

# Trabajo Fin de Grado

# Paleohistología en dinosaurios ornitópodos del Barremiense de Ladruñán (Teruel)

Autor

Juan Maíllo Pérez

Directores

José Ignacio Canudo Sanagustín y José Manuel Gasca Pérez

Facultad de Ciencias 2021/2022

### PALEOHISTOLOGÍA EN DINOSAURIOS ORNITÓPODOS DEL BARREMIENSE DE LADRUÑÁN (TERUEL)

# ÍNDICE

ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN	2
1.1. Planteamiento y objetivos	2
1.2. Los dinosaurios ornitópodos	3
2. SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA	3
3. MATERIAL Y MÉTODOS	6
4. DESCRIPCIÓN PALEOHISTOLÓGICA	7
4.1. Muestra CALG-197	9
4.2. Muestra CALG-73	11
4.3. Muestra CALG-242	13
4.4. Muestra CALG-264	14
4.5. Muestra CALG-VT	15
4.6. Muestra PA	16
4.7. Muestra PB	17
4.8. Muestra PP	18
4.9. Muestra PV	19
5. DISCUSIÓN	20
6. CONCLUSIONS	22
7. REFERENCIAS	23
ANEXOS	26

#### ABSTRACT

This Final Degree Project consists of a paleohistological analysis of iguanodontian ornithopod fossils from two fossil sites (respectively named Camino de La Algecira and Pepe), in the Mirambel Formation (lower Barremian) located in the Ladruñán anticline (Maestrazgo basin, province of Teruel). The fossils included in the study are a neural spine from a dorsal vertebra, four fragments of vertebrae, two ribs and two ossified tendons.

By means of the paleohistological study of the different types of bone tissue and their structures, the ontogenetic stage has been determined for the different analyzed dinosaurs, identifying three samples of adult or somatically mature specimens and one juvenile at the fossil site of Camino de La Algecira, and three samples of juvenile specimens and one adult in the case of the fossil site of Pepe. Otherwise, some identified features such as medullary bone suggest the possibility that two of the specimens could be female.

Furthermore, some of the diagenetic processes and their influence on the preservation or alteration of mineralized tissues have been reconstructed. In this sense some phases of mineral generation have been observed, apart from the primary constituent apatite of the bone tissue: an initial phase of micritic and sparitic carbonate filler, followed by a second in which pyrite-type sulfides crystallize and oxides that replace some sections of the carbonate filler, and finally a third of gypsum formation processes which only affected the samples from Camino de La Algecira

#### 1. INTRODUCCIÓN

#### 1.1. Planteamiento y objetivos

La presente memoria corresponde al Trabajo fin de Grado (TFG) del Grado en Geología impartido en la Universidad de Zaragoza, y plantea como objetivo fundamental el estudio paleohistológico de nueve muestras de huesos fósiles encontrados en dos yacimientos de macrovertebrados del Barremiense (Cretácico Inferior) de Ladruñán (provincia de Teruel).

Con dicho propósito se elaboró un esquema de trabajo que tuviese en cuenta los conocimientos y competencias adquiridos durante el grado, así como una amplia revisión de bibliografía específica sobre la paleohistología, los dinosaurios ornitópodos y el contexto geológico y tafonómico de los yacimientos. De esta manera los objetivos del estudio quedaron desglosados en los siguientes puntos clave:

-Aproximación a la taxonomía, osteología y paleobiología de los dinosaurios ornitópodos del Cretácico Inferior.

-Análisis del contexto geológico y tafonómico de los yacimientos con ornitópodos del anticlinal de Ladruñán (provincia de Teruel).

-Desarrollo de un procedimiento de muestreo y preparación de secciones delgadas de los elementos fósiles seleccionados.

-Estudio paleohistológico de las secciones delgadas, incluyendo tanto la descripción de microestructuras óseas como las fases de mineralización.

-Interpretación de los resultados e implicaciones paleobiológicas.

#### 1.2. Los dinosaurios ornitópodos

Los ornitópodos fueron dinosaurios ornitisquios que aparecieron en el Jurásico Inferior y perduraron hasta la extinción acontecida durante la terminación del Cretácico Superior. Fueron un grupo exclusivamente fitófago, y desarrollaron una locomoción bípeda o cuadrúpeda facultativa que les permitió diversificarse con gran éxito a lo largo de todo el globo (Norman, 2004).

Debido a recientes reevaluaciones filogenéticas en multitud de clados, la sistemática de los dinosaurios ornitópodos actualmente resulta conflictiva, por lo que sus ramificaciones basales suelen expresarse a través de politomías (Madzia et al., 2021). Pese a ello, como apomorfías representativas puede destacarse una hilera de dientes premaxilar desviada ventralmente, un proceso lateral alargado del premaxilar, y una articulación de la mandíbula inferior situada por debajo del nivel de las hileras de dientes maxilares y más bajos (Spencer, 2007).

Las muestras analizadas para el presente manuscrito han sido clasificadas más específicamente en el grupo Iguanodontia, los cuales fueron ornitópodos con unos miembros posteriores largos y robustos que duplicaban la longitud de los anteriores (Norman, 2004), una cola larga y muscular que contrabalanceaba la parte frontal del animal (Alexander, 1985), y unas falanges en los dígitos II-IV de los miembros anteriores que presentaban una terminación con unguales lisos, salvo en el caso del dígito I, el cual desarrollaba una terminación puntiaguda que pudo haber sido utilizada como método de defensa o para romper frutos y semillas (Norman, 2004).

La distribución de este grupo durante el Cretácico Inferior fue cosmopolita, abarcando desde Euramérica hasta Asia, África y Australia (Milner y Norman, 1984). En la Península Ibérica se ha catalogado una amplia variedad de representantes de este grupo, aunque la datación de las muestras y su contexto geográfico y geológico sugieren que su clasificación podría quedar acotada a taxones como *Delapparentia turolensis, Iguanodon galvensis* o *Magnamanus soriaensis* (Verdú et al., 2017).

#### 2. SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

El material fósil analizado en esta memoria proviene de campañas de prospección y excavación llevadas a cabo entre los años 2008 y 2011 en los yacimientos de Camino de La Algecira y Pepe (Gasca et al., 2017). Ambos se sitúan en el flanco este del anticlinal de Ladruñán, un pueblo perteneciente al término municipal de Castellote (NE de la provincia de Teruel), al noreste de España (Fig. 1a). Dicho anticlinal se encuentra enmarcado geológicamente en el margen oriental de la Cordillera Ibérica y noroeste de la subcuenca de Morella, dentro de la Cuenca del Maestrazgo (Salas y Guimerà, 1996) (Fig. 1b). El contexto de formación durante aquella etapa mesozoica implicaba periodos extensionales controlados por la presencia de fallas normales de dirección variable (Salas et al., 2001).

A ambos yacimientos se accede desde una bifurcación en la Calle Baja del pueblo, la cual conduce a un camino de tierra homónimo a uno de los yacimientos (Camino La Algecira). Dicho camino debe recorrerse durante aproximadamente medio kilómetro, siguiendo las escisiones que recorren el anticlinal y evitando los campos de cultivo colindantes (Fig. 1c).



Fig. 1. [A] Situación geográfica del área de estudio. [B] Situación geológica del anticlinal de Ladruñán. Extraído de Gasca et al. (2017). [C] Vías de acceso hasta los yacimientos Camino de La Algecira (CALG) y Pepe. Diseñado con Google Earth.

