plesiosauria em estágio ontogenético subadulto recente.

Figura 52. Seção transversal de CAV-A1 e sua microestrutura. **A** – Microanatomia. **B** – Resquício de tecido medular. **C** – Tecido fibrolamelar, evidenciando alguns ósteons e fibras de Sharpey, **D** – Canais vasculares reticulares. luz transmitida. CVR – canal vascular reticular; FBL – tecido fibrolamelar; FS: fibras de Sharpey; OP – ósteon primário; OS – ósteon secundário; RTM – resquício de tecido ósseo medular. Escala: A – 5 mm; B – 0,5 mm; C, D – 0,25 mm.



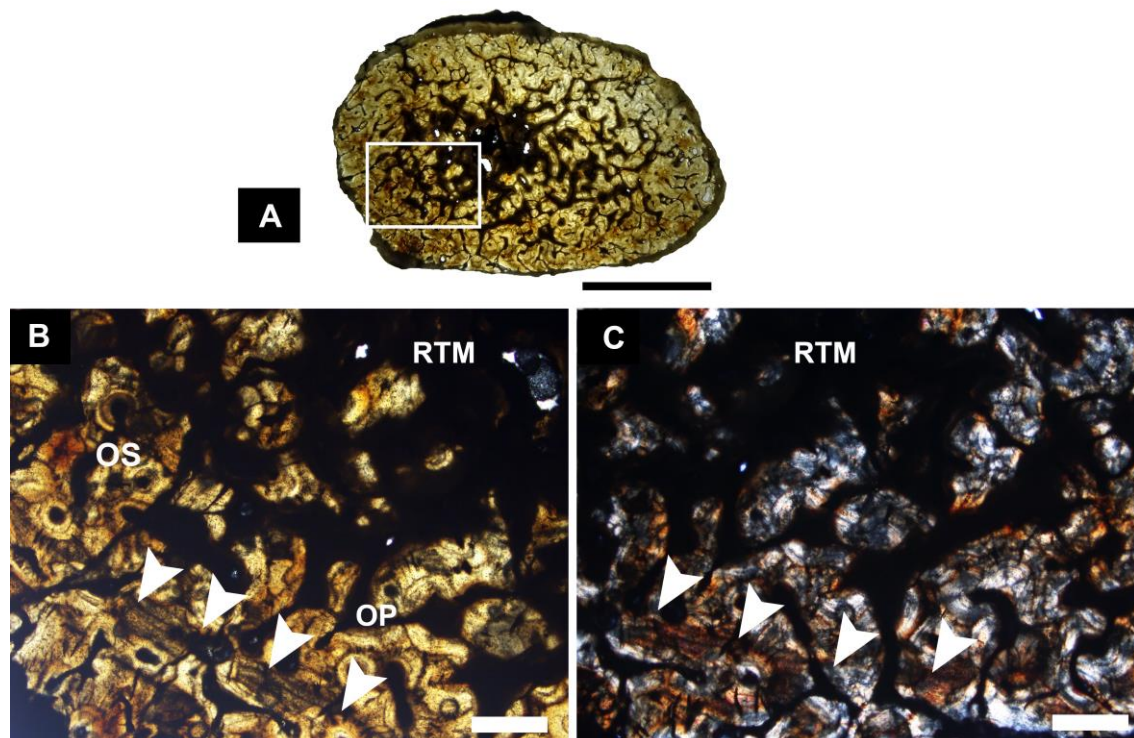
Fonte: A autora (2021).

5.3.4 AK-316-0

O espécime apresentou uma cavidade medular com resquícios de tecido ósseo (Fig. 53A-C) e um córtex compacto e espesso (Fig. 53A). A remodelação haversiana ocorreu com baixa intensidade, acompanhada de vascularização reticular (Fig. 53A). As lacunas de osteócitos e a deposição de três linhas de pausa de crescimento (LAGs) justapostas foram claramente visíveis na remodelação haversiana (Fig. 53B-C). Observou-se a ausência de linhas de cementação e de lamelas externas (EFS).

A especialização adotada para o nado foi a paquiosteoclerose, evidenciando a compactação interna ocorrida no momento da morte. As características do tecido foram semelhantes à microestrutura de Plesiosauria em estágio juvenil.

Figura 53. Seção transversal de AK-316-0 e sua microestrutura. A – Microanatomia. B – Visualização dos ósteons do tecido, com RTM e setas indicando as linhas de pausa de crescimento. C – Mesma imagem de B sob luz polarizada. OP – ósteon primário; OS – ósteon secundário; RTM – resquício de tecido ósseo medular. Escala: A – 5 mm; B, C – 0,25 mm.



Fonte: A autora (2021).

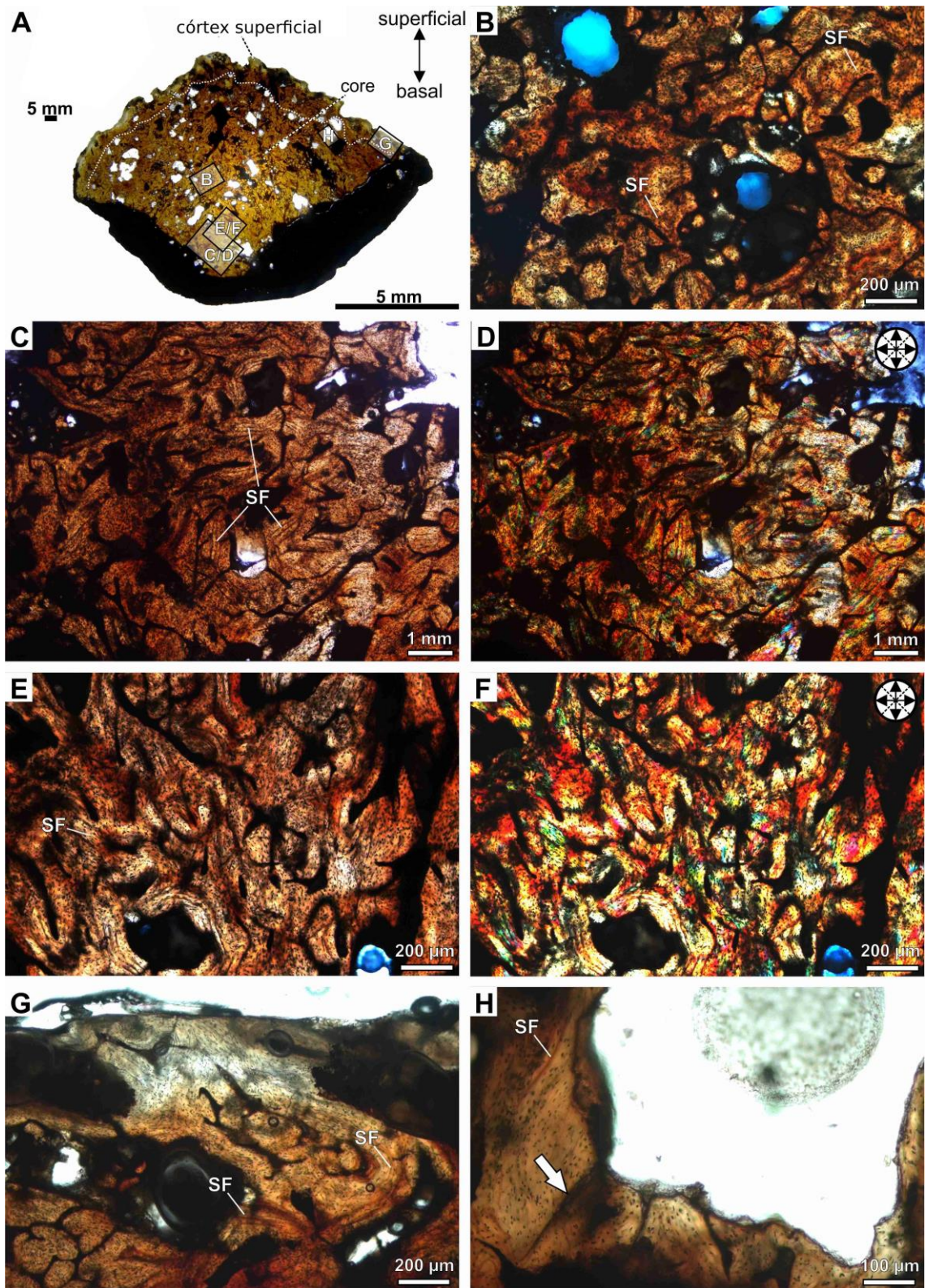
5.4 Grupo 4 - Presença de fibras estruturais.

5.4.1 CAV-A5

O osteodermo apresentou forma arredondada e triangular, com uma quilha longitudinal na superfície. O núcleo foi preenchido por um osso compacto intersticial com espaços de reabsorção. A transição entre o osso cortical e o núcleo ocorreu de forma gradual, marcada pela diminuição dos espaços de reabsorção no córtex. O núcleo compacto exibiu poucos espaços de reabsorção. As fibras estruturais estavam mais dispersas no núcleo (Fig. 54B) e mais organizadas nas superfícies externa/basal e marginal do córtex (Fig. 54C-G). A luz de polarização cruzada revelou que as fibras, tanto no núcleo quanto no córtex, estavam dispostas de forma ortogonal altamente organizada (Fig. 54B-F), e os canais vasculares apresentaram um arranjo predominantemente reticular (Fig. 54B-G). Não foram identificadas marcas de crescimento, como linhas de pausa de crescimento (LAGs), lamelas externas (EFS) e *annuli*.

O material antártico evidenciou um padrão microestrutural caracterizado pela ausência ou baixo desenvolvimento do córtex basal osteodérmico e por conjuntos altamente ordenados de fibras estruturais ortogonais no córtex superficial. Essa microestrutura histológica foi compatível com um estágio ontogenético inicial, indicando uma relação evolutiva com nodossaurídeos de derivação tardia pertencente ao grupo Ankylosauria.

Figura 54. Seção transversal de CAV-A5 e sua microestrutura. A – Microanatomia mostrando um osteodermo quilhado. B – Fibras estruturais mais desorganizadas na região central. C e E – Arranjo ortogonal das fibras estruturais na região basal, rica em canais vasculares plexiformes, sob luz normal transmitida e polarizada cruzada em D, F e G – Detalhe da superficial cortical, com fibras estruturais mais perpendiculares à superfície externa. H – Espaços de reabsorção no núcleo do osteodermo, com detalhe em suas margens internas irregulares e próximo a uma microfissura (seta). SF – fibras estruturais.



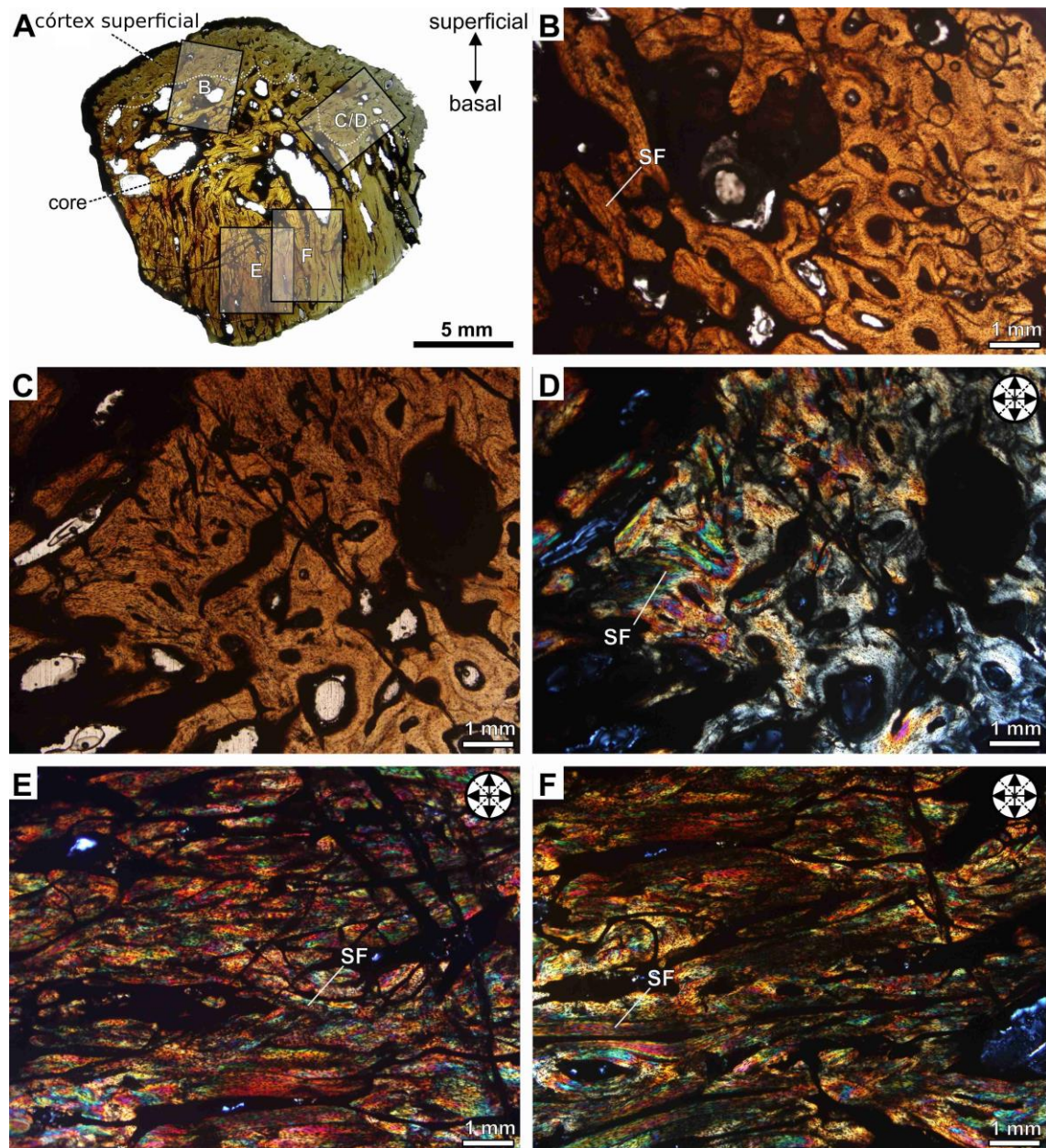
Fonte: A autora (2021).

5.4.2 CAV-A10

O espécime analisado revelou um núcleo preenchido por osso compacto intersticial, que abrigou espaços de reabsorção (Fig. 55A). A transição do osso cortical para o núcleo foi gradual, evidenciada pela diminuição das cavidades de reabsorção no córtex. Esse núcleo mostrou-se rico em osso compacto, contendo poucas cavidades de reabsorção e muitas fibras estruturais (Fig. 55). Além disso, apresentou espaços de reabsorção amplos, e a luz de polarização cruzada indicou que as fibras no núcleo e no córtex estavam altamente organizadas de forma ortogonal (Fig. 55D-F). A matriz óssea caracterizou-se por lacunas de osteócitos achatados, alinhadas com as direções principais das fibras estruturais (Fig. 55C-F), embora as lacunas não tivessem canalículos preservados. Os canais vasculares do núcleo foram predominantemente longitudinais (Fig. 55E-F).

O material antártico exibiu um padrão microestrutural caracterizado por ausência ou baixo desenvolvimento de seu córtex basal osteodérmico e conjuntos altamente ordenados de fibras estruturais ortogonais no córtex superficial. Essa microestrutura histológica foi compatível com um estágio ontogenético inicial, indicando uma relação evolutiva com nodossaurídeos de derivação tardia, pertencente ao grupo Ankylosauria.

Figura 55. Seção transversal de CAV-A10 e sua microestrutura. A – Microanatomia mostrando um osteodermo. B – Córtex externo rico em canais vasculares fibras estruturais. C – Detalhe do arranjo ortogonal das fibras estruturais no contato entre o núcleo e o córtex externo sob luz normal transmitida e polarizada cruzada (D). E e F – Região central rica em canais vasculares longitudinais com arranjo ortogonal das fibras estruturais sob luz polarização cruzada. SF – fibras estruturais.



Fonte: A autora (2021).

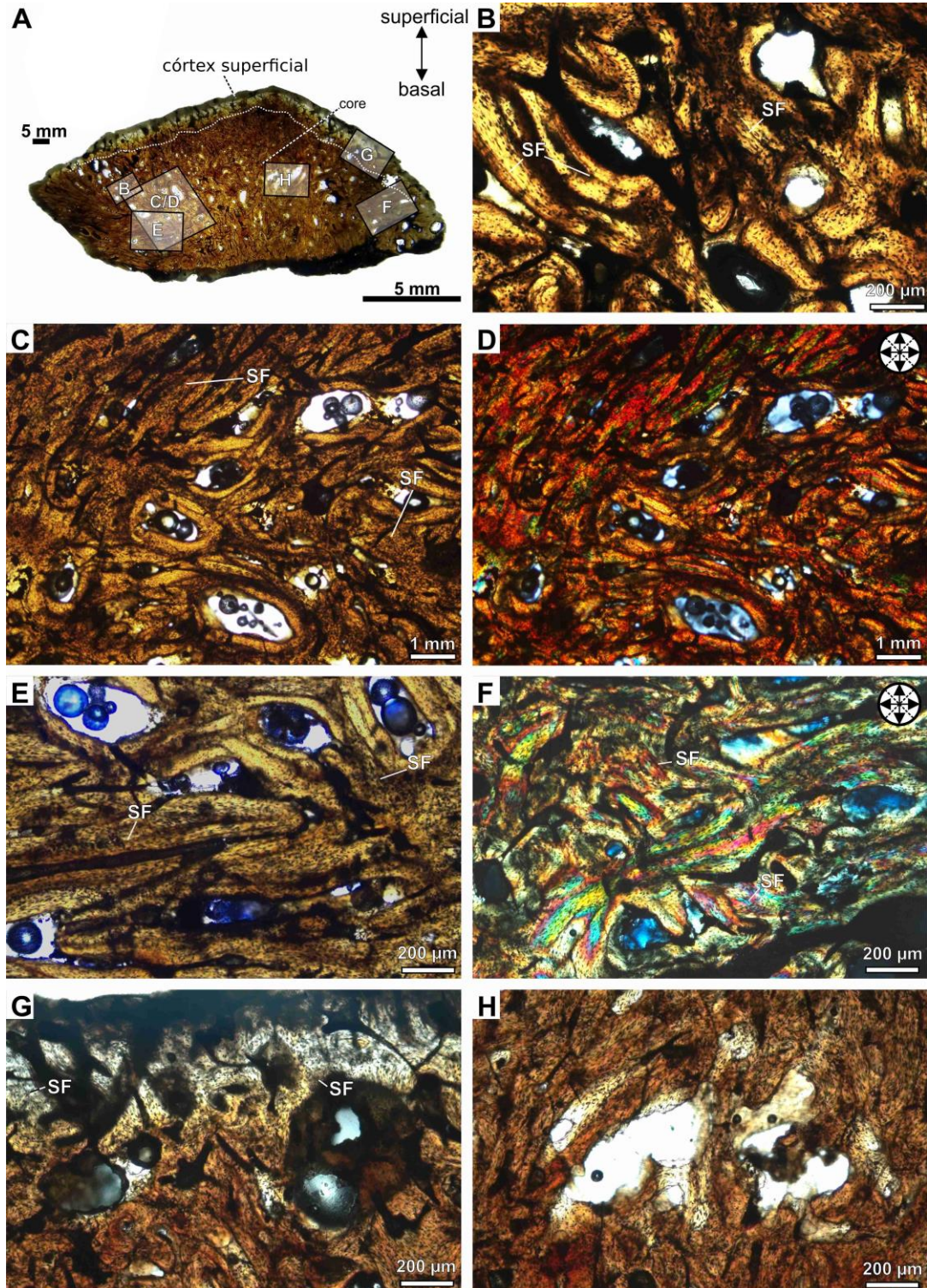
5.4.3 CAV-A4

O espécime exibiu uma superfície desgastada que expôs parcialmente a região central. O núcleo, preenchido por osso compacto intersticial, evidenciou espaços de reabsorção com superfícies irregulares, indicando um processo de reabsorção ativo no núcleo do osteodermo (Fig. 56H). A transição entre o osso cortical e o núcleo ocorreu de forma gradual, refletida na diminuição dos espaços de reabsorção no córtex. Esse núcleo, rico em osso compacto, apresentou poucas cavidades de reabsorção e uma abundância de fibras estruturais. O arranjo das fibras no núcleo foi mais disperso (Fig. 56B-D), enquanto estavam mais organizadas próximas às superfícies externa/basal e marginal do córtex (Fig. 56E-G). A luz de polarização cruzada indicou que as fibras, tanto no núcleo quanto no córtex, foram altamente organizadas de forma ortogonal (Fig. 56C-F), e os canais vasculares mostraram um padrão predominantemente reticular (Fig. 56G). As lacunas dos osteócitos e da matriz óssea foram organizadas em feixes com fibras estruturais, formando conjuntos difusos de fibras estruturais entrelaçadas (SF) (Fig. 56B-G).

O material antártico apresentou um padrão microestrutural caracterizado por ausência ou baixo desenvolvimento do córtex basal osteodérmico e conjuntos altamente ordenados de fibras estruturais ortogonais no córtex superficial. Essa microestrutura histológica foi compatível com um estágio ontogenético inicial, indicando uma relação evolutiva com nodossaurídeos de derivação tardia, pertencente ao grupo Ankylosauria.

Figura 56. Seção transversal de CAV-A4 e sua microestrutura. A – Microanatomia mostrando um osteodermo quilhado. B – Detalhe do alinhamento das lacunas dos osteócitos e da matriz óssea

organizada em feixes com fibras estruturais. C – Fibras estruturais assumindo um arranjo ortogonal no núcleo sob luz normal transmitida e luz polarizada cruzada (D). E – Detalhe das fibras estruturais na região central próxima ao córtex basal. F – Arranjo ortogonal das fibras estruturais no núcleo, próximo à margem do osteodermo, sob luz de polarização cruzada. Córtex superficial em detalhe, com fibras estruturais mais perpendiculares à superfície externa (G). H – Espaços de erosão com superfícies irregulares. SF – fibras estruturais.



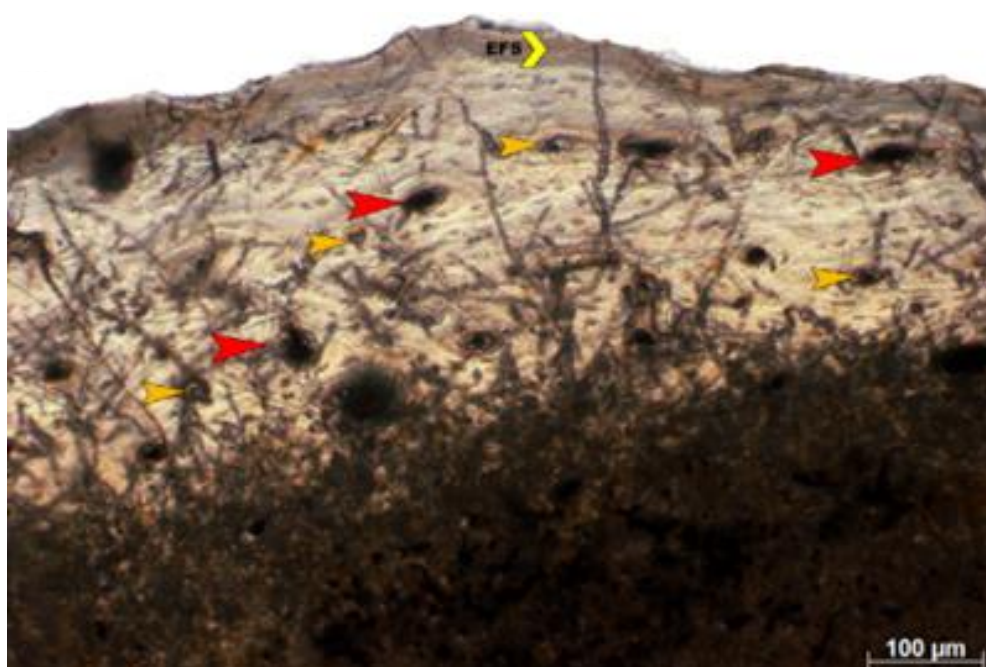
Fonte: A autora (2021).

5.5 Grupo 5: Exemplar não categorizado em grupo comum.

5.5.1 MN 7800-V

O espécime apresentou uma espessura cortical fina, composta por tecido fibrolamelar. A vascularização foi formada por canais longitudinais de diâmetros semelhantes, sem sinais de anastomoses, consistindo apenas em ósteons primários com tecido fibrolamelar, e a cavidade endosteal não apresentou lamelas internas. Uma camada de resina (paralóide) foi aplicada sob o fragmento ósseo ainda em campo, dificultando a visualização dessa parte do osso. Além disso, uma fina camada de lamelas periosteais avasculares cobriu a superfície. Não foram observadas marcas de crescimento, como *annuli* ou linhas de pausa de crescimento, e a ausência de espaços de reabsorção ou ósteons secundários indicou que nenhuma remodelação estava ativa nesse indivíduo no momento de sua morte (Fig. 57).

Figura 57. Seção osteohistológica mostrando o córtex formado basicamente por osteons primários marcados pelas setas, em amarelo os canais vasculares menores e em vermelho os canais vasculares mais desenvolvidos. Escala: 100 μ m.



Fonte: A autora (2020).

5.6 Resumo da análise osteohistológica dos espécimes

As tabelas a seguir sintetizam as características dos espécimes analisados por grupo, abrangendo a microestrutura, o tecido predominante, a macroestrutura e o estágio de vida dos vinte e um exemplares analisados por meio da osteohistologia (Tab. 1), (Tab. 2), (Tab. 3), (Tab. 4).

Tabela 1. Comparação dos resultados dos espécimes pertencentes ao grupo 1.

GRUPO 1				
ESPÉCIME	CARACTERÍSTICA MICROESTRUTURAL	TECIDO	MACROESTRUTURAL	IDENTIFICAÇÃO/ ESTÁGIO
CAV-A3	• Tecido ósseo esponjoso; • Inúmeras trabéculas finas; • Espaços intertrabeculares com tamanhos variados; • Presença de fibras de Sharpey; • Lacunas de osteócitos distribuídas aleatoriamente; • Ausência de LAGs, <i>anulli</i> e EFS.	Fibrolamelar	Osteoporose	Plesiossauros basais
CAV-12V	• Tecido ósseo esponjoso; • Remodelação haversiana intensa; • Presença de osteons secundários; • Trabéculas de tamanhos variados; • Linhas de cementação demarcadas com até três gerações; • Ausência de LAGs, <i>anulli</i> e EFS.	Haversiano Lamelar	Osteoporose	Plesiosauria adulto tardio
CAV-37C	• Remodelação haversiana intensa; • Várias gerações de linhas de cementação sobrepostas; • Poucas lacunas de osteócitos com formato arredondado; • Presença de tecido lamelar e espaços de erosão; • Ausência de LAGs, <i>anulli</i> e EFS.	Haversiano Lamelar	Osteoporose	Mosasauria adulto tardio
CAV-5V	• Lacunas de osteócitos dispostas de forma desorganizada; • Necrose avascular; • Presença de espaços de reabsorção; • Ausência de LAGs, <i>anulli</i> e EFS.	Fibrolamelar Paralelo-fibroso	Osteoporose	Mosasauria
CAV-5V.2	• Lacunas de osteócitos dispostas de forma desorganizada; • Necrose avascular; • Presença de espaços de reabsorção; • Ausência de LAGs, <i>anulli</i> e EFS.	Fibrolamelar Paralelo-fibroso	Osteoporose	Mosasauria
CAV-2V	• Pequena região cortical com osteons primários e secundários; • Grande espaço medular com numerosas trabéculas de tamanhos variados à medida que se afastam do córtex; • Ausência de LAGs, <i>anulli</i> e EFS.	Fibrolamelar	Osteoporose	Mosasauria
CAV-3V	• Região cortical mais espessa de osso primário; • Inúmeras lacunas de osteócitos; • Cavidade medular preenchida por tecido lamelar com formato longitudinal similar; • Ausência de osteons primários e secundários; • Ausência de LAGs, <i>anulli</i> e EFS.	Fibroso Paralelo-fibroso	Osteoporose	Mosasauria

Fonte: A autora (2021).

Tabela 2. Comparação dos resultados dos espécimes pertencentes ao grupo 2.

GRUPO 2				
ESPÉCIME	CARACTERÍSTICA MICROESTRUTURAL	TECIDO	CARACTERÍSTICA MACROESTRUTURAL	IDENTIFICAÇÃO/ ESTÁGIO
CAV-4V	• Compactação em toda a histologia óssea; • Ósteons primários e secundários em toda amostra; • Linhas de cementação demarcadas com mais de duas gerações; • Ausência de LAGs, <i>anulli</i>, EFS e espaços de reabsorção; • Cavidade medular preenchida.	Harvesiano	Paquiostose	Plesiosauria adulto
CAV-A2	• Tecido denso e compacto sem divisão entre córtex e medula; • Áreas com intensas lacunas de osteócitos e outras quase inexistentes; • Linhas de cementação com poucas gerações visíveis em alguns ósteons secundários; • Alta remodelação óssea; • Ausência de LAGs, <i>anulli</i> e EFS.	Lamelar Paralelo-fibroso	Osteoclerose	Plesiosauria subadulto
CAV-A11	• Região medular bem demarcada separada da cortical; • Vascularização alta e plexiforme com canais oblíquos e radiais; • Lacunas de osteócitos abundantes com diferentes orientações desorganizadas; • Espaços de erosão e cartilagem calcificada em algumas áreas; • Tecido denso com córtex e medula hiperplásicos; • Ausência de ósteons secundários, LAGs, <i>anulli</i> e EFS.	Entrelaçado fibroso	Paquiosteoclerose	Plesiosauria juvenil inicial
AK317	• Região medular ocupa quase toda área, com um córtex fino; • Vascularização alta e plexiforme com orientação radial e oblíqua; • Lacunas de osteócitos abundantes com diferentes orientações desorganizadas; • Espaços de erosão com lacunas de <i>Howship</i> e cartilagem calcificada na área medular; • Ausência de ósteons secundários, LAGs, <i>anulli</i> e EFS.	Entrelaçado fibroso	Paquiostose	Plesiosauria juvenil inicial

Fonte: A autora (2021).

Tabela 2. Comparação dos resultados dos espécimes pertencentes ao grupo 2.

GRUPO 2				
ESPÉCIME	CARACTERÍSTICA MICROESTRUTURAL	TECIDO	CARACTERÍSTICA MACROESTRUTURAL	IDENTIFICAÇÃO/ ESTÁGIO
AK-316-2	• Padrão tecidual compacto e denso; • Cavidade medular preenchida sem distinção do córtex; • Alta remodelação e presença de ósteons secundários • Presença de LAGs e <i>anulli</i> espaçados e ausência de EFS; • Vascularização reticular.	Haversiano	Osteoclerose	Plesiosauria basal
CAV-1V	• Padrão tecidual compacto com vários ósteons secundários; • Cavidade medular preenchida sem distinção do córtex; • Canais vasculares reticulares e anastomosados; • Lacunas de osteócitos em algumas áreas; • Ausência de LAGs, <i>anulli</i> e EFS.	Haversiano	Osteoclerose	Plesiosauria adulto
AK-316-4	• Padrão tecidual denso e compacto; • Córtex espesso separada da medula por uma LAG; • Ósteons secundários em todas as regiões com diferentes orientações; • Ausência de EFS; • Canais vasculares reticulares.	Haversiano	Paquiosteoclerose	Plesiosauria adulto

Fonte: A autora (2021).

Tabela 3. Comparação dos resultados dos espécimes pertencentes ao grupo 3.

GRUPO 3				
ESPÉCIME	CARACTERÍSTICA MICROESTRUTURAL	TECIDO	CARACTERÍSTICA	IDENTIFICAÇÃO/ ESTÁGIO
AK-316-1	• Cavidade medular livre e reduzida; • Córtex denso formado por vários ósteons secundários com presença de uma LAG; • Intensa vascularização apresentando arranjo reticular dos canais; • Linhas de cementação marcando alguns ósteons; • Abundantes lacunas de osteócitos; • Ausência de EFS.	Haversiano Paralelo-fibroso	Paquiostose	Plesiosauria adulto
AK-316-3	• Cavidade medular aberta e reduzida; • Alta vascularização com arranjo reticular dos canais; • Cavidades de reabsorção óssea nas áreas centrais; • Ausência de linhas de cementação; • Ausência de LAGs, <i>anulli</i> e EFS.	Haversiano Paralelo-fibroso	Paquiostose	Plesiosauria subadulto
CAV-A1	• Córtex espesso com resquício de tecido medular; • Ósteons primários e secundários; • Baixa remodelação haversiana; • Vascularização abundante com arranjo reticular; • Ausência de Linhas de cementação, LAGs, <i>anulli</i> e EFS; • Presença de fibras de Sharpey	Fibrolamelar	Paquiostose	Plesiosauria subadulto recente
AK-316-0	• Cavidade medular com resquício de tecido ósseo; • Córtex compacto e espesso; • Remodelação haversiana baixa com vascularização reticular; • Três LAGs justapostas, com ausência de EFS; • Lacunas de osteócitos na remodelação haversiana.	Haversiano	Paquiosteoclerose	Plesiosauria juvenil

Fonte: A autora (2021).

Tabela 4. Resultados dos espécimes pertencentes ao grupo 4 e grupo 5.

GRUPO 4			
ESPÉCIME	CARACTERÍSTICA MICROESTRUTURAL	FORMA DO OSTEODERMO	IDENTIFICAÇÃO/
CAV-A5	• Arranjo altamente ordenado das fibras no córtex superficial; • Canais vasculares reticulares; • Fibras estruturais ortogonais no córtex superficial; • Espaços de reabsorção; • Ausência de LAGs, <i>anulli</i> e EFS.	Formato do osteodermo arredondado e triangular com quilha longitudinal	Ankylosauria nodosaurídeos de derivação tardia
CAV-A10			
CAV-A4			
Grupo 5			
ESPÉCIME	CARACTERÍSTICA MICROESTRUTURAL	IDENTIFICAÇÃO/ ESTÁGIO	
MN 7800-V	• Ósteons primários; • Ausência de ósteons secundários; • Ausência de lamelas internas; • Presença de uma fina camada periostais avasculares; • Ausência de LAGs, <i>anulli</i> e EFS); • Ausência de zonas de reabsorção óssea.	Pterosauria adulto	

Fonte: A autora (2021).

