

PRIMER REGISTRO DE DISPLASIA COXOFEMORAL EN UN RINCOSAURIO DEL TRIÁSICO SUPERIOR



M. JIMENA TROTTEYN^{1,2} Y RICARDO N. MARTÍNEZ³

¹Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de San Juan - INGENEO, Campus Universitario "Islas Malvinas", Ignacio de la Rosa 590 (oeste), Rivadavia, 5400 San Juan. Argentina. jtrotteyn@unsj.edu.ar

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)

³Instituto y Museo de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de San Juan, Av. España 400 (norte), 5400 San Juan, Argentina. martinez@unsj.edu.ar

Resumen. La paleopatología es la disciplina que se ocupa de enfermedades evidenciadas en el registro fósil. Este campo abarca la identificación de la patología y las consecuencias que la misma pudo dejar en el animal. En este aporte se presenta el hallazgo de displasia coxo-femoral en un rincosaurio del Triásico Superior, el cual constituye la primera identificación de esta patología en el registro fósil. El ejemplar corresponde a un esqueleto incompleto, parcialmente articulado de *Hyperodapedon sanjuanensis* (Sill) proveniente de la Formación Ischigualasto (Carniano-Noriano). Los rincosaurios son herbívoros de amplia distribución geográfica, escasa diversidad específica y biocrón acotado a afloramientos triásicos. Las anomalías halladas consisten en atrofia de sacro y pelvis, estructuras esclerosadas en algunas vértebras dorsales y deformación del fémur izquierdo. Estos rasgos son característicos de la displasia acetabular en canes actuales. La displasia acetabular es una enfermedad multifactorial que aparece en los estadios tempranos de desarrollo y se acentúa durante toda la vida, desencadenando una osteoartritis articular secundaria en el adulto y conduciendo a la invalidez total del miembro afectado. El avanzado estado de la enfermedad del ejemplar estudiado indica un andar denominado "claudicación de cuarto grado", estado en el cual se deja de apoyar el miembro afectado, desplazando el centro de gravedad y cargando el peso del cuerpo sobre las otras patas. Por último, el estado adulto alcanzado por el ejemplar, a pesar de la gravedad de su afección, podría sugerir estrategias de supervivencias complejas en *Hyperodapedon sanjuanensis*, las cuales podrían ser comprobadas en futuros trabajos.

Palabras clave. Paleopatología. Rincosaurio. Formación Ischigualasto. Triásico Superior. Displasia acetabular. Etología.

Abstract. FIRST RECORD OF COXOFEMORAL DYSPLASIA IN A LATE TRIASSIC RYNCHOSAUR. Paleopathology deals with diseases that have left evidence in the fossil record. This field includes the identification of the pathology, and its consequences that on the animal that suffered it. We present the first record of a coxofemoral dysplasia in an Upper Triassic rhynchosaur, being also the first identification of this pathology in the fossil record. The specimen is an incomplete skeleton, partially articulated, of *Hyperodapedon sanjuanensis* (Sill), from the Ischigualasto Formation (Carnian–Norian). Rhynchosaurs were herbivores with a widespread geographical distribution, low species diversity and a stratigraphic range restricted to Triassic outcrops. The abnormalities described consist of atrophy of the sacrum and pelvis, sclerosed structures in some dorsal vertebrae, and deformation of the left femur. These features are presently characteristic of acetabular dysplasia in dogs. Acetabular dysplasia is a multifactorial disease appearing in the earliest stages of development and increasing throughout life, triggering a secondary joint osteoarthritis in the adult animal and leading to total disability of the affected limb. The advanced stage of the disease affecting the studied specimen reveals a pace known as "fourth grade claudication", stage in which the affected limb stops supporting the body-weight, moving the center of gravity and loading the body-weight onto the other legs. Finally, the adult stage reached by the specimen —despite the severity of their condition— may suggest complex survival strategies in *Hyperodapedon sanjuanensis*, which need confirmation by future analyses.

Keywords. Paleopathology. Rhynchosaur. Ischigualasto Formation. Upper Triassic. Acetabular dysplasia. Behavior.

La paleopatología es el estudio de las enfermedades y lesiones que han sufrido los animales del registro fósil (*e.g.*, Moodie, 1923, 1930; Sawyer y Erickson, 1985, Rothschild, 1989a,b; Monastersky, 1990; Tanke y Rothschild, 1997). Su estudio incluye aquellos aspectos referidos a un individuo enfermo, así como características poblacionales y etológicas derivadas de patologías (*e.g.*, Eudes-Deslongchamps, 1838; Rothschild y Storrs, 2003; Farke y O'Connor, 2007; Farke, 2007).

Se han publicado numerosos análisis de fósiles con patologías, tanto en humanos (*e.g.*, Ortner, 2003; Lewis, en prensa; Stucker y Kricun, en prensa) como en otro tipo de vertebrados. Los estudios paleopatológicos no humanos se refieren tanto a lesiones óseas originadas accidentalmente, como a aquellas relacionadas con enfermedades. Entre las primeras se encuentran marcas producidas por mordidas (Tanke y Currie, 2000; Wolff y Varricchio, 2005) o combates (Farke *et al.*, 2009) y fracturas producidas por trau-

mas (Tanke y Farke, 2006; Farke *et al.*, 2009). Entre las anomalías referidas a patologías que han dejado evidencias en las estructuras óseas pueden citarse casos de osteoartritis (Rothschild, 1990; Rothschild y Tanke, 1992; Cisneros *et al.*, 2010), infecciones (Petersen *et al.*, 1972; Wolff *et al.*, 2009), anormalidades dentarias (Moodie, 1930), fusión de vértebras (Cisneros *et al.*, 2010), osificación de tendones (Rothschild, 1987; Rothschild y Berman, 1991) y tumores (Wang y Rothschild, 1990).

Uno de los aspectos más interesantes de la paleopatología es que ha permitido inferir pautas de comportamiento en diferentes taxones (Rothschild y Tanke, 1992; Farke *et al.*, 2009; Wolff *et al.*, 2009), así como también diferentes tipos de cortejos sexuales, los cuales han podido ser determinados por las evidencias de lesiones óseas (*e.g.*, Gilmore, 1909, 1912; Droscher, 1976; Blows, 1989).

En el presente aporte se reporta el primer registro de displasia coxofemoral avanzada en un ejemplar adulto de *Hyperodapedon* Huxley 1959 (Diápsida; Archosauromorpha) proveniente de la Biozona *Scaphonyx-Exaeretodon-Herrerasaurus* (*sensu* Martínez *et al.*, 2011) de la Formación Ischigualasto (Carniano–Noriano), localidad “Valle Pintado”. También se discuten algunas implicancias etológicas que dicha enfermedad deformante pudo haber significado para este individuo.