Dentro del anticlinal, que comprende materiales de edad Jurásico Superior y Cretácico Inferior que representan ambientes de sedimentación marina, transicional y continental, tanto el yacimiento de Camino de la Algecira como el de Pepe se emplazan en la Formación Mirambel (Fig. 2), una unidad conformada por depósitos continentales de carácter aluvial y lacustre somero (Gasca y Canudo, 2015). La unidad ha sido datada con edad Barremiense a partir de algas carofitas, las cuales además sitúan la Formación en la biozona *Atopochara trivolvis triquetra* (Martín-Closas, 1989; Riveline et al., 1996).

La Formación Mirambel, de casi 200 metros de potencia, contiene siete tramos establecidos según su carácter carbonatado o siliciclástico, y presenta una litología muy heterogénea que refleja la alternancia entre depósitos aluviales y depósitos palustres-lacustres ricos en carbonato (Gasca et al., 2017).

De acuerdo con Gasca et al. (2017), su base contiene 15 metros de areniscas y lutitas aluviales (tramo A), sobre las cuales yacen 30 metros de facies lacustres someras y palustres (tramo B), de tipo margoso y coloración gris con un punteado rojizo ocasional. El tramo C, de 15 metros de espesor, presenta un intervalo lutítico aluvial rojo, amarillo y gris junto a areniscas color ocre. Sobre esta intercalación se depositan 50 metros de margas masivas lacustres-palustres y calizas (tramo D), y por encima 20 metros de facies detríticas aluviales (tramo E). Finalmente, en la sección superior se distribuyen 12 metros de margas grises masivas (tramo F), y 10 metros de facies aluviales (tramo G).



Fig. 2. [A] Columna estratigráfica esquemática de las unidades que conforman el anticlinal de Ladruñán. Modificado de Gasca et al. (2017). [B] Vista panorámica del flanco este del anticlinal (Cerro de Santa Bárbara), desde el pueblo de Ladruñán. Se incluye la situación de la Formación Mirambel, Artoles, Morella y Chert. Editado con Illustrator CC.

Paleontológicamente, la unidad contiene restos de dinosaurios terópodos (Infante et al., 2004; Gasca et al., 2014), ornitópodos (Viera, 1991; Gasca et al., 2009; Bauluz et al., 2014; Gasca et al., 2015) y saurópodos (Gasca y Canudo, 2015), así como fragmentos de cáscaras de huevo (Moreno-Azanza et al., 2015) e icnitas de saurópodos y terópodos (Castanera et al., 2016). Además del abundante contenido fósil relacionado con dinosaurios, junto a los niveles de origen lacustre somero también se han registrado evidencias esqueléticas de otros vertebrados como osteíctios, condrictios, lisanfibios, quelonios, crocodilomorfos y mamíferos (Gasca et al., 2017).

En cuanto a los yacimientos, Camino de La Algecira se sitúa en la parte inferior de la Formación Mirambel, más concretamente en el intervalo lutítico aluvial con areniscas del tramo C (Fig. 2). En dicho nivel destaca la abundancia de alteraciones de coloración gris y ocre, las cuales reflejan procesos de rehidratación ocasionados por la fluctuación del nivel freático y las condiciones de reducción y oxidación. El intervalo que comprende el yacimiento CALG se interpreta como depósitos de acreción lateral de un antiguo curso fluvial (nivel de areniscas grises) y posterior relleno de cauce abandonado (nivel lenticular de lutitas grises oscuras). En dicho nivel se halló el nivel fosilífero, en el cual dominan macro-restos de dinosaurios ornitópodos desarticulados, así como placas de quelonio y dientes aislados de terópodo (el contenido microscópico es prácticamente inexistente). Cabe destacar que el área fosilífera del yacimiento se encuentra a dos metros bajo la superficie debido al elevado buzamiento de las capas, por lo que en dichas condiciones de pirita. El material aflorante, en cambio, se compone por un sedimento rico en materia orgánica que debido a procesos de oxidación da lugar a restos sulfurosos, menos oscuros, y asociados a óxidos de hierro y yesos.

Respecto al yacimiento Pepe, éste se sitúa en la parte superior de la Formación Mirambel, en las facies aluviales detríticas pertenecientes al tramo G, y su litología comprende fundamentalmente lutitas rojizas y moradas correspondientes al depósito de lutitas en una llanura aluvial con procesos de hidromorfismo y pedogenización. En cuanto al contenido fósil, durante las prospecciones llevadas a cabo entre 2008 y 2011 aparecieron restos no articulados, pero orientados en relación anatómica (dos pubis y dos isquiones), por lo que es razonable suponer que dichos restos estén asociados a dos individuos. En cuanto al contenido microscópico, se han registrado elementos de ostrácodos de agua dulce, moluscos, osteíctios, crocodilomorfos y pequeños dientes de terópodos.

#### 3. MATERIAL Y MÉTODOS

La metodología inicial del trabajo requirió de una revisión bibliográfica especializada sobre la paleohistología, los dinosaurios ornitópodos, y el contexto geológico y tafonómico de los yacimientos.

La selección definitiva para el yacimiento de Camino de La Algecira comprendió una espina neural de vértebra dorsal, un fragmento indeterminado de vértebra, dos costillas y un tendón osificado, mientras que para el de Pepe se analizaron tres fragmentos indeterminados de vértebras y un tendón osificado procedentes de las colecciones del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza. Durante el proceso de selección se tuvo en cuenta que su identificación en el esquema anatómico fuera posible, que no se ciñera a un único tipo de elemento, y que el grado de preservación fuera lo suficientemente dispar para poder valorar microscópicamente los diferentes estados de conservación en los tejidos y cómo la fosilización y la diagénesis afectan a estos.

Para la designación de los cortes transversales y longitudinales se procuró abarcar el eje medio de cada hueso, pues dicho punto resulta el idóneo al contener una menor presencia de otros tipos de hueso como el metafisario, de tejidos como el cartílago calcificado, así como una menor remodelación debida a la cicatrización muscular. La nomenclatura paleohistológica usada en las descripciones es la propuesta por Padian y Lam (2013).

La preparación de las muestras paleohistológicas fue llevada a cabo por el Servicio de preparación de rocas y materiales duros del Servicio General de Apoyo a la Investigación (SAI) de la Universidad de Zaragoza, confeccionándose un total de 18 secciones delgadas con unas medidas de 28x48x4'5 mm y 100 µm de grosor (Tabla 1).

SIGLA	CORTE	ELEMENTO	YACIMIENTO
CALG-197-T	Transversal	Fragmento indet. de vértebra	Camino de La Algecira
CALG-197-L	Longitudinal	Fragmento indet. de vértebra	Camino de La Algecira
CALG-73-T	Transversal	Costilla	Camino de La Algecira
CALG-73-L	Longitudinal	Costilla	Camino de La Algecira
CALG-242-T	Transversal	Tendón osificado	Camino de La Algecira
CALG-242-L	Longitudinal	Tendón osificado	Camino de La Algecira
CALG-264-T	Transversal	Espina neural de vértebra dorsal	Camino de La Algecira
CALG-264-L	Longitudinal	Espina neural de vértebra dorsal	Camino de La Algecira
CALG-VT-T	Transversal	Costilla	Camino de La Algecira
CALG-VT-L	Longitudinal	Costilla	Camino de La Algecira
PA-T	Transversal	Fragmento indet. de vértebra	Pepe
PA-L	Longitudinal	Fragmento indet. de vértebra	Pepe
PB-T	Transversal	Fragmento indet. de vértebra	Рере
PB-L	Longitudinal	Fragmento indet. de vértebra	Pepe
PP-T	Transversal	Tendón osificado	Рере
PP-L	Longitudinal	Tendón osificado	Pepe
PV-T	Transversal	Fragmento indet. de vértebra	Pepe
PV-L	Longitudinal	Fragmento indet. de vértebra	Рере

Tabla 1. Listado de secciones delgadas elaboradas a partir de los elementos óseos seleccionados.