6 DISCUSSÃO

A microestrutura óssea é uma ferramenta que pode ser utilizada na identificação de organismos, principalmente extintos, considerada indicativa de estágio ontogenético, adaptações biomecânicas e fisiológicas (ENLOW 1969; DE BUFFRENIL; MAZIN 1990; CHINSAMY 1990; WIFFEN et al., 1995; CRUICKSHANINS et al. 1996; CRUICKSHANK et al. 1996; CURRY, 1999; HORNER et al., 1999; ELEUTERIO et al., 2015). A histologia óssea dos répteis aquáticos identificada foi discutida com relação às taxas de crescimento, ontogenia, adaptações biomecânicas e a presença da remodelação haversiana. Além disso, foi discutida a microestrutura diagnóstica dos osteodermos do dinossauro Ankylosauria e o grupo Pterosauria.

6.1 Taxas de crescimento

Existem diferentes formas para entender o padrão de crescimento dos organismos e os mecanismos envolvidos na remodelação óssea completa no estágio adulto. No caso de formas extintas, padrões de crescimento podem ser inferidos da microestrutura óssea por esqueletocronologia (SNOVER et al., 2007) e grau de remodelação óssea (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990). A quantificação de linhas de crescimento (LAGs, *annuli*) no córtex, já foi utilizada para estimar a idade em diferentes répteis aquáticos (CASTANET; SMIRINA, 1990; PELLEGRINI, 2007; SNOVER, 2002; SNOVER et al., 2007) Em crocodilos (ANDRADE, 2014; ANDRADE; SAYÃO, 2018), tartarugas (RODHIN, 1985; SNOVER; HOHN, 2004; GOSHE et al., 2010) e ictiossauros como o *Mixosaurus* (KOLB et al., 2011), a esqueletocronologia é adotada para estimar a maturidade do esqueleto. Neste estudo, o espécime AK-316-2, um plesiossauro basal, apresentou a maior quantidade de linhas de pausa de crescimento em um tecido com intensa remodelação haversiana. Esse espécime foi seguido por AK-316-0, um juvenil, e

pelos adultos AK-316-1 e AK-316-4. Dessa forma, diferentes estágios ontogenéticos puderam ser identificados, mesmo na presença de linhas de pausa de crescimento (LAGs). Isso indica que as linhas de crescimento nem sempre são indicativas do estágio ontogenético, sendo essencial analisar todas as microestruturais, como o tipo de tecido, organização dos canais vasculares, o tipo de canais e a presença de EFS (HORNER et al., 2009; WERNING, 2012).

A remodelação óssea pode afetar tecidos primários e secundários, compactos e esponjosos (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990). Envolve um processo duplo de reabsorção e redeposição óssea, estando relacionado à presença de linhas de cementação de reabsorção (TALEVI, 2010). Ossos altamente vascularizados e remodelados apagam as marcas de crescimento com a reabsorção e deposição óssea, mas as lamelas externas sofrem menos remodelação no córtex mais externo, sendo mais facilmente identificadas (CASTANET et al., 1993). O grau de remodelação óssea tem sido utilizado para inferir a maturidade do osso em Plesiosauria (WIFFEN et al., 1995; FOSTOWICZ-FRELIK; GAŹDZICKI, 2001), enquanto na maioria dos Ichthyosauria e Mosasauria, as variações na microestrutura sofrem influência da biomecânica, fisiologia e estilo de vida (HOUSSAYE et al., 2013; HOUSSAYE et al., 2014). As linhas de cementação bem demarcadas evidentes em CAV-12V, AK-37C, CAV-4V, CAV-A2 e AK-316-1 corroboram para taxas mais lentas de crescimento devido à alta remodelação desses plesiossauros.

A taxa de crescimento do tecido ósseo aumenta com a densidade da vascularização e diminui com a organização das fibras colágenas (AMPRINO, 1947; DE MARGERIE et al., 2002). Histologicamente, Mosasauria apresentava geralmente baixa organização do tecido ósseo com média a alta vascularização (SHELDON, 1997; SALGADO et al., 2007; HOUSSAYE, 2008; TALEVI, 2010; HOUSSAYE et al., 2013; HEINGARD, 2014). Esse padrão desorganizado do tecido também foi identificado em Ichthyosauria do Jurássico (ROTHSCHILD et al., 2012) e em Chelonioidea atuais e extintas (ROTHSCHILD et al., 2012). Houssaye e Bardet (2012) consideraram as taxas de Mosasauria mais altas do que os Squamatas existentes. Os atuais representantes dos Squamatas apresentam canais simples com orientação radial apenas em táxons de grande porte (DE BUFFRÈNIL et al., 2008). Os exemplares CAV-2V, CAV-3V, CAV-5V e CAV-5V.2 apresentam alta

vascularização e tecido com abundantes fibras altamente desorganizadas, sugerindo altas taxas de crescimento ósseo (AMPRINO, 1947; DE MARGERIE et al., 2002).

O osso paralelo-fibroso é um tecido intermediário entre o fibroso e o lamelar (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990). O tecido paralelo-fibroso foi encontrado nas vértebras (HOUSSAYE; TAFFOREAU, 2012; HOUSSAYE; BARDET, 2012) e ossos longos (HOUSSAYE et al., 2013) de mosassauros hidropélvicos. Heingård (2014) verificou a existência tanto de tecido paralelo-fibroso quanto de fibrolamelar em ossos longos e vértebras de mosassauros hidropélvicos e associou o mosassauo derivado *Platecarpus' ptychodon*, ao crescimento encontrado em Ichthyosauria e Plesiosauria. O tecido do tipo entrelaçado fibroso e fibrolamelar sugerem deposição óssea rápida em espécies com alto metabolismo e altas taxas de crescimento (DE BUFFRENIL; MAZIN, 1990; CHINSAMY, 1997; HUTTENLOCKER et al., 2013) tendo sido observado em vários grupos marinhos extintos como Ichthyosauria (HOUSSAYE et al., 2014), como também na tartaruga-de-couro *Dermochelys*, (HOUSSAYE, 2013). Nesse trabalho, CAV-5V, CAV-5V.2, CAV-3 e CAV-2 apresentaram predominância do tecido paralelo-fibroso, mas associados aos tecidos fibrolamelar e fibroso. No entanto, CAV-2V ainda apresentou o tecido paralelo-fibroso de fibra incomum que possui um crescimento intermediário entre o tecido fibrolamelar e o fibroso (HOUSSAYE; BARDET, 2012). Isso sugere que as altas taxas de crescimento eram semelhantes às da tartaruga-de-couro *Dermochelys* e CAV-2V poderia ainda ter o crescimento superior, intermediário entre Plesiosauria e Ichthyosauria (BERNARD et al., 2010).

Krahl et al. (2013) analisaram a histologia óssea de Nothosauria, Pistosauria e Plesiosauria a fim de comparar e avaliar o metabolismo e o crescimento ósseo ao longo da linhagem filogenética dos Sauropterygia. No grupo mais basal, Nothosauria, o córtex era espesso e a cavidade medular expandida, diferentemente de Pistosauria. Com a evolução, a cavidade medular também foi sendo reduzida para melhor adaptação à vida na água (HOUSSAYE, 2009; 2013). Em *Plesiosaurus dolichodeirus*, do Jurássico, o tecido fibrolamelar apresentou uma redução ainda maior da cavidade medular em um adulto com crescimento finalizado (KRAHL et al., 2013). Esses dados sugerem um aumento das taxas metabólicas desde grupos mais

basais que foram evoluindo e tornando-se maiores ao longo da linhagem filogenética.

Fostowicz-Frelik e Gaździcki (2001) encontraram nas vértebras centrais, em ossos da cintura (pélvica e escapular) e costela uma total compactação óssea em plesiossauros subadultos. Neste estudo, AK-316-2, CAV-1V, AK-316-4 apresentaram todo o córtex e medula compactados com muitos canais vasculares reticulares, indicando uma alta taxa de crescimento. CAV-A11 e AK-317 reportaram o mesmo padrão compactado com um rápido crescimento e presença do tecido entrelaçado fibroso. O tipo do tecido plexiforme/radial com orientação reticular dos canais vasculares é conhecido por apresentar as maiores taxas de crescimento ósseo, diferentemente dos canais longitudinais que teriam a menor taxa de crescimento (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990). Esse padrão de tecido e orientação dos canais foram observados em vários estudos de Plesiosauria (OSSA-FUENTES et al., 2017; WIFFEN et al., 1995; LIEBE e HURUM, 2012).

6.2 Ontogenia

A microestrutura óssea é uma ferramenta que pode ser utilizada na identificação ontogenética de organismos, principalmente extintos (ENLOW 1969; DE BUFFRENIL; MAZIN 1990; CHINSAMY, 1990; WIFFEN et al., 1995; CRUICKSHANINS et al. 1996; CURRY, 1999; HORNER et al., 1999; ELEUTERIO et al., 2015). O osso histologicamente vai se modificando ao longo da vida do animal e deixa marcas que podem ser interpretadas após a sua morte. O grau de remodelamento estabelecido com a deposição e reabsorção óssea, está principalmente relacionado à maturidade esquelética em tetrápodes, como mamíferos terrestres e dinossauros (KLEIN; SANDER, 2008; MITCHELL et al., 2017). Em indivíduos adultos é de se esperar uma remodelação óssea maior quando comparado ao estágio juvenil (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990; CHINSAMY-TURAN, 2005).

Em Plesiosauria, a microestrutura óssea varia ao longo da ontogenia, com juvenis apresentando um tecido denso compactado (WIFFEN et. al., 1995; ARAÚJO et. al., 2015; OSSA-FUENTES et. al., 2017; O'GORMAN et. al., 2016), enquanto na fase adulta desenvolvem um tecido esponjoso ou trabecular (WIFFEN et. al., 1995; TALEVI; FERNANDEZ, 2014; TALEVI, 2015; SATO et al., 2018; GARAT, 2019). Com base na microestrutura, o grau de remodelamento ósseo associado com a compactação do tecido tem sido melhor indicativo para estimar o estágio ontogenético em Plesiosauria (TALEVI, 2015). Aqui, o menor grau de remodelação e compactação foram encontrados em CAV-11V e AK-317 permitindo a sua associação à Plesiosauria juvenis. Exemplos com maior alto grau de remodelação e linhas de pausa de crescimento foram associados aos indivíduos mais maduros, embora nenhum tenha depositado as lamelas externas (EFS). Em mosasauroides hidropélvicos, a microestrutura dos ossos é semelhante entre jovens e adultos durante toda a ontogenia (HOUSSAYE; TAFFOREAU 2012), o que dificulta sua identificação ontogenética baseada apenas nesse critério.

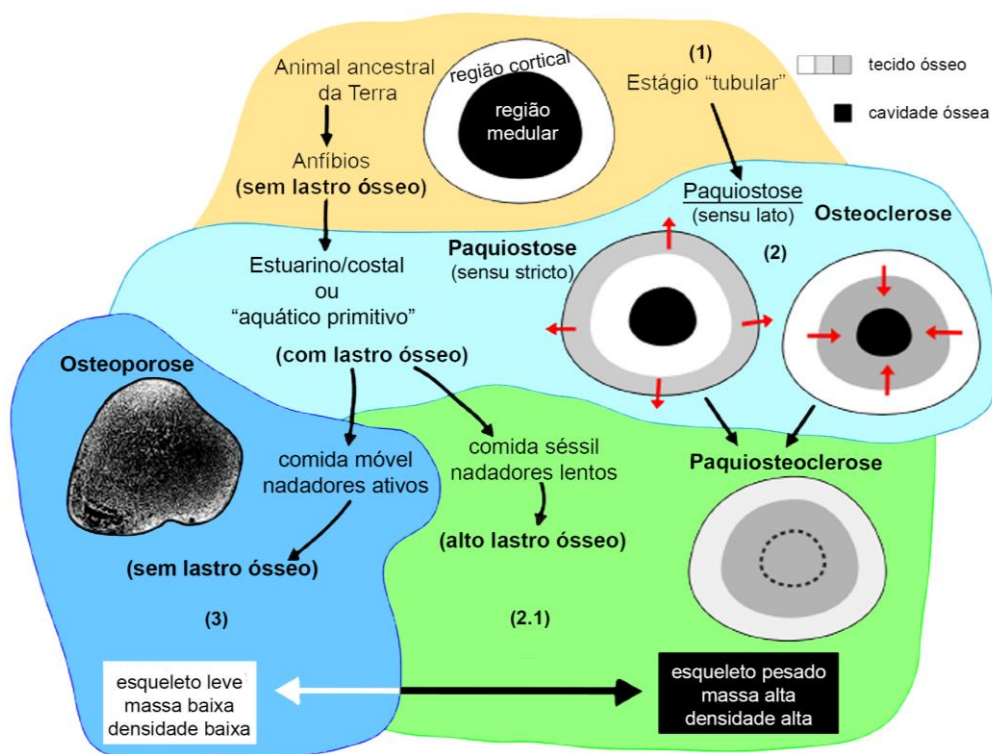
O crescimento do animal depende da efetiva ação dos condroclastos atuando na reabsorção da cartilagem para a deposição do tecido ósseo (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990). A presença de cartilagem calcificada em um plesiossauro *Elasmosaurus* neonatal já foi reportada por Ossa-Fuentes et al. (2017), também em osso propodial e escápula por O'Gorman et al. (2017) em *Aristonectes*. Ambos apresentavam lacunas de *Howship* e a linha de *Kastschenko* (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990) que separa o tecido medular do cortical. Durante o crescimento do osso longo na produção da cavidade medular, a cartilagem embrionária persiste e não é destruída pela ação dos condroclastos formando a fina linha de *Kastschenko* (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990). A presença desta linha indicaria que a idade ontogenética da amostra era perinatal no momento da sua morte (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990). As secções de CAV-A11 e AK-317 não apresentavam essa linha, mas estavam presentes a cartilagem calcificada e todo o padrão microestrutural encontrado previamente por Ossa-Fuentes et al. (2017) e O'Gorman et al. (2017). As lacunas de *Howship* mostram a presença de intensa atividade condroclástica, em *Elasmosaurus* (Ossa-Fuentes et al., 2017) e *Aristonectes* (O'Gorman et al., 2017), assim como apresentado em CAV-A11 e AK-

317, o que indica que estes exemplares estavam no estágio juvenil inicial, mas não neonatal.

6.3 Adaptações microestruturais para a vida na água

Na evolução do esqueleto de tetrápodes secundários adaptados à vida na água, o primeiro estágio evolutivo refere-se a um animal ancestral terrestre que muda sua forma de vida para uma forma anfíbia. Possuía uma estrutura óssea em estágio tubular com uma região externa cortical e outra medular interna (cavidade) (TALEVI, 2010; OSSA-FUENTES et al., 2017). Essa forma ancestral não utilizava o osso com função de lastro. Uma forma aquática primitiva derivada do ancestral apresentava hábito de vida estuarino ou costal, que utilizava o esqueleto com função de lastro para auxiliar no controle passivo da flutuabilidade do animal aquático (OSSA-FUENTES et al., 2017). O aumento do lastro ósseo é chamado de paquiosiose (sensu lato) e ocorre de três formas: paquiosiose (sensu stricto), osteoclerose ou paquiososteoclerose (Fig. 58) (DE RIQCLÈS; DE BUFFRÉNIL, 2001; TALEVI, 2010).

Figura 58. Esquema da evolução do esqueleto de tetrápodes com adaptações secundárias à vida na água. (1) estágio tubular do osso em animais terrestre; (2) as primeiras adaptações do osso com função de lastro em animais aquáticos e semi-aquáticos, a paquiosostose s.l., que se divide em paquiosostose s.s., osteoclerose e (2.1) paquiososteoclerose; (3) o estágio de maior evolução do esqueleto com a osteoporose.



Fonte: Modificado de Ossa-Fuentes et al. (2017).

A transformação nos animais aquáticos derivados que trouxe a leveza do esqueleto, permitindo o nado mais ativo com diminuição da resistência na água, foi atingida com a osteoporose (TAYLOR, 2000; DE RICQLÈS; DE BUFFRÉNIL, 2001; OSSA-FUENTES et al., 2017). Fisiologicamente, a osteoporose é causada por atividade intensa osteoclástica no osso cortical sem a formação de novo osso para substituir. A massa e densidade óssea são diminuídas, o esqueleto mais leve torna possível uma caça mais ativa e a alimentação mais eficiente. Nessas formas, não há mais a função de lastro ósseo e o ambiente é caracterizado por regiões mais profundas e pelágicas (Fig. 58) (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990; TAYLOR, 2000; DE RICQLÈS; DE BUFFRÉNIL, 2001; OSSA-FUENTES et al., 2017). O tipo de especialização presente em cada animal depende de vários fatores como linhagem filogenética, biomecânica, estágio ontogenético e/ou hábito de vida (HOUSSEY, 2013).

A paquiostose foi documentada em diversos estudos sobre mosassauros, incluindo *Platecarpus* (SHELDON, 1997) e *Mosasaurus lemonnieri* (TALEVI et al., 2011). Da mesma forma, a osteoclerose também foi reportada em mosassaurídeos indeterminados (Salgado et al., 2007). Os mosassauros apresentavam três morfotipos que marcaram a transição da vida terrestre para a pelágica aquática (CALDWELL; PALCI, 2007; HOUSSAYE et al., 2013). A primeira forma era pequena, com menos de 2 metros de comprimento, possuindo adaptações para locomoção terrestre, como membros plesiopedais e cintura pélvica. A segunda forma, com tamanhos de 3 a 6 metros, representava uma transição para o ambiente aquático, mantendo membros plesiopedais, mas com modificações na cintura pélvica. A terceira forma, com dimensões de 4 a 15 metros, estava totalmente adaptada à vida pelágica, apresentando membros hidropedais e cintura hidropélvica (CALDWELL, 2002; CALDWELL; PALCI, 2007; HOUSSAYE et al., 2013).

A leveza do esqueleto foi essencial para a natação pelágica, favorecida pela formação de tecido esponjoso, que ajudava a diminuir o peso corporal e a resistência na água (HOUSSAYE, 2013; TAYLOR, 2000). Houssaye e Tafforeau (2012) demonstraram que os mosassauros eram nadadores exímios desde as fases iniciais do desenvolvimento, sem diferenças significativas nos habitats ocupados ao longo dos estágios de vida. Os espécimes CAV-3V e CAV-2V apresentaram tecidos osteoporóticos, típicos de mosassauros hidropélvicos, ao contrário de CAV-5V e CAV-5V.2, que mostraram um grau de porosidade, mas com intensa compactação óssea. Essa diferença refletia possivelmente nas morfologias apresentadas e nos modos de vida de cada animal, sugerindo que CAV-5V e CAV-5V.2 eram representantes de uma transição entre a vida aquática e terrestre, conforme reportado por Houssaye (2008).

A osteoporose é a condição mais comumente registrada em mosassauros, incluindo *Tylosaurus* (SHELDON, 1997; HEINGARD, 2014) e *Clidastes* (HEINGARD, 2014), além de formas mais derivadas como *Mosasaurus hoffmani* (HOUSSAYE, 2008) e mosassauros indeterminados encontrados na Ilha James Ross (SALGADO et al., 2007; TALEVI et al., 2011). Neste estudo, também observou-se essa condição em CAV-2V e CAV-3V. A leveza do esqueleto resultante da osteoporose confere

uma estrutura mais leve, com menor massa e densidade, favorecendo a eficiência de nado em espécies pelágicas (TAYLOR, 2000).

Além disso, a presença de esqueleto osteoporótico já foi documentada em diversas pesquisas sobre Plesiosauria, especialmente em estágios ontogenéticos adultos (WIFFEN et al., 1995; SALGADO et al., 2007; TALEVI, 2010; SATO et al., 2018; GARAT, 2019). Essas investigações associam o comportamento dos plesiossauros à capacidade de cruzar águas abertas, profundas e pelágicas. Em espécimes como CAV-A3, AK-37C e CAV-12V, observou-se uma microestrutura semelhante, adaptada à vida aquática, apresentando tecido osteoporótico em conjunto com trabéculas e numerosos espaços de reabsorção.

Ao comparar com animais modernos, como golfinhos e baleias, observa-se que os cetáceos possuem ossos leves, com baixa densidade e massa, características também presentes em répteis aquáticos extintos (TAYLOR, 2000). Neste estudo, analisamos espécimes que exibem essas mesmas características, proporcionando uma compreensão mais abrangente dos aspectos paleoambientais e paleobiológicos desses animais extintos. Os mamíferos aquáticos, como sirênios e cetáceos, são exemplos ideais para reconstruir o modo de vida de répteis que se adaptaram secundariamente à vida aquática. Os sirênios, por sua vez, apresentam osteoclerose e paquiosteoclerose em vários ossos (HOUSSAYE, 2009), refletindo comportamentos ambientais e características osteohistológicas semelhantes. A flutuabilidade de um animal pode ser significativamente influenciada por alterações no volume e na densidade do esqueleto (TAYLOR, 2000). Condições osteoporóticas, aliadas a um volume pulmonar reduzido, podem proporcionar flutuabilidade neutra em diferentes profundidades. Em contrapartida, um aumento na massa óssea pode resultar em uma faixa de flutuabilidade neutra mais restrita e em águas rasas (TAYLOR, 2000). Essa relação entre estrutura óssea e flutuabilidade é crucial para entender como esses animais se adaptaram a seus habitats aquáticos.

Mergulhos profundos, longos ou repetitivos realizados por vertebrados aquáticos extintos resultaram em alterações ósseas conhecidas como necrose avascular ou doença descompressiva (ROTHSCHILD; MARTIN, 1987). Essa

patologia ocorre devido à interrupção do fornecimento de sangue ao esqueleto (ROTHSCHILD; MARTIN, 1987), e esqueletos mais densos são considerados mais suscetíveis ao desenvolvimento dessa condição (MARTIN; ROTHSCHILD, 1989). A doença descompressiva foi observada em diversos vertebrados répteis extintos, incluindo Mosasauria (SHELDON, 1997; HEINGARD, 2014), Ichthyosauria (ROTHSCHILD et al., 2012), Plesiosauria (ROTHSCHILD; STORRS, 2003) e tartarugas marinhas (ROTHSCHILD, 1987, 1991). Embora os grupos Plesiosauria e Ichthyosauria tenham existido por longos períodos, mudanças funcionais em seus estilos de vida, especialmente com mergulhos mais profundos nas formas mais derivadas, podem ter contribuído para a descompressão observada em seus ossos (ROTHSCHILD et al., 2012; ROTHSCHILD; STORRS, 2003). No caso dos Mosasauria, Sheldon (1997) identificou necrose avascular em todos os exemplares de *Platecarpus* e *Tylosaurus*, enquanto não encontrou essa condição em *Clidastes*. Nos espécimes CAV-5V e CAV-5V.2, foi observada uma descontinuação do tecido na diagonal, preenchida por sedimento. Essa condição pode estar associada a um esqueleto denso, sugerindo uma ligação entre a estrutura óssea e a necrose avascular. A análise osteohistológica desses fragmentos oferece insights valiosos sobre as adaptações e patologias enfrentadas por esses vertebrados aquáticos ao longo de sua evolução.

A doença descompressiva em mamíferos como pinguins (KOOYMAN; PONGANIS, 1994), golfinhos (RIDGEWAY; HARRISON, 1986) e baleias (MATTHEWS, 1978), revelaram que um volume pulmonar menor seria necessário para mergulhos mais profundos em resposta ao aumento da pressão nos mergulhos profundos. Com esse aumento, o gás poderia atingir o sistema circulatório em reposta ao possível colapso do pulmão (MARTIN; ROTHSCHILD, 1989). Baleias atuais mergulham profundamente em busca do alimento, o que poderia resultar no desenvolvimento da síndrome da descompressão, mas está ausente em todos os táxons modernos (BEATTY; ROTHSCHILD, 2008). Alterações na fisiologia circulatória em Cetáceos (BEATTY; ROTHSCHILD, 2008) podem ter melhorado a capacidade de mergulho desses animais que viveram um tempo geologicamente mais prolongado quando comparados aos mosassauros.

6.4 Remodelação haversiana em animais aquáticos

O valor funcional da remodelação haversiana tem sido associada ao crescimento, reparo e desenvolvimento do tecido ósseo, bem como à reposição mineral para a homeostase e/ou adaptação mecânica (WITTEN; HUYSSEUNE, 2009). Em plesiossauros foi sugerido que ocorre a formação do osso haversiano no esqueleto que sofre maior atrito e estresse mecânico no ambiente (LIEBERMAN et al. 2003). Segundo Talevi e Fernandèz (2014) em um estudo histológico realizado com elementos do mesmo indivíduo, ossos do úmero e vértebras caudais sofrem maior estresse na água, apresentando uma remodelação óssea haversiana mais intensa. Enquanto os elementos da costela e cintura pélvica com menor atrito e estresse mecânico durante o nado, apresentariam menor remodelação. Tornar o esqueleto rígido com a remodelação haversiana dificultaria o nado e a predação. A manobrabilidade, nesse caso, seria dificultada pela rigidez corporal. Foi observado para todos os plesiossauros deste estudo, o tecido haversiano com menor ou maior grau de remodelação óssea, que poderia estar relacionado à paleobiologia e/ou paleocologia. A histovariabilidade funcional em cada elemento do esqueleto deve ser considerado em plesiossauros *Elasmosaurus*, como já foi reportado em aves (DE MAGERIE, 2002) e pterossauros (SAYÃO, 2003).

Fatores filogenéticos também podem estar envolvidos no desenvolvimento do tecido haversiano intenso (TALEVI; FERNANDÈZ, 2014). O aspecto filogenético também seria um fator a se considerar na formação do tecido haversiano. Em linhagens que incluía os Sauropterygia mais basais, *Nothosaurus spp.* e *Pistosaurus longaevus* do Triássico e *Plesiosaurus dolichodeirus* do Jurássico, foi discutida a evolução do tecido e hábito de vida desses animais. Em Plesiosauria o metabolismo era bem mais desenvolvido e a alta remodelação haversiana com diminuição da cavidade medular foram fatores importantes selecionados ao longo da linhagem (KRAHL et al., 2013). Outra condição já discutida neste trabalho que também influenciou significativamente a formação do tecido haversiano seria a ontogenia em Plesiosauria no estágio adulto (WIFFEN et al., 1995). Dessa forma, o tecido

haversiano não pode ser explicado apenas por um fator, diversos aspectos tiveram relação com o seu desenvolvimento em Plesiosauria.

6.5 Comparações microestruturais dos osteodermos

A microestrutura dos espécimes assemelha-se às características ósseas metaplásicas em osteodermos, como apontado por Main et al. (2005), caracterizado por um tecido ósseo dérmico amorfo, pouco vascularizado com fibras numerosas e orientadas em várias direções. Outra característica é a falta de canálculos nas lacunas dos osteócitos (LEVRAT-CALVIAC; ZYLBERBERG, 1986). Diferentemente dos ossos neoplásicos, não possui o desenvolvimento de perióstio, sendo formado a partir de tecidos conjuntivos densos, como ligamentos e tendões (HAINES; MOHUIDDIN, 1968; ORGAN; ADAMS, 2005), e no caso dos osteodermos de anquilossauros e arcossauros, de fragmentos da derme (MAIN et al., 2005; VICKARYOUS; SIRE, 2009).

Os espécimes deste estudo não apresentam marcas de crescimento e reconstruções secundárias densas. Alguns osteodermos de anquilossauros também são desprovidos de tais características (HAYASHI et al., 2010), enquanto outros foram diferenciados em relatos anteriores pela ocorrência de tecido ósseo lamelar primário com linhas de pausa de crescimento e extensa reconstrução secundária (SCHEYER; SANDER, 2004; MAIN et al., 2005). Tal distinção foi considerada como representando estágios ontogenéticos distintos, sendo os estágios juvenil/subadulto caracterizados pelo rápido crescimento do osso e posteriormente substituídos no estágio adulto pelo osso lamelar com linhas de pausa de crescimento e osso secundário por processos de erosão/reconstrução (MAIN et al., 2005; HAYASHI et al., 2009, 2010).

Ornitísquios polares (por exemplo, ornitópodes e nodossaurídeos) e dinossauros terópodes têm dinâmica de crescimento semelhante aos táxons de latitudes mais baixas (WOODWARD et al., 2011). Isso é observado, por exemplo, na

microestrutura dos ossos longos da *Antarctopelta* (CERDA et al., 2019). Esse padrão microestrutural é marcado por um rápido crescimento precoce, reduzindo o tempo desses grupos à predação e períodos de extenso estresse ambiental, como o inverno polar (WOODWARD et al., 2011; CERDA et al., 2019). Em nodosaurídeos, o espessamento do núcleo e o aumento da vascularização nos osteodermos corporais sugerem algum papel na remobilização do cálcio para o equilíbrio fisiológico, como nos titanossauros (CURRY ROGERS et al., 2011; VIDAL et al., 2017). Portanto, a estrutura dos osteodermos do corpo, juntamente com a estratégia de crescimento observada nos ossos longos, pode ter sido pré-adaptações à colonização de altas latitudes em relação aos anquilossaurídeos. Além disso, a falta de marcas de crescimento dos osteodermos neste estudo sugere que pelo menos parte de seu crescimento e desenvolvimento esquelético não foi interrompido pelas severas condições ambientais.

A presença de fibras estruturais no osso primário é encontrada em vários dinossauros (HORNER et al., 2000). No tecido secundário, a formação desses feixes mineralizados das fibras de colágeno é diagnóstico para o grupo Ankylosauria (STEIN et al., 2013). Esse padrão de fibras estruturais no osso secundário foi reportado tanto nos osteodermos (DE RICQLÈS et al., 2001; SCHEYER; SANDER, 2004; CERDA et al., 2019) quanto nos ossos longos (STEIN, et al., 2013; CERDA et al., 2019). Os osteodermos identificados neste estudo apresentaram essa característica chave para a associação histológica, semelhante à encontrada por Scheyer e Sander (2004) em dois Nodosauridae, *Struthiosaurus* sp e Nodosauridae indeterminado, respectivamente. O arranjo das fibras estruturais encontradas por Scheyer e Sander (2004) são aparentemente aleatórias, mas possuem um arranjo altamente organizado. Dois conjuntos de fibras estruturais, um em paralelo e perpendicular à superfície do osteodermo, e um obliquamente ao primeiro, formando um arranjo tridimensional. Esse arranjo não se aplica a todos os Ankylosauria, apenas aos Nodosauridae e os Ankylosauridae. Em *Struthiosaurus*, esse arranjo é mais baixo com a presença de ósteons primários e secundários. A mesma relação foi encontrada nos osteodermos aqui estudados.

A principal diferença entre anquilossaurídeos e nodosaurídeos de origem tardia é o córtex basal e a espessura do núcleo (BURNS; CURRIE, 2014). Os novos

espécimes descritos aqui foram filogeneticamente inferidos como nodosaurídeos, e sua espessura do córtex indica que eles têm alguns dos córtices mais finos entre os nodosaurídeos, mesmo que o córtex possa ter sido parcialmente perdido devido ao intemperismo. Considerando o padrão osteodérmico, sugere que os espécimes de CAV estão mais intimamente relacionados aos nodosaurídeos de origem tardia.

6.6 Comparações microestruturais dos pterossauros com outros tetrápodes

A presença de lamelas externas (Sistema Fundamental Externo - EFS) foi utilizada anteriormente para inferir a maturidade somática em indivíduos amostrados, indicando o término do desenvolvimento da circunferência periosteal (CORMACK 1987; STARCK; CHINSAMY 2002; PONTON et al., 2004). No entanto, os ossos ainda podem se tornar mais robustos (WOODWARD et al. 2011, KELLNER et al., 2013; LEE; O'CONNOR, 2013, ANDRADE et al. 2015). Comparações com osteohistologias de outros tetrápodes relatados do mesmo depósito, como dinossauros ornitópodes e plesiosauros, mostram diferenças significativas em relação a MN 7800-V. Os ornitópodes apresentam um córtex mais robusto, com osso pouco entrelaçado a fibras paralelas compondo o osso primário e um córtex externo quase exclusivamente lamelar (HORNER et al. 2009; WERNING 2012). Este clado também exibe um córtex interno fortemente remodelado por ósteons secundários, estendendo-se até o córtex médio, com total ausência de restos primários originais (WERNING, 2012). Outra diferença é a presença de crescimento cíclico em ornitópodes, caracterizado por múltiplas linhas de pausa de crescimento (LAGs). Essas características osteohistológicas diferem do osso fibrolamelar encontrado em MN 7800-V, que também não apresenta um córtex remodelado.

O EFS já foi registrado em mamíferos (CORMACK, 1987), aves (PONTON et al., 2004), dinossauros não-aviários (ERICKSON et al. 2004; HORNER; PADIAN, 2004; PADIAN et al., 2004) e crocodilomorfos (WOODWARD et al., 2011; ANDRADE et al., 2015). Em pterossauros, o EFS está até agora restrito a poucos espécimes

(SAYÃO 2003; STEEL 2008; KELLNER et al., 2013), sendo raro em táxons não-pterodactiloides, com apenas dois registros (GROSS, 1934; DE RICQLÈS et al., 2000) e, até o momento, ausente em muitos grupos derivados de pterodactiloides, como os azhdarchoids. Em todas as ocorrências conhecidas do EFS, o córtex é marcado pela presença de LAGs, que não foram observadas em MN 7800-V, uma característica que deve ser investigada mais a fundo. Apesar da ausência de outras características microestruturais, o espécime foi identificado como um adulto que já completou ou estava prestes a completar seu crescimento somático.

A osteohistologia de plesiossauros é bastante peculiar, com a matriz óssea preenchendo quase completamente a região medular, formando um esqueleto denso semelhante ao osteoesclerótico (SALGADO et al. 2007; OSSA-FUENTES 2017), assim como foi observado neste estudo para CAV-A2, AK-316-2 e CAV-1V, identificados com as mesmas características. Isso difere notavelmente da condição de MN 7800-V, que apresenta um córtex mais fino com uma cavidade medular livre.

7 CONCLUSÃO

A análise da osteohistologia dos fragmentos ósseos coletados na Baía de Santa Marta, na ilha James Ross, revelou uma predominância de animais marinhos em comparação aos terrestres. Dos vinte e um espécimes estudados, os seguintes foram associados a diferentes grupos: CAV-A3, CAV-12V, AK-37C, CAV-4V, CAV-A2, CAV-A11, AK-317, AK-316-2, CAV-1V, AK-316-4, AK-316-1, AK-316-3, CAV-A1 e AK-316-0 pertencem a Plesiosauria; CAV-5V, CAV-5V.2, CAV-2V e CAV-3V representam Mosasauria; CAV-A15, CAV-A4 e CAV-A10 estão associados a dinossauros anquilosaurídeos do grupo Ankylosauria; e MN 7800-V foi classificado como representante dos pterossauros.