MORFOLOGÍA Y ETOLOGÍA DE LOS RINCOSAURIOS

Los rincosaurios (Diápsida: Archosauromorpha) fueron tetrápodos herbívoros de amplia distribución geográfica (Owen, 1842; Sill, 1970; Chatterjee, 1974; Azevedo, 1987; Hunt y Lucas, 1991; Dilkes, 1995; Langer y Schultz 2000 a,b), escasa diversidad específica y biocrón reducido. Los representantes más antiguos de este grupo se hallaron en el Triásico Inferior de la Zona de *Cynognathus* en la Formación Karroo de Sudáfrica (Dilkes, 1995, 1998). Durante el Triásico Medio los rincosaurios experimentaron una rápida diversificación, convirtiéndose en el grupo de herbívoros dominantes en los ecosistemas terrestres del Triásico Superior (Carniano) (Langer y Schultz, 2000 a,b). Los rincosaurios del Triásico Superior se han hallado en América del Norte y América del Sur, Europa, África e India. Todos ellos han sido asignados a la subfamilia Hyperodapedontinae (Chatterjee, 1969) que incluye los géneros *Hyperodapedon* Huxley, 1959, y *Scaphonyx* Woodward, 1907.

Los rincosaurios son cuadrúpedos de aspecto masivo caracterizados por un cráneo triangular en vista dorsal, con un

prominente “pico” formado por el premaxilar. Su dentición consta de un par de baterías dentarias formadas por dentículos. La serie vertebral presacra se compone de 25 vértebras (Benton, 1983); la sacra de 2 (Huene, 1929) y 25 o más caudales (Huene, 1942). En aspecto general, las vértebras son anficélicas, tienen el centro con sección cuadrangular en vista lateral, y los arcos neurales tienen contorno subcuadrangular en la misma vista. La cola de los rincosaurios es gruesa y larga en algunos géneros como *Notosuchus* Woodward, 1907 (Carroll, 1976), y corta para las formas procedentes de sedimentos más recientes (Huene, 1929, 1942; Benton, 1983, 1984, 1990). Sin embargo, esta condición puede ser exclusivamente preservacional, pues algunos hallazgos de Ischigualasto muestran que las colas podrían haber sido largas (RNM, obs. pers.). Los miembros son robustos y columnares (Benton, 1984). Si bien las manos de los rincosaurios no son bien conocidas, Huene (1942) encontró en un ejemplar de rincosaurio cuatro pequeños cuerpos óseos que asignó a elementos carpales y determinó su fórmula falangeal en (2:3:4:5:4). Sin embargo, Sill (1970) citó cinco dedos, siendo los dos primeros los más gruesos, más largo el tercero, y el quinto más corto. Las falanges ungueales son notablemente altas (Benton, 1983), presentando un gran desarrollo areal (Sill, 1970). Los pies de los rincosaurios presentan tres tarsales proximales, cuatro tarsales distales y cinco dígitos (Huene, 1942). Los dígitos I y II se caracterizan por las falanges ungueales grandes, altas y comprimidas en forma de cuchillo. El resto de los dígitos son de construcción liviana, siendo el III el más largo (Sill, 1970).

Si bien los rincosaurios han sido profusamente estudiados, en general se los ha revisado desde el punto de vista anatómico y filogenético (Gervais, 1859; Owen, 1859; Huene, 1939; Sill, 1969, 1970; Chatterjee, 1974; Benton, 1984; Wilkinson y Benton, 1995; Langer y Schultz, 2000 a,b; Spencer *et al.*, 2002; Hone y Benton, 2008), siendo escasos los trabajos sobre su etología, los que se limitan a inferencias sobre su dieta (Huene, 1929; Romer, 1960, 1962; Sill, 1971).

MATERIALES Y MÉTODOS

El material corresponde a un esqueleto incompleto, parcialmente articulado de un ejemplar adulto de *Hyperodapedon* (PVSJ 679) de la Colección de Paleovertebrados del Instituto y Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan (PVSJ). Este ejemplar proviene de la Formación Ischigualasto, particularmente de la recientemente denominada Biozona de *Scaphonyx-Exaeretodon*

Herrerasaurus (Martínez *et al.*, 2011). Cabe mencionar que el estadio ontogenético de este ejemplar se estableció en base a medidas comparativas con otros ejemplares asignados al mismo género. El ejemplar PVSJ 679 consta de vértebras cervicales, dorsales, sacras y caudales; cintura escapular; húmero izquierdo; cintura pélvica; ambos fémures; ambas tibias, fíbula izquierda, tarsales, metatarsales y falanges izquierdas. El espécimen no presenta deformación y su excelente preservación permite distinguir todos los detalles superficiales, así como la concordancia de contactos suturales y articulares. La asignación taxonómica del material analizado se basa en la diagnosis propuesta por Sill (1970), de la cual se reconoció en el ejemplar la siguiente combinación de caracteres postcraneos: vértebras anficélicas, cervicales y dorsales anteriores comprimidas anteroposteriormente, costillas con dos superficies articulares diferenciadas en las cervicales, siendo una sola en las vértebras dorsales, largo de la cola cercano a un tercio del largo total (estimado) del animal y relativamente gruesa, húmero con extensa cresta deltopectoral dirigida ventralmente, pelvis trirradiada con pubis, isquion e ilion de tamaños similares y similar participación en el acetábulo, proceso púbico corto dirigido lateralmente, placa pubo-isquiática delgada, fémur con fosa intertrocanterica extensa ocupando la mitad de la superficie anteroventral, tibia ancha cuyo extremo distal ocupa la mayor parte de la superficie articular con el fémur, ungueales del pie comprimidos.

El trabajo realizado se puede dividir en cuatro etapas. En la primera de ellas se analizaron los elementos óseos del ejemplar PVSJ 679, con el fin de reconocer estructuras óseas anómalas. En una segunda instancia se realizó la comparación entre los dos lados de la pelvis de PVSJ 679 y luego se comparó el ejemplar en cuestión con otros de la misma especie (PVSJ 035; PVSJ 036; PVSJ 059; PVSJ 095; PVSJ 374; PVSJ 574; PVSJ 743). Una vez reconocidas ciertas anomalías en PVSJ 679, se compararon dichos elementos con huesos de animales actuales que presentaran patologías óseas de características similares. Para ello se escogieron descripciones de patologías en caninos (*e.g.*, Morgan, 1986; Kealy *et al.*, 1992; Swenson *et al.*, 1997; Barros *et al.*, 2008), ya que son los cuadrúpedos que presentan las patologías óseas más comúnmente monitoreadas por veterinarios.

Mediciones efectuadas

Las mediciones efectuadas en ambos acetábulos del ejemplar PVSJ 679 constan de tres ejes. El eje N°1 fue considerado como la distancia intra-acetabular tomada parale-

lamente al borde dorsal del ilion. El eje N°2 fue tomado paralelamente al eje principal del isquion, de manera que esta medida se origina en la abertura acetabular y termina en el borde acetabular posteroventral conformado por el isquion. El eje N°3 fue tomado perpendicularmente al eje N°1, de manera que este se orienta perpendicular al eje principal de ilion. Adicionalmente, se tomaron medidas de la profundidad de ambos acetábulos; esto se realizó midiendo la profundidad máxima de cada lado. Las medidas de ambos fémures se tomaron considerando la mayor longitud encontrada en cada caso. Las costillas sacras se midieron desde el centro del cuerpo vertebral hasta el extremo distal de cada costilla. Las medidas angulares de las zigapófisis se obtuvieron a partir de la medición de los ángulos conformados entre un eje vertical, que pasa por el arco neural, y un eje horizontal, perpendicular al antes mencionado.