Para la descripción paleohistológica de dichas secciones se utilizó un microscopio petrográfico de polarización Olympus BX53M situado en el Instituto Universitario de Ciencias Ambientales (IUCA), y para la toma de fotografías se ejecutó OLYMPUS Stream Basic junto a una cámara acoplada Olympus DP27. Las imágenes fueron tratadas con Adobe Photoshop CC y Adobe Illustrator CC.

Como complemento al trabajo paleohistológico se llevaron a cabo también dos salidas de campo para reconocer el anticlinal de Ladruñán y su situación geológica. Durante estas actividades, y con la intención de caracterizar la macrofauna presente, se realizó una prospección en la escombrera anexa al yacimiento Camino de La Algecira (CALG1), así como en la superficie del yacimiento Pepe (Anexo I- Prospección).

En el yacimiento Pepe se tomó además una muestra de 2 kg de sedimento con el objetivo de realizar un análisis de sus microfósiles y una comparativa respecto a la bibliografía consultada. Gracias a ello se pudieron comprobar de forma práctica las inferencias del paleoambiente y la similitud en los taxones identificados tras el tamizado (Anexo II- Micropaleontología). Los 2 kg de sedimento se dejaron 48 horas sumergidos en agua con un 5% de su composición oxigenada para oxidar la materia orgánica y destruir las capas arcillosas. Tras el tiempo estipulado se procedió al tamizado con un tamiz de luz de malla de 2 mm con el que se filtraron la mayoría de fragmentos de sedimento, y otro de 0'5 mm para filtrar el limo y arcillas restantes. El sedimento resultante se secó en un horno a 50°C durante un día, y se procedió a triar el sedimento y separar los fósiles con ayuda de unas lupas binoculares Olympus SZ61. Adicionalmente, se fotografiaron los microfósiles utilizando el programa LcMicro junto a una cámara Olympus Soft Imaging Solutions GMBH Model LC20 acoplada a las lupas binoculares. Todo ello localizado en el IUCA.

Por otra parte, para la clasificación de cada muestra en un estadio ontogenético se ha seguido la clasificación elaborada por Padian y Lam (2013), mientras que para acotar la posible edad mínima se ha realizado una estimación esqueletocronológica directa a partir del retrocálculo del número de marcas de crecimiento preservadas en el tejido (Horner y Padian, 2004).

Respecto a la posible identificación sexual, se han tenido en cuenta los estudios llevados a cabo por Schweitzer et al. (2005), que cita la presencia de tejido medular como elemento diagnóstico específico para identificar si una muestra pertenece o no a una hembra, y los realizados por Dacke et al. (1993), en los que se indica como factor asociado una elevada vascularización (especialmente en la red trabecular), la cual favorece la movilización de calcio a la hora de producir cáscaras de huevo calcáreas.

Por último, y dado que los estudios de Schweitzer et al. (2005) tuvieron en cuenta exclusivamente las relaciones entre aves y dinosaurios saurisquios (en la presente memoria se estudian dinosaurios ornitisquios), también se tuvieron en cuenta las observaciones llevadas a cabo por Lee y Werning (2008), los cuales ampliaron el muestreo diagnóstico a ornitisquios como los tenontosaurios.

#### 4. DESCRIPCIÓN PALEOHISTOLÓGICA

El hueso es un tipo de tejido conectivo especializado en el que la matriz extracelular se encuentra mineralizada con sales de calcio y fosfatos. Su principal función es servir de apoyo y proteger al cuerpo y sus órganos, además de ser el principal reservorio de calcio y fosfato del organismo (Martín-Pérez, 2017).

El tejido óseo puede ser clasificado en cuatro niveles de acuerdo con la escala de observación (Francillon-Vieillot et al., 1990), si bien a nivel histológico será de especial interés el **segundo nivel meso o microestructural**, el cual opera a una escala de 1 mm a 100 µm en el que puede apreciarse tanto la matriz extracelular como las agrupaciones de canales neurovasculares.

La arquitectura del hueso se puede subdividir según el grado de porosidad presente en el tejido (Ross et al., 2013). Si el elemento contiene más de un 50% de volumen mineral de tejido respecto al espacio poroso, se denominará **tejido compacto** y estará normalmente asociado al córtex. Por el contrario, si la relación entre el volumen mineral y la porosidad resulta inversa, se denominará **tejido esponjoso** y estará normalmente asociado a la cavidad medular. Este tejido esponjoso podrá a su vez clasificarse como **fino, grueso o trabecular** según aumente el grado de porosidad (Fig. 3).



Fig. 3. Subdivisión del tejido de la sección delgada CALG-197-T según el grado de porosidad. [A] Tejido compacto. [B] Tejido esponjoso fino-grueso. [C] Tejido esponjoso trabecular.

Ya sea el tejido de tipo compacto o esponjoso, resulta importante identificar los diferentes canales y conductos que componen el patrón vascular, así como las células que intervienen en la generación, remodelación y desmantelación del hueso.

El hueso es alimentado por vasos sanguíneos denominados **canales haversianos**, los cuales se encuentran conectados entre sí radialmente por conductos denominados **canales de Volkmann**. Generalmente, esta configuración despliega uno o más patrones de morfología variable, los cuales son clasificados de acuerdo con una distribución espacial concreta (longitudinal, laminar, plexiforme, reticular y/o radial) (Fig. 4).



Fig. 4. Ilustraciones esquemáticas de patrones vasculares en hueso cortical. [A] El patrón longitudinal se caracteriza por una distribución azarosa a lo largo del córtex. [B] El patrón laminar presenta canales con orientación en circunferencia. [C] El patrón plexiforme se da cuando los canales vasculares radiales conforman una red densa y anastomosada. [D] El patrón reticular se observa cuando los canales anastomosados son oblicuos en sección. [E] El patrón radial se genera cuando la orientación de los canales adopta una distribución radial en vez de circular. Extraído de Padian y Lam (2013).

En torno a los canales haversianos se desarrollan láminas concéntricas denominadas **osteonas**. Estas actúan como la unidad funcional básica del hueso, ya sea generando, remodelando o reabsorbiendo tejido óseo, o bien liberando fosfato cálcico en la sangre para ser utilizado en cualquier otra parte del cuerpo.

Como unidad fundamental del hueso, las osteonas se clasifican a su vez en dos tipos. Las **osteonas primarias (OP)** son las encargadas de la elaboración inicial del hueso, y su presencia es un indicador de que la estructura primaria original ha sido conservada (Anexo III- Paleohistología, Fig. A). Por otra parte, las **osteonas secundarias (OS)**, también denominadas **sistema de Havers**, son agentes remodeladores, y además de desarrollar un diámetro mucho mayor, presentan líneas cementantes que delimitan el contorno de la cavidad reabsorbida antes del relleno (Anexo III- Paleohistología, Fig. B). Asimismo, la proporción de osteonas respecto a la matriz sirve para clasificar el tejido como **tejido haversiano laxo o denso**, según haya una mayor proporción de matriz o de osteonas, respectivamente (Anexo III- Paleohistología, Fig. C).

Finalmente, deben destacarse varios tipos de marcas de crecimiento que resultan fundamentales para la esqueletocronología de los tejidos.

Las **zonas** representan periodos de modelización con una alta tasa de crecimiento, mientras que los **annulus** corresponden a periodos con una tasa de crecimiento mucho más baja, por lo que comprenden franjas más estrechas que las zonas (Anexo III- Paleohistología, Fig. D).