Inferências paleoecológicas e paleobiológicas foram realizadas para todos os fragmentos analisados. A diversidade nas adaptações aquáticas foi notável, com estruturas esqueléticas densas para flutuabilidade em ambientes costeiros e estuarinos, enquanto o esqueleto mais leve estava adaptado ao ambiente pelágico. Observou-se que os animais com adaptações secundárias à vida aquática apresentaram padrões relacionados à osteoporose, osteosclerose, paquiostose e paquiosteoclerose, indicando uma variedade de estratégias de suporte e adaptação à vida na água.

Plesiosauria foi o grupo mais abundante na amostra, com uma diversidade e distribuição amplamente reconhecidas em nível global. Para inferir a ontogenia dos plesiossauros, é fundamental considerar os padrões vasculares, a compactação óssea e os tipos de tecidos presentes. Esses fatores são cruciais para entender o desenvolvimento, a evolução e as adaptações dos plesiossauros ao longo do tempo, refletindo como esses organismos responderam a pressões ambientais e biológicas ao longo de sua história.

Entre os grupos terrestres identificados, destacam-se os Ankylosauria, cujos fragmentos de osteodermos são historicamente pouco estudados e raramente registrados. A comparação com um espécime da Antártica possibilitou discutir semelhanças nas fibras estruturais organizadas de maneira ortogonal no osso

secundário. Além disso, o primeiro pterossauro da Antártica foi identificado, e sua microestrutura pode fornecer informações valiosas para a taxonomia e filogenia dos pterossauros na região.

Este estudo confirma a viabilidade de identificar fragmentos ósseos por meio da histologia, desde que apresentem padrões exclusivos de determinados grupos de vertebrados. No entanto, o refinamento dessa identificação ainda é um desafio, limitando-se muitas vezes à determinação de grandes grupos, o que destaca a necessidade de mais pesquisas para aprimorar as técnicas de análise e interpretação.

REFERÊNCIAS

- AMPRINO, R. La structure du tissu osseux envisagée comme l'expression de différences dans la vitesse de l'accroissement. **Archives de Biologie**, v. 58, p. 315-330. 1947.
- ANDO, A.; HUBER, B. T.; MACLEOD, K. G.; OHTA, T.; KHIM, B. K. Blake Nose stable isotopic evidence against the mid-Cenomanian glaciation hypothesis. **Geology**, v. 37, p. 451-454. 2009.
- ANDRADE, R. C. L. P.; SAYÃO, J. M. Paleohistology and lifestyle inferences of a dyrosaurid (Archosauria: Crocodylomorpha) from Paraíba Basin (northeastern Brazil). **PLoS One**, v. 9, p. e102189. 2014.
- ANDRADE, R. C. L. P.; BANTIM, R. A. M.; LIMA, F. J.; CAMPOS, L. S.; ELEUTERIO, L. H. S.; SAYÃO, J. M. New data about the presence and absence of the external fundamental system in Archosaurs. **Cadernos de Cultura e Ciência**, v. 14, n. 1, p. 200-211. 2015.
- ANDRADE, R. C. L. P. D.; SENA, M. V. A.; ARAÚJO, E. V.; BANTIM, R. A. M.; RIFF, D.; SAYÃO, J. M. Osteohistological study on both fossil and living Caimaninae (Crocodyliformes, Crocodylia) from South America and preliminary comments on growth physiology and ecology. **Historical Biology**, v. 32, p. 346-355. 2018.
- ARAÚJO, R.; POLCYN, M.; LINDGREN, J.; JACOBS, L.; SCHULP, A.; MATEUS, O.; MORAIS, M. New aristonectine elasmosaurid plesiosaur specimens from the Early Maastrichtian of Angola and comments on paedomorphism in plesiosaurs. **Netherlands Journal of Geosciences - Geologie En Mijnbouw**, v. 94, n. 1, p. 93-108. 2015.
- BAILLEUL, A.; HORNER, J. Comparative histology of some craniofacial sutures and skull-base synchondroses in non-avian dinosaurs and their extant phylogenetic bracket. **Journal of Anatomy**, p. 229. 2016.
- BEATTY, B. L.; ROTHCHILD, B. M. Decompression syndrome and the evolution of deep diving physiology in the Cetacea. **Naturwissenschaften**, v. 95, p. 793-801. 2008.
- BENNETT, S. C. The ontogeny of Pteranodon and other pterosaurs. **Paleobiology**, v. 19, p. 92-106. 1993.
- BERNARD, A.; LÉCUYER, C.; VINCENT, P.; AMIOT, R.; BARDET, N.; BUFFETAUT, E.; CUNY, G.; FOUREL, F.; MARTINEAU, F.; MAZIN, J-M. Regulação da temperatura corporal por alguns répteis marinhos mezóicos. **Science**, v. 328, p. 1379-1382. 2010.

BURNS, M. E.; CURRIE, P. J. External and internal structure of ankylosaur (Dinosauria, Ornithischia) osteoderms and their systematic relevance. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 34(4), 835-851. 2014.

CALDWELL, M. W. Bone microstructure of a Cretaceous ichthyosaur. **Paludicola**, v. 3, p. 139-147. 2002.

CALDWELL, M. W.; PALCI, A. A new basal mosasauroid from the Cenomanian (U. Cretaceous) of Slovenia with a review of mosasauroid phylogeny and evolution. **J Vert Paleontol**, v. 27, p. 863-880. 2007.

CASE, J. A.; MARENSSI, S. A.; MARTIN, J. E.; REGUERO, M. A.; SANTILLANA, S. N.; RINALDI, C. A.; WOODBURN, M. O. Late Cretaceous vertebrate fauna from Antarctica. In **31st International Geological Congress**. Rio de Janeiro, Brasil. 2000b.

CASE, J.; MARTIN, J. E.; CHANEY, D. S.; REGUERO, M. Late Cretaceous dinosaurs from the Antarctic Peninsula: remnant or immigrant fauna? **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23, p. 39A-39A. 2003.

CASE, Judd A.; MARTIN, James E.; REGUERO, Marcelo. A dromaeosaur from the Maastrichtian of James Ross Island and the Late Cretaceous Antarctic dinosaur fauna. **US Geological Survey and The National Academies**, 2007.

CASTANET, J.; SMIRINA, E. M. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles. **Ann. Sci. Nat., Zool. Biol. Anim**, v. 13, p. 191-196. 1990.

CASTANET, J.; FRANCILLON-VIEILLLOT, H.; MEUNIER, F. J.; DE RICQLÈS, A. Bone and individual aging. p. 245-283 in Bone7: Bone Growth (Hall, B.B.K., ed.), **CRC press. Boca Raton, FL.**, p. 245-283. 1993.

CASTANET, J.; CROCI, S.; AUJARD, F.; PERRET, M.; CUBO, J.; DE MARGERIE, E. Lines of arrested growth in bone and age estimation in a small primate: *Microcebus murinus*. **J. Zool. Lond**, v. 263, p. 31-39. 2004.

CERDA, I. A.; PAULINA CARABAJAL, A.; SALGADO, L.; CORIA, R. A.; REGUERO, M. A.; TAMBUSI, C. P.; MOLY, J. J. The first record of a sauropod dinosaur from Antarctica. **Naturwissenschaften**, v. 99, p. 83-87. 2012.

CERDA, I. A.; CHINSAMY, A.; POL, D.; APALDETTI, C.; OTERO, A.; POWELL, J. E.; MARTÍNEZ, R. N. Novel insight into the origin of the growth dynamics of sauropod dinosaurs. **PloS one**, v. 12, n. 6, p. e0179707. 2017.

CERDA, I. A., TAMBUSI, C. P., & DEGRANGE, F. J. Unexpected microanatomical variation among Eocene Antarctic stem penguins (Aves: Sphenisciformes). **Historical Biology**, v. 27, n. 5, p. 549-557. 2015.

CERDA, I.; GASPARINI, Z.; CORIA, R. A.; SALGADO, L.; REGUERO, M.; PONCE, D.; GONZALEZ, R.; JANNELLO, J. M.; MOLY, J. Paleobiological inferences for the Antarctic dinosaur *Antarctopelta oliveroi* (Ornithischia: Ankylosauria) based on bone histology of the holotype. **Cretaceous Research**, v. 103. 104171, ISSN 0195-6671. 2019.

CHATTERJEE, S. The oldest Antarctic bird. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 9, 16A. 1989.

CHATTERJEE, S.; SMALL, B. J. New plesiosaurs from the Upper Cretaceous of Antarctica. In: Crame, J. A. (eds.) *Origin and Evolution of the Antarctic Biota*. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 47, p. 197-215. 1989.

CHINSAMY, A. Physiological implications of the bone histology of *Syntarsus rhodesiensis* (Saurischia: Theropoda). **Palaeontol. Afr.**, v. 27, p. 77-82. 1990.

CHINSAMY, A.; RAATH, M. A. Preparation of bone for histological study. **Palaeontol. Afr.**, v. 29, p. 39-44. 1992.

CHINSAMY, A.; DODSON, P. Inside a Dinosaur Bone. **American Scientist**, v. 83, p. 174-180. 1995.

CHINSAMY, A. Assessing the biology of the fossil vertebrates through bone histology. **Palaeontol. Afr.**, v. 33, p. 29-35. 1997.

CHINSAMY-TURAN, A. **The Microstructure of Dinosaur Bone: Deciphering Biology with Fine-Scale Techniques**. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD. 2005.

CHINSAMY, A.; BUFFETAUT, E.; CANOVILLE, A.; ANGST, D. Insight into the growth dynamics and systematic affinities of the late Cretaceous *Gargantuavis* from bone microstructure. **Naturwissenschaften**, v. 101, p. 447-452. 2014.

CLARKE, J. A.; TAMBUSSI, C. P.; NORIEGA, J. I.; ERICKSON, G. M.; KETCHAM, R. A. Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous. **Nature**, v. 433, p. 305-308. 2005.

CORIA, R. A.; TAMBUSSI, C.; MOLY, J. J.; SANTILLANA, S.; REGUERO, M. Nuevos restos de Dinosauria del Cretácico de las islas James Ross y Marambio, Península Antártica. In **Vi Simposio Argentino y iii Latinoamericano sobre investigaciones Antárticas**, Dirección Nacional del Antártico/instituto Antártico Argentino—10 al, v. 14. 2007.

CORIA, R. A.; MOLY, J. J.; REGUERO, M.; SANTILLANA, S. Nuevos restos de Ornithopoda (Dinosauria, Ornithischia) de la Fm. Santa Marta, Isla James Ross, Antártida. **Ameghiniana**, v. 45, 25R. 2008.

CORIA, R. A.; SALGADO, L.; GASPARINI, Z. et al. Nuevos materiales del ejemplar holotipo de *Antarctopelta oliveroi* Salgado y Gasparini (Dinosauria, Ornithischia, Ankylosauria) del Cretácico superior de Antártida. **Ameghiniana**, v. 48(Supl. 4), R10. 2011.

CORIA, R. A.; FILIPPI, L. S.; CHIAPPE, L.; GARCÍA, R. A.; ARCUCCI, A. B. *Overosaurus paradasorum* gen. et sp. nov., a new sauropod dinosaur (Titanosauria: Lithostrotia) from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. **Zootaxa**, v. 3683, n. 4, p. 357-376. 2013.

CORIA, R. A.; MOLY, J. J.; REGUERO, M.; SANTILLANA, S.; MARENSSI, S. A new ornithopod (Dinosauria; Ornithischia) from Antarctica. **Cretaceous Research**, v. 41, p. 186-193. 2013.

CORMACK, D. H. Osso. In: HAM, A. W. **Ham histology**. 9.ed. Rio de Janeiro, Lippincott, Cap12. 1991. 216-54 p.

CRAME, J. A.; LOMAS, S. A.; PIRRI, D.; LUTHER, A. Padrões de extinção cretáceos tardios na Antártica. **J Geol Soc**, v. 153, p. 503-506. 1996.

CRAME, J. A.; PIRRIE, D.; MONTANDO, J. B.; THOMSON, R. A. Estratigrafia Campanian-Maastrichtian (Cretáceo) da área de James Ross Island, Antártica. **J Geol Soc Lond**, v. 148, p. 1125-1140. 1991.

CRAME, A. J.; MCARTHUR, J. M.; PIRRIE, D.; RIDING, J. B. Strontium isotope correlation of the basal Maastrichtian stage in Antarctica to the European and U.S. standard biostratigraphic schemes. **J. Geol. Soc. Lond.**, v. 156, p. 957-964. 1999.

CRAME, J. A. Evolution of taxonomic diversity gradients in the marine realm: a comparison of Late Jurassic and recent bivalve faunas. **Paleobiol**, v. 28, n. 2, p. 184-207. 2002.

CRAME, J. A.; FRANCIS, J. E.; CANTRILL, D. J.; PIRRIE, D. Maastrichtian stratigraphy of Antarctica. **Cretaceous Research**, v. 25, n. 3, p. 411-423. 2004.

CRUICKSHANK, A. R. I.; MARTILL, D. M.; NOÉ, L.F. A pliosaur (Reptilia, Sauropterygia) exhibiting pachyostosis from the Middle Jurassic of England. **Journal of the Geological Society**, v. 153, p. 873-879. 1996.

CURIE, M. A vida e o legado de Marie Curie. Ed. Alan M. Meek. Nova York: Oxford University Press, 1990.

CURREY, J. D. The many adaptations of bone. **Journal of Biomechanics**, v. 36, p. 1487-1495. 2003.

CURRY, K. A. Ontogenetic histology of *Apatosaurus* (Dinosauria: Sauropoda): New insights on growth rates and longevity. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 19, p. 654-665. 1999.

CURRY ROGERS, K.; D'EMIC, M.; ROGERS, R.; VICKARYOUS, M.; CAGAN, A. Sauropod dinosaur osteoderms from the Late Cretaceous of Madagascar. **Nature communications**, v. 2, n. 1, p. 564. 2011.

DE BUFFRÉNIL, V.; MAZIN, J. M. Bone histology of the ichthyosaurs: comparative data and functional interpretation. **Paleobiology**, v. 16, p. 435-44. 1990.

DE BUFFRÉNIL, V.; CASTANET, J. Age estimation by skeletochronology in the Nile monitor (*Varanus niloticus*), a highly exploited species. **Journal of Herpetology**, v. 34, p. 414-424. 2000.

DE BUFFRÉNIL, V.; BARDET, N.; PEREDA SUBERBIOLA, X.; BOUYA, B. Specialization of bone structure in *Pachyvaranus crassispondylus* Arambourg, 1952, an aquatic squamate from the Late Cretaceous of the southern Tethyan margin. **Lethaia**, v. 41, p. 59-69. 2008.

DE LA FUENTE, M.; NOVAS, F. E.; ISASI, M. P.; LIRIO, J. M.; NUNEZ, H. J. First Cretaceous turtle from Antarctica. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, p. 1275-1278. 2010.

DE MARGERIE, E.; CUBO, J.; CASTANET, J. Bone typology and growth rate: testing and quantifying "Amprino's rule" in mallard (*Anas platyrhynchos*). **C R Biologies**, v. 325, p. 221-230. 2002.

DE RICQLÈS, A. Short histological observations on mesosaurs. **Malacological Society of London. Proceedings**, v. 38, p. 556. 1969.

DE RICQLÈS, A. Tissue structures of dinosaur bone, functional significance and possible relation to dinosaur physiology. **A cold look at the warm-blooded dinosaurs**, p. 103-139, 1980.

DE RICQLÈS, A.; MEUNIER, F. J.; CASTANET, J.; FRANCILLON-VIEILLOT, H. Comparative microstructure of bone. **Bone matrix and bone specific products**, p. 1-78, 1991.

DE RICQLÈS, A. J.; PADIAN, K.; HORNER, J. R.; FRANCILLON-VIEILLOT, H. É. L. É. N. E. Palaeohistology of the bones of pterosaurs (Reptilia: Archosauria): anatomy, ontogeny, and biomechanical implications. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 129, n. 3, p. 349-385. 2000.

DE RICQLÈS, A.; PEREDA-SUBERBIOLA, X.; GASPARINI, Z.; OLIVERO, E. Histology of dermal ossifications in an ankylosaurian dinosaur from the Late Cretaceous of Antarctica. **Asociación Paleontológica Argentina**, Publicación Especial, v. 7, p. 171-174. 2001.

DE RICQLÈS, A.; DE BUFFRÉNIL, V. **Bone histology, heterochronies and the return of Tetrapods to life in water: where are we?** In: MAZIN, J. M.; DE BUFFRÉNIL, V. (Eds.). Secondary adaptation of tetrapods to life in water. München: Verlag. 2001. pp. 289-310.

DEL VALLE, R.; MEDINA, F.; BRANDONI, Z. Nota preliminar sobre los hallazgos de reptiles fósiles marinos del suborden Plesiosauria en las islas James Ross y Vega, Antártida. **Contribuciones del Instituto Antártico Argentino**, v. 212, p. 1-13. 1977.

ELEUTERIO, L. H. S.; BANTIM, R. A. M.; LIMA, F. J.; ANDRADE, R. C. L. P.; SARAIVA, A. A. F.; KELLNER, A. W. A.; SAYÃO, J. M. Biomechanical and physiological influences on the osteohistological deposition of Anhangueria (Pterosauria, Pterodactyloidea). **Rev Bras Paleontologia**, v. 18, p. 403-412. 2015.

ELLIOT, D. The James Ross basin, northern antartic peninsula. In: **Comunicaciones (Resúmenes del V CONGRESO GEOLÓGICO CHILENO)**, v. 39, p. 226. 1988.

ENLOW, D. H.; MOYERS, R. E.; HUNTER, W. S.; MCNAMARA, J. A. A procedure for the analysis of intrinsic facial form and growth. **Am. J. Orthod**, v. 56, p. 6-23. 1969.

ERICKSON, G. M.; MAKOVICKY, P. J.; CURRIE, P. J.; NORELL, M. A.; YERBY, S. A.; BROCHU, C. A. Gigantism and comparative life-history parameters of tyrannosaurid dinosaurs. **Nature**, v. 430, n. 7001, p. 772-775. 2004.

FARQUHARSON, G. W. Late Mesozoic sedimentation in the northern Antarctic Peninsula and its relationship to the southern Andes. **Journal of the Geological Society**, London, v. 139, n. 72, p. 1-727. 1982.

FOSTOWICZ-FRELIK, L.; GAŹDZICKI, A. Anatomy and Histology of plesiosaur bones from the Late Cretaceous of Seymour Island, Antarctic Peninsula. **Palaeontologia Polonica**, v. 60, p. 7-32. 2001.

FRANCILLON-VIEILLOT, H.; DE BUFFRÉNIL, V.; CASTANET, J.; GÉRAUDIE, J.; MEUNIER, F. J.; SIRE, J. Y., ... DE RICQLÈS, A. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. **Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends**, v. 1, p. 471-530. 1990.

FRANCIS, J. E.; POOLE, I. Cretaceous and early Tertiary climates of Antarctica: evidence from fossil wood. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 182, p. 47-64. 2002.

FRANCIS, J. E.; PIRRIE, D.; CRAME, J. A. Cretaceous–Tertiary high-latitude palaeoenvironments: James Ross Basin, Antarctica. **Geol Soc Lond Spec Pub**, v. 258, p. 1-206. 2006.

FRIEDRICH, O.; NORRIS, R. D.; ERBACHER, J. Evolution of middle to Late Cretaceous oceans — a 55 m.y. record of Earth's temperature and carbon cycle. **Geology**, v. 40, p. 107-110. 2012.

GARAT, L. M. **Análisis comparativo de la microestructura ósea y paleohistología en diferentes secciones de la columna vertebral de un plesiosaurio (elasmosáurido) del Cretácico Superior de Antártida**. 2019. Tese de Doutorado.

GARCIA MARSÀ, J. A.; TAMBUSI, C. P.; CERDA, I. A. First evidence of globuli ossei in bird (Aves, Spheniciformes). Implications on paleohistology and bird behaviour. **Historical Biology**, v. 32, n. 4, p. 570-573, 2020.

GARTNER, L. P.; HIATT, J. L. **Tratado de histologia**. 3ª. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2008. 524 p.

GASPARINI, Z.; DEL VALLE, R. Mosasaurios: primer hallazgo en el continente Antártico. **Antártida**, v. 11, p. 16-20. 1981.

GASPARINI, Z.; OLIVERO, E.; SCASSO, R.; RINALDI, C. Un ankylosaurio (Reptila, Ornithischia) campaniano en el continente antártico. **Anais IV Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Rio de Janeiro, v. 1, p. 131-141. 1987.

GOSHE, L. R.; AVENS, L.; SCHARF, F. S.; SOUTHWOOD, A. L. Estimation of age at maturation and growth of Atlantic green turtles (*Chelonia mydas*) using skeletochronology. **Marine Biology**, v. 157, p. 1725-1740. 2010.

GRANDE, L.; CHATTERJEE, S. New Cretaceous fish fossils from Seymour Island, Antarctic Peninsula. **Palaeontology**, v. 30, p. 829-837. 1987.

GROSS, W. Die typen des mikroskopien knochenbaues bei fossilen Stegocephalen und Reptilien. **Zeitschrift fur Anatomie**, v. 103, p. 731-764. 1934.

HAINES, R. W.; MOHUIDDIN, A. Metaplastic bone. **Journal of anatomy**, v. 103, p. 527-538. 1968.

HATHWAY, B. Fenda continental para a bacia do arco posterior: evolução estratigráfica e estrutural jurássico-cretáceo da bacia de Larsen, Península Antártica. **J Geol Soc**, v. 157, p. 417-432. 2000.

HAYASHI, S.; CARPENTER, K.; SUZUKI, D. 2009: Different growth patterns between the skeleton and osteoderms of *Stegosaurus* (Ornithischia: Thyreophora). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, p. 123–131. 2009.

HAYASHI, S.; CARPENTER, K.; SCHEYER, T. M.; WATABE, M.; SUZUKI, D. Function and evolution of ankylosaur dermal armor. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 55, p. 213–228. 2010.

HAYES, P. A.; FRANCIS, J. E.; CANTRILL, D. J.; CRAME, J. A. Palaeoclimate analysis of Late Cretaceous angiosperm leaf floras, James Ross Island, Antarctica. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 258, n. 1, p. 49-62. 2006.

HEINGÅRD, M. Long bone and vertebral microanatomy and osteo-histology of 'Platecarpus' ptychodon (Reptilia, Mosasauridae) - implications for marine adaptations. **Dissertations in Geology at Lund University**. 2014. n. 402, 15 pp. 15 hp (15 ECTS credits).

HORNER, J. R.; DE RICQLÈS, A.; PADIAN, K. Variation in skeletochronological indicators of the hadrosaurid dinosaur *Hypacrosaurus*: implications for age assessment of dinosaurs. **Paleobiology**, v. 25, p. 295-304. 1999.

HORNER, J. R.; DE RICQLÈS, A.; PADIAN, K. The bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, n. 1, p. 109-123. 2000.

HORNER, J. R.; PADIAN, K. Age and growth dynamics of *Tyrannosaurus rex*. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 271, n. 1551, p. 1875-1880, 2004.

HOUSSAYE, A. A preliminary report on the evolution of the vertebral microanatomy within mosasauroids (Reptilia, Squamata). In: **Proceedings of the second Mosasaur meeting**. Hays, Kansas: Fort Hays State University, 2008. p. 81-89.

HOUSSAYE, A. "Pachyostosis" in aquatic amniotes: a review. **Integrative Zoology**, v. 4, p. 325-340. 2009.

HOUSSAYE, A.; BARDET, N. Rib and vertebral micro-anatomical characteristics of hydropelvic mosasauroids. **Lethaia**, v. 45, p. 200-209. 2012.

HOUSSAYE, A.; TAFFOREAU, P. What vertebral microanatomy reveals about the ecology of juvenile mosasaurs (Reptilia, Squamata). **J Vert Paleontol**, v. 32, p. 1042-1048. 2012.

HOUSSAYE, A. Bone histology of aquatic reptiles: what does it tell us about secondary adaptation to an aquatic life. **Biol J Linn Soc**, v. 108, p. 3-21. 2013.

HOUSSAYE, A.; LINDGREN, J.; PELLEGRINI, R.; LEE, A. H.; GERMAIN, D.; POLCYN, M. J. Microanatomical and histological features in the long bones of mosasaurine mosasaurs (Reptilia, Squamata) implications for aquatic adaptation and growth rates. **PLoS One**, v. 8, p. e76741. 2013.

HOUSSAYE, A.; SCHEYER, T. M.; KOLB, C.; FISCHER, V.; SANDER, P. M. A new look at ichthyosaur long bone microanatomy and histology: Implications for their adaptation to an aquatic life. **PLoS One**, v. 9, p. e95637. 2014.

HORNER, J. R.; DE RICQLÈS, A.; PADIAN, K. Variation in skeletochronology indicators of the hadrosaurid dinosaur *Hypacrosaurus*: implications for age assessment of dinosaurs. **Paleobiology**, v. 25, p. 295-304. 1999.

HORNER, J. R.; DE RICQLÈS, A.; PADIAN, K. The bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, n. 1, p. 109-123. 2000.

HUTTENLOCKER, A. K.; WOODWARD, H. N.; HALL, B. K. The biology of bone. **Bone histology of fossil tetrapods**, p. 13-34, 2013.

INESON, J. R.; CRAME, J. A.; THOMSON, M. R. A. Lithostratigraphy of the cretaceous strata of west James Ross Island, Antarctica. **Cretaceous Research**, v. 7, n. 2, p. 141-159, 1986.

JUNQUEIRA, L. C.; CARNEIRO, J. **Histologia Básica**, 11^a. Ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2008.

KELLNER, A. W. A.; COSTA, F. R.; WEINSCHÜTZ, L. C.; FIGUEIREDO, R. G.; SOUZA, G. A.; BRUM, A. S.; ELEUTERIO, L. H. S; MUELLER, C. W.; SAYÃO, J. M. Pterodactyloid pterosaur bones from Cretaceous deposits of the Antarctic Peninsula. **An. Acad. Bras. Ciênc.**, v. 91, supl. 2. 2019.

KLAGES, J. P.; SALZMANN, U.; BICKERT, T.; HILLENBRAND, C.-D.; GOHL, K., ... DZIADEK, R. Temperate rainforests near the South Pole during peak Cretaceous warmth. **Nature**, v. 580, n. 7801, p. 81–86. 2020.

KLEIN, N.; SANDER, P. M.; Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. **Paleobiology**, v. 34, n. 2, p. 247-263. 2008.

KLEIN, N.; SANDER, P. M.; SUTEETHORN, V. Bone histology and its implications for the life history and growth of the Early Cretaceous titanosaur *Phuwiangosaurus sirindhornae*. **Geol Soc Lond Spec Publ**, v. 315, p. 217-228. 2009.

KLEVEZAL, G. A. **Recording Structures of Mammals: Determination of Age and Reconstruction of Life History**. AA Balkema, Rotterdam. 1996.

KOHLER, M.; MARIN-MORATALLA, N.; JORDANA, X.; AANES, R. Seasonal bone growth and physiology in endotherms shed light on dinosaur physiology. **Nature**, v. 487, p. 358-361. 2012.

KOLB, C.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.; SCHEYER, T. The palaeohistology of the basal ichthyosaur *Mixosaurus* Baur, 1887 (Ichthyopterygia, Mixosauridae) from the Middle Triassic: palaeobiological implications. **C R Palevol**, v. 10, p. 403-411. 2011.

KOOYMAN, G. L.; PONGANIS, P. J. Emperor penguin oxygen consumption, heart rate and plasma lactate levels during graded swimming exercise. **Journal of Experimental Biology**, v. 195, p. 199-209. 1994.

KRAHL, A.; KLEIN, N.; SANDER, P. M. Evolutionary implications of the divergent long bone histologies of *Nothosaurus* and *Pistosaurus* (Sauropterygia, Triassic). **BMC Evol Biol**, v. 13, p. 123. 2013.

LADANT, J.-B.; DONNADIEU, Y. Palaeogeographic regulation of glacial events during the Cretaceous supergreenhouse. **Nature Communications**, v. 7, n. 1, p. 12771, 2016.

- LAMM, E. T. **Bone histology of fossil tetrapods**. In: K. Padian & E-T. Lamn (eds.) Preparation and sectioning of specimens, University of California Press, p. 55-160. 2013.
- LEE, A. H.; O'CONNOR, P. M. Bone histology confirms determinate growth and small body size in the noasaurid theropod *Masiakasaurus knopfleri*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 33, n. 4, p. 865- 876. 2013.
- LEVRAT-CALVIAC, V.; ZYLBERBERG, L. The structure of the osteoderms in the gekko: *Tarentola Mauritanica*. **The American Journal of Anatomy**, v. 176, p. 437–446. 1986.
- LIEBE, L.; HURUM, J. H. Gross internal structure and microstructure of plesiosaur limb bones from the Late Jurassic, central Spitsbergen. **Norwegian Journal of Geology/Norsk Geologisk Forening**, v. 92, 2012.
- LIEBERMAN, D. E.; PEARSON, O. M.; POLK, J. D.; DEMES, B.; CROMPTON, A. W. Optimization of bone growth and remodelling in response to loading in tapered mammalian limbs. **J Exp Biol.**, v. 206, p. 3125-3138. 2003.
- MACDONALD, D. I. M.; BARKER, P. F.; GARRETT, S. W.; INESON, J. R.; PIRRIE, D.; STOREY, B. C.; WHITHAM, A. G.; KINGHORN, R. R. F.; MARSHALL, J. E. A. Uma avaliação preliminar do potencial de hidrocarbonetos da bacia de Larsen, Antártica. **Geologia Marinha e do Petróleo**, v. 5, p. 34-53. 1988.
- MAIN, R. P.; DE RICQLÈS, A.; HORNER, J. R.; PADIAN, K. The evolution and function of thyreophoran dinosaur scutes: implications for plate function in stegosaurs. **Paleobiology**, v. 31, p. 291-314. 2005.
- MAROTTI, G. The osteocyte as a wiring transmission system. **J Musculoskelet Neuronal Interact**, v. 1, n. 2, p. 133-136. 2000.
- MARTIN, L. D.; ROTHSCILD, B. M. Frequency of pathology in a large natural sample from Natural Trap Cave (late Pleistocene). **J Vertebr Paleontol**, v. 9, p. 31A. 1989.
- MARTIN, J. E.; CRAME, J. A. Palaeobiological significance of high-latitude Late Cretaceous vertebrate fossils from the James Ross Basin, Antarctica. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 258, n. 1, p. 109-124, 2006.
- MARENSSI, S. A; SALANI, F. M.; SANTILLANA, S. N. Geología de cabo Lamb, Isla Vega, Península Antártica. Contrib. **Cient Inst Antart Argent**, v. 530, p. 1-43. 2001.
- MATTHEWS, L. **The natural history of the whale**. Columbia University Press, New York, Estados Unidos. 1978.
- MITCHELL, J.; SANDER, P. M.; STEIN, K. Can secondary osteons be used as ontogenetic indicators in sauropods? Extending the histological ontogenetic stages into senescence. **Paleobiology**, v. 43, n. 2, p. 321-342. 2017.

MOLNAR, R. E.; LÓPEZ ANGRÍMAN, A.; GASPARINI, Z. An Antarctic Cretaceous theropod. **Mem Queensland Mus**, v. 39, n. 3, p. 669-674. 1996.

MYRCHA, A.; TATUR, A.; DEL VALLE, R. A new species of fossil penguins from Isla Marambio, West Antarctica. **Alcheringa**, v. 14, p. 195–205. 1990.

O'GORMAN, J. P.; TALEVI, M.; FERNÁNDEZ, M. S. Osteology of a perinatal aristonectine (Plesiosauria; Elasmosauridae). Cambridge University Press. **Antarctic Science**, v. 29, n. 1, p. 61-72. 2016.

O'GORMAN, J. P.; TALEVI, M.; FERNÁNDEZ, M. Osteology of a perinatal aristonectine (Plesiosauria; Elasmosauridae). **Antarctic Science**, v. 29, p. 61-72. 2017

OLIVERO, E. B.; SCASSO, R. A.; RINALDI, C. A. Revision of the Marambio Group, James Ross Island, Antarctica. **Contribuciones del Instituto Antártico Argentino**, v. 331, p. 1-28. 1986.

OLIVERO, E. B.; GASPARINI, Z.; RINALDI, C.; SCASSO, R. **First record of dinosaurs in Antarctica (Upper Cretaceous, James Ross Island): paleogeographical implications**. In: THOMSON, M. R. A.; CRAME, J. A.; THOMSON, J. W. (Eds). Geological Evolution of Antarctica. Cambridge University Press, Cambridge. 1991. p. 617–622.

OLIVERO, E. B.; MARTINIONI, D. R.; MUSSEU, F. A. In: James Ross (Ed), **Geología de la Isla, sedimentología do cretáceo superior e bioestratigrafia do oeste do Cabo Lamb (Ilha Vega, Antártica)**. Implicações nos ciclos sedimentares e evolução da bacia. Buenos Aires: Instituto Antártico Argentino, Argentina. pp. 147-166. 1992.

OLIVERO, E. B.; BUATOIS, L. A.; SCASSO, R. A. Paradiptyodora antarctica: a new complex vertical spreite trace fossil from the Upper Cretaceous-Paleogene of Antarctica and Tierra del Fuego, Argentina. **Journal of Paleontology**, v. 78, n. 4, p. 783-789. 2004.

OLIVERO, E. B. Ciclos sedimentares, diversidade de amonites e mudanças paleoambientais no grupo do Cretáceo Superior de Marambio, Antártica. **Cretac Res**, v. 34, p. 348-366. 2012.

OLSON, S. Neogaeornis wetzeli Lambrecht, a Cretaceous loon from Chile (Aves: Gaviidae). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 12, p. 122-124. 1992.

ORGAN, C. L.; ADAMS, J. The histology of ossified tendon in dinosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25, p. 602–613. 2005.

OSSA-FUENTES, L.; OTERO, R. A.; RUBILAR-ROGERS, D. Microanatomy and osteohistology of a juvenile elasmosaurid plesiosaur from the upper Maastrichtian of Marambio (=Seymour) Island, Antarctica. **Boletín del Museo Nacional de Historia Natural**, Chile, v. 66, n. 2, p.149-160. 2017.