RESULTADOS

Descripción de las patologías

Vértebras dorsales. Las vértebras dorsales de un rincosaurio sano tienen el centro de sección circular, comprimido lateralmente, y presentan una quilla en vista ventral. El largo axial del centro vertebral se incrementa hacia atrás, desde las cervicales hasta el sacro, y posteriormente a las vértebras sacras decrece. Las facetas articulares son anficélicas y las zigapófisis se dirigen casi verticalmente en las dorsales anteriores, alcanzando un ángulo de 40° en las posteriores.

En el ejemplar PVSJ 679 las zigapófisis tienen una angulación anómala, de modo que la inclinación de cada zigapófisis es diferente a cada lado del eje axial (Fig. 1.2, Tab. 1). Los cuerpos de las vértebras dorsales posteriores presentan una leve inclinación lateral respecto al eje dorsoventral de la espina (Fig. 1.1–3). También se observa tejido óseo esclerosado formando un reborde continuo alrededor de las caras articulares rostrales y caudales (Fig. 1.1–4). El tejido esclerosado en animales actuales es el que presenta endurecimiento como consecuencia de un aumento de la cantidad de tejido conectivo; en el tejido óseo en particular está causado por un aumento de la densidad del tejido (Morales Janavel, com. pers.).

Sacro. Los cuerpos vertebrales de las dos vértebras sacras de un ejemplar sano de *Hyperodapedon* son aproximadamente del mismo largo, aunque más cortos que en las dorsales posteriores. El centro es de sección rectangular en vista lateral, y presenta una leve compresión en este sentido. Las zigapófisis forman un ángulo de aproximadamente 70° con respecto al eje horizontal. Las costillas sacras tienen gran desarrollo

lateral, encontrándose fusionadas a los cuerpos vertebrales sacros, son delgadas y presentan la cara articular con la pelvis en forma de “S”.

En contraste, el ejemplar PVSJ 679 está caracterizado por una notable asimetría bilateral del sacro. Los cuerpos de las vértebras sacras son asimétricos, con un mayor desarrollo lateral izquierdo, observable en vista anterior y posterior (Figs. 2, 3). Como en las vértebras dorsales, los bordes de las caras rostrales y caudales de los centros presentan tejido óseo esclerosado (Figs. 2, 3). En los arcos neurales las zigapófisis presentan distinta angulación a cada lado (Fig. 2; Tab. 1). Las costillas sacras izquierdas son más largas y robustas y su inclinación es mayor respecto al eje vertical que las del lado derecho (Fig. 2).

Cintura pélvica. El ilion de un rincosaurio sano es dorsoventralmente expandido y se ubica en posición vertical. La placa ilíaca presenta una proyección con marcado desarrollo posterior y se angosta ventralmente hasta formar un cuello, el cual rodea dorsalmente al acetábulo. El pubis es sub-cuadrangular y contribuye al acetábulo por debajo de la articulación iliaca. El isquion es delgado y levemente curvado en sentido medial, se expande en el extremo anterolateral, y contacta al ilion formando parte del acetábulo (Benton, 1983). El acetábulo es cerrado y está formado por los tres huesos púbicos en proporciones similares. Esta cavidad es de contorno semicircular y se orienta verticalmente.

Los huesos de la pelvis del lado izquierdo del PVSJ 679

presentan rasgos anómalos en su superficie externa, no presentes en los del lado derecho (Fig. 4). El borde caudoventral del acetábulo presenta tejido óseo esclerosado y oquedades (Fig. 4). Las oquedades se encuentran tanto en el borde interno, como en la superficie externa del borde del acetábulo, sobre la zona que corresponde al área acetabular del isquion (Fig. 4). Sobre la superficie interna del acetábulo, en la zona de sutura del ilion con el pubis, presenta una oquedad con tejido óseo esclerosado que se destaca por ser mucho más grande que las restantes (Fig. 4). El ilion, aunque menos afectado por oquedades y esclerosis, presenta una reducción notable del borde acetabular y disminución relativa de profundidad del acetábulo (Fig. 4; Tab. 2). En general, el acetábulo es más redondeado y con abertura caudo-dorsal mayor (Fig. 4).

Fémur. El fémur de un espécimen sano de *Hyperodapedon* es columnar, de aspecto tosco y robusto, con una ligera torsión alrededor de su eje longitudinal. En la superficie femoral ventral, sobre el extremo proximal, hay una profunda y amplia fosa intertrocanterica en forma de “Y”. Aunque ausente en otros rincosaurios (Benton, 1983; Chatterjee, 1974), en la base de la fosa intertrocanterica se encuentra ligeramente esbozado el que podría ser el cuarto trocánter (Romer, 1971). En el extremo proximal, el rasgo más llamativo del fémur es un marcado trocánter interno, sitio en el que se encuentra la inserción del músculo obturador externo. El extremo distal presenta dos cóndilos orientados medial y

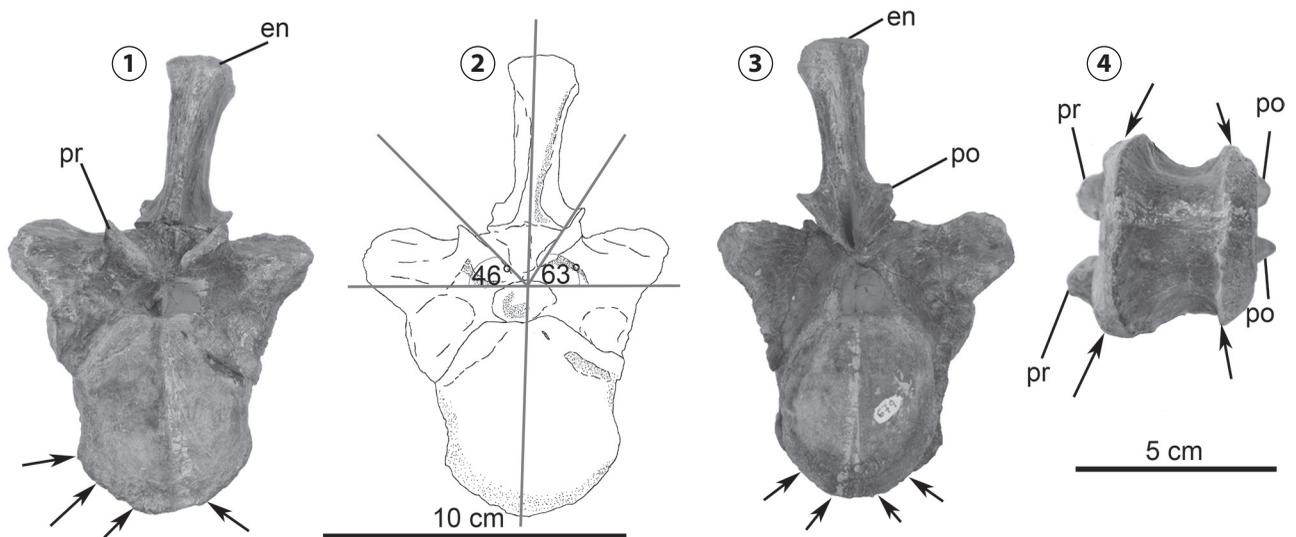


Figura 1. Pelvis de *Hyperodapedon sanjuanensis* (PVSJ 679) / Pelvis of *Hyperodapedon sanjuanensis* (PVSJ 679). **1**, vértebra dorsal posterior en vista anterior / posterior dorsal vertebra in anterior view; **2**, esquema de la vértebra dorsal posterior en vista anterior / outline of posterior dorsal vertebra in anterior view; **3**, vértebra dorsal posterior en vista posterior / posterior dorsal vertebra in posterior view. Escala gráfica / Scale bar = 10cm; **4**, vértebra dorsal posterior en vista ventral / posterior dorsal vertebra in ventral view. Escala gráfica / Scale bar = 5cm. Abreviaturas / Abbreviations: **en**, espina neural / neural spine; **po**, postzigapófisis / postzygapophysis; **pr**, prezigapófisis / prezygapophysis; las flechas indican tejido esclerosado / arrows show sclerosed tissue.

lateralmente, con una fosa intercondilar en la cara dorsal (Benton, 1983; Langer y Schultz, 2000b). Este extremo presenta, además, un tercer punto de apoyo orientado postero-lateralmente para articulación con la fibula.