Las líneas de detención de crecimiento (LAG) representan el cese completo del crecimiento o en el que puede darse reabsorción del hueso superficial, y aparecen como bandas finas que circunvalan radialmente al hueso. Respecto al sistema fundamental externo (EFS), consiste en una porción de hueso avascular y acelular situada en la parte más externa del tejido compacto, y su presencia indica la entrada en meseta de la curva de crecimiento del organismo (Anexo III- Paleohistología, Fig. E).

#### 4.1. Muestra CALG-197

Las secciones transversal y longitudinal de esta muestra corresponden a un fragmento indeterminado de vértebra del yacimiento Camino de La Algecira (Fig. 5).



Fig. 5. [A] Vista macroscópica CALG-197 con señalización de los cortes para las secciones delgadas. No es orientable dada la ausencia de elementos diagnósticos. [B] Sección transversal (izquierda) y longitudinal (derecha), con medidas 28x48x4'5 mm y 100 μm de grosor.

El fragmento de vértebra, de 9 cm de largo y 3 cm de ancho, presenta unas propiedades macroscópicas semejantes a las descritas en el apartado de contexto geológico del yacimiento. Su alteración superficial es mínima dada la profundidad del enterramiento, y presenta una coloración negra con abundantes inclusiones de pirita, observables especialmente en el extremo más erosionado. Se aprecian además pequeñas grietas perpendiculares al eje longitudinal del fósil, aunque no son lo suficientemente relevantes como para fragmentar la estructura.

Paleohistológicamente el estado de preservación de la muestra resulta notable, permitiendo apreciar una clara transición desde el sistema fundamental externo del tejido compacto hasta la red de trabéculas del tejido esponjoso más poroso. Gracias al óptimo grado de conservación, en el tejido compacto también se identifican dos fases distintas de generación de hueso acotadas entre sus respectivas marcas de crecimiento de tipo LAG. El grado de vascularización es elevado a lo largo del tejido compacto y se reduce a partir del tejido esponjoso, si bien en ambos se despliega un patrón de tipo longitudinal y con una distribución al azar de los canales vasculares. En torno a éstos las osteonas tanto primarias como secundarias están desarrolladas (Fig. 6a), aunque la presencia de ambas se reduce drásticamente a partir de la franja conectiva de tejido esponjoso fino.

Las osteonas primarias se desarrollan mayoritariamente en el espacio de tejido compacto contenido entre el EFS y las dos líneas de detención de crecimiento (LAG) concéntricas al eje del hueso. Asimismo, resulta reseñable la amplia superficie conectiva que se generó entre ambos LAG, correspondiendo a la más antigua una generación de tejido de 300 µm de extensión, y hasta de 500 µm en el caso de la más reciente (en algunos tramos las extensiones aumentan todavía más debido a procesos de deriva cortical ósea) (Anexo IV- Muestra CALG-197). En estos espacios se aprecia además una proporción de matriz intersticial significativa, por lo que la franja de tejido compacto que les corresponde es clasificada como tejido haversiano laxo (Fig. 6b).



Fig. 6. [A] Tejido compacto de la sección CALG-197-T en la que puede observarse el sistema fundamental externo (EFS) conservado, junto a osteonas primarias (OP) y secundarias (OS). [B] Tejido compacto de la sección CALG-197-T generado entre las marcas de crecimiento. En la fotografía se aprecia, además de una de las líneas de detención de crecimiento (LAG), una matriz intersticial (MI) dominante frente a las osteonas primarias (OP) y secundarias (OP) y secundarias (OS), el cual permite clasificar el tejido haversiano como uno de tipo laxo.

El resto de tejido compacto pasa gradualmente a uno de tipo haversiano denso a partir de la LAG más antigua mencionada anteriormente. Éste se caracteriza por el desarrollo de un intenso solapamiento de osteonas secundarias (Fig. 7a), el cual indica remodelación ósea e impide observar tanto la vascularización previa del tejido como la curvatura completa de la LAG sobre la que quedan superpuestas las OS (Fig. 7b).



Fig. 7. Tejido compacto de la sección delgada CALG-197-T. [A] En el espacio previo a la transición a tejido fino-grueso esponjoso la proliferación de osteonas secundarias se superpone completamente a la matriz intersticial. [B] La superposición de OS por procesos de remodelación posteriores a la generación de LAG puede provocar que dichas marcas de crecimiento no sean visibles parcial o incluso totalmente (LAG 1).

Respecto a la mineralogía, la muestra se compone fundamentalmente por apatito en su matriz intersticial, mientras que en las cavidades vasculares y trabeculares se distinguen rellenos de calcita de tamaño variable junto a cristalizaciones posteriores de pirita que tapizan las paredes de las oquedades. En las grietas y fracturaciones posteriores a estos rellenos también se ha identificado presencia de yeso y de óxidos y minerales opacos acomodados tanto a estructuras orgánicas como diagenéticas (Fig. 8).



Fig. 8. Sección delgada sección CALG-197-T. [A] En el tejido esponjoso pueden apreciarse los elementos mineralógicos fundamentales. La matriz de la red trabecular se compone por apatito, mientras que las oquedades son rellenadas por un núcleo esparítico y cristales de pirita que se superponen desde las paredes hacia el interior del núcleo. [B] En el tejido compacto se observa el relleno yesífero dominante en fracturas y grietas de mayor entidad, así como la presencia de minerales opacos y sedimento detrítico rellenando estructuras no biológicas y grietas.

#### 4.2. Muestra CALG-73

Las secciones transversal y longitudinal de esta muestra corresponden a un fragmento de costilla del yacimiento Camino de La Algecira (Fig. 9).



Fig. 9. [A] Vista macroscópica y señalización de los cortes para las secciones delgadas, la orientación se basa en el adelgazamiento distal presente en la muestra. [B] Sección transversal (izquierda) y longitudinal (derecha), con medidas 28x48x4'5 mm y 100 μm de grosor.

En el fragmento de costilla de 25 cm de largo y 3 cm de diámetro la alteración superficial es más acentuada que en el caso de la muestra CALG-197, abundando inclusiones de pirita y de costras yesíferas precipitadas tanto en la superficie del hueso como en los espacios internos.

Histológicamente la muestra no se preserva en buen estado, aunque se conserva una fracción del tejido esponjoso grueso y trabecular, el compacto se encuentra severamente fracturado. Pese a ello, hay suficientes fragmentos con los que reconstruir la arquitectura histológica (Anexo V- Muestra CALG-73).

La parte más externa del hueso no se conserva debido a factores erosivos, pero se identifican fracciones de tejido compacto con *annulus* moderadamente apelmazados y con signos de vascularización que describen un patrón longitudinal azaroso (Fig. 10a). La transición a tejido esponjoso resulta compleja de identificar, aunque se observan fragmentos de tejido esponjoso grueso dispersos y en el núcleo de la muestra se conserva la red trabecular prácticamente desarticulada (Fig. 10b).



Fig. 10. Sección delgada CALG-73-T. [A] Fracción de tejido compacto en la que se observan impresiones de annulus (AN), además de osteonas primarias (OP) y secundarias (OS). [B] Red trabecular desarticulada.

Debido al estado de conservación, la distribución de osteonas es compleja de determinar. Se ha observado una mayor proporción de OS, las cuales tienden a solaparse generando un tejido haversiano denso muy remodelado. Su grado de conservación es variable, presentando un acusado despliegue de laminillas concéntricas de coloración oscura (Fig. 11a), o una coloración más clara y que permite identificar lagunas osteocíticas circunvalando los canales haversianos (Fig. 11b).



Fig. 11. Tejido compacto próximo al esponjoso grueso de la sección delgada CALG-73-T. [A] En algunas OS se aprecian laminillas concéntricas preservadas, además del solapamiento generado entre ellas. [B] Las lagunas osteocíticas pueden identificarse como puntos negros que circunvalan el interior de los anillos (lamelas) que componen la estructura de la osteona.