OTERO, R.; SOTO-ACUÑA, S.; SALAZAR S., C.; OYARZÚN, J. New elasmosaurids (Sauropterygia, Plesiosauria) from the Late Cretaceous of the Magallanes Basin, Chilean Patagonia: Evidence of a faunal turnover during the Maastrichtian along the Weddellian Biogeographic Province. **Andean Geology**, v.42, n. 2, p. 237-267. 2015.

PADIAN, K.; DE RICQLÈS, A.; HORNER, J. R. Dinosaurian growth rates and bird origins. **Nature**, v. 412, n. 6845, p. 405-408. 2001.

PADIAN, K.; HORNER, J. R.; DE RICQLÈS, A. Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 24, n. 3, p. 555-571. 2004.

PEABODY, F. E. Annual growth zones in vertebrates (living and fossil). **Journal of Morphology**, v. 108, p. 11-62. 1961.

PELLEGRINI, R. Skeletochronology of the limb elements of mosasaurs (Squamata; Mosasauridae). **Transactions of the Kansas Academy of Science**, v. 110, p. 83-99. 2007.

PETERMANN, H.; SANDER, P. M. Histological evidence for muscle insertion in extant amniote femore: Implications for muscle reconstruction in fossils. **Journal of Anatomy**, v. 222, n. 4, p. 419-436. 2013.

PETERSEN, H. Die Organe des Skeletsystems. **Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen**, v. 2, p. 536-562, 1930.

PIRRIE, D. Petrography and provenance of the Marambio Group, Vega Island, Antarctica. **Antar. Sci.**, v. 6, p. 517-527. 1994.

PIRRIE, D.; CRAME, J. A.; LOMAS, S. A.; RIDING, J. B. Late Cretaceous stratigraphy of the admiralty sound region, James Ross Basin, Antarctica. **Cretaceous Research**, v. 18, n. 1, p. 109-137, 1997.

PONTON, F.; ELZANOWSKI, A.; CASTANET, J.; CHINSAMY, A.; DE MARGERIE, E.; DE RICQLÈS, A. J.; CUBO, J. Variation of the outer circumferential layer in the limb bones of birds. **Acta Ornithologica**, v. 39, p. 21-24. 2004.

POOLE, I.; CANTRILL, D.; UTESCHER, T. A multi-proxy approach to determine Antarctic terrestrial palaeoclimate during the Late Cretaceous and Early Tertiary. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 222(1-2), 95-121. 2005.

PRONDVAI, E.; STEIN, K.; ŐSI, A.; SANDER, M. P. Life history of Rhamphorhynchus inferred from bone histology and the diversity of pterosaurian growth strategies. **PLoS One**, v. 7, n. 2, p. e31392. 2012.

- RAY, S.; BOTHA, J.; CHINSAMY, A. Bone histology and growth patterns of some nonmammalian therapsids. **Journal of Vertebrate Palaeontology**, v. 24, p. 634-648. 2004.
- RAY, S.; MUKHERJEE, D.; SBANDYOPADHYAY, S. Growth patterns of fossil vertebrates as deduced from bone microstructure: case studies from India. **J. Biosci**, v. 34, p. 661–672. 2009.
- REID, R. E. H. Dinosaurian physiology: the case for “intermediate” dinosaurs. In: FARLOW J. O.; BRETT-SUR-MAN, M. (Eds.). **The complete dinosaur**. Bloomington-Indiana University Press. 1997. 449–473 p.
- REGUERO, M. A.; TAMBUSI, C. P.; CORIA, R. A.; MARENSSI, S. A. Late Cretaceous dinosaurs from the James Ross Basin, West Antarctica. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 381, p. 99-116. 2013b.
- RHO, J.-Y.; KUHN-SPEARING, L.; ZIOUPOS, P. Mechanical properties and the hierarchical structure of bone. **Medical engineering & physics**, v. 20, n. 2, p. 92-102, 1998.
- RHODIN, A. G. J. Comparative Chondro-Osseous Development and Growth of Marine Turtles. **Copeia**, v. 3, p. 752-771. 1985.
- RIDGWAY, S. H.; HARRISON, R. J. Diving dolphins. **Research on Dolphins**, p. 33-58. 1986.
- ROTHSCHILD, B.; MARTIN, L. D. Avascular Necrosis: Occurrence in Diving Cretaceous Mosasaurs. **Science**, v. 236, p. 75-77. 1987.
- ROTHSCHILD, B. Stratophenetic analysis of avascular necrosis in turtles: affirmation of the decompression syndrome hypothesis. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 100A, p. 529-535. 1991.
- ROTHSCHILD, B.; STORRS, G. W. Decompression syndrome in plesiosaurs (Sauropterygia: Reptilia). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23, p. 324-328. 2003.
- ROTHSCHILD, B. M.; XIAOTING, Z.; MARTIN, L. D. Adaptations for marine habitat and the effect of Triassic and Jurassic predator pressure on development of decompression syndrome in ichthyosaurs. **Naturwissenschaften**, v. 99, p. 443-448. 2012.
- ROZADILLA, S.; ROLANDO, A. A.; MOTTA, M. J.; NOVAS, F. E. On the validity of the Antarctic ankylosaur *Antarctopelta oliveroi* Salgado & Gasparini (Dinosauria, Ornithischia). **Ameghiniana**, v. 53, n. 6, p. 37. 2016a.
- ROZADILLA, S.; AGNOLIN, F. L.; NOVAS, F. E.; ROLANDO, A. M. A.; MOTTA, M. J.; LIRIO, J. M.; ISASI, M. P. A new ornithopod (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Antarctica and its palaeobiogeographical implications. **Cretaceous Research**, v. 57, p. 311-324. 2016b.

SALGADO, L.; GASPARINI, Z. Revisión del primer dinosaurio antártico (Ornithischia, Ankylosauria): implicancia paleobiogeográfica. In: **Actas del V Simposio Argentino** y. 2004.

SALGADO, L.; GASPARINI, Z. Reappraisal of an ankylosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of James Ross Island (Antarctica). **Geodiversitas**, v. 28, n. 1, p. 119-135. 2006.

SALGADO, L.; PARRAS, A.; GASPARINI, Z. Un plesiosaurio de cuello corto (Plesiosauroidea, Polycotylidae) del Cretácico Superior del norte de Patagonia. **Ameghiniana**, v. 44, n. 3, p. 513-523. 2007.

SANDER, M. P. Longbone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology. **Paleobiology**, v. 26, p. 466-488. 2000.

SATO, T.; HANAI, T.; HAYASHI, S.; NISHIMURA, T. "A Turonian Polycotylid Plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) from Obira Town, Hokkaido, and Its Biostratigraphic and Paleoecological Significance," **Paleontological Research**, v. 22, n. 3, p. 265-278. 2018.

SAYÃO, J. M. Histovariability in bones of two pterodactyloid pterosaurs from the Santana Formation, Araripe Basin, Brazil: preliminary results. **Geological Society, London**, Special Publications, v. 217, p. 335-342. 2003.

SAYÃO, J.M.; BANTIM, R. A.; ANDRADE, R. C.; LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A.; FIGUEIREDO, R. G.; KELLNER, A. W. Paleohistology of *Susisuchus anatoceps* (Crocodylomorpha, Neosuchia): comments on growth strategies and lifestyle. **PLOS ONE**, v. 11, n. 5, p. 1-16. 2016.

SCHEYER, T. M.; SANDER, P. M. Histology of ankylosaur osteoderms: implications for systematics and function. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, p. 874-893. 2004.

SHELDON, Amy. Ecological implications of mosasaur bone microstructure. In: **Ancient marine reptiles**. Academic Press, 1997. p. 333-354.

SIMS, N. A.; VRAHNAS, C. Regulation of cortical and trabecular bone mass by communication between osteoblasts, osteocytes and osteoclasts. **Archives of biochemistry and biophysics**, v. 561, p. 22-28. 2014.

SNOVER, Melissa Louise. **Growth and ontogeny of sea turtles using skeletochronology: methods, validation and application to conservation**. Duke University, 2002.

SNOVER, M. L.; HOHN, A. A. Validation and interpretation of annual skeletal marks in loggerhead (*Caretta caretta*) and Kemp's ridley (*Lepidochelys kempii*) sea turtles. **Fish Bull**, v. 102, p. 682-692. 2004.

SNOVER, M. L.; HOHN, A. A.; CROWDER, L. B.; HEPPELL, S. S. Age and growth in Kemp's ridley sea turtles: evidence from mark-recapture and skeletochronology. **Biology and conservation of ridley sea turtles. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD**, p. 89-105, 2007.

STAHL, B. J.; CHATTERJEE, S. A Late Cretaceous chimaerid (Chondrichthyes, Holocephali) from Seymour Island, Antarctica. **Palaeontology**, v. 42, p. 979-989. 1999.

STARCK, J. M.; CHINSAMY, A. Bone microstructure and developmental plasticity in birds and other dinosaurs. **Journal of Morphology**, v. 254, n. 3, p. 232-246. 2002.

STEEL, L. The palaeohistology of pterosaur bone: an overview. **Zitteliana**, v. 28, p. 109-125. 2008.

STEIN, M.; HAYASHI, S.; SANDER, P. M. Long bone histology and growth patterns in ankylosaurs: implications for life history and evolution. **PLoS One**, v. 8, p. e68590. 2013.

TALEVI, Marianella. **Estudio paleohistológico de reptiles marinos de Patagonia (Plesiosauria, Mosasauria, Ichthyosauria, Chelonia)**. 2010. Tese de Doutorado. Universidad Nacional de La Plata.

TALEVI, M.; FERNÁNDEZ, M. S.; CERDA, I. Osteohistología en mosasaurios (Squamata: Mosasauridae) del cretácico tardío de la cuenca James Ross (Península Antártica). **Ameghiniana**, v. 48, n. 4, p. 668-673. 2011.

TALEVI, M.; FERNÁNDEZ, M. S. Remodeling of skeletal tissues bone and structural specialisations in an elasmosaurid (Sauropterygia: Plesiosauroidea) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. **Historical Biology**, v. 27, p. 1-8. 2014.

TALEVI, M. Microestructura ósea y suministro sanguíneo de una vértebra caudal de un elasmosáurido (Plesiosauria, Elasmosauridae) del Maastrichtiano (Cretácico tardío) de la Antártida. **Asociación Paleontológica Argentina**, v. 15, p. 196- 203. 2015.

TALEVI, M.; BREZINA, S. Bioerosion structures in a Late Cretaceous mosasaur from Antarctica. **Facies**, v. 65, p. 5. 2019.

TAYLOR, M. A. Functional significance of bone ballast in the evolution of buoyancy control strategies by aquatic tetrapods. **Hist. Biol.**, v.14, p. 15-331. 2000.

TURVEY, S. P.; GREEN, O. R.; HOLDAWAY, R. N. Cortical growth marks reveal extended juvenile development in New Zealand moa. **Nature**, v. 435, p. 940-943. 2005.

VALDES, P. J.; SELLWOOD, B. W.; PRICE, G. D. The concept of Cretaceous equability. **Palaeoclim, Data Model**, v. 1, p. 139-158. 1996.

VAUGHAN, A. P. M.; EAGLES, G.; FLOWERDEW, M. J. Evidence for a two-phase Palmer Land event from crosscutting structural relationships and emplacement timing of the Lassiter Coast Intrusive Suite, Antarctic Peninsula: Implications for mid-Cretaceous Southern Ocean plate configuration. **Tectonics**, v. 31, n. 1, 2012.

VICKARYOUS, M. K.; SIRE, J. The integumentary skeleton of tetrapods: origin, evolution, and development. **Journal of Anatomy**, v. 214, p.441–464. 2009.

VIDAL, D.; ORTEGA, F.; GASCÓ, F.; SERRANO-MARTÍNEZ, A.; SANZ, J. L. The internal anatomy of titanosaur osteoderms from the Upper Cretaceous of Spain is compatible with a role in oogenesis. **Scientific reports**, v. 7, n. 1, p. 42035, 2017.

WIFFEN, J.; DE BUFFRÉNIL, V.; DE RICQLÈS, A.; MAZIN, J. M. Ontogenetic evolution of bone structure in Late Cretaceous Plesosauria from New Zealand. **Geobios**, v. 28, n. 5, p. 625-640. 1995.

WILSON, James W.; LEIGGI, P.; MAY, P. Histological techniques. **Vertebrate paleontological techniques**, v. 1, p. 205-234, 1994.

WILSON, R. S.; KUCHEL, L. J.; FRANKLIN, C. E.; DAVISON, W. Turning up the heat on subzero fish: thermal dependence of sustained swimming in an Antarctic notothenioid. **J. Therm. Biol.**, v. 27, n. 5, p. 381-386. 2002.

WITTEN, P. E.; HUYSSSEUNE, A. A comparative view on mechanisms and functions of skeletal remodelling in teleost fish, with special emphasis on osteoclasts and their function. **Biological Reviews**, v. 84, n. 2, p. 315-346, 2009.

WOODWARD, H. N.; HORNER, J. R.; FARLOW, J. O. Quantification of intraskeletal histovariability in *Alligator mississippiensis* and implications for vertebrate osteohistology, **PeerJ**, v. 2:e422. 2014.

APÊNDICE – ARTIGOS PUBLICADOS



Anais da Academia Brasileira de Ciências (2019) 91(Suppl. 2): e20191300
(Annals of the Brazilian Academy of Sciences)
Printed version ISSN 0001-3765 / Online version ISSN 1678-2690
<http://dx.doi.org/10.1590/0001-3765201920191300>
www.scielo.br/aabc | www.fb.com/aabcjournal



Pterodactyloid pterosaur bones from Cretaceous deposits of the Antarctic Peninsula

ALEXANDER W.A. KELLNER, TAISSA RODRIGUES, FABIANA R. COSTA, LUIZ C. WEINSCHÜTZ, RODRIGO G. FIGUEIREDO, GEOVANE A. DE SOUZA, ARTHUR S. BRUM, LÚCIA H.S. ELEUTERIO, CARSTEN W. MUELLER and JULIANA M. SAYÃO

Publication Dates

» **Publication in this collection**
02 Dec 2019

» **Date of issue**
2019

History

» **Received**
23 Oct 2019

» **Accepted**
6 Nov 2019

DOI: <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920191300>



Pterodactyloid pterosaur bones from Cretaceous deposits of the Antarctic Peninsula

ALEXANDER W.A. KELLNER^{1*}, TAISSA RODRIGUES², FABIANA R. COSTA³, LUIZ C. WEINSCHÜTZ⁴, RODRIGO G. FIGUEIREDO⁵, GEOVANE A. DE SOUZA¹, ARTHUR S. BRUM¹, LÚCIA H.S. ELEUTÉRIO^{6,7}, CARSTEN W. MUELLER⁸ and JULIANA M. SAYÃO^{1,6}

¹Laboratory of Systematics and Taphonomy of Fossil Vertebrates, Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional/ Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista s/n, São Cristóvão, 20940-040 Rio de Janeiro, RJ, Brazil

²Laboratório de Paleontologia, Departamento de Ciências Biológicas, Centro de Ciências Humanas e Naturais, Universidade Federal do Espírito Santo, Avenida Fernando Ferrari, 514, 29075-910 Vitória, ES, Brazil

³Laboratório de Paleontologia de Vertebrados e Comportamento Animal/LAPC, Centro de Ciências Naturais e Humanas/ CCNH, Universidade Federal do ABC, Rua São Paulo, s/n, Jardim Antares, 09606-045 São Bernardo do Campo, SP, Brazil

⁴CENPALEO - Centro Paleontológico da Universidade do Contestado, Universidade do Contestado, 89306-076 Mafra, SC, Brazil

⁵Departamento de Biologia, Universidade Federal do Espírito Santo, Alto Universitário, s/n, Guararema, 29500-000 Alegre, ES, Brazil

⁶Laboratório de Paleobiologia e Microestruturas, Centro Acadêmico de Vitória, Universidade Federal de Pernambuco, Rua do Alto Reservatório, s/n, Bela Vista, 55608-680 Vitória do Santo Antão, PE, Brazil

⁷Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal de Pernambuco/UFPE, Centro de Tecnologia e Geociências, Av. da Arquitetura, s/n, Cidade Universitária, 50740-550 Recife, PE, Brazil

⁸Technical University of Munich, Chair of Soil Science, Emil-Ramann-Strasse 2, 85354, Freising-Weihenstephan, Germany

Manuscript received on October 23, 2019; accepted for publication on November 6, 2019

How to cite: KELLNER AWA, RODRIGUES T, COSTA FR, WEINSCHÜTZ LC, FIGUEIREDO RG, SOUZA GA, BRUM AS, ELEUTÉRIO LHS, MUELLER CW AND SAYÃO JM. 2019. Pterodactyloid pterosaur bones from Cretaceous deposits of the Antarctic Peninsula. *An Acad Bras Cienc* 91: e20191300. DOI 10.1590/0001-3765201920191300.

Abstract: Fossil vertebrates from Antarctica are considerably rare, hampering our understanding of the evolutionary history of the biota from that continent. For several austral summers, the PALEOANTAR project has been carrying out fieldwork in the Antarctic Peninsula in search for fossils, particularly Cretaceous vertebrates. Among the specimens recovered so far are two bones referable to Pterosauria, more specifically to the Pterodactyloidea, the first volant reptiles from Antarctica to be fully described. MN 7800-V (part and counterpart) was recovered from a moraine at the Abernathy Flats (Santa Marta Formation, Lachman Crags Member, Santonian-Campanian) on James Ross Island. It is interpreted as the distal articulation of a first phalanx of the wing finger, representing an animal with an estimated wingspan between 3 and 4 m. The second specimen (MN 7801-V) comes from Vega Island (Snow Hill Island Formation, Maastrichtian) and is identified as a wing metacarpal IV of an animal with an estimated wingspan from 4 to 5 m. These occurrences show that pterodactyloids inhabited the Antarctic Peninsula at least during the Upper Cretaceous and demonstrate that large pterosaurs were widespread through all parts of the planet during that period.

Key words: Antarctica, Antarctic Peninsula, Pterosauria, PALEOANTAR, Cretaceous.

Correspondence to: Alexander Wilhelm Armin Kellner

E-mail: kellner@mn.ufrj.br

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7174-9447>

* Contribution to the centenary of the Brazilian Academy of Sciences.

INTRODUCTION

Pterosaurs were volant reptiles that existed for most of the Mesozoic Era, and became extinct at the end of the Cretaceous (e.g., Kellner 2006, Barrett et al. 2008). Their record is quite irregular, with a few deposits contributing to the majority of the recovered specimens and taxonomic diversity (Kellner 1994).

Until now, the only record of these flying reptiles reported from Antarctica is a humerus that was recovered from the Early Jurassic Falla Formation, in the Central Transantarctic Mountains (Hammer and Hickerson 1994). It was regarded as representing a “rhamphorhynchoid” (= non-pterodactyloid) and tentatively referred to the Dimorphodontidae (Hammer and Hickerson 1996). This specimen was subsequently figured but without a detailed description (Hammer and Hickerson 1999, fig. 5).

In 2006/2007, a team led by the Museu Nacional/UFRJ developed the project PALEOANTAR aiming to search for fossils at distinct locations of Northern Antarctic Peninsula (Kellner et al. 2011). All Brazilian scientific activities in Antarctica are funded by a special program of the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) called PROANTAR (Programa Antártico Brasileiro - Brazilian Antarctic Program) and are developed in collaboration with the Brazilian Navy. Due to limitations of funding, only in the austral summer of 2015/2016 could the PALEOANTAR project resume, this time including several other institutions. During that field season, several researchers worked collaboratively at James Ross Island (the largest undertaking of PROANTAR), which included seven researchers of PALEOANTAR, five researchers of TERRANTAR (examining Antarctic soils), and three alpinists. Hundreds of fossils were collected, the majority housed at the Museu Nacional/UFRJ,

including ichnofossils, several plant materials (e.g., logs, leaves, one pinecone, charcoal), invertebrates (e.g., ammonites, bivalves, corals, lobsters), teeth (sharks, bony fishes, plesiosaurs), and isolated bones (fish and reptiles). Among the specimens recovered during that field season is one bone divided into two parts (MN 7800-V) that is here referred to Pterosauria. Two years later, in the austral summer of 2017/2018, members of the PALEOANTAR project participated in field activities at Vega Island under the TERRANTAR project. Although this and subsequent expeditions to that island did not recover as many fossils as the 2015/2016 field season, there is one incomplete element that represents a second pterosaur bone from the James Ross Archipelago (MN 7801-V). Both specimens are described here, showing the presence of flying reptiles in the Antarctic Peninsula during the late Cretaceous (Fig. 1). They are housed in the paleovertebrate collection (Departamento de Geologia e Paleontologia) of the Museu Nacional (MN) - Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ).

GEOLOGICAL SETTING

The area prospected by PALEOANTAR is situated in the eastern portion of northern Antarctic Peninsula, more specifically at the northwestern part of the James Ross Archipelago where outcrops of the Larsen Basin are exposed (Fig. 1). The Larsen Basin is subdivided into the James Ross and Larsen sub-basins (Macdonald et al. 1988, Del Valle et al. 1992). The James Ross sub-basin was formed during the breakup of Gondwana and has one of the most complete sedimentary sequences from the Cretaceous to the Paleogene of the southern hemisphere (e.g., Crame et al. 1996). These deposits are divided into three groups: Nodenskjöld, Gustav and Marambio (Feldmann et al. 1993, Hathway 2000, Hathway and Riding 2001, Riding and Crame 2002), the latter being of

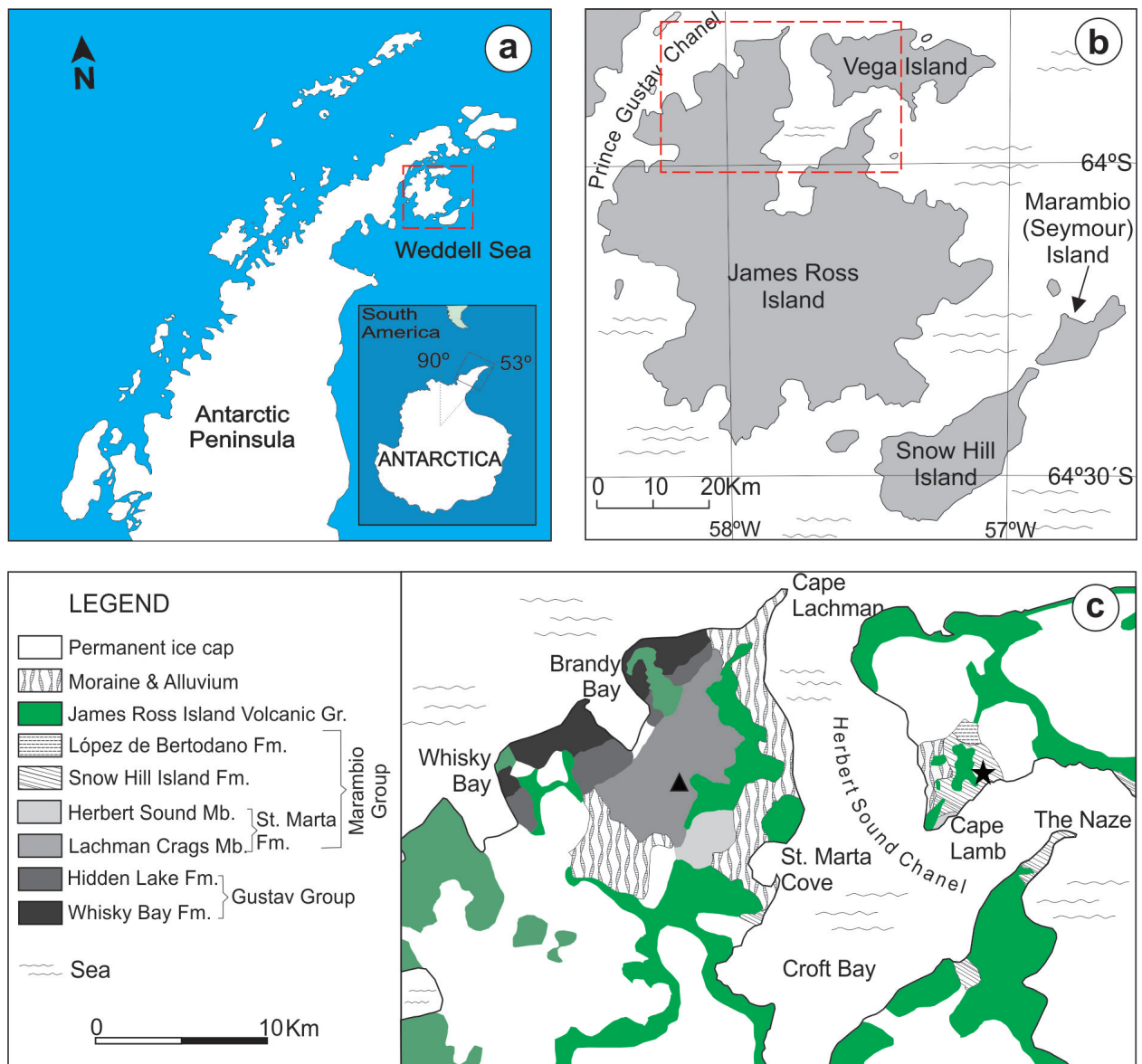


Figure 1 - Map showing the (a) location of the Antarctic Peninsula and (b) detail of the James Ross and Vega islands, where fieldwork was carried out. (c) Geologic map of the prospected area showing where the pterosaur material was collected: ▲ MN 7800-V from James Ross Island and ★ MN 7801-V from Vega Island.

interest in the present study (Crame et al. 2004, Fig. 2). Some new geologic data of the Snow Hill Island and the López de Bertodano formations are included here.

The Marambio Group crops out in several islands of the James Ross Archipelago, including James Ross and Vega islands (Crame et al. 1991). It comprises siliciclastic deposits, mainly sandstones, siltstones and mudstones that are intercalated with

levels of coquina deposited under storm conditions on the internal and external platform (Crame et al. 2004). Four formations are recognized in the Marambio Group: Santa Marta, Snow Hill Island, López de Bertodano and Sobral (Fig. 2).

The Santa Marta Formation is the basal unit of the group and thought to have been deposited between the Santonian and Campanian (Olivero et al. 1986, Marenssi et al. 2001; Fig. 2). Sandstones,

Cenozoic	Pliocene	James Ross Island Volcanic Group	
	Miocene		
	Oligocene	Seymour Group.	La Meseta Fm.
	Eocene		Cross Valley Fm.
Cretaceous	Paleocene	Marambio Group.	Sobral Fm.
	Maastrichtian		López de Bertodano Fm
			Snow Hill I. Fm ★
	Campanian	Santa Marta Fm	Herbert Sound Mb
			Lachman Crag Mb
	Santonian	Gustav Group.	Hidden Lake Fm
	Coniacian		
	Turonian		Whisky bay Fm
	Cenomanian		
	Albian		Kotick Point Fm
	Aptian		
	Barremian		Langrelus Point Fm
P/Tr		Peninsula Trinity Group	

Figure 2 - Stratigraphic chart of the James Ross sub-basin, showing the units where specimens were recovered - ▲ MN 7800-V from James Ross Island and ★ MN 7801-V from the Vega Island. Modified from Olivero et al. (1986) and Marenssi et al. (2001).

siltstone, mudstone, volcanic tuffs and rare coquinas are the predominant lithologies, regarded as volcanoclastic deposits formed in a deltaic system (Scasso et al. 1991, Olivero 2012). In the northwestern portion of the James Ross Island, the Santa Marta Formation is divided into the Lachman Crag and the Herbert Sound members (Crame et al. 1991).

The Lachman Crag Member (Santonian-Campanian) is also composed of siliciclastic rocks with rare conglomerates, reaching a thickness of about 850 m (Crame et al. 1991). It is overlain

by the Herbert Sound Member (Campanian-Maastrichtian), which consists of a 250 m section composed by fine sandstones with cross-stratification and coquinas (Crame et al. 1991, Olivero et al. 1992, Olivero and Medina 2000).

The Snow Hill Island Formation (Maastrichtian) shows massive sandstones with parallel bedding and cross lamination on its base. Occasionally thin layers of dark and red bioturbated shales are found at a decimetric scale associated with layers with calcium carbonate cement that are up to 30 cm thick. Carbonate nodules are very common and occur in two levels at the medium portion of the section where invertebrate fossils are concentrated. According to Olivero (2012), these deposits were formed in a progradation deltaic system. Coarse to medium grained sandstones occur on the top of the sequence, followed by bioturbated sandstones and siltstones, also containing levels with fossiliferous concretions, which are interpreted as tidal deposits formed in a regressive environment (Pirrie et al. 1997).

The López de Bertodano Formation (Maastrichtian) crops out in the elevated areas of the Vega, Snow Hill and Seymour islands (Crame et al. 2004). On Vega Island, its contact with the underlying Snow Hill Island Formation is gradational and mostly covered by soil. It comprises fine to coarse grained massive sandstones, with dispersed rounded pebbles. The sandstones reach a thickness up to 3 m, with a thin layer (~20 cm) of carbonaceous mudstone at their top. On the lower portion of this unit, close to the contact with the Snow Hill Island Formation, fossils were collected by the project TERRANTAR in the field season of 2017/2018. This area, revisited by the PALEOANTAR project in 2018/2019, is characterized by alternating bands of fine sandstones and friable mudstones with wavy lamination. They grade to lenticular deposits of different scales and represent tidal channels within a tidal-dominated estuarine environment (Olivero

et al. 2007). This unit preserved the contact between the Late Cretaceous and the Paleogene (Milanese et al. 2019).

The last unit of the Marambio Group is the Sobral Formation (Paleocene) that crops out mostly at Seymour Island. It predominantly comprises fine sandstones and mudstones that were deposited during two transgressive-regressive cycles (Marenssi et al. 2012).

Both specimens studied here (MN 7800-V and MN 7801-V) were not collected *in situ*, but were found eroding on the surface, a common feature of fossil bones in the James Ross Archipelago. The specimen MN 7800-V is formed by two parts regarded as belonging to the same bone (see Description) and was found at the Abernathy Flats (James Ross Island) by one of the authors (CWM) while collecting soil in the frame of the TERRANTAR project. He informed the occurrence to AWAK and LCW who collected the specimen. The Abernathy Flats consists of an extended flattened area between the Crame Col and the Paso San José, in front of the Brandy Bay. The area where the specimen was found (S63°53'35.9" / W57°55'47.3") is a moraine consisting of unlithified sediments of glacial origin with no outcrops nearby (Fig. 3). According to geologic maps, the rocks in that area belong to the Lachman Crags Member of the Santa Marta Formation (Fig. 2). It came from the middle portion of this unit, which suggests a Santonian-Campanian age. No other fossils were found in a radius of ~200 m.

The second specimen (MN 7801-V) was also the result of surface collecting, this time at Vega Island. It was found during field activity of the TERRANTAR project at the Cape Lamb area in 2017/2018, on the beach (Thales Nunes da Silva, personal communication). Outcrops of two main stratigraphic units occur in this area: the Snow Hill Island and the López de Bertodano formations, both Maastrichtian in age (Olivero et al. 1986, Marenssi et al. 2001). Field activity of the PALEOANTAR

project in the austral summer of 2018/2019 established that most of the fossiliferous layers in the Cape Lamb area are located close to the contact between the Snow Hill and the López de Bertodano formations (S63°51'53.0" x W57°34'20.0"). Based on the available geologic map, the region close to the beach are part of the Snow Hill Island formation, from where MN 7801-V most likely came.

MATERIALS AND METHODS

A portion of the counter part of the specimen MN 7800-V was sampled for paleohistological analysis. While in the field, this bone was covered by thermoplastic resin (Paraloid B72) for protection purposes. The specimen was subsequently measured and photographed according to the protocol proposed by Lamm (2013) and the thin section was prepared using standard fossil histology techniques (Chinsamy and Raath 1992, Lamm 2013). The sample was embedded in clear epoxy resin RESAPOL T-208, catalyzed with BUTANOX M50, and cut with a diamond-tipped blade on a saw (multiple brands). The mounting-side of the section was wet-grounded using a metallographic polishing machine (AROPOL-E, Arotec LTDA) with Arotec abrasive papers of increasing grit size (60/P60, 120/P120, 320/P400, 1200/P2500) until a final thickness of 30-60 microns was reached.

The osteohistological structures were observed with an optical microscope in transmitted light mode. Parallel/crossed nicols and fluorescence filters were used to enhance birefringence. Histological images were taken using an AxioCam digital sight camera (Zeiss Inc., Barcelona, Spain) mounted to an Axio Imager.M2 transmitted light microscope (Zeiss Inc. Barcelona, Spain). Images were taken at 56x and 106x total magnification.

DESCRIPTION

The specimen MN 7800-V from James Ross Island consists of two elements that were found close to



Figure 3 - The moraine at the Abernathy Flats in James Ross Island, at the moment where the specimen MN 7800-V was collected by AWAK and LCW.

each other in unlithified sediments with several large pebbles of different lithologies (Figs. 3, 4). One portion is preserved in three dimensions, an uncommon condition in pterosaurs (e.g., Bantim et al. 2014) whose bones are generally found very flattened (e.g., Cheng et al. 2017). The second part consists of a thin surface of bone preserved in a dark grey matrix formed by sandstone. Both pieces are about the same size and although the contact surface does not show a 100% fit because bone is missing, we regard them as representing the same element based on the overall morphology and the particular conditions where they were found.

The main preserved portion of MN 7800-V has a maximum length of 67.8 mm (Figs. 5a, b). Several parts of the external bone surface were lost,

but where measurable, the bone cortex is thin (~1 - 1.5 mm), thus congruent to pterosaur bones. It comprises a short shaft that expands forming a boot-shaped articulation, which is typical of the distal end of pterosaur wing phalanges (e.g., Wellnhofer 1991a). The maximum width (mediolaterally) of the articulation is 52.1 X 25.4 mm.

A slice of the counterpart of MN 7800-V was taken for histological analysis (Fig. 5c). The osteohistological features are consistent with those observed in pterosaurs (see Steel 2008 for a review). The bone cortex is thin and presents a fibrolamellar tissue type (Fig. 5d). The vascular canals are longitudinal and have similar diameters, with no sign of anastomoses and composed only by primary osteons. As far as observations are



Figure 4 - Detail of MN 7800-V at the Abernathy Flats in James Ross Island.

possible, the endosteal cavity does not present internal lamellae. A film of thermoplastic resin applied on the specimen in the field, hinders the visualization of this part of the bone. A thin layer of avascular periosteal lamellae covers the outer surface. No growth marks such as zones, annuli or lines of arrested growth were observed. These structures are rarely preserved in pterosaurs due to the extensive endosteal resorption for the maintenance of the medullary cavity (Steel 2008, Prondvai et al. 2012), preserving only the most recent histological events. No resorption zones or secondary osteons were observed, which indicates no active remodeling in this individual at time of death.