El fémur izquierdo de PVSJ 679 es menos robusto, más corto y presenta estructuras anómalas que no se encuentran en el derecho (Fig. 5; Tab. 2). La cabeza femoral es más reducida en todos los sentidos, resultando en un aplastamiento general de la cara articular con el acetábulo y en una pérdida de la redondez que caracteriza a una cabeza femoral normal (Fig. 5). Toda la superficie de la cabeza femoral, especialmente el área articular, presenta tejido esclerosado. Una de las estructuras más afectadas en la cabeza femoral es la fosa intertrocanterica ventral, la cual se encuentra angostada en sentido anteroposterior, es más profunda y más rugosa que la del fémur derecho (sano) (Fig. 5). El cuello femoral es levemente más robusto (Fig. 5, Tab. 2), y como consecuencia el trocánter interno se observa más desarrollado. Los cóndilos presentan tejido óseo esclerosado en toda su superficie. El extremo distal del fémur se observa con notable deformación, al grado que no se aprecia la diferenciación de los cóndilos.

DISCUSIÓN

Displasia coxofemoral en animales actuales

La displasia coxofemoral es una patología que implica un grado variable de laxitud de la cadera, lo cual conduce a la luxación del fémur (Schnelle, 1954; Thibaut *et al.*, 2005). El origen de esta enfermedad es multifactorial: tasa de crecimiento (Lust, 1997); peso corporal (Kealy *et al.*, 1992); patrón de ejercicios; factores ambientales (Riser y Larsen, 1974); o bien causales genéticas. En general, esta patología aparece en los estadios más tempranos de desarrollo y se acentúa durante toda la vida, desencadenando en sus etapas

finales una osteoartrosis articular secundaria en el animal adulto (Barros *et al.*, 2008). La osteoartrosis produce osteofitos debido al exceso de presión en la zona (Mansson y Norberg, 1961). Estas estructuras (osteofitos) son formaciones óseas anormales que se producen en la proximidad de las articulaciones, a expensas del periostio (Gibbs, 1997). Otra estructura característica de la osteoartrosis son los quistes de tejido fibroso que se desarrollan durante la vida del animal y son típicos de zonas articulares defectuosas. Al morir el animal estos quistes dejan en el hueso espacios vacíos (sin material óseo), denominados oquedades o geodas.

Debido a los múltiples factores antes mencionados, en una primera instancia se produce una disminución en las fuerzas articulares y musculares acetabulares que mantienen la cabeza femoral en su lugar normal. Esta flacidez de los tejidos articulares y musculares es un factor de aparición temprana de la enfermedad (Coughlan, 1996). Inicialmente aumenta la cantidad de líquido sinovial en la articulación, con hemorragia capilar, hipertrofia del ligamento *capitis femoris* y una posterior abrasión del cartílago articular en la cabeza femoral y el acetábulo. El aumento del líquido y la hipertrofia del ligamento pueden detectarse como subluxación acetábulo-femoral, con consecuencias patológicas graves por el recargo de peso y su consecuente remodelación del cartílago y el hueso (Thibaut *et al.*, 2005). El resultado de la subluxación y remodelación es la enfermedad degenerativa articular, con formación de osteofitos pericondrales, remodelación del acetábulo, cabeza y cuello femoral, esclerosis del hueso subcondral de la cabeza del fémur y del acetábulo. Posteriormente, la cabeza femoral pierde su forma normal y se aplana la superficie articular. El cuello femoral se hace irregular debido al crecimiento de un collar de osteofitos pericondrales y el acetábulo pierde su forma de copa, se hace menos profundo y presenta quistes de tejido óseo.

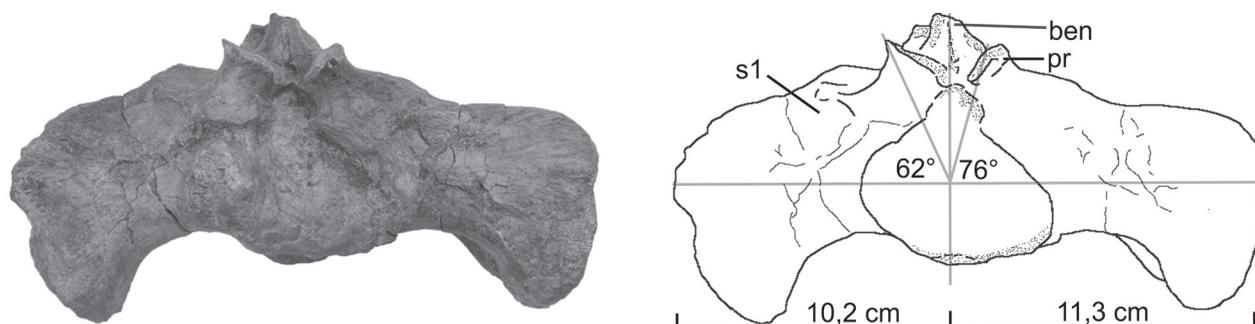


Figura 2. Vértebras sacras de *Hyperodapedon sanjuanensis* (PVSJ 679) en vista anterior/ *Sacral vertebrae of Hyperodapedon sanjuanensis* (PVSJ 679) in anterior view. Abreviaturas/ *Abbreviations*: **ben**; base de espina neural/ *base of neural spine*; **pr**; prezigapófisis/ *prezygapophysis*; **s1**, primera vértebra sacra/ *first sacral vertebra*; las flechas indican la ubicación de tejido esclerosado/ *arrows show the presence of sclerotic tissue*. Escala gráfica/ *Scale bar*= 10cm.

La esclerosis del hueso subcondral es una respuesta al adelgazamiento o circunstancial pérdida del cartílago articular (Lust *et al.*, 1985; Coughlan, 1996; Todhunter *et al.*, 1996; Madsen, 1997).

La luxación del fémur produce dolor agudo y prolongado en el animal que la padece, a causa de ello se origina una locomoción anormal. El perro displásico puede mostrar claudicación del miembro afectado, con dificultad para correr, saltar y jugar. Consecuentemente, la marcha es tambaleante, con el lomo arqueado y presenta deficiente desarrollo muscular de caderas y extremidades posteriores (Whittick, 1978; Fries y Remedios, 1995). Los animales adultos con

displasia de cadera avanzada se desplazan con el característico “salto de conejo” (también llamado “claudicación de cuarto grado”), logrando así un menor rango de movimiento de los miembros pélvicos afectados (Morgan, 1999). Este tipo de marcha anómala prolongada produce un desplazamiento del centro de gravedad del animal, evidenciándose en una angulación anormal de las zigapófisis de las vértebras dorsales y sacras, y en un corrimiento del centro del cuerpo vertebral del sacro (Morgan, 1999). El animal adulto con displasia de cadera se encuentra la mayor parte del tiempo sentado debido al dolor de la articulación coxofemoral. Con el tiempo, los músculos de los muslos pueden atrofiarse, disminuyendo la capacidad locomotora del animal (Morgan, 1999).