Mineralógicamente la muestra es similar a CALG-197 (apatito, rellenos calcíticos de tamaño micrítico a esparítico, relleno pirítico y yesífero, minerales opacos con óxidos de hierro, y granos detríticos).

Pese a las similitudes, cabe destacar que esta muestra presenta una proporción de rellenos yesíferos ampliamente superior a la de los rellenos de fases previas, ocupando prácticamente la totalidad de las superficies fragmentadas, fracturas y grietas, e incluso reemplazando el apatito de estructuras biológicas (Fig. 12). Asimismo, la presencia del yeso resulta más abundante en los márgenes de la muestra, disponiéndose en franjas que crecen perpendicularmente a las paredes de las grietas. La reducción de estos yesos hacia el interior de la muestra, donde los rellenos previos han sido preservados sin sufrir superposición, sugiere que la yesificación se dio de fuera hacia dentro, aprovechando las fracturas existentes en el tejido y la desarticulación de las trabéculas más porosas.



Fig. 12 Sección delgada CALG-73-T. [A] En el tejido compacto se observan OS con sus estructuras orgánicas reemplazadas completamente por cristales de yeso, pudiendo distinguir tanto el canal de Havers en el núcleo (CH), como las lamelas (LA) en torno a éste (la línea de cemento externa no ha quedado preservada). [B] En el tejido esponjoso el apatito que conforma la red trabecular ha sido también anegado por procesos de yesificación.

#### 4.3. Muestra CALG-242

Las secciones transversal y longitudinal de esta muestra corresponden a un tendón osificado del yacimiento Camino de La Algecira (Fig. 13).





Fig. 13. [A] Vista macroscópica y señalización de los cortes para las secciones delgadas, no es orientable dada la ausencia de elementos diagnósticos. [B] Sección transversal (izquierda) y longitudinal (derecha), con medidas 28x48x4'5 mm y 100 µm de grosor.

La muestra de 2'5 cm de largo y menos de 1 cm de ancho presenta una alteración superficial mínima y la coloración negra característica del yacimiento. No se observan inclusiones de pirita, y tampoco se han generado grietas o fracturas reseñables.

La arquitectura histológica se conserva en buen grado, con una franja muy reducida de tejido compacto y una clara dominancia de tejido esponjoso que desarrolla una progresiva gradación hasta el nivel trabecular.

El sistema fundamental externo es identificable como una banda de tejido avascular en la zona más externa de la sección. Ésta recorre una porción significativa de la muestra, e incluso se conserva en el abombamiento que corresponde con la estructura primaria de la cresta osificada del tendón (Fig. 14a). El resto del tejido compacto se encuentra moderadamente vascularizado en comparación al resto de muestras analizadas (siguiendo un patrón radial), y aunque junto a las osteonas primarias proliferan también numerosas secundarias, la remodelación ha sido lo suficientemente pobre como para que la estructura primaria siga conservándose y el tejido pueda ser clasificado como haversiano laxo (Fig. 14b).



Fig. 14. Tejido compacto de la sección delgada CALG-242-T. [A] Vista ampliada del abombamiento generado en el tejido más periférico por la morfología de la cresta osificada. Junto al sistema fundamental externo se advierten también numerosas franjas de bandeado generadas por marcas de crecimiento. [B] Incluso en las zonas con mayor proliferación de osteonas secundarias el tejido sigue manteniéndose prácticamente laxo en su totalidad, permitiendo visualizar la matriz intersticial.

El bandeado de marcas de crecimiento presente hacia el interior de la muestra es mayoritariamente de tipo *annulus*, si bien las franjas más periféricas y todavía más apelmazadas corresponderían a unas marcas de tipo LAG. La nitidez preservada en éstas permite delimitar con gran claridad su distribución radial en torno a gran parte de la estructura osificada, e incluso puede comprobarse cómo la tasa de crecimiento se redujo progresivamente a lo largo del tiempo (Anexo VI- Muestra CALG-242).

Mineralógicamente el fósil presenta el mismo contenido descrito en muestras anteriores, a excepción de las fases de relleno pirítico y yesífero, que se encuentran ausentes. Este hecho podría relacionarse con el prácticamente inexistente grado de fracturación de la muestra, pues la ausencia de grietas y fracturas habría imposibilitado tanto el reemplazamiento pirítico de los cristales de calcita durante fases reductoras, como la intrusión de elementos yesíferos que sí se encuentran presentes en muestras más deterioradas.

#### 4.4. Muestra CALG-264

Las secciones transversal y longitudinal de esta muestra corresponden a una espina neural de una vértebra dorsal del yacimiento Camino de La Algecira (Fig. 15).



Fig. 15. [A] Vista macroscópica y señalización de los cortes para las secciones delgadas, la orientación ventral se sitúa en el arco neural con rotura tafonómica y la dorsal en la espina neural. [B] Sección transversal (izquierda) y longitudinal (derecha), con medidas 28x48x4'5 mm y 100 μm de grosor.

La muestra de 15 cm de longitud y 2 cm de grosor presenta unas propiedades macroscópicas semejantes a las descritas en el apartado de contexto geológico del yacimiento. Al igual que otras muestras descritas, su alteración superficial es mínima gracias a la profundidad del enterramiento, y presenta una coloración negra con abundantes inclusiones de pirita, especialmente visibles en los bordes más erosionados. Uno de dichos bordes, situado en torno al eje medio, ha sufrido rotura tafonómica y se ha reensamblado con pegamento, aunque pese a ello la estructura del elemento sigue sin poder reconstruirse íntegramente. En el aspecto histológico el tejido se encuentra completamente colapsado (Fig. 16a), pudiendo discernirse únicamente una pequeña porción del espacio trabecular y algunos sectores mejor conservados de tejido cortical. Esta condición impide además determinar el patrón vascular.

En las escasas porciones de tejido no trabecular se advierte presencia de osteonas primarias y secundarias, aunque se distribuyen de forma espaciosa generando un tejido haversiano laxo. Pese a mantenerse preservadas, la arquitectura de sus tejidos se encuentra fracturada e incluso desplazada mecánicamente, un tipo de alteración que no ha sido observada en el resto de muestras (Fig. 16b).

A excepción del contenido pirítico y yesífero, mineralógicamente la muestra contiene los mismos componentes ya descritos en las anteriores muestras del yacimiento (apatito, rellenos calcíticos de tamaño micrítico a esparítico, minerales opacos con óxidos de hierro, y granos detríticos).

La no presencia de cristales de pirita y yeso podría deberse a la ausencia de grietas y fracturas en los cortes longitudinal y transversal con los que se confeccionaron las secciones delgadas, pues como se ha mencionado en la descripción macroscópica, gracias a la profundidad del nivel de enterramiento la superficie de la muestra no ha sufrido efectos de alteración u oxidación reseñables.



Fig. 16. Sección delgada CALG-264-T. [A] Ejemplo de colapso estructural en un área de tejido esponjoso. Los fragmentos superpuestos de la red trabecular impiden visualizar con claridad las estructuras biológicas o la transición entre los tipos de tejido. [B] Ejemplo de desplazamiento mecánico generado en la estructura de una osteona secundaria y el espacio poroso más próximo.

#### 4.5. Muestra CALG-VT

Las secciones transversal y longitudinal de esta muestra corresponden a un fragmento de costilla del yacimiento Camino de La Algecira (Fig. 17).



Fig. 17. [A] Vista macroscópica y señalización de los cortes para las secciones delgadas, la orientación se basa en el adelgazamiento distal presente en la muestra. [B] Sección transversal (izquierda) y longitudinal (derecha), con medidas 28x48x4'5 mm y 100 μm de grosor.