The presence of avascular periosteal lamellae (External Fundamental System - EFS) has been used before to infer somatic maturity in sampled individuals, which indicates the ending of the development of the periosteal circumference (Cormack 1987, Starck and Chinsamy 2002, Ponton et al. 2004). However, bones can still become

more robust (Woodward et al. 2011, Kellner et al. 2013, Lee and O'Connor 2013, Andrade et al. 2015). The EFS has already been recorded in mammals (e.g. Cormack 1987), birds (e.g. Ponton et al. 2004), non-avian dinosaurs (Erickson et al. 2004, Horner and Padian 2004, Padian et al. 2004), and crocodylomorphs (Woodward et al. 2011, Andrade et al. 2015). In pterosaurs, the EFS is so far restricted to a few specimens (Sayão 2003, Steel 2008, Kellner et al. 2013), being rare in non-pterodactyloid taxa with only two records (Gross 1934, De Ricqlès et al. 2000) and, so far, absent in many derived pterodactyloid groups such as azhdarchids. In all known occurrences of the EFS, the cortex is marked by the presence of LAGs, which were not seen in MN 7800-V, a feature that should be investigated further. Despite the absence of other microstructural features, we consider that the specimen was an adult that has or was about to complete its somatic growth.

Comparisons with osteohistological sections of other tetrapods reported from the same deposit, such as ornithopod dinosaurs and plesiosaurs, show important differences to MN 7800-V. Ornithopods have a more robust cortex, with weakly woven to parallel-fibered bone composing the primary bone and an outer cortex almost exclusively lamellar (Horner et al. 2009, Werning 2012). This clade also shows an inner cortex heavily remodeled by secondary osteons, extending into the mid-cortex with the total absence of original primary remains (Werning 2012). These osteohistological features differ from the fibrolamellar bone presented by MN 7800-V that also lacks a remodeled cortex. Another difference is the presence of a cyclic growth in ornithopods characterized by multiple LAGs.

Plesiosaur osteohistology is very peculiar with bone matrix filling almost completely the medullary region, composing a dense osteosclerotic-like skeleton (Salgado et al. 2007, Ossa-Fuentes 2017). This differs remarkably from the condition of MN

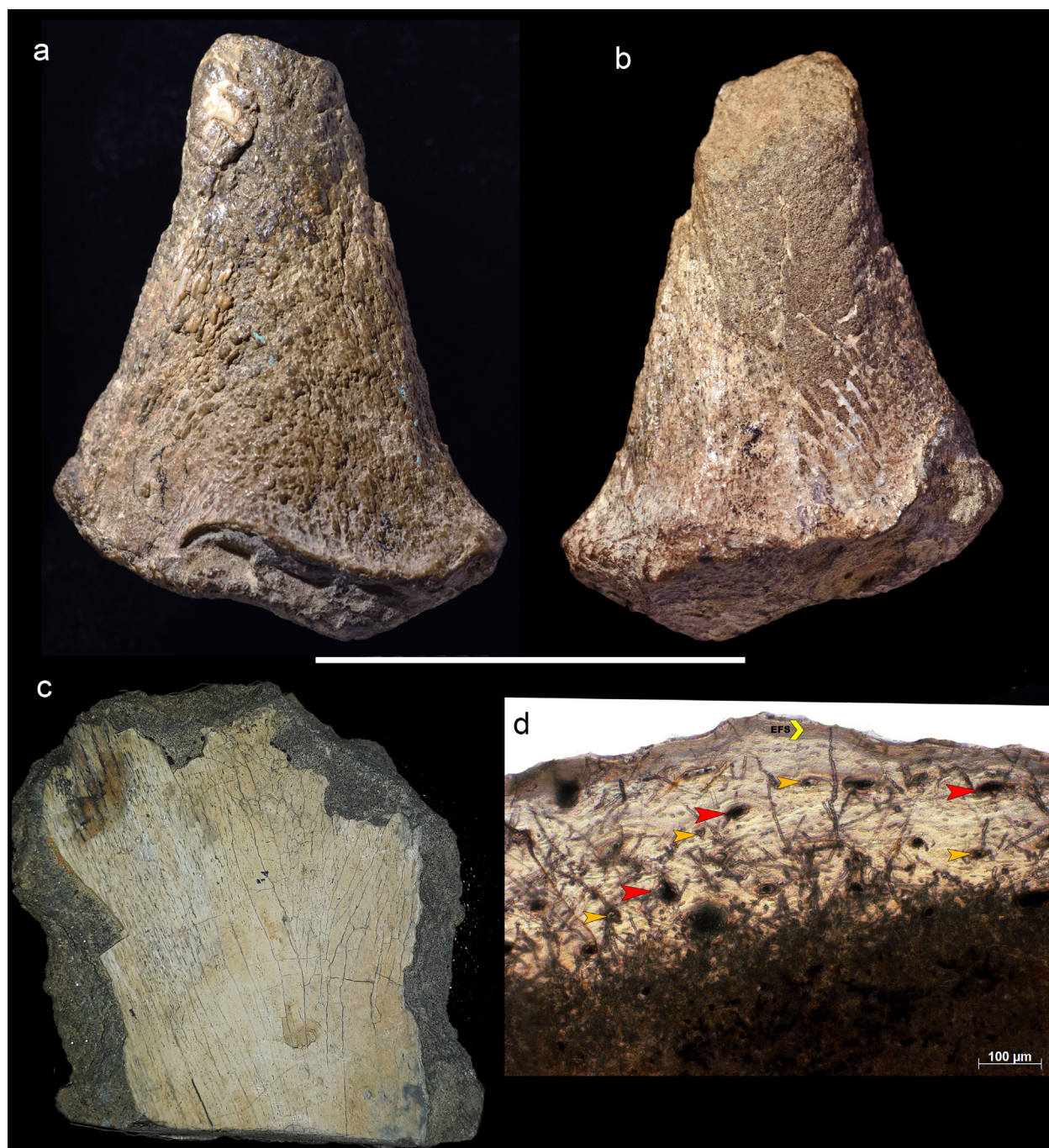


Figure 5 - MN 7800-V, (a) and (b) the main portion of the specimen, (c) the counterpart and (d) the osteohistological section showing the cortex formed basically by primary osteons marked by the arrows, in yellow the smallest vascular canals and in red more developed vascular canals. Scale bar for (a)-(c)= 50mm, (d) 100μm.

7800-V that presents a thinner cortex with a free medullary cavity.

The second specimen (MN 7801-V) described here comes from the Vega Island (Fig. 6). It

consists of a long bone with a preserved length of 169.2 mm and lacks any articulation (Fig. 7). Originally, it was collected in one piece, but was further broken into three parts due to the fire of

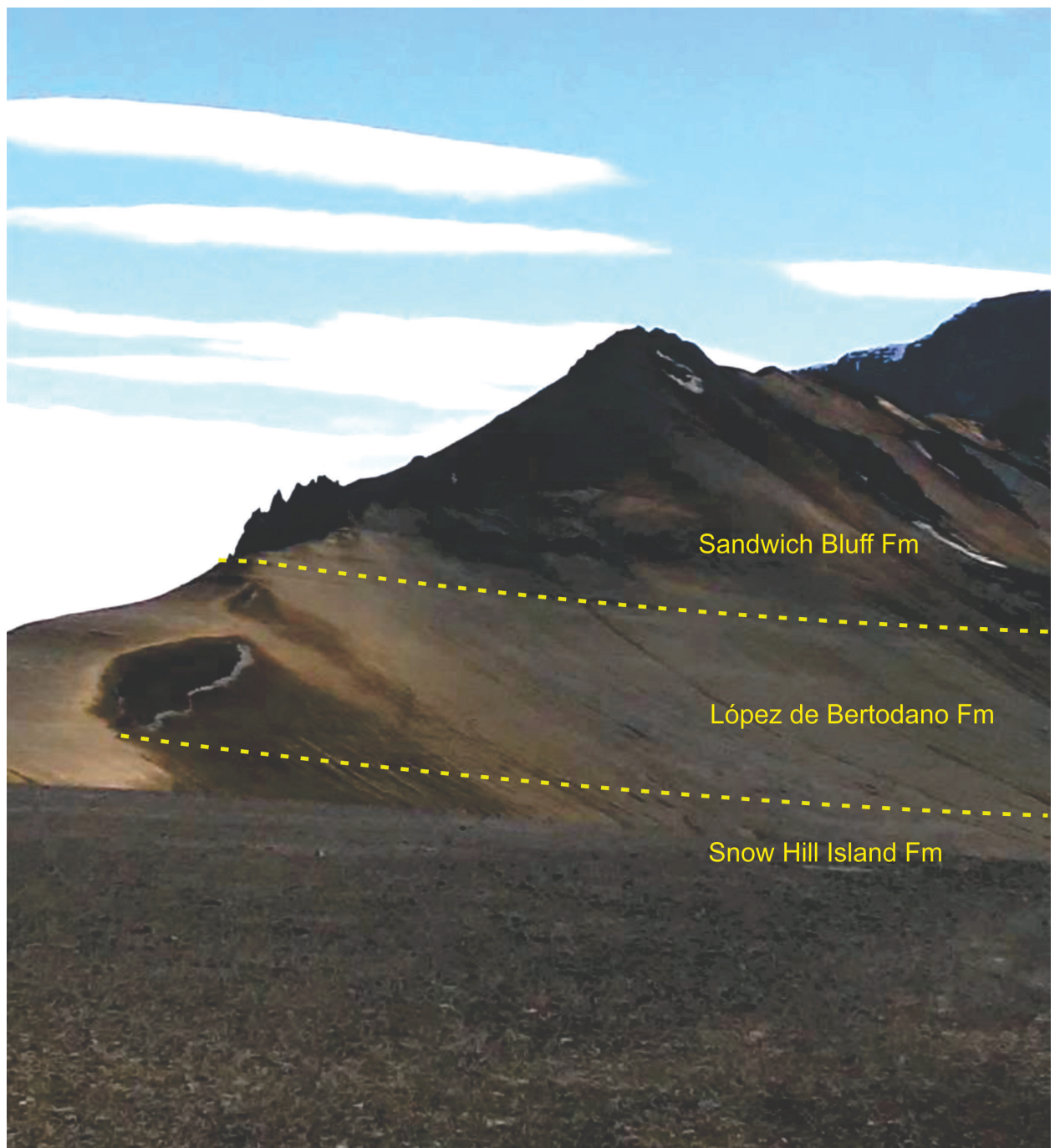


Figure 6 - Contact between the Snow Hill, López de Bertodano e Sandwich Bluff formations at the Vega Island.

the Museu Nacional (Kellner 2019). MN 7801-V is a naturally compressed element, with one side flattened (Fig. 7a), the other convex (Fig. 7c), and rounded margins. The shaft is slightly curved (Figs. 7b, d) and the transverse section at the middle

portion is D-shaped (37 x 22 mm, Fig. 7e). The external bone surface is reasonably preserved and shows a very thin cortex (~ 0.8 - 1.2 mm), tending to be thicker at the edges, a common condition in pterosaurs (Sayão 2003).



Figure 7 - MN 7801-V, interpreted as the right (?) wing metacarpal collected from Vega Island in (a) anterior, (b) ventral, (c) posterior and (d) dorsal view; (e) cross section at the middle portion of the shaft (marked by a red line in a), and (f) bone surface at the anterior view. Scale bars (a)-(c) = 100mm, (F) 10mm.

DISCUSSION

Despite the efforts of several paleontological research groups (e.g., Molnar et al. 1996, Case et al. 2000, Novas et al. 2002, Salgado and Gasparini 2006, Reguero and Gasparini 2007, Reguero et al. 2013, Kellner et al. 2011, Cerda et al. 2012, Coria et al. 2013, Roberts et al. 2014, Lamanna et al. 2019), our knowledge on the Antarctic vertebrate fauna is still in its infancy. Due to the harsh conditions that predominate throughout the year, fieldwork is confined to the austral summer, when working conditions are more suitable but still very challenging. When found, the vast majority of fossil vertebrates is very incomplete, fragmentary and in many instances difficult to interpret. This is also the case off the material from James Ross and Vega islands. Unfortunately, no bone beds have been identified in both islands.

The specimen MN 7800-V from James Ross Island is a good example of the fragmentary nature of vertebrate fossils from Antarctica. It was recovered from a moraine, quite an unlikely place for any fossil bone to be found, especially that of a pterosaur. Notwithstanding, based on the overall expanded boot-shaped articulation and the thickness of the cortex, we interpret this specimen as belonging to the distal end of a pterosaur wing phalanx (Fig. 8). The osteohistological features are consistent with this interpretation. Although the boot-shaped expansion is a feature common to all distal ends of pterosaur wing finger phalanges (e.g., Wellnhofer 1991a, b, Kellner and Tomida 2000), we regard MN 7800-V as belonging to the first wing finger phalanx mainly due to size. If this assignment is correct, when compared to other specimens the wingspan of the James Ross pterosaur would range between 3 and 4 m. Such large wingspans are not seen in non-pterodactyloid pterosaurs, but are quite common within the Pterodactyloidea (e.g., Wellnhofer 1978, 1991a). Among pterodactyloids there are several

clades represented by large flying reptiles (e.g., Kellner 2003), with the Pteranodontoidea or the Azhdarchoidea the best candidates to which MN 7800-V might be classified. The age of the main deposits of the Lachman Crag Member (Santonian-Campanian) is consistent with this suggestion.

The identification of MN 7801-V from Vega Island as a pterosaur is less problematic. Despite the lack of articulations, the bone-surface is better preserved in this specimen, with a very thin bone cortex that is an uncontroversial pterosaurian feature. Its large size indicates that it is referable to the Pterodactyloidea as well. Based on size, we also preclude its referral to the Archaeopterodactyloidea, which comprises much smaller animals (Kellner 2003).

Regarding which part of the skeleton MN 7801-V represents, there are not many options to be considered. It is a long bone whose size and overall morphology leads to the exclusion of the hindlimb. Although size does not rule out that it could represent a phalanx from the wing finger, these bones tend to show a triangular to subtriangular transverse section (e.g., Wellnhofer 1978, 1991b) or are T-shaped (Martill and Frey 1998, Averianov 2014), differing from the D-shaped condition observed in MN 7801-V (Fig. 7e). The pterosaur ulnae are also quite long and somewhat anteroposteriorly compressed (e.g., Wellnhofer 1978, 1985, 1991b, Kellner and Tomida 2000, Bennett 2001), but their transverse section is more oval or rounded, differing from the Vega Island specimen. The metacarpal IV, however, is elongated and several of these elements show a D-shaped cross-section (e.g., Wellnhofer 1985, figure 15), quite similar to MN 7801-V. Therefore, we interpret this bone as being a wing metacarpal, possibly from the right side (Fig. 8).

The size of the Vega Island specimen is also consistent with either a pterosaur from the Pteranodontoidea or Azhdarchoidea clades, which have quite distinctive wing configurations (see Kellner 2003). The age of the Snow Hill

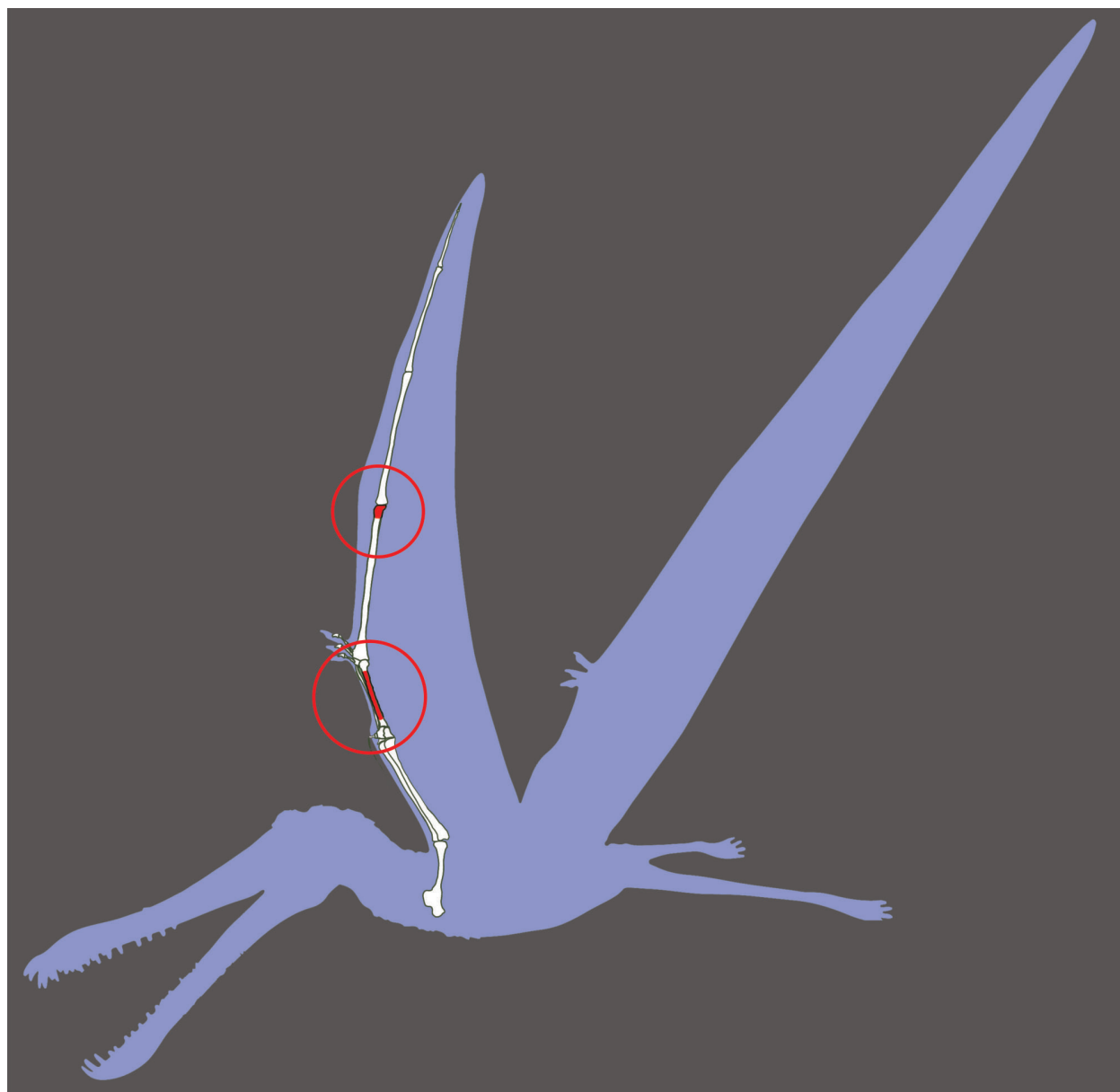


Figure 8 - General pterosaur outline showing the anatomical position of both specimens collected from the Antarctic Peninsula. MN 7800-V from the James Ross Island, interpreted as the distal end of the first phalanx of the wing finger (above), and MN 7801-V, identified as a wing metacarpal IV (below). Not to scale.

Island Formation, however, is Maastrichtian, when the most predominant flying reptiles were azhdarchoids, for all Azhdarchidae (e.g., Witton and Naish 2008, Averianov 2014, Longrich et al. 2018). Azhdarchoids have proven to be quite diverse in size (e.g., Martin-Silverstone et al. 2016) and ecological niche, with potentially different

feeding strategies (e.g., Langston 1981, Witton and Naish 2008, Averianov 2014, Kellner and Calvo 2017, Bestwick et al. 2018, Kellner et al. 2019), and a cosmopolitan distribution. Although at this point no further taxonomic decision on MN 7801-V can be made, it can be said to represent a large pterosaur with an estimated wingspan between 4-5

m based on comparisons with other pterodactyloids (e.g., Wellnhofer 1991a, b, Kellner and Tomida 2000, Bennett 2001, Kellner 2003).

The sole other pterosaur specimen reported from Antarctica is a bone identified as a humerus that was briefly mentioned (Hammer and Hickerson 1994, 1996) and subsequently figured (Hammer and Hickerson 1999, fig. 5), but no anatomical description was presented so far. The published picture is difficult to interpret. If this specimen is complete and indeed represents a pterosaur humerus, this bone is shown from the lateral rather than from the dorsal view. The proximal articulation is expanded and the portion of the bone that might have been interpreted as the deltopectoral crest is triangular. Based on the anatomy of *Dimorphodon* humeri (e.g., Wellnhofer 1978, Padian 1983, Unwin 1988), the shaft is curved, differing from the straight bone reported from Antarctica. In *Dimorphodon*, the deltopectoral crest is longer, does not extend as deep on the shaft and is not triangular. If the reported bone from Antarctica is indeed pterosaurian, it differs from *Dimorphodon* and, based on the available information, cannot be assigned to any specific pterosaur clade.

CONCLUSIONS

Although very fragmentary, like most vertebrate fossils recovered from Antarctica, the specimens MN 7800-V and MN 7801-V indicate that large pterodactyloid pterosaurs were present in the Antarctic Peninsula region at least from the Santonian to the end of the Cretaceous. To our knowledge, these specimens are also the first from Antarctica to be fully described, demonstrating that at least during the Late Cretaceous, large flying reptiles could reach all parts of the planet. Continuous fieldwork in this region will certainly reveal additional and better-preserved material of these flying reptiles, filling in one of the gaps of our knowledge of their evolutionary history.

On a further note, we would like to point out that MN 7801-V is the first specimen recovered from the debris of the Museu Nacional after the fire that affected this institution in 2018 (e.g., Kellner 2019) to be studied. Several important specimens were recovered so far, and we are sure that more will follow during the recovery and rebuilding activities of this worldwide important institution.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was supported by the Programa Antártico Brasileiro (PROANTAR) through the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq #407670/2013-0 and #442677/2018-9 to AWAK). The team of the PALEOANTAR Project wishes to thank all the NApOc Ary Rongel military group and the pilots of the HU-1 helicopter squadron for their logistic support during fieldwork in the Antarctic Peninsula, as well as the alpinists Edson Vandeira, Ricardo Leizer and Renato Dias from the Clube Alpino Paulista that organized the camping activities during the field seasons where the specimens studied here were collected. We would like to express our gratitude to Carlos Schaeffer, Maiara Daher, Eduardo Senra and Lars-Arne Meier of the TERRANTAR Project that camped with the PALEOANTAR team at James Ross Island during the 2015/2016 field season. We are particularly indebted to Carlos Schaeffer (coordinator of the TERRANTAR Project) for providing access to members of the PALEOANTAR Project to join the 2017/2018 fieldwork in Vega Island. Guilherme Resende Corrêa, Rafael Gomes, Thales Nunes da Silva and Douglas Gonçalves are thanked for the fieldwork in Vega Island. Our special thanks to the team of the Museu Nacional/UFRJ in charge of the rescuing activities inside the Palace of the Quinta da Boa Vista park that is being coordinated by Claudia Rodrigues Carvalho and Luciana Carvalho, particularly Helder de Paula Silva, who recovered

the Vega Island specimen (MN 78001-V) from the debris. Renan Bantim and Fabio Portugal are thanked for the pterosaur outline of Figure 8.

Besides PROANTAR, this study was partially funded by the Fundação de Desenvolvimento Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ #E-26/202.905/2018 to AWAK), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq #420687/2016-5 and #313461/2018-0 to AWAK; #312360/2018-5 to TR; #311715/2017-6 to JMS), Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de Pernambuco (FACEPE, - IBPG #0419-9.05/16 to LHSE), DFG Priority Programme 1158 “Antarctic Research with Comparable Investigations in Arctic Sea Ice Areas” (#MU 3021/8-1 to CWA), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES #88887.336584/2019-00 to ASB and #88887.371713/2019-00 to GAS). We would also like to thank two anonymous reviewers for their suggestions.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

AWAK, TR, LCW and JMS conceived and designed the study; AWAK, TR, FRC, LCW, RGF, GAS, ASB, CWM and JMS performed fieldwork in the Antarctic Peninsula collecting several fossil vertebrates that are housed in the Museu Nacional/UFRJ; LCW conducted the geological study; LHSE and JMS did the osteohistological analysis. All authors reviewed and contributed to the manuscript.

REFERENCES

- ANDRADE RC, BANTIM RAM, DE LIMA FJ, DOS SANTOS CAMPOS L, DE SOUZA ELEUTÉRIO LH AND SAYÃO JM. 2015. New data about the presence and absence of the external fundamental system in archosaurs. *Cad Cult Cienc* 14: 200-211.
- AVERIANOV A. 2014. Review of taxonomy, geographic distribution and paleoenvironments of Azhdarchidae (Pterosauria). *ZooKeys* 432: 1-107.
- BANTIM RAM, SARAIVA AAF, OLIVEIRA G AND SAYÃO JM. 2014. A new toothed pterosaur (Pterodactyloidea: Anhangueridae) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, NE Brazil. *Zootaxa* 3869: 201-223.
- BARRETT PM, BUTLER RJ, EDWARDS NP AND MILNER AR. 2008. Pterosaur distribution in time and space: an atlas. *Zitteliana B* 28: 61-107.
- BENNETT SC. 2001. Osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur Pteranodon. *Palaeontogr Abt A* 260: 1-153.
- BESTWICK J, UNWIN DM, BUTLER RJ, HENDERSON DM AND PURNELL. 2018. Pterosaur dietary hypothesis: a review of ideas and approaches. *Biol Rev* 93: 2021-2048.
- CASE JA ET AL. 2000. The first duck-billed dinosaur (Family Hadrosauridae) from Antarctica. *J Vertebr Paleontol* 20: 612-614.
- CERDA IA ET AL. 2012. The first record of a sauropod dinosaur from Antarctica. *Naturwissenschaften* 99(1): 83-87.
- CHENG X, JIANG S, WANG X AND KELLNER AW. 2017. Premaxillary crest variation within the Wukongopteridae (Reptilia, Pterosauria) and comments on cranial structures in pterosaurs. *An Acad Bras Cienc* 89: 119-130.
- CHINSAMY A AND RAATH MA. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontol Afr* 29: 39-44.
- CORIA R ET AL. 2013. A new ornithomimid (Dinosauria: Ornithischia) from Antarctica. *Cretac Res* 41: 186-193.
- CORMACK DH. 1987. Ham's Histology, 9th ed., Philadelphia: JB Lippincott Company, 732 p.
- CROMEY JA, FRANCIS JE, CANRILL DJ AND PIRRIE D. 2004. Maastrichtian stratigraphy of Antarctica. *Cretac Res* 25: 411-423.
- CROMEY JA, LOMAS SA, PIRRI, D AND LUTHER A. 1996. Late Cretaceous extinction patterns in Antarctica. *J Geol Soc* 153: 503-506.
- CROMEY JA, PIRRIE D., RIDING JB. AND THOMSON MRA. 1991. Campanian-Maastrichtian (Cretaceous) stratigraphy of the James Ross Island area, Antarctica. *J Geol Soc Lond* 148: 1125-1140.
- DE RICQLÈS AJ, PADIAN K, HORNER JR AND FRANCILLON-VIEILLOT H. 2000. Palaeohistology of the bones of pterosaurs (Reptilia: Archosauria): anatomy, ontogeny, and biomechanical implications. *Zool J Linn Soc-Lond* 129: 349-385.
- DEL VALLE RA, ELLIOT DH AND MACDONALD DIM. 1992. Sedimentary basins on the east flank of the Antarctic Peninsula: proposed nomenclature. *Antarct Sci* 4: 477-478.
- ERICKSON GM, MAKOVICKY PJ, CURRIE PJ, NORELL MA, YERBY SA AND BROCHU CA. 2004. Gigantism and comparative life-history parameters of tyrannosaurid dinosaurs. *Nature* 430: 772-775.
- FELDMANN RM, TSHUDY DM AND THOMSON MRA. 1993. Late cretaceous and paleocene decapod crustaceans from James Ross Basin, Antarctic Peninsula. *Memoir, The Paleontological Society*, p. 1-41.

- GROSS W. 1934. Die typen des mikroskopien knochenbaues bei fossilen Stegocephalen und Reptilien. *Z Anat* 103: 731-764.
- HAMMER WR AND HICKERSON WJ. 1994. A crested theropod dinosaur from Antarctica. *Science* 264: 828-830.
- HAMMER WR AND HICKERSON WJ. 1996. Implications of an Early Jurassic Vertebrate Fauna from Antarctica. In: Morales M (Ed), *The Continental Jurassic*, Museum of Northern Arizona Bulletin 60, USA, p. 215-218.
- HAMMER WR AND HICKERSON WJ. 1999. Gondwana dinosaurs from the Jurassic of Antarctica. *Monogr Mus Nat Hist* 15: 211-217.
- HATHWAY B. 2000. Continental rift to back-arc basin: Jurassic–Cretaceous stratigraphical and structural evolution of the Larsen Basin, Antarctic Peninsula. *J Geol Soc* 157: 417-432.
- HATHWAY B AND RIDING JB. 2001. Stratigraphy and age of the Lower Cretaceous Pedersen Formation, northern Antarctic Peninsula. *Antarct Sci* 13: 67-74.
- HORNER JR AND PADIAN K. 2004. Age and growth dynamics of *Tyrannosaurus rex*. *Proc R Soc B* 271: 1875-1880.
- HORNER JR, DE RICQLÈS A, PADIAN K AND SCHEETZ RD. 2009. Comparative long bone histology and growth of the “hypsilophodontid” dinosaurs *Orodromeus makelai*, *Dryosaurus altus*, and *Tenontosaurus tilletti* (Ornithischia: Euornithopoda). *J Vert Paleontol* 29: 734-747.
- KELLNER AWA. 1994. Remarks on pterosaur taphonomy and paleoecology. *Acta Geologica Leopoldensia* 39: 175-189.
- KELLNER AWA. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. In: Buffetaut E and Mazin JM (Eds), *Evolution and palaeobiology of pterosaurs*, London: Geol Soc London Spec Pub 217(1): 105-137.
- KELLNER AWA. 2006. Pterossauros: os senhores dos céus do Brasil. Vieira & Lent, Rio de Janeiro, 175 p.
- KELLNER AWA. 2019. A reconstrução do Museu Nacional: bom para o Rio, bom para o Brasil. *Ciência e Cultura* 71: 4-5.
- KELLNER AWA AND CALVO J. 2017. New azhdarchoid pterosaur (Pterosauria, Pterodactyloidea) with an unusual lower jaw from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous), Neuquén Group, Patagonia, Argentina. *An Acad Bras Cienc* 89: 2003-2012.
- KELLNER AWA AND TOMIDA Y. 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), northeastern Brazil. *National Science Museum Monographs* 17: 1-135.
- KELLNER AWA ET AL. 2011. The oldest plesiosaur (Reptilia, Sauropterygia) from Antarctica. *Polar Res* 30: 1-6.
- KELLNER AWA ET AL. 2013. The largest flying reptile from Gondwana: a new specimen of *Tropeognathus* cf. *T. mesembrinus* Wellnhofer, 1987 (Pterodactyloidea, Anhangueridae) and other large pterosaurs from the Romualdo Formation, Lower Cretaceous, Brazil. *An Acad Bras Cienc* 85: 113-135.
- KELLNER AWA, WEINSCHÜTZ LC, HOLGADO B, BANTIM RAM AND SAYÃO JM. 2019. A new toothless pterosaur (Pterodactyloidea) from Southern Brazil with insights into the paleoecology of a Cretaceous desert. *An Acad Bras Cienc* 91: e20190768.
- LAMANNA MC ET AL. 2019. Late Cretaceous non-avian dinosaurs from the James Ross Basin, Antarctica: description of new material, updated synthesis, biostratigraphy, and paleobiogeography. *Adv Polar Sci* 30: 228-250.
- LAMM ET. 2013. Bone histology of fossil tetrapods. In: Padian K AND Lamm ET (Eds), *Preparation and sectioning of specimens*, Oakland: University of California Press, USA, p. 55-160.
- LANGSTON JR W. 1981. Pterosaurs. *Scientific American* 244: 122-137.
- LONGRICH NR, MARTILL DM AND ANDRES B. 2018. Late Maastrichtian pterosaur from North Africa and mass extinctions of Pterosauria at the Cretaceous-Paleogene boundary. *PLoS Biol* 16: e2001663.
- LEE AH AND O'CONNOR PM. 2013. Bone histology confirms determinate growth and small body size in the noasaurid theropod *Masiakasaurus knopfleri*. *J Vertebr Paleontol* 33: 865-876.
- MACDONALD DIM, BARKER PF, GARRETT SW, INESON JR, PIRRIE D, STOREY BC, WHITHAM AG, KINGHORN RRF AND MARSHALL JEA. 1988. A preliminary assessment of the hydrocarbon potential of the Larsen Basin, Antarctica. *Marine and Petroleum Geology* 5: 34-53.
- MARENSSI S, SANTILLANA S AND BAUER M. 2012. Estratigrafía, petrografía sedimentaria y procedencia de las formaciones Sobral y Cross Valley (Paleoceno), isla Marambio (Seymour), Antártica. *Andean Geology* 39: 67-91.
- MARENSSI SA, SALANI FM AND SANTILLANA SN. 2001. Geología de cabo Lamb, Isla Vega, Península Antártica. *Contrib Cient Inst Antart Argent* 530: 1-43.
- MARTILL DM AND FREY E. 1998. A new pterosaur lagerstätte in NE Brazil (Crato Formation; Aptian, Lower Cretaceous): preliminary observations. *Oryctos* 1: 79-85.
- MARTIN-SILVERSTONE E, WITTON MP, ARBOUR VM AND CURRIE PJ. 2016. A small azhdarchoid pterosaur from the latest Cretaceous, the age of flying giants. *Royal Society Open Science* 3: 160333.
- MILANESE FN, OLIVERO EB, RAFFI ME, FRANCESCHINIS PR, GALLO LC, SKINNER SM, MITCHELL RN, KIRSCHVINK JL AND RAPALINI AF. 2019. Mid-Campanian–lower Maastrichtian magnetostratigraphy of the James Ross Basin, Antarctica: chronostratigraphical implications. *Basin Res* 31: 562-583.
- MOLNAR RE, LÓPEZ AA AND GASPARINI Z. 1996. An Antarctic Cretaceous theropod. *Mem Queensland Mus* 39: 669-674.