Displasia de cadera en el ejemplar PVSJ 679

El aplanamiento y mayor desarrollo del área del acetábulo, así como el aplanamiento de la cabeza femoral y la modificación del cuello femoral observados en el ejemplar PVSJ 679 son características similares a las halladas en perros que sufren de displasia de cadera avanzada. Asimismo, las características aberrantes observadas en las vértebras sacras y dorsales indican claramente la presencia de fuerzas desequilibrantes en el eje longitudinal del cuerpo, tal como sucede con los perros displásicos. Estas fuerzas son las que resultan de la marcha forzada del animal que padece displasia coxofemoral. También la presencia y localización periarticular de

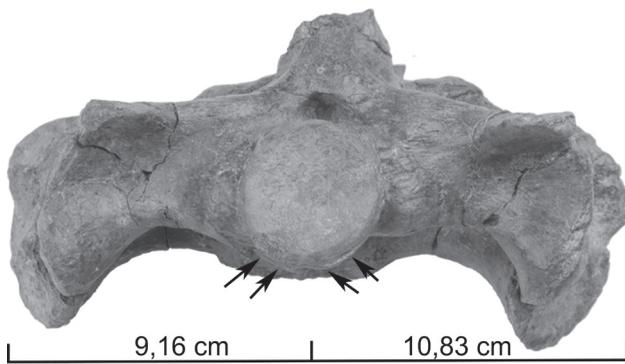


Figura 3. Vértebras sacras de *Hyperodapedon sanjuanensis* (PVSJ 679) en vista posterior/ *Sacral vertebrae of Hyperodapedon sanjuanensis* (PVSJ 679) in posterior view.. Abreviaturas/ *Abbreviations*: **ben**; base de espina neural/ *base of neural spine*; **s2**, segunda vértebra sacra/ *second sacral vertebra*; las flechas indica tejido esclerosado/ *arrows show sclerotic tissue*. Escala gráfica/ *Scale bar* = 10cm.

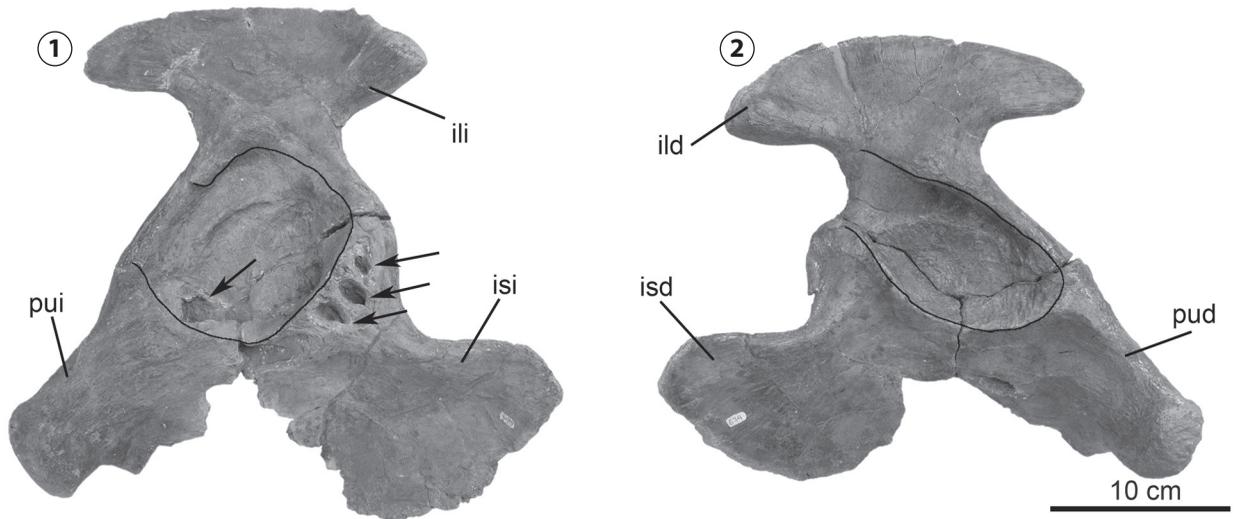


Figura 4. Pelvis de *Hyperodapedon sanjuanensis* (PVSJ 679) en vista lateral/ *Pelvis of Hyperodapedon sanjuanensis* (PVSJ 679) in lateral view. **1**, pelvis izquierda/ *left pelvis*; **2**, pelvis derecha/ *right pelvis*. Abreviaturas/ *Abbreviations*: **ild**, ilion derecho/ *right ilium*; **ili**, ilion izquierdo/ *left ilium*; **isd**, isquion derecho/ *right ischium*; **isi**, isquion izquierdo/ *left ischium*; **pud**, pubis derecho/ *right pubis*; **pui**, pubis izquierdo/ *left pubis*; la línea continua indica la forma de ambos acetábulos/ *solid white line show the form of both acetabulae*; las flechas indican la presencia de geodas/ *arrows show the presence of geodas*. Escala gráfica/ *Scale bar* = 10 cm.

osteofitos y geodas son rasgos distintivos de una displasia acetabular avanzada en perros que han sufrido esta patología a lo largo de toda su vida.

Las similitudes encontradas en los huesos del ejemplar PVSJ 679 y los de animales actuales (perros) con displasia coxofemoral (disminución de la cabeza femoral, deformación del acetábulo, asimetría del sacro, desviación de la columna, tejido óseo esclerosado o quiebras, etc.), sumadas al alto grado de desarrollo alcanzado por estas deformidades, indicarían que el ejemplar PVSJ 679 presenta una displasia acetabular de grado avanzado. El reconocimiento de displasia coxofemoral en este ejemplar es el primero que se realiza en el registro fósil, lo cual incrementa la importancia del mismo a la luz de futuros trabajos referidos a etología de rincosaurios y a paleopatologías en general.