El fragmento de costilla tiene 20 cm de largo y 3 cm de diámetro y presenta una coloración negra con inclusiones de pirita. Además, en varias grietas perpendiculares a la muestra se advierte la presencia de costras yesíferas.

A nivel histológico la muestra preserva tanto tejido compacto como esponjoso, aunque no se observa sistema fundamental externo del hueso y tan sólo perdura una pequeña sección que presente marcas de crecimiento (Anexo VII- Muestra CALG-VT). Dichas marcas se desarrollan como una zona de alta tasa de crecimiento y como franjas muy estrechas que se entrelazan por efecto de deriva cortical, conformando *annulus* con una baja tasa de crecimiento.

El interior del hueso presenta una amplia proliferación de osteonas primarias junto a canales haversianos y canales de Volkmann, presentando en conjunto un patrón vascular longitudinal que en algunos tramos es sustituido por uno de tipo reticular. Asociado a estos patrones se observa también un grado de vascularización inusualmente elevado respecto a otras muestras analizadas, rasgo que junto a la disposición del tejido encajaría con un hueso pobremente remodelado y cuya estructura primaria se aprecia a simple vista.

A mayor profundidad siguen abundando osteonas primarias con una configuración de tejido haversiano laxo. El espacio más poroso presenta también osteonas secundarias, aunque la densidad de su distribución no llega a ser excesiva y el tejido se mantiene laxo. Resulta reseñable que incluso en las secciones colindantes a la red trabecular se mantenga la presencia de OP, otro indicador más de que se trataría de un hueso que apenas ha experimentado remodelación.

Mineralógicamente la muestra presenta apatito, rellenos calcíticos de tamaño micrítico a esparítico, relleno pirítico y yesífero (distribuido en las fracturas de mayor tamaño que atraviesan las estructuras orgánicas), minerales opacos con óxidos de hierro, y granos detríticos.

#### 4.6. Muestra PA

Las secciones transversal y longitudinal de esta muestra corresponden a un fragmento indeterminado de vértebra del yacimiento Pepe (Fig. 18).



Fig. 18. [A] Vista macroscópica y señalización de los cortes para las secciones delgadas, no es orientable dado el grado de alteración y la ausencia de elementos diagnósticos. [B] Sección transversal (izquierda) y longitudinal (derecha), con medidas 28x48x4'5 mm y 100 μm de grosor.

La muestra de 10 cm de largo y 1'5 cm de ancho presenta una coloración clara con pátinas de óxido y acumulaciones de grano detrítico en las oquedades y grietas que atraviesan la muestra desde múltiples ángulos. Hay diversos puntos de rotura que han sido reensamblados con pegamento.

A nivel histológico el fósil presenta un gran porcentaje de tejido compacto relativamente bien preservado, y una región esponjosa muy reducida que cambia a tejido trabecular sin presentar porosidad fina-gruesa. Como marcas de crecimiento no se observa sistema fundamental externo ni amplias zonas de *annulus*, pero en los extremos de algunos márgenes se advierten agrupaciones de LAG apelmazadas que abarcan hasta 600 µm de extensión (Anexo VIII- Muestra PA).

La vascularización es moderadamente elevada y sigue un patrón longitudinal. Las osteonas que rodean estos canales son primarias y secundarias, pero su distribución no llega a anegar la matriz intersticial, por lo que conforman un tejido haversiano laxo.

Mineralógicamente la muestra presenta apatito, rellenos calcíticos de tamaño micrítico a esparítico, minerales opacos con óxidos de hierro, y granos detríticos. Resulta destacable el cambio brusco de coloración que experimenta el apatito, muy probablemente debido a irregularidades en el grosor de la lámina. El apatito marrón en NX presenta colores más amarillentos, mientras que el apatito blanco en NX se torna gris (Fig. 19a).

Adicionalmente, el espacio trabecular que se encuentra colapsado presenta un oscurecimiento que ennegrece el apatito que conforma las trabéculas (Fig. 19b). Esta coloración con aspecto de tinción es identificada como carburo de silicio que ha quedado atrapado entre el hueso y el vidrio durante la confección de la sección delgada, pues dicha sustancia es utilizada durante el pulido de la muestra en varias fases de su elaboración.



Fig. 19. Sección delgada PA-T. [A] En la vista microscópica el apatito que conforma el tejido compacto experimenta un cambio en su coloración debido a las diferencias de grosor. [B] Tinción por carburo de silicio observada en el centro de la sección delgada.

#### 4.7. Muestra PB

Las secciones transversal y longitudinal de esta muestra corresponden a un fragmento indeterminado de vértebra del yacimiento Pepe (Fig. 20).



Fig. 20. [A] Vista macroscópica y señalización de los cortes para las secciones delgadas, no es orientable dada la ausencia de elementos diagnósticos. [B] Sección transversal (izquierda) y longitudinal (derecha), con medidas 28x48x4'5 mm y 100 µm de grosor.

La muestra de 5 cm de longitud y 2'5 cm de anchura presenta una superficie de coloración clara y sin alteraciones gracias a un buen estado de conservación. Además de algunos parches de coloración oscura, en pequeñas grietas paralelas a la estructura y en los puntos de rotura erosionados del fragmento se aprecian también acumulaciones de grano detrítico. A nivel histológico se conserva tanto el tejido compacto como una amplia región de tejido esponjoso trabecular colapsado en su eje medio (Anexo IX- Muestra PB). La razón de dicho colapso podría explicarse por la inestabilidad estructural de dicha zona durante el proceso de degradación del hueso (como se ha apreciado en otras muestras, que la red trabecular quede desarticulada o colapsada sobre sí misma es un proceso común durante la fosilización).

En el tejido compacto más periférico no se observan marcas de crecimiento de ningún tipo y abundan osteonas primarias en torno a canales vascularizados distribuidos en un patrón longitudinal y con lagunas osteocíticas bien conservadas. Dicha vascularización se mantiene muy elevada incluso en el espacio trabecular, y durante la transición de tejidos se desarrollan osteonas secundarias de baja densidad, por lo que el tejido es clasificado como haversiano laxo.

Respecto al aspecto mineralógico, la muestra presenta apatito con dos tipos de coloración, rellenos calcíticos de tamaño micrítico a esparítico, minerales opacos con óxidos de hierro, y granos detríticos.

#### 4.8. Muestra PP

Las secciones transversal y longitudinal de esta muestra corresponden a un tendón osificado del yacimiento Pepe (Fig. 21).



Fig. 21. [A] Vista macroscópica y señalización de los cortes para las secciones delgadas, no es orientable dada la ausencia de elementos diagnósticos. [B] Sección transversal (izquierda) y longitudinal (derecha), con medidas 28x48x4'5 mm y 100 µm de grosor.

La muestra de 4 cm de largo y menos de 1 cm de ancho presenta una alteración superficial mínima y una coloración negra característica de un notable estado de preservación. Se observan algunas grietas perpendiculares a la estructura, pero dada su superficialidad respecto al pequeño tamaño de la muestra no llegan a producir puntos de rotura.

Histológicamente el tendón osificado se compone fundamentalmente por tejido compacto, presentando una franja trabecular de reducidas dimensiones cuya red se encuentra parcialmente desarticulada. Asimismo, como marcas de crecimiento se identifican bandeados radiales y moderadamente apelmazados de tipo LAG en la periferia ósea del tejido cortical (Anexo X- Muestra PP).