- NOVAS FE ET AL. 2002. *Lakumasaurus antarcticus*, n. gen. et sp., a new mosasaur (Reptilia, Squamata) from the Upper Cretaceous of Antarctica. *Ameghiniana* 39: 245-249.
- OLIVERO EB. 2012. Sedimentary cycles, ammonite diversity and palaeoenvironmental changes in the Upper Cretaceous Marambio Group, Antarctica. *Cretac Res* 34: 348-366.
- OLIVERO EB, MARTINIONI DR. AND MUSSEU FA. 1992. In: James Ross (Ed), *Geología de la Isla, Upper Cretaceous sedimentology and biostratigraphy of western Cape Lamb (Vega Island, Antarctica). Implications on sedimentary cycles and evolution of the basin*. Buenos Aires: Instituto Antártico Argentino, Argentina, p. 147-166.
- OLIVERO EB AND MEDINA FA. 2000. Patterns of Late Cretaceous ammonite biogeography in southern high latitudes: the family Kossmaticeratidae in Antarctica. *Cretac Res* 21: 269-279.
- OLIVERO EB, PONCE JJ, MARSICANO C AND MARTINIONI DR. 2007. Depositional settings of the basal Lopez de Bertodano Formation, Maastrichtian, Antarctica. *Rev Asoc Geol Argent* 62: 521-529.
- OLIVERO EB, SCASSO RA AND RINALDI CA. 1986. Revision of the Marambio Group, James Ross Island, Antarctica. *Contrib Cient Inst Antart Argent* 331: 1-28.
- OSSA-FUENTES L, OTERO RA AND RUBILAR-ROGERS D. 2017. Microanatomy and osteohistology of a juvenile elasmosaurid plesiosaur from the upper Maastrichtian of Marambio (=Seymour) island, Antarctica. *Bol Mus Nac Hist Nat Chile* 66: 149-160.
- PADIAN K. 1983. Osteology and functional morphology of *Dimorphodon macronyx* (Buckland) (Pterosauria: Rhamphorhynchoidea) based on new material in the Yale Peabody Museum. *Postilla* 189: 1-44.
- PADIAN K, HORNER JR AND DE RICQLÈS AJ. 2004. Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies. *Paleontology* 24: 555-571.
- PIRRIE D, CRAME JA, LOMAS SA AND RIDING JB. 1997. Late Cretaceous stratigraphy of the Admiralty Sound region, James Ross Basin, Antarctica. *Cretac Res* 18: 109-137.
- PONTON F, ELZANOWSKI A, CASTANET J, CHINSAMY, A, DE MARGERIE E, DE RICQLÈS AJ AND CUBO J. 2004. Variation of the outer circumferential layer in the limb bones of birds. *Acta Ornithol* 39: 137-140.
- PRONDAI E, STEIN K, ÖSI A AND SANDER MP. 2012. Life history of *Rhamphorhynchus* inferred from bone histology and the diversity of Pterosaurian growth strategies. *Plos One* 7: e31392.
- REGUERO MA AND GASPARINI Z. 2007. Late Cretaceous-early Tertiary marine and terrestrial vertebrates from James Ross Basin, Antarctic Peninsula: a review. In: Rabassa J and Borla ML (Eds), *Antarctic Peninsula & Tierra del Fuego: 100 years of Swedish-Argentine scientific cooperation at the end of the world*. London: Taylor & Francis, England p. 55-76.
- REGUERO MA ET AL. 2013. Late Cretaceous dinosaurs from the James Ross Basin, West Antarctica. *Geol Soc Lond Spec Pub* 381: 99-116.
- RIDING JB AND CRAME J. 2002. Aptian to Coniacian (Early-Late Cretaceous) palynostratigraphy of the Gustav Group, James Ross Basin, Antarctica. *Cretac Res* 23: 739-760.
- ROBERTS EM ET AL. 2014. Stratigraphy and vertebrate paleoecology of Upper Cretaceous-lowest Paleogene strata on Vega Island, Antarctica. *Palaeogeogr Palaeoclimatol* 402: 55-72.
- SALGADO L, FERNÁNDEZ M AND TALEVI M. 2007. Observaciones histológicas en reptiles marinos (Elasmosauridae y Mosasauridae) del Cretácico Tardío de Patagonia y Antártida. *Ameghiniana* 44: 513-523.
- SALGADO L AND GASPARINI Z. 2006. Reappraisal of an ankylosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of James Ross Island (Antarctica). *Geodiversitas* 28: 119-135.
- SAYÃO JM. 2003. Histovariability in bones of two pterodactyloid pterosaurs from the Santana Formation, Araripe Basin, Brazil: preliminary results. *Geol Soc London* 1: 335-342.
- SCASSO RA, OLIVERO EB AND BUATOIS LA. 1991. Lithofacies, biofacies, and ichnoassemblage evolution of a shallow submarine volcanoclastic fan-shelf depositional system (Upper Cretaceous, James Ross Island, Antarctica). *J S Am Earth Sci* 4: 239-260.
- STARCK JM AND CHINSAMY A. 2002. Bone microstructure and developmental plasticity in birds and other dinosaurs. *J Morphol* 254: 232-246.
- STEEL L. 2008. The palaeohistology of pterosaur bone: an overview. *Zitteliana* 28: 109-125.
- UNWIN DM. 1988. New remains of the pterosaur *Dimorphodon* (Pterosauria: Rhamphorhynchoidea) and the terrestrial ability of early pterosaurs. *Modern Geology* 13: 57-68.
- WELLNHOFER P. 1978. Pterosauria. *Handbuch der Paläoherpetologie*, Teil 19. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 82 p.
- WELLNHOFER P. 1985. Neue Pterosaurier aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontographica abt A* 105-182.
- WELLNHOFER P. 1991a. *The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs*; London (Salamander Books), 192 p.
- WELLNHOFER P. 1991b. Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontogr Abt A* 215: 43-101.
- WERNING S. 2012. The ontogenetic osteohistology of *Tenontosaurus tilletti*. *Plos ONE* 7: e33539.
- WITTON MP AND NAISH D. 2008. A reappraisal of azhdarchid pterosaur functional morphology and paleoecology. *PloS One* 3: e2271.
- WOODWARD HN, HORNER JR AND FARLOW JO. 2011. Osteohistological evidence for determinate growth in the American *Alligator*. *J Herpetol* 45: 339-342.

Ankylosaurian body armor function and evolution with insights from osteohistology and morphometrics of new specimens from the Late Cretaceous of Antarctica

Published online by Cambridge University Press: 20 February 2023

Arthur S. Brum, Lúcia H. S. Eleutério, Tiago R. Simões, Megan R. Whitney,
Geovane A. Souza, Juliana M. Sayão, and Alexander W. A. Kellner

Accepted: 17 January 2023

DOI: <https://doi.org/10.1017/pab.2023.4>

Featured Article

Ankylosaurian body armor function and evolution with insights from osteohistology and morphometrics of new specimens from the Late Cretaceous of Antarctica

Arthur S. Brum* , Lúcia H. S. Eleutério, Tiago R. Simões* , Megan R. Whitney ,
Geovane A. Souza , Juliana M. Sayão , and Alexander W. A. Kellner 

Abstract.—The body armor of ankylosaurians is a unique morphological feature among dinosaurs. While ankylosaurian body armor has been studied for decades, paleohistological analyses have only started to uncover the details of its function. Yet there has been an overall bias toward sampling ankylosaurian remains from the Northern Hemisphere, with limited quantitative studies on the morphological and functional evolution of the osteoderms composing their body armor. Here, we describe new ankylosaurian materials recovered from the Late Cretaceous of Antarctica that, in combination with data compiled from the literature, reveal new insights into the evolution of the ankylosaurian body armor. Based on histological microstructure and phylogenetic results, the new Antarctic material can be assigned to Nodosauridae. This group shares the absence/poor development of their osteodermal basal cortex and highly ordered sets of orthogonal structural fibers in the superficial cortex. Our morphospace analyses indicate that large morphological diversity is observed among both nodosaurids and ankylosaurids, but osteoderms became more functionally specialized in late-diverging nodosaurids. Besides acting as effective protection against predation, osteoderms also exhibit highly ordered structural fibers in nodosaurids, enabling a decrease in cortical bone thickness (as in titanosaurs), which could have been co-opted for secondary functions, such as calcium remobilization for physiological balance. The latter may have played a key role in nodosaurid colonization of high-latitude environments, such as Antarctica and the Arctic Circle.

Arthur S. Brum, Geovane A. Souza, and Juliana M. Sayão. Laboratório de Paleobiologia e Paleogeografia Antártica, Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional-Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro 20940-040, Brazil. E-mail: arthursbc@yahoo.com.br, geosoouza@gmail.com, jmsayao@mn.ufrj.br

Lúcia H. S. Eleutério. Laboratório de Paleobiologia e Microestruturas, Centro Acadêmico de Vitória, UFPE, Alto do Reservatório, s/n, Vitória de Santo Antão, Pernambuco 55608-680, Brazil. E-mail: luciahelenaeb@gmail.com

Tiago R. Simões. Department of Organismic & Evolutionary Biology, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts 02138, U.S.A. E-mail: tsimoes@fas.harvard.edu

Megan R. Whitney. Department of Biology, Loyola University of Chicago, Chicago, Illinois 60660, U.S.A. E-mail: mwhitney@luc.edu

Alexander W. A. Kellner. LAPUG, Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista s/n, São Cristóvão, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro 20940-040, Brazil. E-mail: kellner@mn.ufrj.br

Accepted: 17 January 2023

*Corresponding author.

Introduction

Ankylosaurian dinosaurs are one of the most peculiar groups of reptiles in the fossil record due to their extensive body covering of osteoderms creating a massive body armor that is unlike any other in the evolution of dinosaurs (e.g., Kirkland et al. 2013; Brown et al. 2017). Osteoderm size and shape are diverse among

ankylosaurian groups and even across distinct body regions within the same individual (e.g., tail knobs, ossicles, spines, and thoracic osteoderms; Brown et al. 2017). However, the usage of osteoderm features to better understand ankylosaurian phylogeny and evolutionary patterns is still in its infancy. For instance, using osteoderm characters for phylogenetic reconstructions of ankylosaur phylogeny is



relatively recent (Hill 2005; Burns and Currie 2014; Arbour and Currie 2016; Soto-Acuña et al. 2021). In studies of osteoderm variation among distinct ankylosaurian groups, paleohistological analyses indicate some major differences in microstructure patterns (Scheyer and Sander 2004; Hayashi et al. 2010; Burns and Currie 2014). However, such differences have rarely been investigated in a macroevolutionary context using quantitative methods.

Additionally, the ankylosaurian fossil record is marked by major geographic sampling discrepancies, such as the larger sampling of ankylosaurians in the Northern Hemisphere compared with the southern continents (Arbour and Currie 2016; Arbour et al. 2016). This biogeographic sampling discrepancy inherently limits the taxonomic and morphological information available on this group on a global scale, which may impact our understanding of their taxonomic and morphological diversity, as shown by recent discoveries (e.g., Maidment et al. 2021; Soto-Acuña et al. 2021; Frauenfelder et al. 2022). Therefore, further sampling of ankylosaur remains from continents derived from Gondwana is critical to better understand their evolutionary trajectories.

The Antarctic continent is the most underexplored frontier of paleontology in the Southern Hemisphere (and perhaps globally). Antarctica represents a significant portion of all landmasses in the Southern Hemisphere, but only very few regions have exposed sedimentary outcrops that can provide insights into the evolution of life on Earth (e.g., Olivero 2012b; Burton-Johnson and Riley 2015; Piovesan et al. 2021). Despite such limitations, several vertebrate remains have been discovered in Antarctica over the past few decades. These discoveries include plesiosaurs (e.g., O’Gorman et al. 2019; Brum et al. 2022), pterosaurs (Kellner et al. 2019), and dinosaurs (Lamanna et al. 2019); for an updated survey of fossil vertebrates in the Upper Cretaceous of Antarctica, see Reguero et al. (2022). Importantly, this includes one ankylosaurian species, *Antarctopelta oliveroi* Salgado and Gasparini, 2006—although there is some dispute on the validity of this taxon (Arbour and Currie 2016; Rozadilla et al. 2016).

Since 2007, the project PALEOANTAR (organized by the Museu Nacional/Universidade

Federal do Rio de Janeiro, Brazil) has been working in the Antarctic Peninsula to shed light on the diversification and evolutionary history of Antarctic ecosystems in the deep past (Lima et al. 2021; Kellner 2022; Santos et al. 2022), including studies on Mesozoic vertebrates (e.g., Kellner et al. 2011, 2019; Brum et al. 2022) and invertebrates (e.g., Pinheiro et al. 2020; Videira-Santos 2020; Piovesan et al. 2021). Here, we report on new ankylosaurian materials recovered from Antarctica during the PALEOANTAR expedition in 2015. The material consists of ankylosaurian osteoderms found on Santa Marta Cove, James Ross Island (James Ross Basin, Antarctic Peninsula), which come from the same levels where *Antarctopelta* was previously found. Combining paleohistological, phylogenetic, and morphometric approaches, we assign these new specimens to late-diverging nodosaurids, thus expanding the phylogenetic diversity of Antarctic ankylosaurians. Further, we compiled osteoderm data from the literature that—combined with the new materials described here—provide the first detailed quantitative analysis of the evolution of the ankylosaurian body armor microstructure. We show that late-diverging nodosaurids (including our new specimens) expanded ankylosaur morphospace by decreasing the cortical thickness, which may be associated with a structural shift in their osteoderms by a major structural fiber rearrangement. We also indicate that the expansion of the core and its vascularization in late-diverging nodosaurids is similar to that observed in some titanosaurs, suggesting both an effective body armor function and a co-opted function of calcium remobilization for physiological balance. Such plastic physiology may have played a key role in the dispersal potential of this group toward higher latitudes, which present a greater disparity of climatic conditions throughout the year compared with lower latitudes.

Materials and Methods

Materials

The new specimens reported here were collected on James Ross Island and comprise three isolated osteoderms (CAV-A4, CAV-A5,

and CAV-A10). The specimens and paleohistological slides are housed in the Laboratório de Paleobiologia e Microestruturas, Centro Acadêmico de Vitória, Universidade Federal de Pernambuco (Vitória de Santo Antão, State of Pernambuco, Brazil—CAV).

Anatomical Terminology

We followed the terminology of Scheyer and Sander (2004) and Burns and Currie (2014) to describe the anatomical osteoderm orientation, in which the core is the internal cancellous region (Burns and Currie 2014; Fig. 1), while the cortex comprises the basal (toward the internal region of the bone) and superficial layers of compact bone (or external, toward the surface of the bone; Scheyer and Sander 2004). The core could be filled by cancellous bone, with a high density of resorption cavities, or be more compacted. The cortex comprises bone that is more compact and, in some cases, exhibits a decrease in vascularization. The microstructural nomenclature followed Francillon-Vieillot et al. (1990). We used the term “structural fibers” to refer to the mineralized collagen fibers fully incorporated in the mineralized bone matrix (Scheyer and Sander 2004). We adopted the term “interwoven structural fiber bundles” (ISFB; sensu Scheyer and Sander 2004) to describe bundles of structural fibers within the bone matrix. In the core, the

structural fibers are sparser, while in the cortex, they are more organized (e.g., the orthogonal arrangement in nodosaurids; perpendicular to the external surface in ankylosaurids; Burns and Currie 2014).

Paleohistology

The paleohistological protocols followed those commonly used in current literature (Chinsamy and Raath 1992; Chinsamy 2005; Lamm 2013). We embedded the samples into clear epoxy resin Resapol T-208 and sectioned them with a precision router. The plane of section in CAV-A4 followed the longitudinal keel, which exhibits the widest preserved bone area to section. The sectioning plane was indeterminate in the other specimens due to their fragmentary nature. The blocks were fixed in a slide and polished in a wet metallographic polishing machine, Arotec AROPOL E until they reached a final thickness of 30–60 microns. The photomicrographs were taken under a cross-polarized microscope (Zeiss) and photographed by an Axiocam.

Morphometric Dataset

Most of the ankylosaur dataset was compiled from Burns and Currie (2014). We added new measurements from the literature, comprising the nodosaurid *Ahshislepelta* (Burns and Sullivan 2011), the ankylosaurine UMNH 12675 (Loewen et al. 2013), *Antarctopelta* (Cerde et al. 2019) and the titanosaurs *Saltausaurus* (Chinsamy et al. 2016), and MCS-Pv 181 and MCS-Pv 182 (Cerde et al. 2015). We included titanosaurs due to their cortex and core microstructure being quite like the one observed in some ankylosaurians, therefore having the potential of being mistakenly identified as ankylosaurian osteoderms or vice versa. Although more titanosaur specimens have been described with osteoderms (e.g., D’Emic et al. 2009; Curry Rogers et al. 2011), we could not include them here, because (1) the photomicrograph does not figure the entire section—with cortex and core (e.g., Curry Rogers et al. 2011); (2) the published figures do not identify the boundaries of cortex and core—as in *Rapetosaurus* (see Curry Rogers et al. 2011)—and the figure is not in an adequate quality to delimit them; and (3) the

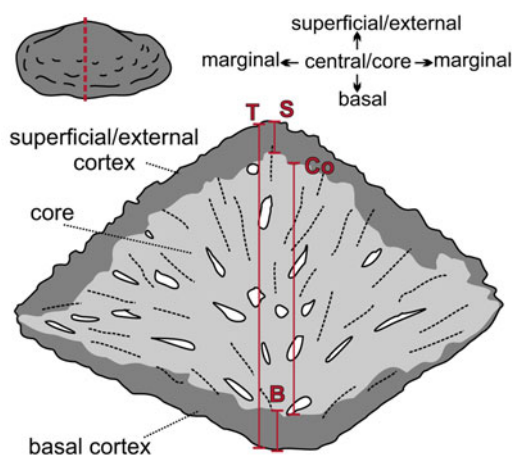


FIGURE 1. Schematic osteoderm showing the anatomical terminology adopted and the linear measurements performed here. Abbreviations: B, basal thickness; Co, core thickness; S, superficial thickness; T, total thickness.

literature data only reported the external anatomy of the osteoderms (e.g., D’Emic et al. 2009).

Our dataset is available in Brum et al. (2023) and comprises 8 ankylosaurid, 16 nodosaurid, 3 titanosaurid, 2 indeterminate ankylosaurid, and 2 *Antarctopelta* (of controversial taxonomy and systematic affinities) osteoderms, besides 2 of the new specimens reported here—we could not measure CAV-A10, as it is too fragmentary. The images obtained from the literature were measured using ImageJ 1.52a (Schneider et al. 2012).

Linear measurements of the osteoderms were converted into relative osteoderm ratio thickness (Fig. 1), following Burns and Currie (2014), for a direct shape comparison (i.e., excluding size as a variable): superficial index—superficial cortex/total osteoderm ($SI = 100 \times S/T$); basal index—basal cortex/total osteoderm ($BI = 100 \times B/T$); cortical index ($CI = 100 \times (S + B)/T$); and core index—core/total osteoderm ($CoI = 100 \times Co/T$). All values were log-transformed ($\log_{10}$) for subsequent statistical analyses.

Statistical Analyses

We performed ordinary least-square (OLS) linear regressions to evaluate the correlation between morphometric variables and to find a predictor model for dinosaurian osteoderm shape. Although some studies suggest the utilization of reduced major axis (RMA) linear regressions instead of OLS for inferring species allometric relationships (e.g., Warton et al. 2006), we followed the recommendation of Kilmer and Rodríguez (2017) on using OLS instead of RMA. The RMA uses the ratio of the standard deviation between the y- and x-axes to calculate the slope, as it assumes that the error distribution should be proportional between the two axes (i.e., assumes symmetry in the error distribution between axes). However, this is rare in allometric relationships, as the x-axis in these almost always refers to body size (constant variable), while the y-axis refers to various trait values. On the other hand, OLS considers the covariation between axes relative to the variation on the x-axis to calculate the slope (not assuming symmetry in error distribution between axes). This reduces error when estimating the angular

coefficient, achieving functional scaling relationships (Kilmer and Rodríguez 2017). Our study focuses on the trait–trait relationship (e.g., $SI \times CI$), with most of our variables being interchangeable between axes. However, we cannot assume a symmetric distribution of error among variables, because measurements for each variable were taken by different authors, and so error distribution is likely to be asymmetric between variables (and thus between axes). Therefore, we chose to employ OLS instead of RMA.

To test whether each osteoderm ratio variable can discriminate between different groups of dinosaurs (ankylosaurids, nodosaurids, and titanosaurs) for taxonomic purposes, we performed nonparametric Kruskal–Wallis (KW) tests. Our choice for nonparametric tests is due to the small sample size for each group and the nonnormal distribution of the data (see the tests for normality in Supplementary Fig. 2). Group assignment was based on the results of the phylogenetic analysis conducted here (see “Ankylosaur Phylogeny and Assignment of CAV Specimens”). The indeterminate ankylosaurians (TMP 1998.98.1 A.2 and TMP 1987.113.4 A.1) and the osteoderms of *Antarctopelta* were not included within any of the three dinosaurian groups due to (1) the uncertain phylogenetic placement of *Antarctopelta* between previous and more recent phylogenetic analyses (e.g., Arbour and Currie 2016; Arbour et al. 2016; Soto-Acuña et al. 2021; Frauenfelder et al. 2022); and (2) recent analyses inferring *Antarctopelta* as external to the two main ankylosaurid groups, being the only early-diverging ankylosaurian included here (Soto-Acuña et al. 2021; Frauenfelder et al. 2022; herein).

Further, we compared the decline in relative overall cortical thickness in osteoderms among groups using an exponential bivariate regression (EBR) between CI and T, as previously performed by Burns and Currie (2014). In the latter, specimens were assigned to three ankylosaurian groups—Ankylosauridae, Nodosauridae, and “Polacanthidae” (Burns and Currie 2014: fig. 8). Most of our group assignments correspond to theirs (see Supplementary Table 1), except “Polacanthidae,” which are assigned to nodosaurids herein based on their

more recent phylogenetic classification (e.g., Soto-Acuña et al. 2021; this study, see “Ankylosaur Phylogeny and Assignment of CAV Specimens”). Our new dataset is further distinct from Burns and Currie (2014), as it includes the ankylosaurid UMNH 12675, the nodosaurids *Ahshislepelta*, and the ankylosaur *Antarctopelta* (see Supplementary Table 1). To test which group best fit the EBR, we used the Akaike information criterion (AIC).

To assess the morphospace occupation and test group discrimination, we performed multivariate linear discriminant analyses (LDA). Although the principal component analysis (PCA) partially overlaps the observed data distribution depicted by OLS, we report it to provide an additional and easier visualization of morphospace occupation of ankylosaurian groups. All statistical analyses were performed in the software PAST v. 4.02 (Hammer et al. 2001), with $\alpha = 0.05$.

Phylogenetic Analysis

We scored the CAV specimens in the data matrix of Soto-Acuña et al. (2021), which resulted in 68 taxa and 189 characters (all treated as unordered, thus treating all possible state transitions as equally likely). The dataset includes 23 characters related to postcranial osteoderms and 4 related to osteoderm microstructure (characters 157 to 160). The entire data matrix is available in Brum et al. (2023).

We performed equal weights maximum parsimony analyses in TNT v. 1.5 (Goloboff and Catalano 2016) using traditional search (tree bisection reconnection), with 1 random seed, 6000 replicates, and 100 trees to save per replication. We retained suboptimal trees by 10 steps with a 0.01 relative difference. The first analysis was conducted without the new CAV specimens to track the microstructural osteoderm characters. The second analysis included the CAV specimens to verify that we could assign them to an ankylosaur ingroup solely by osteoderm microstructural characters.

Institutional Abbreviations

Centro Acadêmico de Vitória, Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, Brazil (CAV-A); Colección Paleontológica de Coahuila, Museo del Desierto, Saltillo, Mexico (CPC);

Delaware Museum of Natural History, Delaware, U.S.A. (DMNH); Goldfuss-Museum, Steinmann Institute for Geology, Mineralogy and Paleontology, University of Bonn, Germany (IPB); Museo Regional Cinco Saltos, Río Negro Province, Argentina (MCS-Pv); Museo Municipal Carmen Funes, Plaza Huincul, Neuquén, Argentina (MLP); Museum of Western Colorado, Grand Junction, Colorado, U.S.A. (MWC); Natural History Museum, London, U.K. (NHMUK); Instituto Miguel Lillo, Tucumán, San Miguel Tucumán, Argentina (PVL); State Museum of Pennsylvania, Harrisburg, Pennsylvania, U.S.A. (SMP); Royal Tyrrell Museum of Palaeontology, Drumheller, Alberta, Canada (TMP); University of Alberta Laboratory for Vertebrate Paleontology, Edmonton, Alberta, Canada (UALVP); Utah Museum of Natural History, University of Utah, Utah, U.S.A. (UMNH); Zoological Institute of Paleobiology, Polish Academy of Sciences, Warsaw, Poland (ZPAL).

Results

Systematics

Dinosauria Owen, 1842

Ornithischia Seeley, 1888

Thyreophora Nopsca, 1915

Ankylosauria Osborn, 1923

Nodosauridae indet. Marsh, 1890

See Figures 2–4 and Table 1.

Locality and Horizon.—The James Ross Basin outcrops are mostly represented by sequences of marine siliciclastic and volcanoclastic rocks (Barremian–Eocene; Olivero 2012b; Burton-Johnson and Riley 2015; Piovesan et al. 2021). The new specimens came from Santa Marta Cove (northeast of James Ross Island), which is marked by exposures of the upper levels of the Snow Hill Island Formation (for age and paleoenvironmental discussions, see Piovesan et al. 2021) and corresponds to the upper levels of the MG sequence (late Campanian; Olivero and Medina 2000; Olivero 2012a,b). These are the same region and levels in which *Antarctopelta* had been originally found (Salgado and Gasparini 2006; Cerda et al. 2019).

Specimen Description.—The new specimens are fragmentary and isolated unmodified osteoderms. The superficial surface of CAV-

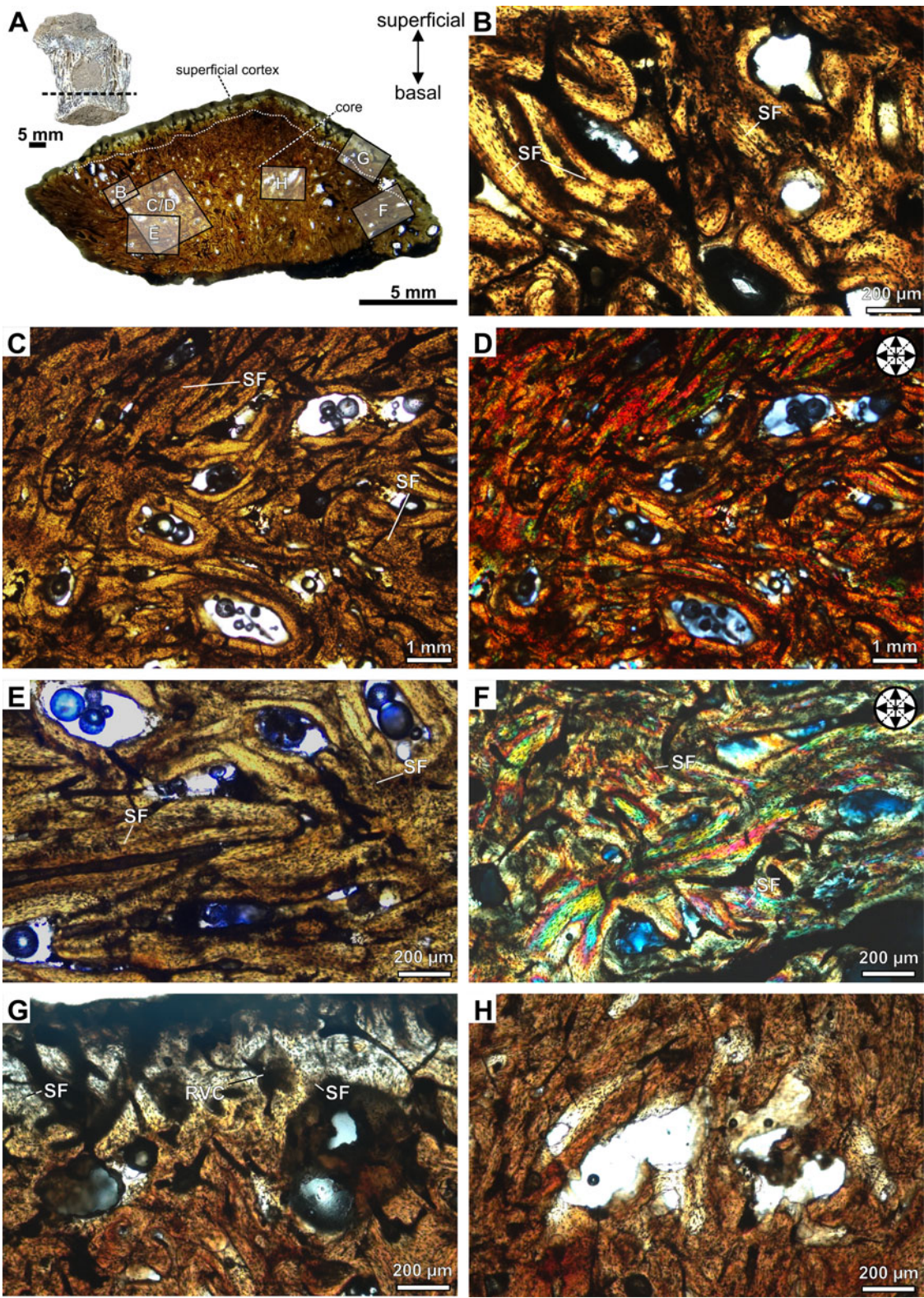


FIGURE 2. Photomicrographs of the transversal section slide of the osteoderm CAV-A4. A, Detail of the specimen and the panoramic slide. B, Detail of the alignment of osteocyte lacunae and the bone matrix organized into bundles with structural fibers, forming diffuse interwoven structural fiber bundles (ISFBs). Structural fibers assuming an orthogonal arrangement in the core under normal transmitted (C) and cross-polarized light (D). E, Detail of the ISFBs in the core region close to the basal cortex. F, Orthogonal arrangement of the structural fibers in the core, close to the margin of the osteoderm, under cross-polarized light. G, Superficial cortex in detail, with structural fibers being more perpendicular to the external surface. H, Erosion cavity with irregular surfaces, indicating an active resorption process in the core of the osteoderm. Abbreviations: RVC, reticular vascular canals; SF, structural fibers.

A4 is abraded, partially exposing the core region. Specimen CAV-A5 is rounded and exhibits a longitudinal keel on the surface. Both cross sections are triangular (Figs. 2, 3). CAV-A10 has an abraded basal region (Fig. 4), and all specimens exhibit a similar microstructure, with the core filled by a compact bone interstitial to resorption cavities. These cavities are wide and accumulate close to the basal cortex. The transition from cortical bone to the core is gradual, characterized by resorption cavities within the cortex. The osteoderms also lack densely abundant secondary (Haversian) bone, with sparse and isolated secondary osteons in the core. Few resorption cavities and rich ISFBs fill the core, which is rich in compact bone (Figs. 2–4). The ISFBs in the core are more scattered (Figs. 2B–D, and 3B), whereas they are more organized close to the external/basal and marginal surfaces of the cortex (Figs. 2E–G, and 3C–G). Specimen CAV-A10 exhibits wider erosional cavities than those observed in the other CAVs (Fig. 4A). Cross-polarized light reveals that the fibers in both core and cortex are highly orthogonally organized (Figs. 2C–F, 3B–F, and 4D–F). The bone matrix is rich in flattened osteocyte lacunae, which are aligned with the main directions of the ISFBs (Fig. 4C–F). Additionally, osteocyte lacunae lack preserved canaliculi. The vascular canals are mostly reticular (Figs. 2G, and 3B–G), but in the core of CAV-A10, they are mostly longitudinal (Fig. 4E,F).

The cortical bone is compact and poorly vascularized. The cortical bone of the core is thicker than the superficial cortical bone (Table 1). Further, some erosional cavities exhibit irregular inner margins, indicating an active resorption process (Figs. 2H, and 3H). The basal cortex is mostly absent in both CAV-A5 and CAV-A4. In cross section, the basal region is slightly abraded and does not show the decrease in resorption cavities

observed in the superficial cortex. The structural fibers are more numerous and more organized in the basal region (Fig. 3C,D). Despite the core potentially being reduced in thickness due to weathering of the osteoderms, the alignment of the structural fibers in the basal region indicates that it was close to the margin—such well-organized structural fibers are characteristic of regions close to the cortex. If not absent, the basal cortex was at least relatively very thin compared with other ankylosaurian osteoderms.

Bone Origin, Growth, and Ontogeny

The microstructure of the CAV specimens resembles metaplastic bone features in osteoderms, as pointed out by Main et al. (2005: p. 303), characterized by “poorly vascularized, amorphous dermal bone tissue in which fibers are very numerous and oriented in many directions.” Another feature is the lack of canaliculi in the osteocyte lacunae (Levrat-Calviac and Zylberberg 1986). Different from neoplastic bones, metaplastic bone lacks the development of a periosteum, being formed from dense connective tissues, such as ligaments and tendons (Haines and Mohiuddin 1968; Organ and Adams 2005) and—in the case of ankylosaurian and archosaur osteoderms—from *stratum compactum* of the dermis (Scheyer and Sander 2004; Main et al. 2005; Vickaryous and Sire 2009; Cerda and Powell 2010; Scheyer et al. 2014; Cerda et al. 2015, 2019; Bellardini and Cerda 2017; Ponce et al. 2017). Although ossicles and osteoderms are both types of metaplastic bone, CAV specimens can be diagnosed as osteoderms due to the higher degree of vascularization in comparison with that observed in ossicles, as well as the structural fiber bundles being less organized. In ossicles, structural fibers form a three-dimensional mesh with bundles perpendicular to each other in all directions (e.g., de Ricqlès et al. 2001; Cerda and Powell 2010; Cerda et al. 2019).