Consideraciones etológicas

Tal como ocurre en perros displásicos no tratados, la

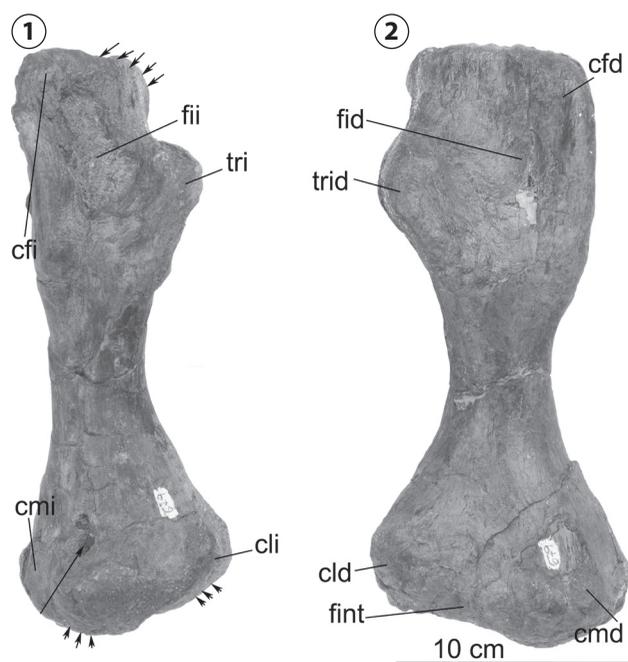


Figura 5. Fémur de *Hyperodapedon sanjuanensis* (PVSJ 679)/ *Femur of Hyperodapedon sanjuanensis* (PVSJ 679). **1**, fémur izquierdo en vista ventral/ *left femur in ventral view*. **2**, fémur derecho en vista ventral/ *right femur in ventral view*. Abreviaturas/ *Abbreviations*: **cf**d, cabeza femoral derecha/ *right femoral head*; **cf**i, cabeza femoral izquierda/ *left femoral head*; **c**ld, cóndilo lateral derecho/ *right lateral condyle*; **c**md, cóndilo medial derecho/ *right medial condyle*; **c**mi, cóndilo medial izquierdo/ *left medial condyle*; **f**id, fosa intertrocanterica derecha/ *right intertrochanteric fossa*; **f**ii, fosa intertrocanterica izquierda/ *left intertrochanteric fossa*; **f**int, fosa intercondilar/ *intercondilar fossa*; **t**rid, trocánter interno derecho/ *right inner trochanter*; **t**rii, trocánter interno izquierdo/ *left inner trochanter*; las flechas cortas indican tejido esclerosado/ *short arrows show sclerotic tissue*; las flechas largas indican geodas/ *long arrows show geodas*. Escala gráfica/ *Scale bar* = 10cm.

enfermedad degenerativa que afectó al ejemplar de *Hyperodapedon* (PVSJ 679) debió desarrollarse desde las etapas tempranas de la vida del animal y debió afectarlo hasta su muerte, tornándose invalidante en la vida adulta.

El dolor agudo de la articulación displásica habría obligado al animal afectado a realizar el llamado “salto de conejo”. En los canes, este andar anómalo es posible debido a que la orientación del acetábulo es casi vertical y el fémur tiene cabeza esférica dirigida laterodorsalmente, por ello tienen la aptitud de elevar el miembro afectado y llevarlo suspendido durante la marcha. En *Hyperodapedon*, la orientación del acetábulo es subvertical y el fémur no posee desarrollo medial de la cabeza, por lo tanto los músculos que soportan los miembros no se insertarían de la misma manera en la pelvis ni en el fémur. Si a esto se suma la robustez y masividad de sus huesos, resultante en miembros pesados, entonces se hace evidente que mantener el miembro enfermo en el aire requeriría de un gran esfuerzo. Por lo tanto, el “salto de conejo” en un rincosaurio con displasia sería altamente improbable. En lugar de ello, es posible que dicho miembro fuese arrastrado o levemente elevado, pero sin el movimiento en salto típico de los perros. Sin embargo, esta hipótesis deberá corroborarse con futuros trabajos biomecánicos locomotores que analicen la marcha de los rincosaurios en general para estudiar las posibilidades atléticas de este miembro.

El grado de avance que presenta la displasia de PVSJ 679 evidencia que este animal habría estado en inferioridad de condiciones para desplazarse, huir de depredadores, buscar refugio, e incluso obtener alimento. Sin embargo, el tamaño del ejemplar indica que se trata de un animal adulto. El haber vivido hasta la adultez con una invalidación parcial, que como se dijo antes comienza en los primeros estadios ontogenéticos, parecería indicar algún tipo de estrategia de supervivencia. Un animal en estas condiciones tendría más chances de sobrevivir en un grupo con comportamientos sociales, ya que obtendría cuidados especiales ante una enfermedad, y de esta manera podría alcanzar la edad adulta.

Entre los reptiles actuales se han estudiado diferentes tipos de comportamientos sociales (*e.g.*, Carpenter, 1978; Espinosa y Lobo, 1996; Halloy y Halloy, 1997; Chapple, 2003), tales como cuidados parentales, comportamientos agonísticos y aquellos relacionados con la búsqueda de pareja y copulación (Carpenter, 1978). También se han citado ejemplos de comportamientos gregarios altamente sociales en el género de iguanas australianas *Egernia*, entre los cua-

les se cuentan la vigilancia de las crías y los comportamientos defensivos frente a los predadores (Chapple, 2003).

Ante la evidencia de una enfermedad parcialmente invalidante en este ejemplar, y teniendo en cuenta los estudios etológicos realizados en reptiles actuales (Bishop y Echternacht, 2004), se infiere que el espécimen PVSJ 679 podría haber tenido algún tipo de cuidado impartido por otros miembros del grupo, lo cual le permitió llegar a adulto. Es decir, que los rincosaurios podrían haber presentado comportamientos con algún grado de sociabilización. Sin embargo, esta hipótesis es de un alto grado especulativo y deberá ser contrastada de forma independiente por futuros análisis más específicos, tales como huellas y asociaciones mono-específicas, entre otros.

CONCLUSIÓN

La severa patología detectada en el ejemplar de *Hyperodapedon* PVSJ 679 es el primer caso documentado de displasia acetabular en el registro fósil. El gran tamaño del ejemplar, sumado al avanzado estado de la deformidad (esta patología es progresiva y comienza a manifestarse en los primeros estadios ontogenéticos y sólo presenta un alto grado de deformidad en los adultos), indicarían que el ejemplar era un adulto. La supervivencia hasta el estadio adulto de un herbívoro con una patología invalidante, sumado a un ambiente en el que abundaban los depredadores (e.g., *Herrerasaurus* Reig, 1963; *Sanjuansaurus* Alcober y Martínez, 2010; *Saurosuchus* Reig, 1959), podría implicar la primera evidencia indirecta de comportamiento con algún grado de sociabilización en *Hyperodapedon*, la cual deberá confrontarse con futuros análisis que de manera independiente contrasten esta hipótesis.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a E. Morales Janavel por la colaboración desinteresada en los aspectos médico-veterinarios de este trabajo, a G. Achilles por los aportes médicos conceptuales de este estudio, a I. Sabrodsky por las fotografías, a Earthwatch Institute, a los voluntarios de Earthwatch Institute y al Instituto y Museo de Ciencias Naturales. Asimismo, los autores agradecen los invalorable aportes de los revisores de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

Alcober, O.A. y Martínez, R.N. 2010. A new herrerasaurid (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Triassic Ischigualasto Formation of north-western Argentina. *Zookeys* 63: 55–81.

Azevedo, S.A. 1987. Estudio paleoecológico de *Scaphonyx sulcognathus*. 10^o Congreso Brasileiro de Paleontologia (Rio de Janeiro), *Actas*, p. 115–121.

Barros, G.S., Vieira, G.L.T., Vianna, L.R.S. y Torres, R.C.S. 2008. Freqüência da displasia coxofemoral em cães da raça Pastor Alemão. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia* 60: 1557–1559.

Benton, M.J. 1983. The Triassic Reptile *Hyperodapedon* from Elgin: functional morphology and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 302:605–717.

Benton, M.J. 1984. The relationships and early evolution of the Diapsida. En: Ferguson, M. W. J. (Ed.), *The Structure, Development, and Evolution of Reptiles. Symposia of the Zoological Society of London*, p. 575–596.