El tejido compacto contiene una presencia notoria de canales haversianos altamente vascularizados y desplegados con un patrón longitudinal junto al que se desarrollan abundantes osteonas. La intensa coloración blanca del apatito en algunos márgenes impide identificar correctamente las posibles osteonas tanto primarias como secundarias (Fig. 22a), requiriendo de una observación bajo luz polarizada para apreciar el patrón de extinción de cruz de malta y las estructuras en forma de laminillas concéntricas de las osteonas de tipo secundario (Fig. 22b). La ausencia de solapamiento y la observación de matriz intersticial permite catalogar al tejido haversiano como uno de tipo laxo.



Fig. 22. Sección delgada PP-T. [A] Vista ampliada del tejido compacto en el que se desarrollan osteonas primarias (OP) y osteonas secundarias (OS), junto a multitud de canales altamente vascularizados. Dos de ellos se encuentran conectados por un canal de Volkmann (CV) visible debido al ángulo transversal del corte [B] Mediante luz polarizada se pueden identificar fácilmente osteonas secundarias (OS) gracias a sus líneas de cemento y laminillas concéntricas.

Al igual que las anteriores muestras del Yacimiento Pepe, mineralógicamente la muestra presenta apatito con dos tipos de coloración, rellenos calcíticos de tamaño micrítico a esparítico, minerales opacos con óxidos de hierro, y granos detríticos.

#### 4.9. Muestra PV

Las secciones transversal y longitudinal de esta muestra corresponden a un fragmento indeterminado de vértebra del yacimiento Pepe (Fig. 23).



Fig. 23. [A] Vista macroscópica y señalización de los cortes para las secciones delgadas, no es orientable dado el grado de alteración y la ausencia de elementos diagnósticos. [B] Sección transversal (izquierda) y longitudinal (derecha), con medidas 28x48x4'5 mm y 100 μm de grosor.

La muestra de 6 cm de longitud y anchura conserva una coloración clara con algunas pátinas de óxido. Aunque el estado superficial de la muestra se encuentra muy erosionado, no se encuentran grietas o fracturas de entidad reseñable.

Histológicamente presenta una amplia región de tejido compacto y otra de esponjoso trabecular de menor dimensión hacia el centro del hueso, y aunque la presencia de grietas resulta escasa en la muestra, la red trabecular se encuentra desarticulada y parcialmente colapsada sobre sí misma. Ambos tipos de tejido presentan una vascularización elevada y que se configura siguiendo un patrón longitudinal con distribución azarosa. Resulta reseñable el inusual diámetro que presentan muchos de los canales haversianos, los cuales además parecen presentar una deformación o alargamiento diagonal que quizá sea producido por un ángulo ligeramente desviado durante la elaboración de la sección transversal (Anexo XI- Muestra PV).

Como en el resto de muestras del Yacimiento Pepe, los componentes minerales son apatito con dos tipos de coloración, rellenos calcíticos de tamaño micrítico a esparítico, minerales opacos con óxidos de hierro, y granos detríticos.

#### 5. DISCUSIÓN

La información paleobiológica es un elemento indispensable para comprender mejor los organismos extintos del pasado, y si bien la morfología de los huesos o las relaciones implícitas en rastros de icnitas resultan fundamentales para extraer numerosas inferencias paleobiológicas y biomecánicas, la paleohistología en sí misma permite obtener una serie de datos ontogenéticos, filogenéticos y ambientales que de ninguna otra forma podrían inferirse (Padian y Lam, 2013).

Las observaciones paleohistológicas llevadas a cabo en las muestras de Camino de La Algecira y Pepe permiten identificar diversos estadios ontogenéticos y una mínima estimación de la edad de los elementos óseos, así como posibles indicios del sexo al que pertenecerían. Debido a la variedad de estructuras identificadas durante el estudio, y teniendo en cuenta el hecho de que ambos yacimientos contienen huesos desarticulados, en el presente trabajo se ha valorado a cada muestra como un ejemplar hipotético, pues se carece de la información suficiente como para asegurar que las muestras pudieran pertenecer a un único ejemplar o a varios.

En la **muestra CALG-197** (vértebra) se ha identificado la presencia de una EFS y un intenso solapamiento de OS que implica una amplia remodelación. Esta remodelación se superpone a una franja importante de tejido ocultando las posibles marcas de crecimiento. Pese a todo, se conservan dos franjas acotadas por marcas de tipo LAG con una tasa de crecimiento que supera las 800 µm. Teniendo en cuenta el conjunto de estos rasgos paleohistológicos, el hipotético ejemplar sería clasificado como un individuo somáticamente maduro por la presencia de EFS y además apenas han quedado preservadas marcas de crecimiento (dos LAG: ver Fig. 7b) debido al intenso grado de remodelación ósea.

En la **muestra CALG-73** (costilla) la EFS no se observa debido a la erosión de la parte más externa del tejido cortical, pero su formación es sugerida por tres marcas de crecimiento de tipo *annulus* apelmazadas en la periferia de los escasos fragmentos de tejido conservados. Estos *annulus* reflejan tasas de crecimiento bajas, por lo que el individuo experimentaría una ralentización periódica de su crecimiento. Por otra parte, el tejido haversiano denso se encuentra también repleto de OS, indicando una intensa remodelación. Teniendo en cuenta el conjunto de estos rasgos paleohistológicos, el ejemplar sería un individuo maduro de al menos 3 años, aunque esta propuesta debe tomarse como una aproximación, pues la muestra se encuentra notablemente degradada y las inferencias se realizan a partir de unas pocas estructuras preservadas que podrían no ser representativas de la totalidad del tejido.

En la **muestra CALG-242** (tendón osificado) domina un tejido esponjoso moderadamente vascularizado. La EFS se encuentra bien definida, pero la escasa remodelación observada implica la conservación de la estructura primaria junto a un tejido haversiano laxo. También se han detectado marcas de tipo LAG y varias agrupaciones de *annulus* que evidencian por lo menos cuatro ciclos de ralentización en el crecimiento, con unas extensiones de elaboración que disminuyen progresivamente desde las casi 200 µm hasta menos de 50 µm. Teniendo en cuenta el conjunto de estos rasgos paleohistológicos, el hipotético ejemplar sería clasificado como un individuo somáticamente maduro de al menos cuatro años y cuyo tejido óseo no habría experimentado una excesiva remodelación.

La **muestra CALG-264** (vértebra) presenta un tejido tremendamente colapsado en el que se preservan únicamente algunos fragmentos insuficientes de tejido haversiano laxo con OP y OS. La aproximación ontogenética no ha sido posible.

La **muestra CALG-VT** (costilla) no presenta EFS, pero se conserva una zona y agrupaciones de annulus (reflejando al menos 4 ciclos de ralentización en el crecimiento). El tejido tanto compacto como esponjoso conserva la estructura primaria sin apenas remodelación y con una vascularización inusualmente elevada, y presenta además una abundante proliferación de OP que se mantienen sin remodelar incluso en el espacio trabecular. Teniendo en cuenta el conjunto de estos rasgos paleohistológicos, el ejemplar sería un individuo juvenil o subadulto de al menos 5 años. Adicionalmente, cabe reincidir en la vascularización inusualmente elevada que presenta el tejido esponjoso trabecular de la muestra (incluso comparándose con otro elemento óseo análogo como el de la muestra CALG-73). Dicha vascularización podría ser un indicador de que se trataría realmente de tejido medular, un tipo de tejido especializado en la movilización de calcio para la producción de huevos y que se establece como elemento diagnóstico para la identificación sexual de las hembras (Dacke et al., 1993; Schweitzer et al., 2005).