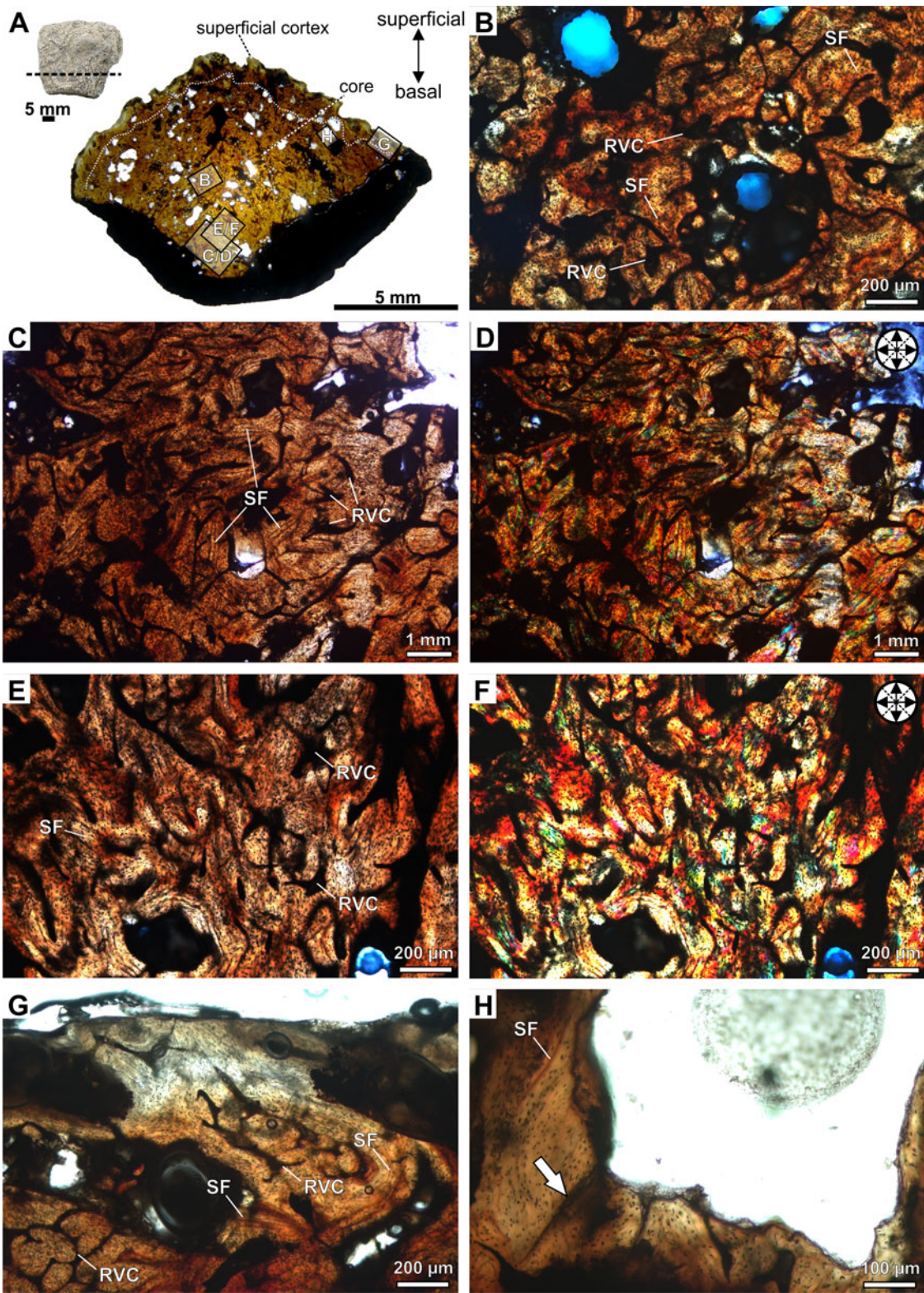


FIGURE 3. Photomicrographs of the transversal section slide of the keeled osteoderm CAV-A5. A, Detail of the specimen and panoramic slide. B, The interwoven structural fiber bundles (ISFBs) are more disorganized in the central region of the core. Orthogonal arrangement of the structural fibers in the basal region of the core, rich in reticular vascular canals, under normal transmitted (C, E) and cross-polarized light (D, F). G, Detail of the superficial cortex, with structural fibers more perpendicular to the external surface. H, The erosional cavity in the core of the osteoderm, with detail on its irregular inner margins and close to a micro-crack (arrow). Abbreviations: RVC, reticular vascular canals; SF, structural fibers.

The CAV specimens lack growth marks and dense secondary osteons (only CAV-A10 shows some isolated secondary osteons). Some ankylosaurian osteoderms are devoid of such features (Hayashi et al. 2010), whereas others have been previously described as having primary lamellar bone tissue with lines of arrested growth (LAGs) and extensive secondary reconstruction (Scheyer and Sander 2004; Main et al. 2005). Such a difference was regarded as representing distinct ontogenetic stages, with juvenile/subadult stages being characterized by the rapid growth of the bone—woven or ISFB—and further substituted in the adult stage by lamellar bone with LAGs and secondary bone through erosion/reconstruction processes (Main et al. 2005; Hayashi et al. 2009, 2010). Considering the histological ontogenetic stages proposed for *Stegosaurus* (see Hayashi et al. 2009), CAV-A4 and CAV-A5 are assigned to stage 1, characterizing juvenile/subadult individuals. CAV-A10 exhibits some secondary osteons and longitudinal vascular canals, which makes it assignable to stage 2, a subadult individual. In *Antarctopelta*—an adult close to fully grown (Cerde et al. 2019)—the erosion/reconstruction process is advanced, with some LAGs. This is markedly different from the tissues observed among CAVs. On the other hand, armadillos and crocodilians show an asynchronous development of the osteoderms along the anteroposterior regions of the body (Vickaryous and Hall 2006, 2008), and a similar pattern has already been observed in dinosaurs among juveniles of *Pinacosaurus* (Burns et al. 2011; Burns and Currie 2014). Therefore, this ontogenetic inference is only tentative, and we urge caution in inferring an ontogenetic stage to the whole organism based solely on isolated osteoderms, due to the different timing in osteoderm development in relation to the whole organism (Main et al. 2005; Hayashi et al. 2009, 2010) and the lack of detailed studies in the variation

along the anteroposterior axis of ankylosaurians.

Microstructural Comparisons

Osteoderms rich in ISFBs are common to dinosaurs (titanosaurs and thyreophorans; Salgado 2003; Scheyer and Sander 2004; Cerda and Powell 2010; Hayashi et al. 2010; Burns and Currie 2014; Chinsamy et al. 2016). The core of the CAV specimens is filled with a few cavities, as similarly observed in other ankylosaurians (Burns and Currie 2014) and in the titanosaur MCS-Pv 181 and MCS-Pv 182 (Cerde et al. 2015). However, the bone matrix of all CAVs is organized in bundles with an alignment of the osteocyte lacunae. Such a feature more closely resembles the pattern found in ankylosaurians (see Burns and Currie 2014) than in titanosaur, which do not show a clear bundle pattern (osteocyte lacunae are less organized) and are richer in woven bone (see Cerda and Powell 2010; Cerde et al. 2015; Chinsamy et al. 2016; Maidment et al. 2021).

The compact bone in the core is present in both late-diverging ankylosaurids and nodosaurids (Burns and Currie 2014). The few resorption cavities and secondary osteons differ from the ones observed in the early-diverging nodosaurids *Gastonia* (DMNH 49754-1) and *Gargoyleosaurus* (DMNH 27726) and in ankylosaurids, in which this region of the osteoderm is marked by large cavities and remodeled trabecular bone (Scheyer and Sander 2004; Hayashi et al. 2010; Burns and Sullivan 2011; Burns and Currie 2014). Osteoderm thickness is like that of nodosaurids (Hayashi et al. 2010; Burns and Currie 2014), just like the orthogonal arrangement of the ISFBs (Scheyer and Sander 2004; Burns and Currie 2014). The thin (or absent) basal cortex is regarded as synapomorphic to nodosaurids (Scheyer and Sander 2004; Burns and Currie 2014).

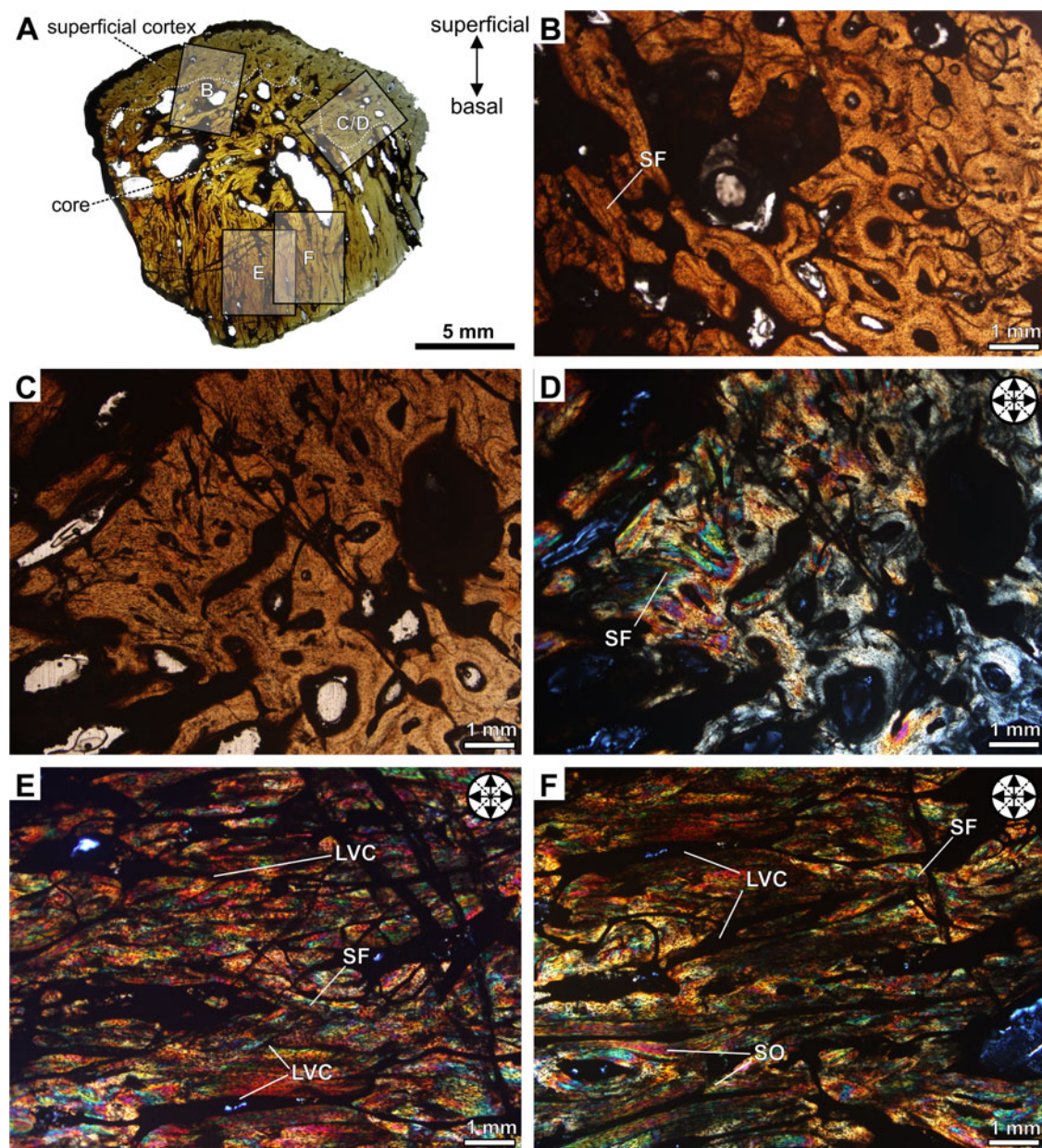


FIGURE 4. Photomicrographs of the osteoderm CAV-A10. A, Detail of the specimen and panoramic slide. B, Photomicrograph of the external cortex rich in vascular canals with ISFBs. Detail of the orthogonal arrangement of the interwoven structural fiber bundles (ISFBs) in the contact between the core and external cortex under normal transmitted (C) and cross-polarized light (D). E, F, A core region rich in longitudinal vascular canals and showing an orthogonal arrangement of ISFBs under cross-polarized light. Abbreviations: LVC, longitudinal vascular canals; SF, structural fibers; SO, secondary osteons.

Among nodosaurids, the shape of the cross section in all CAVs differs from that observed in the thoracic osteoderm of *Edmontonia* (TMP 1998.98.1) and from osteoderms of *Glyptodonpelta* (SMP VP-1580; Burns and Currie 2014),

in which the superficial and basal cortices are aligned. However, the microstructure of CAVs is like that of *Edmontonia* and *Glyptodonpelta*, in that there are ISFBs, no clear stratification between the cortex and core, and few scattered

TABLE 1. Thickness measurements of the specimens from James Ross Island. The values in W, S, B, S+B, and Co are in millimeters. Abbreviations: B, basal cortical bone thickness; BI, basal index; CI, cortical index; Co, core thickness; CoI, core index; S, surface cortex thickness; SI, superficial index; T, total osteoderm thickness; W, maximum width of whole osteoderm. *Partial measurement.

Specimens	W	S	B	S+B	Co	T	SI	BI	CoI	CI
CAV-A4	32.23	0.481	—	0.481	8.756	9.348	5.145	—	93.667	5.145
CAV-A5	33.61	0.874	—	0.874	7.805	8.693	10.054	—	89.785	10.054
CAV-A10	—	2.459	—	—	—	16.87*	—	—	—	—

secondary osteons. The CAV specimens differ from *Sauropelta* (DMNH 18206; Burns and Currie 2014) in the stratification between core and cortex, marked by secondary osteons. Although the shape of the CAVs is quite like the dermal plate of *Antarctopelta* (Cerda et al. 2019), it differs from the latter by the presence of trabeculae composed of secondary lamellar bone in *Antarctopelta*.

Dinosaurian Osteoderm Thickness Patterns and Linear Model

The OLS indicates a strong positive isometric relationship between Co and T among dinosaurian osteoderms (Fig. 5A)—see “Morphometric Dataset” for morphometric variable abbreviations. Among the relative thickness indices, the SI exhibits a positive isometric relationship with CI and a positive allometry relationship with CoI. The strongest correlation was observed between Co and T ($R^2 = 0.962$, $p = 4.235 \times 10^{-19}$; Fig. 5A), of which its linear function is:

$$\log \text{Co} = 1.169 \log T - 0.304 \quad (1)$$

This function provides a model to estimate the mean of the core thickness or the mean of the total thickness in cases in which the cortical bones are only partially preserved.

Osteoderm Thickness Variations between Groups

We detect a linear correlation between CI and SI when considering all specimens in general and in the subsample, including nodosaurids only ($R^2 = 0.613$, $p = 7.391 \times 10^{-8}$; and $R^2 = 0.748$, $p = 3.593 \times 10^{-6}$, respectively; Fig. 5B), but not when considering Ankylosauridae only ($R^2 = 0.271$, $p = 0.186$). The CoI and SI are slightly correlated between all groups ($R^2 = 0.586$, $p = 2.069 \times 10^{-7}$ for all specimens;

$R^2 = 0.578$, $p = 0.029$ for ankylosaurids; and $R^2 = 0.575$, $p = 0.003 \times 10^{-1}$ for nodosaurids; Fig. 5C). However, there is no clear correlation between BI and the other parameters (considering all specimens: $R^2 = 0.271$, $p = 0.002$ for CoI; $R^2 = 0.329$, $p = 0.005 \times 10^{-1}$ for CI; and $R^2 = 0.005$, $p = 0.685$ for SI; Fig. 5D–F). The only exceptions are BI $\times$ CoI and BI $\times$ CI in nodosaurids ($R^2 = 0.625$, $p = 9.407 \times 10^{-5}$; and $R^2 = 0.604$, $p = 0.001 \times 10^{-1}$, respectively; Fig. 5D,E). Therefore, the most informative parameters of covariation among titanosaurs and ankylosaurians comprise SI, CI, and CoI. The OLS indicates a slight shift between ankylosaurids and nodosaurids when contrasting SI with both CI and CoI—especially SI and CI, despite the lack of correlation between these two parameters among ankylosaurid osteoderms ($R^2 = 0.271$, $p = 0.186$; Fig. 5B).

The univariate KW analysis indicates no clear difference between medians among taxonomic groups under any of the four parameters tested here (Table 2). The box plot indicates a slight difference between ankylosaurids and nodosaurids under BI and CoI, but there is a large overlap in the range between these groups (Fig. 6). Therefore, osteoderm morphometric data are of very limited value to distinguish between ankylosaurian groups given the most recent systematic classification of this group (Soto-Acuña et al. 2021; see “Ankylosaur Phylogeny and Assignment of CAV Specimens”).

The relative thickness of the cortex (CI) decreases exponentially in comparison to the total thickness (T) of the osteoderm among ankylosaurians, being the thinnest among nodosaurids (Fig. 7), as initially suggested by Burns and Currie (2014). Considering T as a proxy for osteoderm size, such a relationship suggests an allometric decrease. Our comparisons between our EBR and that observed in Burns and Currie (2014) show higher AIC

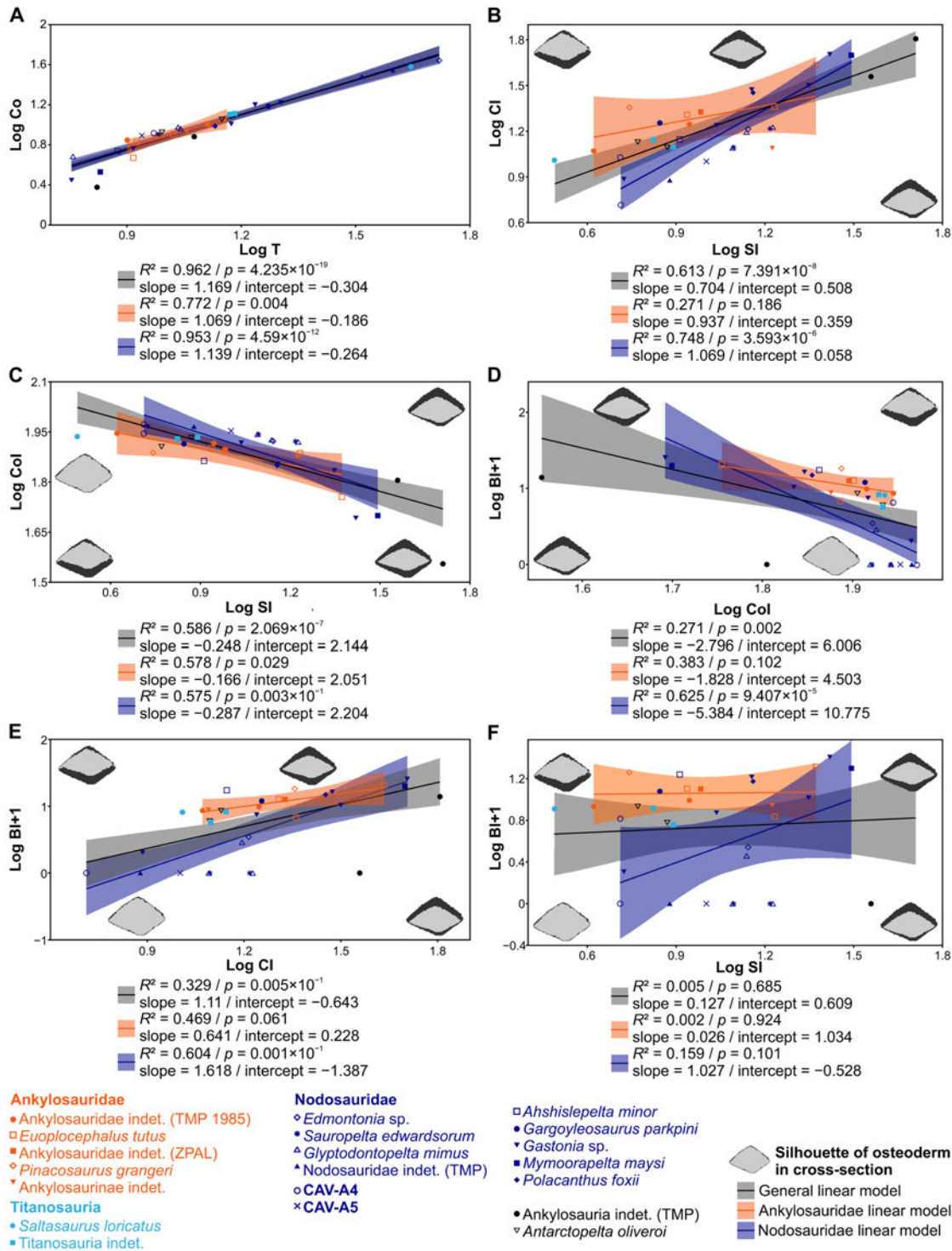


FIGURE 5. Ordinary least squares (OLS) based on core osteoderm (Co), total thickness of osteoderm (T), cortical index (CI), core index (CoI), superficial index (SI), and basal index (BI) among dinosaurian osteoderms. A, The correlation between Co and T is strong in general and between all groups. B, Although osteoderms, in general, have a clear correlation between CI and SI, only nodosaurids have a clear correlation in comparison to ankylosaurids. C, All the osteoderm groups have a moderate correlation between CoI and SI. Only the osteoderms of nodosaurids have a moderate correlation with BI and CoI (D) and BI and CI (E). F, The relationship between BI and SI has no clear correlation. The silhouette of the osteoderm cross section in the graphs indicates the osteoderm shape deformation along the main axes.

indices than in the latter. Ankylosaurids were the group that best fits the EBR model (AIC = 653.71; Fig. 7B). The inclusion of “polacanthids” into nodosaurids could contributed to the increase of AIC compared with the models in Burns and Currie (2014).

The lowest CI is observed among most nodosaurids and titanosaurs (Fig. 7), with CAV-A4 exhibiting the lowest CI and T compared with all other osteoderms analyzed. The nodosaurids *Edmontonia*, *Sauropelta*, TMP 1967.10.29, and the titanosaur *Saltasaurus* exhibit the highest T values, although their CI values are nearly the same as most other nodosaurids. The CI overlaps between all ankylosaurian groups and indicates that the assessment of ankylosaurids as “thin-walled” osteoderms is subjective (Burns 2008; Burns and Currie 2014). The expression “thin-walled” is also vague and could also refer to low CI values rather than T, but our assessments do not indicate low CI for ankylosaurids. Instead, we find that low CI is common among nodosaurids and ankylosaurids, with later-diverging nodosaurids having an even lower CI than ankylosaurids.

Morphospace Occupation of Dinosaurian Osteoderms

We performed the PCA and LDA with the indices that have a significant linear relationship—CI, CoI, and SI (Fig. 8, Supplementary Fig. 3). SI exhibits a positive linear relationship with CI and a weak negative linear relationship with CoI (Figs. 5B,C, and 8). SI is

the main predictor of group membership (LD 1; Supplementary Fig. 3); although the LDA indicates that it could not strongly discriminate between groups (58.62% of certainty). The OLS and PCA reveal that most of the data variation is explained by changes in relative cortical thickness (CI) mostly on the superficial cortex (SI) (Fig. 5; see also PC 1 in Fig. 8). Relative

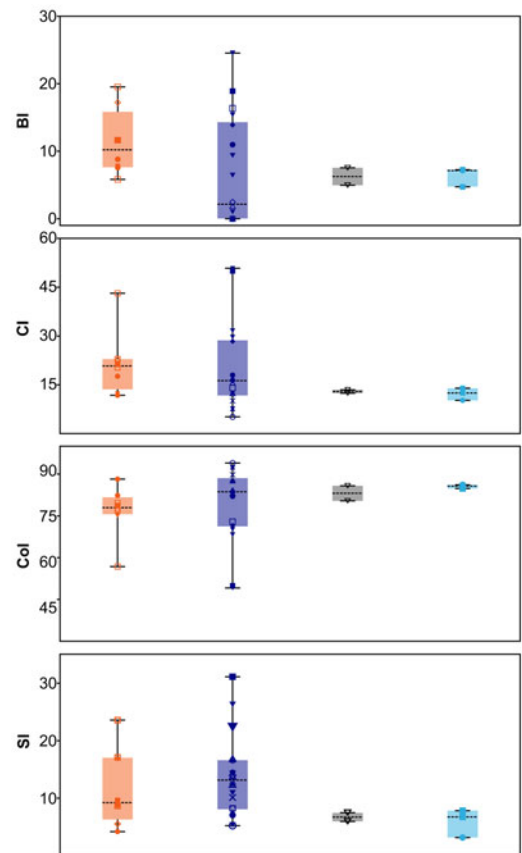


FIGURE 6. Box plots of dinosaurian osteoderm shape based on basal index (BI), cortical index (CI), core index (CoI), and superficial index (SI) ratios. The dinosaurian groups comprise ankylosaurids, nodosaurids (including the new CAV specimens), titanosaurs, and the parankylosaurian *Antarctopelta*. There is no significant difference between group medians; see Table 2 for statistical tests. The colors and symbols are the same as in the legend in Fig. 5.

TABLE 2. Univariate Kruskal-Wallis test considering ankylosaurids, nodosaurids, and titanosaurs. No value was significant ($p < 0.05$). Abbreviations: BI, basal index; CI, cortical index; CoI, core index; SI, superficial index.

	BI	CI	CoI	SI
H [chi-square]	9.354	12.19	11.75	14
p	0.22	0.944	0.109	0.051

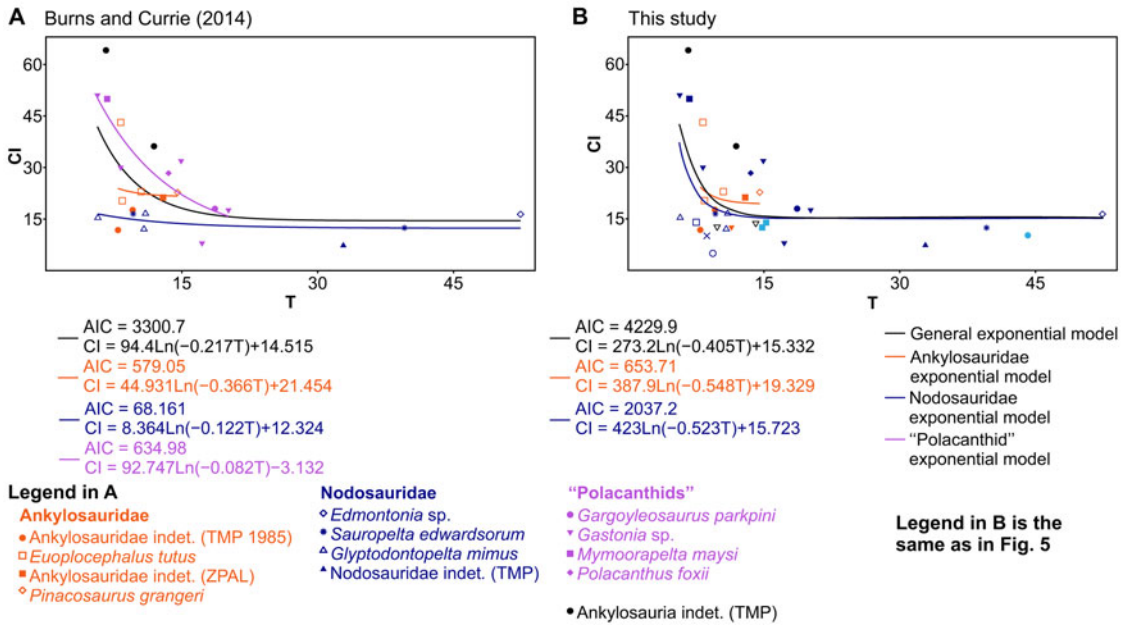


FIGURE 7. Exponential bivariate regression (EBR) between cortical index (CI) and total osteoderm (T), comparing the results of Burns and Currie (2014: fig. 8) (A) with our results (B). In both analyses, nodosaurids exhibit the lowest Akaike information criterion (AIC), indicating the best fit to the EBR. High CI marks early-diverging ankylosaurians, whereas lower CI marks nodosaurids and titanosaurs. Note that nodosaurids and titanosaurs exhibit higher T and lower CI. Names in bold were originally analyzed by Burns and Currie (2014) and in this study. The colors and symbols in B are the same as in the legend in Fig. 5.

core thickness (Col) is the main factor responsible for the overlap between ankylosaurids, nodosaurids, and titanosaurs.

The morphospace of ankylosaurids considerably overlaps with the morphospace of

nodosaurids (Fig. 8). However, nodosaurids have a larger variance of osteoderm shape along the main axes of variation (PC 1), which reflects the enormous observed variation in cortical thickness in this group (e.g., Col) and accounts for the vast majority of the total variation in the data (88.7%). The somewhat broader morphospace of ankylosaurids along PC 2 is mostly explained by the great degree of variation in CI and SI introduced by *Euoplocephalus* and *Pinacosaurus* (Fig. 8, Supplementary Fig. 3). Additionally, two of the indeterminate ankylosaurid specimens (TMP 1987.113.4A.1 and TMP 1998.98.1A.2) are outliers, located in a much more distant region of the morphospace relative to all other osteoderms that could be confidently identified to the family level.

Notably, the larger morphospace occupation of nodosaurids along the first major axis (PC 1) is highly influenced by the inclusion of the new materials described here from Antarctica (most notably, CAV-4). The latter has expanded the nodosaurid morphospace into a region previously unoccupied by any other group of

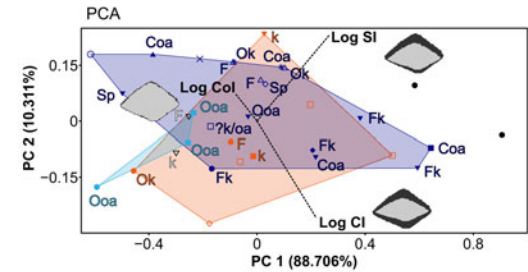


FIGURE 8. Result of the PCA. The silhouette of the osteoderm cross section within graphs indicates the osteoderm shape deformation along the main axes. Both superficial index (SI) and cortical index (CI) contribute to most of the variation in the morphospace observed among ankylosaurian osteoderms. Abbreviations: Coa, circular off-apex osteoderm; F, flat osteoderm; Fk, flat keeled osteoderm; k, keeled osteoderm, but unknown shape; ooa, oval off-apex osteoderm, but unknown shape; Ooa, oval off-apex osteoderm; Ok, oval keeled osteoderm; Sp, spine. The colors and symbols are the same as in the legend for Fig. 5.

dinosaurs. This suggests a unique osteoderm morphology for the new Antarctic specimens compared with other nodosaurids, ankylosaurians, and dinosaurs. The large variation in CoI among nodosaurids is responsible for the unique area of the morphospace occupied by this group, including the new CAV specimens. This suggests a reduction in cortical thickness on the osteoderms of some nodosaurids compared with other ankylosaurians, which have retained much thicker cortical bone.

Titanosaurs occupy a much smaller morphospace than all three groups of ankylosaurians, also partially overlapping with nodosaurids. However, we note that we have few data points (only three) for titanosaurs; the morphospace occupation by the group could much broader.

Ankylosaur Phylogeny and Assignment of CAV Specimens

Both phylogenetic and paleohistological data indicate a division of ankylosaurians into two main groups: Ankylosauridae and Nodosauridae (Hill et al. 2003; Scheyer and Sander 2004; Hayashi et al. 2010; Burns and Currie 2014; Arbour and Currie 2016; Arbour et al. 2016; Brown et al. 2017; Rivera-Sylva et al. 2018; Fig. 9A,B). The group “Polacanthidae” (or “Polacanthinae”) was recovered as paraphyletic here, as in previous phylogenies (Hill et al. 2003; Arbour and Currie 2016; Arbour et al. 2016; Brown et al. 2017; Rivera-Sylva et al. 2018; Soto-Acuña et al. 2021; Frauenfelder et al. 2022). Most “polacanthids” are inferred as early-diverging nodosaurids (e.g., *Polacanthus*, *Gastonia*, and *Mymooropelta*; Fig. 9). Regarding microstructural differences, ankylosaurids have been described as possessing thin-walled osteoderms, with extensive Haversian bone and perpendicular organized structural fibers; nodosaurids exhibit thin/absent basal cortex and highly ordered orthogonal structural fibers; while “polacanthids” have a similar thickness with ankylosaurid osteoderms, but the structural fibers are more diffuse (Scheyer and Sander 2004; Burns and Currie 2014). Our results indicate that these osteoderm features are widespread among ankylosaurians, and only the presence of Haversian bone and lamellar bone in the superficial cortex distinguish nodosaurids from other ankylosaurians. Despite the presence

of few osteoderm phylogenetic characters and taxa scored in the matrix, these were sufficient to recover the family-level placement of the new (CAV) specimens from Antarctica (Fig. 9B).

Discussion

Osteoderm Microstructure and Evolution

Nodosaurids and titanosaurs have much thinner osteoderm cortices compared with early-diverging ankylosaurids (Figs. 5–8). This could be associated with structural constraints, such as the limitation of nutrient circulation in osteoderms due to the lack of canaliculi (Haines and Mohuiddin 1968). A few titanosaur osteoderms exhibit wide vascular canals and a network of cavities in their osteoderms (Cerdeña and Powell 2010; Curry Rogers et al. 2011; Cerdeña et al. 2015), but this is not the case among the titanosaurs sampled here, whose core structure is much more like that found in ankylosaurians. Although some previous studies indicated the presence of vascular pits in ankylosaurian osteoderms, this is restricted to only a few specimens (Scheyer and Sander 2004; Hayashi et al. 2010; Burns and Currie 2014). Therefore, late-diverging nodosaurids, and the sampled titanosaurs, may have compensated for the nutritional circulatory limitations imposed by the increase in core volume (Co; Fig. 5A) and total osteoderm thickness (T) by reducing their superficial and basal cortical thickness. The convergent evolution of cortical thickness reduction in these distantly related lineages suggests that the decrease of core density is a physiological adaptation for coping with large absolute osteodermal size.