Benton, M.J. 1990. The species of *Rhynchosaurus*, a rhynchosaur (Reptilia, Diapsida) from the Middle Triassic of England. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 328: 213–306.

Bishop, D.C. y Echternacht, A. C. 2004. Emergence behavior and movements of winter-aggregated green anoles (*Anolis carolinensis*) and the thermal characteristics of their crevices in Tennessee. *Herpetologica* 60: 168–177.

Blows, W.T. 1989. A pelvic fracture in Iguanodon. *Archosaurian Articulation* 1: 49–50.

Carpenter, C.C. 1978. Ritualistic Social Behaviors in Lizards. En: N. Greenberg y P.D. Mac Lean (Eds.), *Behavior and Neurology of Lizards*. National Institute of Mental Health, Rockville, p. 253–267.

Carroll, R.L. 1976. *Noteosuchus* - The Oldest Known Rhynchosaur. *Annals of the South African Museum* 72: 37–57.

Chapple, D.G. 2003. Ecology, life-history, and behavior in the Australian scincid genus *Egernia*, with comments on the evolution of complex sociality in lizards. *Herpetological Monographs* 17: 145–180.

Chatterjee, S. 1969. Rhynchosaurs in time and space. *Proceedings of the Geological Society of London* 1658: 203–208.

Chatterjee, S. 1974. A rhynchosaur from the Upper Triassic Maleri Formation of India. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 267: 209–61.

Cisneros J.C., Gomes Cabral, U., de Beer, F., Damiani, R. y Costa Fortier, D. 2010. Spondylarthritis in the Triassic. *PLoS ONE* 5:13425. doi:10.1371.

Coughlan, A. 1996. Decision making in the management of canine hip dysplasia. *Practice* 18: 2–8.

Dilkes, D.W. 1995. The rhynchosaur *Howesia browni* from the Lower Triassic of South Africa. *Palaentology* 38: 665–85.

Dilkes, D.W. 1998. The Early Triassic rhynchosaur *Mesosuchus browni* and the interrelationships of basal archosauriform reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 353: 501–41.

Droscher, V.B. 1976. *They love and kill-sex, sympathy and aggression in courtship and mating*. E.P. Dutton Press, Nueva York, 363 p.

Espinosa, R.E. y Lobo, F. 1996. Possible communal nesting in two species of *Liolaemus* lizard (Iguania: Tropiduridae) from Northern Argentina. *Herpetological Natural History* 4: 65–68.

Eudes-Deslongchamps, J.A. 1838. Memoire sue le *Poekilopleuron bucklandi*, grand saurien fossile, intermediaire entre les cocodriles et les lizards. *Memoires de la Societé Linnéenne de Normandie* 7: 37–146.

Farke, A.A. 2007. Reexamination of paleopathology in plesiosaurs and implications for behavioral interpretations. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 724–726

Farke, A.A. y O'Connor, P.M. 2007. Pathology in *Majungasaurus crenatisimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 180–184.

Farke, A.A., Wolff, E.D.S. y Tanke, D.H. 2009. Evidence of combat in *Triceratops*. *PLoS ONE* 4:4252. doi:10.1371.

Fries, C. y Remedios, A. 1995. The pathogenesis and diagnosis of canine hip dysplasia: A review. *The Canadian Veterinary Journal* 36: 494–501.

Gervais, P. 1859. *Zoologie et Paleontologie Française*. Arthus Bertrand Press, Paris, 544 p.

Gibbs, C. 1997. The BVA/KC scoring scheme for control of hip dysplasia: interpretation of criteria. *Veterinary Research* 141: 275–284.