However, we caution against establishing a direct association between cortical thickness and core density. CAV materials have a thin cortex and compact cores (Figs. 2–4, 7), whereas other nodosaurid and titanosaur osteoderms have a thinner cortex and less dense core compared with the osteoderms of other ankylosaurians (e.g., *Gastonia*, *Euoplocephalus*, *Nodocephalosaurus*, and *Saichania*). Although the physiological adaptation is a strong constraint to the osteoderm size and cortical and core thicknesses, other factors could be contributing to this balance (e.g., osteoderm shape,

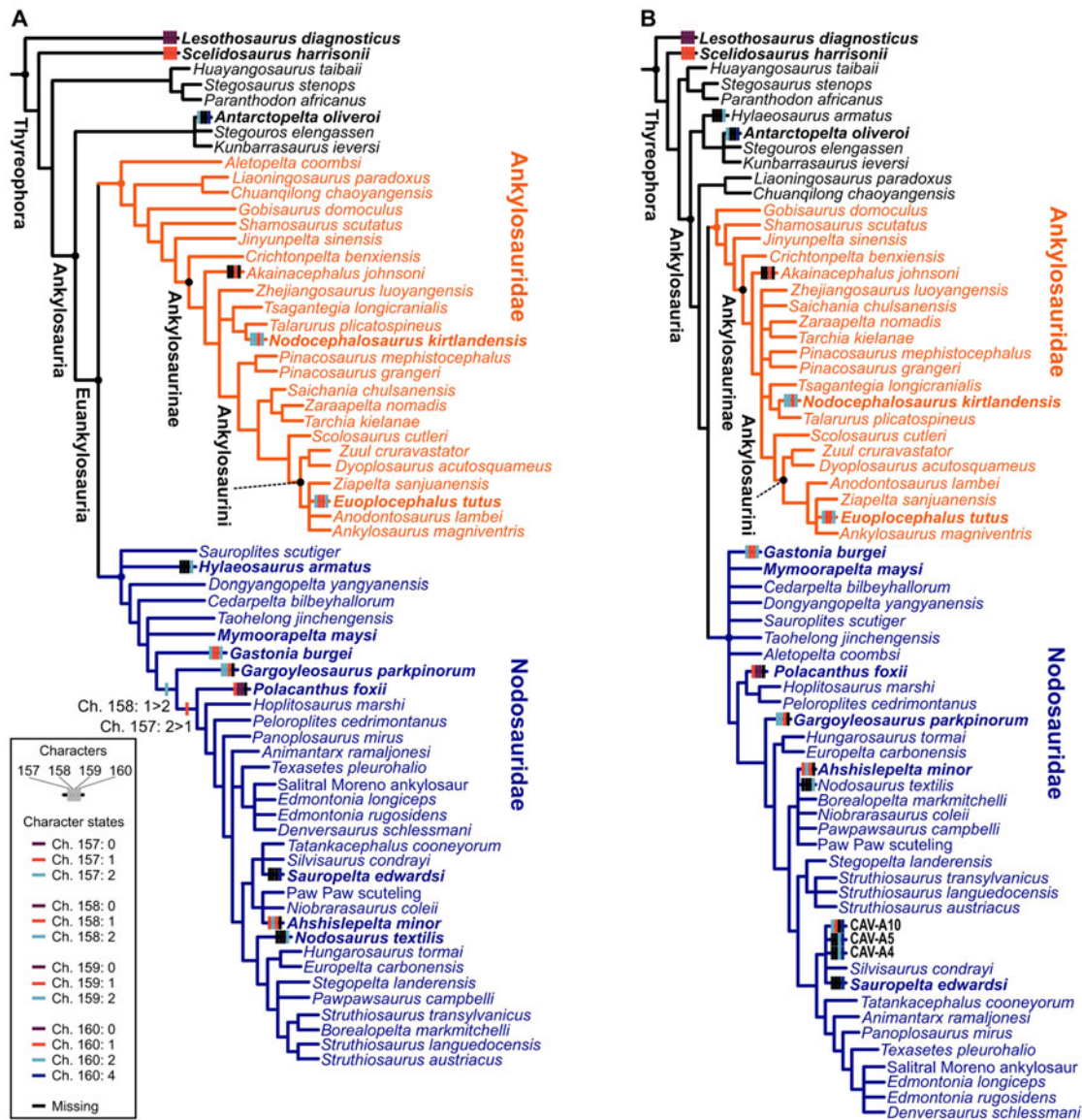


FIGURE 9. Phylogenetic results from the dataset of Soto-Acuña et al. (2021). Strict consensus of the three most parsimonious trees (MPTs) of 695 steps, without CAV specimens in (A). Strict consensus of seven MPTs of 697 steps each including CAV specimens (B). Osteoderm characters mapped on the trees: Ch. 157: external cortical histology of skeletally mature osteoderms: no osteoderms (0) lamellar bone (1), ISFB (2); Ch. 158: Haversian bone in osteoderms: no osteoderms (0) absent in core of skeletally mature osteoderms (1), maybe present in the core of skeletally mature osteoderms (2); Ch. 159: basal cortex of skeletally mature osteoderms: no osteoderms (0) present (1), absent or poorly developed (2); Ch. 160: structural fiber arrangement in osteoderms: no osteoderms (0) structural fibers absent (1), reaches orthogonal arrangement near osteoderm surfaces (2), diffuse throughout (3), highly ordered sets of orthogonally arranged fibers in the superficial cortex (4). See Brum et al. (2023) for a detailed common synapomorphy list.

biomechanics, variation in developmental timing along the body axis). Additionally, we observe that “polacanthid” *Gastonia*, *Mymoorapelta*, *Polacanthus*, *Gargoylesaurus*, and *Ahshisilepelta* (now considered

early-diverging nodosaurids; Fig. 9) mainly occupy a region of morphospace that overlaps with some ankylosaurids (Fig. 8). This partially reflects their phylogenetic instability (Thompson et al. 2012; Arbour and Currie 2016; Arbour

et al. 2016; Brown et al. 2017; Rivera-Sylva et al. 2018) and supports previous claims that there is no clear distinction between ankylosaurid and “polacanthid” osteoderms (Burns and Currie 2014). Our results suggest that the region of morphospace occupied by both early-diverging nodosaurids (“polacanthids”) and ankylosaurids—high thickness of compact bone layers, especially the superficial cortex—represents the ancestral morphospace in the early evolution of ankylosaurians. These hypotheses would be supported even in the former classification of “polacanthid” as early-diverging ankylosaurians (outside ankylosaurids and nodosaurids; Scheyer and Sander 2004; Hayashi et al. 2010; Burns and Currie 2014).

Our phylogenetic results agree with recent analyses (Soto-Acuña et al. 2021) in recovering *Antarctopelta* as closely related to *Stegouros* and *Kunbarrasaurus*, forming the new early-diverging ankylosaur group Parankylosauria, and also reveal the historically phylogenetic unstable “polacanthids” to be early-diverging nodosaurids (Soto-Acuña et al. 2021; Fig. 9A,B). However, our results indicate that the osteoderm characters of *Antarctopelta* resemble those observed in late-diverging nodosaurids and in CAV specimens (Fig. 9B).

The main difference between ankylosaurids and late-diverging nodosaurids is the basal cortex (BI; as in Burns and Currie 2014) and the thickness of the core (CoI; not the occurrence of cavities), as discussed later. The new specimens described here (CAVs) were phylogenetically inferred to be nodosaurids, and their cortex thickness indicates they have some of the thinnest cortices among nodosaurids, even if the cortex may have been partially lost due to weathering—see “Specimen Description.” We also noticed the presence of highly ordered orthogonally arranged fibers (Fig. 9B) and the wide core thickness (Fig. 8) in CAV specimens and *Antarctopelta*. This pattern and the phylogenetic analysis suggest that the CAV specimens are from late-diverging nodosaurids. Considering the recent suggestion of *Antarctopelta* as an early-diverging ankylosaurian, our results suggest a larger phylogenetic diversity of Antarctic ankylosaurians, including both early- and late-diverging forms.

The Function of Body Osteoderms

The several differences observed in relative thickness and osteoderm microstructure among various groups of dinosaurs (Figs. 5–8) have led to several hypotheses surrounding their inferred function, including body armor, display, and thermoregulation (Scheyer and Sander 2004; Cerda and Powell 2010; Hayashi et al. 2010; Curry Rogers et al. 2011; Burns and Currie 2014; Cerda et al. 2015; Brown 2017; Vidal et al. 2017). The osteoderms analyzed here exhibit different morphologies (e.g., spikes, oval keeled, circular with offset apex; Fig. 8; see also Supplementary Table 1), indicating they may come from different body regions, excluding tail clubs and ossicles. The fragmentary preservation of the osteoderms prevents us from a detailed assessment of osteoderm microstructure and function across individual body regions, but the available data still provide informative insights into the function of ankylosaurian body osteoderms in general.

The association between microstructure and morphology in osteoderms enables the interpretation of multiple adaptive functions, as observed among extant reptile groups. For instance, in extant crocodylians, Sharpey’s fibers in the cortex are perpendicular to the external margin of the osteoderm, being anchored by tendon attachment—as also inferred for stegosaurids (Scheyer and Sander 2004). The presence of these fibers in crocodylomorphs contributes to the flexibility of the whole armor and improves its strength (Sun and Chen 2013). In addition, keeled body osteoderms of crocodylomorphs are more resistant to breakage relative to non-keeled forms, whereas stress tends to concentrate near pits and ridges in ornamented osteoderms, which represent areas of crack initiation and propagation (Clarac et al. 2019). However, the porosity of the core and the 3D vascular network are factors that enhance the bending stiffness and pressure absorption, as well as representing a trade-off between resistance and the physiological balance in crocodylomorphs—all of which may change throughout their ontogeny (Sun and Chen 2013; Chen et al. 2014; Clarac et al. 2019). In cordylid lizards, porous core osteoderms are fractured under relatively

low-stress pressure and exhibit lower thermal conductivity. On the other hand, compact core osteoderms are comparatively more resistant to higher pressures and exhibit higher thermal conductivity (Broeckhoven et al. 2017). Therefore, in both extant crocodiles and cordylid lizards, osteoderms have multiple functions with distinct physiological trade-offs (see Gould and Vrba 1982; Gould 1991; Buss et al. 1998).

Ankylosaurians and titanosaurs differ from crocodylians and stegosaurids in their extensive distribution of structural fibers, which indicates that osteoderms were fully surrounded by dermis (Scheyer and Sander 2004; Cerda and Powell 2010; Cerda et al. 2015). In small osteoderms of both nodosaurids and ankylosaurids, the abundance of structural fibers indicates efficient lightweight body armors (Scheyer and Sander 2004; Hayashi et al. 2010), but their arrangement within late-diverging nodosaurids is distinct in comparison to the other ankylosaurians. The highly ordered orthogonal sets of structural fibers in late-diverging nodosaurids (Burns and Currie 2014) suggest more efficiency in pressure dissipation on the dermis due to their connectivity to ossicles and adjacent osteoderms (de Ricqlès et al. 2001; Scheyer and Sander 2004). Considering their external morphology, the osteoderms of ankylosaurians and titanosaurs are keeled and are devoid of extensive superficial ornamentation, thus suggesting high-stress resistance in these groups based on data from extant crocodiles (Clarac et al. 2019). In ankylosaurians, the morphology of small body osteoderms (e.g., rounded keeled) resembles the plesiomorphic condition found in the early-diverging thyrophan *Scutellostaurus*, which was retained (or even augmented) in ankylosaurians (Main et al. 2005). The acquisition of abundant structural fibers among small osteoderms of ankylosaurians (Scheyer and Sander 2004; Hayashi et al. 2010) further suggests the body-armoring function of these osteoderms. Accordingly, the erosional cavities with irregular margins in CAVs (Figs. 2H, and 3H) indicate an active resorption process, which could reflect a response to microstructural fractures resulting from such a defensive role (see Robling et al. 2006).

In titanosaurs, the gross microstructure resembles that observed in nodosaurids—the high CoI is also accompanied by high vascularization (e.g., Cerda and Powell 2010; Cerda et al. 2015). However, the vascularization pattern is distinct from that of nodosaurids, as titanosaurs have wide chambers and a main vascular canal running along the main axis of the osteoderm (Cerda and Powell 2010; Curry Rogers et al. 2011; Cerda et al. 2015; Vidal et al. 2017). Such vascularization in titanosaurs has led to the hypothesis that physiological balance/calcium remobilization is the primary role of osteoderms in this group (Curry-Rogers 2011; Vidal et al. 2017). We argue, however, that this morphology in titanosaurs is consistent with the trade-off between protection/calcium balance found in crocodiles throughout their ontogeny (Sun and Chen 2013; Chen et al. 2014; Clarac et al. 2019). Therefore, the similar degree of high vascularization and higher SI found in nodosaurids, suggests that, besides a role in body armoring, their body osteoderms would also have an important physiological balance role in calcium remobilization. This later physiological role is clear among the new CAV specimens from Antarctica and published images of other ankylosaurian osteoderms. High vascularization, resorption cavities, and high SI support the interpretation of the role of body osteoderms in calcium balance (Cerda et al. 2019: fig. 2A). This extremely important but previously overlooked physiological function of ankylosaurian osteoderms may well have played a key role as a preadaptation to extreme environmental conditions, such as those represented by the low light conditions and lower temperatures during the Cretaceous Antarctic winter.

Conclusions

Understanding the function and evolution of the unique body armor of ankylosaurian dinosaurs is still in its infancy and is highly limited by phylogenetic instability and low sample sizes from geographic regions in the Southern Hemisphere. We shed some light on those topics by describing new specimens recovered from Antarctica, combining their data with previous data, and assessing the evolution of

osteoderms across morphospace and evolutionary history based on an updated phylogenetic hypothesis.

Our results indicate that it is possible to use osteoderms to differentiate between ankylosaurid and nodosaurid osteoderms based on their microstructures. However, we could not differentiate ankylosaurian osteoderms from those of titanosaurs. The newly discovered Antarctic material (CAV specimens) share a microstructural pattern with late-diverging nodosaurids and are recovered phylogenetically within this group. Additionally, all CAVs share the highly ordered arrangement of the structural fibers in the superficial cortex with the parankylosaurian *Antarctopelta* and the late-diverging nodosaurid *Sauropelta* (Fig. 9B). Finally, CAVs possess a histological microstructure pattern compatible with an early ontogenetic stage.

We provide quantitative support for previous hypotheses that ankylosaurids share the microstructure and the morphospace of early-diverging nodosaurids—previously recognized as “polacanthids” (Burns and Currie 2014). Late-diverging nodosaurids are very distinct from all other ankylosaurians by their thin or absent basal cortex and thick core. Such osteoderm structure is similar to that observed in the osteoderms of titanosaurs that lack wide chambers and/or wide vascular networks, (e.g., *Saltasaurus*). As previously hypothesized, the primary function of osteoderms of both ankylosaurids and nodosaurids could be to act body armor. Additionally, we provide histological evidence combined with information from the literature that nodosaurids underwent a rapid early growth strategy combined with an increase of osteoderm vascularization, suggesting some role in calcium remobilization for physiological balance, as in titanosaur sauropods. Therefore, the function of body osteoderms in dinosaurs, especially in ankylosaurians, seems to be characterized by a more complex trade-off mechanism between biomechanical and physiological functions than simplistic explanations related to body protection or display, as previously thought, and the growth pattern in long bones of *Antarctopelta* indicate they were preadapted to the colonization of higher-latitude environments.

Acknowledgments

This project was supported by Programa Antártico Brasileiro (PROANTAR) through the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq; grant nos. 420687/2016-5 and 313461/2018-0 to A.W.A.K.; no. 314222/2020-0 to J.M.S.) and Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES: PROANTAR fellowship no. 88887.336584/2019-00 to A.S.B.). A.W.A.K. acknowledges funding from Fundação de Desenvolvimento Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ no. E-26/202.905/2018) and T.R.S. acknowledges a postdoctoral fellowship provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC). We thank T. M. Scheyer, T. G. Frauenfelder, an anonymous reviewer, and N. Campione for comments that helped improve the quality of the article. We acknowledge the Willi Henning Society for the free availability of the software TNT. The team of the PALEOANTAR Project thanks the entire NApOc Ary Rongel military group and the pilots of the HU-1 helicopter squadron for their logistic support during fieldwork on the Antarctic Peninsula.

Declaration of Competing Interests

The authors declare no competing interests.

Data Availability Statement

Data available from the Dryad Digital Repository: <https://doi.org/10.5061/dryad.ht76hdrkx>.

Literature Cited

- Arbour, V. M., and P. J. Currie. 2016. Systematics, phylogeny and palaeobiogeography of the ankylosaurid dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology* 14:385–444.
- Arbour, V. M., L. E. Zanno, and T. Gates. 2016. Ankylosaurian dinosaur palaeoenvironmental associations were influenced by extirpation, sea-level fluctuation, and geodispersal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 449:289–299.
- Bellardini, F., and I. A. Cerda. 2017. Bone histology sheds light on the nature of the “dermal armor” of the enigmatic sauropod dinosaur *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999. *Science of Nature* 104:1.
- Broeckhoven, C., A. du Plessis, and C. Hui. 2017. Functional trade-off between strength and thermal capacity of dermal armor: insights from girdled lizards. *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials* 74:189–194.

- Brown, C. M. 2017. An exceptionally preserved armored dinosaur reveals the morphology and allometry of osteoderms and their horny epidermal coverings. *PeerJ* 5:e4066.
- Brown, C. M., D. M. Henderson, J. Vinther, I. Fletcher, A. Sistiaga, J. Herrera, and R. E. Summons. 2017. An exceptionally preserved three-dimensional armored dinosaur reveals insights into coloration and cretaceous predator-prey dynamics. *Current Biology* 27:2514–2521.e3.
- Brum, A. S., T. R. Simões, G. A. Souza, A. E. P. Pinheiro, R. G. Figueiredo, M. W. Caldwell, J. M. Sayão, and A. W. A. Kellner. 2022. Ontogeny and evolution of the elasmosaurid neck highlight greater diversity of Antarctic plesiosaurs. *Palaeontology* 62(2):e12593.
- Brum, A. S., L. H. S. Eleutério, T. R. Simões, M. R. Whitney, G. A. Souza, J. M. Sayão, and A. W. A. Kellner. 2023. Data from: Ankylosaurian body armor function and evolution with insights from osteohistology and morphometrics of new specimens from the Late Cretaceous of Antarctica. Dryad, dataset. <https://doi.org/10.5061/dryad.ht76hdkx>
- Burns, M. E. 2008. Taxonomic utility of ankylosaur (Dinosauria, Ornithischia) osteoderms: *Glyptodontopelta minus* Ford, 2000: a test case. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28:1102–1109.
- Burns, M. E., and P. J. Currie. 2014. External and internal structure of ankylosaur (Dinosauria, Ornithischia) osteoderms and their systematic relevance. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34:835–851.
- Burns, M. E., and R. M. Sullivan. 2011. A new ankylosaurid from the Upper Cretaceous Kirtland Formation, San Juan Basin, with comments on the diversity of ankylosaurids in New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 53:169–178.
- Burns, M. E., P. J. Currie, R. L. Sissons, and V. M. Arbour. 2011. Juvenile specimens of *Pinacosaurus grangeri* Gilmore, 1933 (Ornithischia: Ankylosauria) from the Late Cretaceous of China, with comments on the specific taxonomy of *Pinacosaurus*. *Cretaceous Research* 32:174–186.
- Burton-Johnson, A., and T. R. Riley. 2015. Autochthonous v. accreted terrane development of continental margins: a revised in situ tectonic history of the Antarctic Peninsula. *Journal of the Geological Society, London* 172:822–835.
- Buss, D. M., M. G. Haselton, T. K. Shackelford, A. L. Bleske, and J. C. Wakefield. 1998. Adaptations, exaptations, and spandrels. *American Psychologist* 53:533–548.
- Cerda, I. A., and J. E. Powell. 2010. Dermal armor histology of *Saltasaurus loricatus*, an Upper Cretaceous sauropod dinosaur from Northwest Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 55:389–398.
- Cerda, I. A., R. A. García, J. E. Powell, and O. Lopez. 2015. Morphology, microanatomy, and histology of titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) osteoderms from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35:37–41.
- Cerda, I. A., Z. Gasparini, R. A. Coria, L. Salgado, M. Reguero, D. Ponce, R. Gonzalez, J. M. Jannello, and J. Moly. 2019. Paleobiological inferences for the Antarctic dinosaur *Antarctopelta oliveroi* (Ornithischia: Ankylosauria) based on bone histology of the holotype. *Cretaceous Research* 103:104171.
- Chen, I. H., W. Yang, and M. A. Meyers. 2014. Alligator osteoderms: mechanical behavior and hierarchical structure. *Materials Science and Engineering C* 35:441–448.
- Chinsamy, A. 2005. The microstructure of dinosaurs bone: deciphering biology with fine scale techniques. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Chinsamy, A., and M. A. Raath. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontologia Africana* 29:39–44.
- Chinsamy, A., I. Cerda, and J. Powell. 2016. Vascularised endosteal bone tissue in armoured sauropod dinosaurs. *Scientific Reports* 6:24858.
- Clarac, F., F. Goussard, V. De Buffrénil, and V. Sansalone. 2019. The function(s) of bone ornamentation in the crocodylomorph osteoderms: a biomechanical model based on a finite element analysis. *Paleobiology* 45:182–200.
- Curry Rogers, K., M. D'Emic, R. Rogers, M. Vickaryous, and A. Cagan. 2011. Sauropod dinosaur osteoderms from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature Communications* 2:564.
- D'Emic, M. D., J. A. Wilson, and S. Chatterjee. 2009. The titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) osteoderm record: review and first definitive specimen from India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29:165–177.
- Francillon-Vieillot, H., V. de Buffrénil, J. Castenet, J. Geraudie, F. J. Meunier, J.-Y. Sire, I. Zylberberg, and A. de Ricqlès. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. Pp. 471–548 in J. G. Carter, ed. *Skeletal biomineralization patterns, processes and evolutionary trends*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Frauenfelder, T. G., P. R. Bell, T. Brougham, J. J. Bevvitt, R. D. C. Bicknell, B. P. Kear, S. Wroe, and N. E. Campione. 2022. New ankylosaurian cranial remains from the Lower Cretaceous (Upper Albian) Toolebuc Formation of Queensland, Australia. *Frontiers in Earth Science* 10:803505.
- Goloboff, P. A., and S. A. Catalano. 2016. TNT version 1.5 including full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32:221–238.
- Gould, S. J. 1991. Exaptation: a crucial tool for an evolutionary psychology. *Journal of Social Issues* 47:43–65.
- Gould, S. J., and E. S. Vrba. 1982. Paleontological Society exaptation—a missing term in the science of form exaptation. *Paleobiology* 8:4–15.
- Haines, R. W., and A. Mohuiddin. 1968. Metaplastic bone. *Journal of Anatomy* 103:527–538.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper, and P. D. Ryan. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4.
- Hayashi, S., K. Carpenter, and D. Suzuki. 2009. Different growth patterns between the skeleton and osteoderms of *Stegosaurus* (Ornithischia: Thyreophora). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29:123–131.
- Hayashi, S., K. Carpenter, T. M. Scheyer, M. Watabe, and D. Suzuki. 2010. Function and evolution of ankylosaur dermal armor. *Acta Palaeontologica Polonica* 55:213–228.
- Hill, R. V. 2005. Integration of morphological data sets for phylogenetic analysis of Amniota: the importance of integumentary characters and increase taxonomic sampling. *Systematic Biology* 54:530–547.
- Hill, R. V., L. M. Witmer, and M. A. Norell. 2003. A new specimen of *Pinacosaurus grangeri* (Dinosauria: Ornithischia) from the Late Cretaceous of Mongolia: ontogeny and phylogeny of ankylosaurians. *American Museum Novitates* 3395:1–29.
- Kellner, A. W. A. 2022. Research in Antarctica—challenging but necessary. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 94(Suppl. 1): e20229451.
- Kellner, A. W. A., T. R. Simões, D. Riff, O. Grillo, P. Romano, H. P. Silva, R. Ramos, M. Carvalho, J. M. Sayão, G. Oliveira, and T. Rodrigues. 2011. The oldest plesiosaur (Reptilia, Sauropterygia) from Antarctica. *Polar Research* 30:7265.
- Kellner, A. W. A., T. Rodrigues, F. R. Costa, L. C. Weinschütz, R. G. Figueiredo, G. A. Souza, A. S. Brum, L. H. S. Eleutério, C. W. Mueller, and J. M. Sayão. 2019. Pterodactylid pterosaur bones from Cretaceous deposits of the Antarctic Peninsula. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 91(Suppl. 2): e20191300.
- Kilmer, J. T., and R. L. Rodríguez. 2017. Ordinary least squares regression is indicated for studies of allometry. *Journal of Evolutionary Biology* 30:4–12.

- Kirkland, J. I., L. Alcalá, M. A. Loewen, E. Espílez, L. Mampel, and J. P. Wiersma. 2013. The basal nodosaurid ankylosaur *Europelta carbonensis* n. gen., n. sp. from the Lower Cretaceous (Lower Albian) Escucha Formation of Northeastern Spain. *PLoS ONE* 8:e80405.
- Lamanna, M. C., J. A. Case, E. M. Roberts, V. M. Arbour, R. C. Ely, S. W. Salisbury, J. A. Clarke, D. E. Malinzak, A. R. West, and P. M. O'Connor. 2019. Late Cretaceous non-avian dinosaurs from the James Ross Basin, Antarctica: description of new material, updated synthesis, biostratigraphy, and paleobiogeography. *Advances in Polar Science* 30:228–250.
- Lamm, E.-T. 2013. Preparation and sectioning of specimens. Pp. 55–160 in K. Padian and E.-T. Lamm, eds. *Bone histology of fossil tetrapods: advancing methods, analysis, and interpretation*. University of California Press, Berkeley.
- Levrat-Calviac, V., and L. Zylberberg. 1986. The structure of the osteoderms in the gekko: *Tarentola mauritanica*. *American Journal of Anatomy* 176:437–446.
- Lima, F. J., J. M. Sayão, L. C. M. O. Ponciano, L. C. Weinschütz, R. G. Figueiredo, T. Rodrigues, R. A. M. Bantim, A. F. Saraiva, A. Jasper, D. Uhl, and A. W. A. Kellner. 2021. Wildfires in the Campanian of James Ross Island: a new macro-charcoal record for the Antarctic Peninsula. *Polar Research* 40:5487.
- Loewen, M. A., M. E. Burns, M. A. Getty, J. I. Kirkland, and M. K. Vickaryous. 2013. Review of Late Cretaceous ankylosaurian dinosaurs from the Grand Staircase region, southern Utah. Pp. 445–462 in A. L. Titus and M. A. Loewen, eds. *At the top of the grand staircase: the Late Cretaceous of southern Utah*. Indiana University Press, Bloomington.
- Maidment, S. C. R., S. J. Strachan, D. Ouarhache, T. M. Scheyer, E. E. Brown, V. Fernandez, Z. Johanson, T. J. Raven, and P. M. Barrett. 2021. Bizarre dermal armour suggests the first African ankylosaur. *Nature Ecology and Evolution* 5:1576–1581.
- Main, R. P., A. de Ricqlès, J. R. Horner, and K. Padian. 2005. The evolution and function of thyreophoran dinosaur scutes: implications for plate function in stegosaurs. *Paleobiology* 31:291–314.
- Marsh, O. C. 1890. Additional characters of the Ceratopsidae, with notice of new Cretaceous dinosaurs. *American Journal of Science* 39:418–426.
- Nopsca, B. F. 1915. Die Dinosaurier der Siebenbürgischen landesteile Ungarns. *Mitteilungen aus den Jahrbuch der Königlich Ungarischen Geologischen Reichsanstalt* 23:1–24.
- O'Gorman, J. P., R. Otero, M. Reguero, and Z. Gasparini. 2019. Cretaceous Antarctic plesiosaurs: stratigraphy, systematics and paleobiogeography. *Advances in Polar Science* 30:210–227.
- Olivero, E. B. 2012a. New Campanian kossmaticeratid ammonites from the James Ross Basin, Antarctica, and their possible relationships with *Jimboiceras? antarcticum* Riccardi. *Revue de Paléobiologie Vol. spéc.* 11:133–149.
- Olivero, E. B. 2012b. Sedimentary cycles, ammonite diversity and palaeoenvironmental changes in the Upper Cretaceous Marambio Group, Antarctica. *Cretaceous Research* 34:348–366.
- Olivero, E. B., and F. A. Medina. 2000. Patterns of Late Cretaceous ammonite biogeography in southern high latitudes: the family Kossmaticeratidae in Antarctica. *Cretaceous Research* 21:269–279.
- Organ, C. L., and J. Adams. 2005. The histology of ossified tendon in dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25:602–613.
- Osborn, H. F. 1923. Two Lower Cretaceous dinosaurs of Mongolia. *American Museum Novitates* 95:1–10.
- Owen, R. 1842. Report on British fossil reptiles—Part II. Report of the British Association for the Advancement of Science 11:60–204.
- Pinheiro, A. P., A. A. F. Saraiva, W. Santana, J. M. Sayão, R. G. Figueiredo, T. Rodrigues, L. C. Weinschütz, L. C. M. O. Ponciano, and A. W. A. Kellner. 2020. New Antarctic clawed lobster species (Crustacea: Decapoda: Nephropidae) from the Upper Cretaceous of James Ross Island. *Polar Research* 39. <https://doi.org/10.33265/polar.v39.3727>.
- Piovesan, E. K., O. J. Correia Filho, R. M. Melo, L. D. Lacerda, R. O. Dos Santos, A. P. Pinheiro, F. R. Costa, J. M. Sayão, and A. W. A. Kellner. 2021. The Campanian–Maastrichtian interval at the Naze, James Ross Island, Antarctica: microbiostratigraphic and paleoenvironmental study. *Cretaceous Research* 120:104725.
- Ponce, D. A., I. A. Cerda, J. B. Desojo, and S. J. Nesbitt. 2017. The osteoderm microstructure in doswelliids and proterochampsids and its implications for palaeobiology of stem archosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* 62:819–831.
- Reguero, M. A., Z. Gasparini, E. B. Olivero, R. A. Coria, M. S. Fernández, J. P. O'Gorman, S. Gouiric-Cavalli, C. A. Hospitaleche, P. Bona, A. Iglesias, J. N. Gelfo, M. E. Raffi, J. J. Moly, S. N. Santillana, and M. Cárdenas. 2022. Late Campanian–Early Maastrichtian vertebrates from the James Ross Basin, West Antarctica, and paleobiogeography. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 94(Suppl. 1):e20211142.
- Ricqlès, A. J. de, X. Pereda Suberbiola, Z. Gasparini, and E. Olivero. 2001. Histology of dermal ossifications in an ankylosaurian dinosaur from the Late Cretaceous of Antarctica. VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems. *Asociación Paleontológica Argentina Publicación especial* 7(1):171–174.
- Rivera-Sylva, H. E., E. Frey, W. Stinnesbeck, G. Carbot-Chanona, I. E. Sanchez-Urbe, and J. R. Guzmán-Gutiérrez. 2018. Paleodiversity of Late Cretaceous Ankylosauria from Mexico and their phylogenetic significance. *Swiss Journal of Paleontology* 137:83–93.
- Robling, A. G., A. B. Castillo, and C. H. Turner. 2006. Biomechanical and molecular regulation of bone remodeling. *Annual Review of Biomedical Engineering* 8:455–498.
- Rozadilla, S., A. M. A. Rolando, M. J. Motta, and F. E. Novas. 2016. On the validity of the Antarctic ankylosaur *Antarctopelta oliveroi* Salgado & Gasparini (Dinosauria, Ornithischia). Pp. 37 in E. Board, ed. *Abstracts XXX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*. Ameghiniana 53(6) (R).
- Salgado, L. 2003. Considerations on the bony plates assigned to titanosaur (Dinosauria, Sauropoda). *Ameghiniana* 40:441–456.
- Salgado, L., and Z. Gasparini. 2006. Reappraisal of an ankylosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of James Ross Island (Antarctica). *Geodiversitas* 28:119–135.
- Santos, A., E. K. Piovesan, J. Guzmán, C. D. Usman, L. C. Weinschütz, R. J. M. Santos, G. R. Oliveira, R. G. Figueiredo, J. H. Z. Ricetti, E. Wilner, J. M. Sayão, and A. W. A. Kellner. 2022. Paleoenvironment of the Cerro Negro Formation (Aptian, Early Cretaceous) of Snow Island, Antarctic Peninsula. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 94(Suppl. 1):e20201944.
- Scheyer, T. M., and M. P. Sander. 2004. Histology of ankylosaur osteoderms: implications for systematics and function. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24:874–893.
- Scheyer, T. M., J. B. Desojo, and I. A. Cerda. 2014. Bone histology of phytosaur, aetosaur, and other archosauriform osteoderms (Eureptilia, Archosauromorpha). *Anatomical Record* 297:240–260.
- Schneider, C. A., W. S. Rasband, and K. W. Eliceiri. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9:671–675.
- Seeley, T. M. 1888. The classification of the Dinosauria. Report of the British Association for the Advancement of Science 1887:698–699.
- Soto-Acuña, S., A. O. Vargas, J. Kaluza, M. A. Leppe, J. F. Botelho, J. Palma-Liberona, C. Simon-Gutstein, R. A. Fernández, H. Ortiz, V. Milla, B. Aravena, L. M. E. Manríquez, J. Alarcón-Muñoz, J. P. Pino, C. Trevisan, H. Mansilla, L. F. Hinojosa, V. Muñoz-Walther, and D. Rubilar-Rogers. 2021. Bizarre tail weaponry in a transitional ankylosaur from subantarctic Chile. *Nature* 600:259–263.
- Sun, C., and P. Chen. 2013. Structural design and mechanical behavior of alligator (*Alligator mississippiensis*) osteoderms. *Acta Biomaterialia* 9:9049–9064. <https://doi.org/10.1016/j.actbio.2013.07.016>
- Thompson, R. S., J. C. Parish, S. C. R. Maidment, and P. M. Barrett. 2012. Phylogeny of the ankylosaurian dinosaurs

- (Ornithischia: Thyreophora). *Journal of Systematic Palaeontology* 10:301–312.
- Vickaryous, M. K., and B. K. Hall. 2006. Osteoderm morphology and development in the nine-banded armadillo, *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Journal of Morphology* 267:1273–1283.
- Vickaryous, M. K., and B. K. Hall. 2008. Development of the dermal skeleton in *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia) with comments on the homology of osteoderms. *Journal of Morphology* 269:398–422.
- Vickaryous, M. K., and J. Sire. 2009. The integumentary skeleton of tetrapods: origin, evolution, and development. *Journal of Anatomy* 214:441–464.
- Vidal, D., F. Ortega, F. Gascó, A. Serrano-Martínez, and J. L. Sanz. 2017. The internal anatomy of titanosaur osteoderms from the Upper Cretaceous of Spain is compatible with a role in oogenesis. *Scientific Reports* 7:1–11.
- Videira-Santos, R., S. Scheffer, L. Ponciano, L. C. Weinschütz, R. G. Figueiredo, T. Rodrigues, J. M. Sayão, D. S. Riff, and A. W. A. Kellner. 2020. First description of scleractinian corals from the Santa Marta and Snow Hill Island (Gamma Member) formations, Upper Cretaceous, James Ross Island, Antarctica. *Advances in Polar Science* 31:205–214.
- Warton, D. I., I. J. Wright, D. S. Falster, and M. Westoby. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81:259–291.