- Gilmore, C.W. 1909. Osteology of the Jurassic reptile *Camptosaurus*, with a revision of the species of the genus, and descriptions of two new species. *United States National Museum Proceedings* 36: 197–332.
- Gilmore, C.W. 1912. The mounted skeletons of *Camptosaurus* in the United States National Museum. *United States National Museum Proceedings* 41: 687–696.
- Halloy, M y Halloy, S. 1997. An indirect form of parental care in a high altitude viviparous lizard, *Liolaemus huacahuasicus* (Tropiduridae). *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 33: 139–155.
- Hone, D.W.E. y Benton, M.J. 2008. A new genus of rhynchosaur from the Middle Triassic of South-West England. *Palaeontology* 51: 95–115.
- Huene, F. von. 1929. Über Rhynchosaurier und andere Reptilien aus den Gondwana-Ablagerungen Südamerikas. *Geologie und Palaeontologie Abhandlungen* 17: 1–61.
- Huene, F. von. 1942. *Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes*. C. H. Beck Press, Munich, 342 p.
- Hunt, A.P. y Lucas, S.C. 1991. A new rhynchosaur from the Upper Triassic of West Texas, and the biochronology of the Late Triassic rhynchosaurs. *Palaeontology*, 34: 927–938.
- Huxley, T.H. 1859. Postscript to, R. I. Murchinson. On the sandstones of Morayshire (Elgin & c.) containing reptile remains; and their relations to the Old Red Sandstone of that country. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 15: 138–152.
- Kealy, R., Olson, S., Monti, K., Lawer, D., Biery, D., Helms, R., Lust, G y Smith, G. 1992. Effects of limited food consumption and the incidence of hip dysplasia in growing dogs. *Journal of American Veterinary Medical Association* 201: 857–863.
- Langer, M.C. y Schultz, C.L. 2000a. Rincossauros-herbívoros cosmopolitas do Triássico. En Holz, M. and de Ros, L.F. (Eds.), *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. CIGO/UFRGS, Porto Alegre, p. 246–272.
- Langer, M.C. y Schultz, C.L. 2000b. A new species of the Late Triassic rhynchosaur *Hyperodapedon* from the Santa Maria Formation of South Brazil: *Palaeontology* 43: 633–652.
- Lewis, M.E. (en prensa). Tuberculosis in the non-adults from Romano-British Poundbury Camp, Dorset, England. *International Journal of Paleopathology*.
- Lust, G. 1997. An overview of the pathogenesis of canine hip dysplasia. *Journal of American Veterinary Medical Association* 210: 1443–1445.
- Lust, G., Williams, A., Burton-Wurster, N., Pijanowski, G., Beck, K., Rubin, G. y Smith, G. 1985. Joint laxity and association with hip dysplasia in Labrador Retrievers. *American Journal of Veterinary Research* 54: 1990–1999.
- Madsen, J. 1997. The joint capsule and joint laxity in dogs with hip dysplasia. *Journal of the American Veterinary Medical Association* 210: 1463–1465.
- Manson J. y Norberg I. 1961. *Medlemsblad för Svenska Vet Förbundet* 13: 1-330.
- Martínez, R.N., Sereno, P.C., Alcober, O.A., Colombi, C.E., Renne, P.R., Montañez, I.P. y Currie, B.S. 2011. A basal dinosaur from the dawn of the Dinosaur Era in Southwestern Pangaea. *Science* 331: 206–210.
- Monastersky, R. 1990. Reopening old wounds—physicians and paleontologists learn new lessons from ancient ailments. *Science News* 137: 40–42.
- Moodie, R.L. 1923. *Paleopathology—an introduction to the study of ancient evidences of disease*. University of Illinois Press, Urbana, 557 p.
- Moodie, R.L. 1930. Dental abscesses in a dinosaur millions of years old, and the oldest yet know. *Pacific Dental Gazette* 38: 435–440.
- Morgan, J.P. 1986. Canine hip dysplasia: asymmetry of change. *California Veterinary* 40: 17–20.
- Morgan, R. 1999. *Clínica de Pequeños Animales*. Harcourt Brace, Madrid, 868 p.
- Ortner, D.J. 2003. *Identification of Pathological Conditions in Human Skeletal Remains*. Academic Press. Nueva York, 373 p.
- Owen, R. 1842. Description of an extinct lacertian reptile, *Rhynchosaurus articeps*, Owen, of which the bones and footprints footprints characterize the upper New Red Sandstone at Grinsill, near Shrewsbury. *Transactions of the Cambridge Philosophical Society* 7: 355–369.
- Owen, R. 1859. Notes on the affinities of *Rhynchosaurs*. *Annals & Magazine of Natural History* 4: 237–238.
- Petersen, K., Isakson, J.I. y Madsen, J.H. Jr. 1972. Preliminary study of palopathologies in the Cleveland-Lloyd dinosaur collection. *Utah Academic Science Proceedings* 49: 44–47.
- Reig, O.A. 1959. Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles arco-saurios del Triásico de Ischigualasto (San Juan, Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 13: 257–270.
- Reig, O.A. 1963. La presencia de dinosaurios saurisquios en los “Estratos de Ischigualasto” (Mesotriásico Superior) de las provincias de San Juan y La Rioja (República Argentina). *Ameghiniana* 3:3-20
- Riser, W.H. y Larsen, J. S. 1974. Influence of breed somatotypes on prevalence of hip dysplasia in the dog. *Journal of American Veterinary Medical Association* 165: 79–81.
- Romer, A.S. 1960. Vertebrate-bearing continental Triassic strata in Mendoza region, Argentina. *Geological Society of American Bulletin* 71: 1270–1204.
- Romer, A.S. 1962. The fossiliferous Triassic deposits of Ischigualasto, Argentina. Cambridge, Museum of Comparative Zoology. *Breviora* 156: 1–7.
- Romer, A.S. 1971. *Anatomía comparada (vertebrados)*, Cuarta edición. Intermérica, México, 568 p.
- Rothschild, B.M. 1987. Decompression syndrome in fossil marine turtles. *Annals of the Carnegie Museum* 56: 253–358.
- Rothschild, B.M. 1989a. Skeletal paleopathology of rheumatic disease: the sub-primate connection. En: McCarty, D. J. (Ed.), *Arthritis and Allied Conditions*. Lea Febiger, Philadelphia, p 3–7.
- Rothschild, B.M. 1989b. Paleopathology and its contributions to vertebrate paleontology: technical perspectives. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9: 36–37.
- Rothschild, B.M. 1990. Radiologic assessment of osteoarthritis in dinosaurs. *Annals of Carnegie Museum* 59: 295–301.
- Rothschild, B.M. y Berman, D.S. 1991. Fusion of caudal vertebrae in Late Jurassic sauropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11: 29–36
- Rothschild, B.M. y Tanke, D.H. 1992. Paleopathology of vertebrates: insights to lifestyle and health in the geological record. *Geoscience Canada* 19: 73–82.
- Rothschild, B.M. y Storrs, G.W. 2003. Decompression syndrome on Plesiosaurs (Sauropterygia: Reptilia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 324–328.
- Sawyer, G.T. y Erickson, B.R. 1985. Injury and diseases in fossil animals—the intriguing world of paleopathology. *Encounters* May/June, p. 25–28.
- Schnelle, G. B. 1954. Congenital dysplasia of the hip (canine) and sequelae. *91st Annual Meeting of the American Veterinary Medical Association* (Seattle). *Proceedings*, p. 253–258.
- Sill, W.D. 1969. [*The rhynchosaurs of South America*. PhD Thesis, Harvard University, Cambridge, 206 p. Inédita].
- Sill, W.D. 1970. *Scaphonyx sanjuanensis*, nuevo rincosaurio (Reptilia) de la Formación Ischigualasto, Triásico de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 7: 341–354.
- Sill, W.D. 1971. Functional morphology of the rhynchosaur skull. *Form & Function* 4: 303–318.
- Spencer, G.L, Heckert A.B. y Hotton N. 2002. The rhynchosaur *Hyperodapedon* from the upper Triassic of Wyoming and its global biochronological significance. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 21: 149–156.

- Stuckert, C.M. y Kricun, M.E. 2011. A case of bilateral forefoot amputation from the Romano-British cemetery of Lankhills, Winchester, UK. *International Journal of Paleopathology* 1: 111–116.
- Swenson, L., Audell, L y Hedhammar, A. 1997. Prevalence and inheritance of and selection for hip dysplasia in seven breeds of dogs in Sweden and benefit: cost analysis of a screening and control program. *Journal of the American Veterinary Medical Association* 210: 215–221.
- Tanke, D y Currie, P. 2000. Head-biting behavior in theropod dinosaurs: paleopathological evidence. *Gaia* 15: 167–184.
- Tanke, D.H. y Farke, A.A. 2006. Bone resorption, bone lesions, and extracranial fenestrae in ceratopsid dinosaurs: a preliminary assessment. En: K. Carpenter (Ed.), *Horns and beaks: ceratopsian and ornithomimid dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington e Indianapolis, p. 319–347.
- Tanke, D.H. y Rothschild, B.M. 1997. Paleopathology. En: Philip J. Currie y Thibaut, J., Gotschlich, E., Mansill, M., Campillo, C. y Vargas, L. 2005. Clinical-Radiographic diagnosis of hip dysplasia in German Shepherd Dogs from Valdivia City, Chile. *Revista Científica de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad del Zulia* 15: 125–133.
- Todhunter, R., Zachos, T., Gilbert, R., Erb, H., Williams, A., Burton-Tomlinson, N. y MC Laughlin, J.R. 1996. Canine hip dysplasia: developmental factors, clinical signs, and initial examination steps. *Veterinary Medicine* 91: 26–33.
- Wang, X. y Rothschild, B.M. 1990. Bilateral osteochondroma on distal radius in *Hesperocyon* (Canidae, Carnivora). *Journal of Vertebrate Paleontology* 10: 47.
- Whittick, W. 1978. Traumatología y ortopedia canina, volumen 2: Fracturas, displasias y fisioterapia (traducción de Manuel Barberán). Aedos, Barcelona, 418 p.
- Wilkinson, M. y Benton, M. J. 1995. Missing data and rhynchosaur phylogeny. *Historical Biology* 10: 137–150.
- Wolff, E.D.S. y Varricchio, D. 2005. Zoological paleopathology and the case of the tyrannosaur jaw: integrating phylogeny and the study of ancient disease. *Society of Vertebrate Paleontology Annual Meeting (Mesa), Abstracts and Papers*, p. 131.
- Wolff, S.S.W., Horner J.R. y Varricchio D.J. 2009. Common avian infection plagued the tyrant dinosaurs. *PLoS ONE* 4:e7288. doi:10.1371.
- Woodward, A.S. 1907. On some fossil reptilian bones from the state of Rio Grande do Sul. *Revista do Museu Paulista* 7: 46-57

doi: 10.5710/AMGH.18.11.2011.551

Recibido: 23 de junio de 2011

Aceptado: 18 de noviembre de 2011