La **muestra PA** (vértebra) contiene agrupaciones de LAG (de hasta 8 en algunas secciones) que indican numerosos ciclos de detención de crecimiento junto a una progresiva desaceleración de este. No obstante, la presencia de OP y OS no llega a anegar la matriz intersticial, por lo que se mantiene un tejido haversiano laxo con pobre remodelación que contrasta con la cantidad de marcas de crecimiento observadas. Teniendo en cuenta los numerosos ciclos de detención de crecimiento, se propone orientativamente como un individuo adulto de al menos 8 años.

La **muestra PB** (vértebra) contiene un tejido haversiano laxo sin marcas de crecimiento, junto a una abundancia de osteonas de tipo primario que se desarrollan incluso en la red trabecular del tejido esponjoso. Teniendo en cuenta la ausencia de marcas de crecimiento y la conservación de OP vascularizadoras en la red trabecular, el ejemplar pertenecería a un individuo juvenil de corta edad. Al igual que en la muestra CALG-VT, se aprecia además una vascularización inusualmente elevada en el espacio trabecular (incluso comparándose con otras vértebras analizadas en la memoria), por lo que sería de interés un estudio más detallado de la muestra para inferir si el hipotético ejemplar podría ser identificado como una hembra.

La **muestra PP** (tendón osificado) contiene un tejido haversiano laxo con un desarrollo de osteonas abundante aunque con escasa remodelación. En la periferia del hueso se advierte también una acumulación de marcas de crecimiento (aparentemente con 7 ciclos de detención), aunque su tasa de crecimiento muestra una desaceleración muy poco pronunciada. Teniendo en cuenta estos elementos diagnósticos, el hipotético ejemplar sería clasificado como un individuo juvenil o subadulto de al menos 7 años.

Por último, la **muestra PV** (vértebra) presenta una elevada vascularización con unos canales haversianos de diámetro inusualmente elevado. La identificación de osteonas resulta compleja dada la preservación de la muestra, aunque parecen ser más abundantes las de tipo primario, presentando una remodelación escasa. Ante la ausencia de más elementos diagnósticos como marcas de crecimiento, el hipotético ejemplar sería clasificado como un individuo joven debido a la pobre remodelación observada, y al igual que las muestras CALG-VT y PB, la elevada vascularización presente en la red trabecular sugiere un estudio más detallado para su posible identificación sexual como hembra.

Respecto al contexto paleoambiental y las fases de mineralización, inicialmente el proceso de fosilización se vería afectado por la presencia de aguas altamente saturadas en carbonato que favorecerían una cristalización rápida de cristales fibrosos, aciculares e imperfectos de tamaño esparítico. Conforme los carbonatos de las aguas se consumieran y el grado de saturación se redujese, se daría una segunda fase de relleno carbonatado en la que la cristalización se volvería más lenta y permitiría la formación de cristales más grandes de tamaño esparítico y coloración más clara en NP de luz transmitida. Este proceso de cementación calcítica resulta similar al identificado en otros estudios paleohistológicos como el de Bauluz et al. (2014) y Jurado et al. (2020).

Eventualmente el medio adquiriría unas propiedades más ácidas que combinadas con la abundancia de materia orgánica generarían un medio reductor en el que cristalizaría una tercera fase con sulfuros de tipo pirita, los cuales se expanden reemplazando la calcita desde los bordes de los rellenos vasculares hacia los núcleos esparíticos. En microscopía de luz reflejada se puede apreciar en puntos concretos que la pirita presenta inicialmente una textura framboidal usual en este tipo de medios, si bien durante la cristalización la mayoría de fromboides terminan generando una morfología cúbica.

Se han advertido también numerosos depósitos de minerales opacos, muchos de los cuales probablemente sean óxidos de hierro precipitados durante unas condiciones oxidantes posteriores a las reductoras que generaron la fase de cristalización pirítica. Las reflexiones internas de coloración naranja de algunos de ellos sugieren que se tratarían de goethitas, aunque también se identifican mediante luz reflejada carbonatos de cobre oxidado de tipo azurita. Estos minerales opacos se encuentran por lo general tapizando los bordes de las paredes de las cavidades haversianas, además de rellenando grietas y fracturas de menor entidad.

Respecto a los yesos identificados en las muestras del yacimiento Camino de La Algecira, su depósito sobre grietas y su superposición respecto a los cristales tanto calcíticos como piríticos sugieren que su contexto diagenético fue muy tardío y posterior a las fases de relleno previamente descritas.

Por último, también se han observado porciones oscuras de sedimento detrítico en los extremos de las muestras, así como en algunas grietas y fracturas. Su origen debería relacionarse probablemente con los procesos de sedimentación y diagénesis temprana, previa al relleno carbonatado.

#### 6. CONCLUSIONS

By means of the histological study of the samples of the present abstract, it has been possible to establish an approximation of the ontogenetic stage of the majority of individuals during the moment of their death. At Camino de La Algecira site, three adult or somatically mature individuals and one juvenile have been identified, while at the Pepe site it has been determined that three of the samples belonged to juvenile individuals and only one to an adult. Taking into account the small number that makes up the sample of each site, it is plausible to infer that the populations of both sites were ontogenetically diverse.

Likewise, the bone elements of Camino de La Algecira site correspond to individuals of ontogenetically varied ages, so it is not possible to make any type of association to individuals among the remains. Regarding the Pepe site, two of the analysed vertebrae stand out (sample PB and PV), which, in addition to matching in their ontogenetic stage, present a type of tissue that could identify them as females. Bearing in mind that non-articulated but oriented anatomical remains were found at this site (suggesting a possible association with two individuals), samples PB and PV could perhaps also correspond to one of these individuals. Despite the aforementioned data, it should be noted again that the samples studied from both deposits are not abundant enough to be representative, so this hypothesis would require a study with a broader sample.

Regarding the diagenetic and fossilization process, it has been observed that all the samples present similar mineralogical components as well as filling and replacement phases, with the exception of the gypsum processes that occur only in the samples from Camino de La Algecira.

In both deposits, after the death of the individuals, the fluorapatite of the bone tissues mineralizes as apatite. Subsequently, the high concentration of water saturated in carbonate initiates recrystallization processes of micritic size, and as the degree of saturation is reduced, larger carbonates crystallize. On a further stage, as the medium acquires more acidic properties in conjunction with the abundance of organic matter, generate a reducing medium that allows the precipitation of pyrite-type sulfides (which replace calcite crystals in the cavities of organic structures) and oxides. Finally, in the diagenetic process, compression effects are generated that collapse the most fragile structures (especially spongy tissues) and allow, in the case of the Camino de La Algecira site, the intrusion of gypsum elements through cracks and fractures.

#### 7. REFERENCIAS

- Alexander, R. McN. (1985): Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. Zoological Journal of the Linnean Society, 83: 1-25.
- Bauluz, B., Gasca, J. M., Moreno-Azanza, M. y Canudo, J. I. (2014): Unusual replacement of biogenic apatite by aluminiumphosphate phases in dinosaur teeth from the Early Cretaceous of Spain. Lethaia, 47: 556-566.
- Castanera, D., Díaz-Martínez, I., Moreno-Azanza, M., Canudo, J. I. y Gasca, J.M. (2016): An overview of the Lower Cretaceous dinosaur tracksites from the Mirambel Formation in the Iberian Range (NE Spain). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 71: 65-74.
- Dacke, C. G., Arkle, S., Cook, D. J., Wormstone, I. M., Jones, S., Zaidi, M. y Bascal, Z. A. (1993): Medullary bone and avian calcium regulation. Journal of Experimental Biology, 184: 63-88.
- Francillon-Vieillot, H., de Buffrènil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier F. J., Sire. J. Y., Zylberberg, L. y de Ricqlès, A. (1990): Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. En: Skeletal Biomineralization Patterns, Processes and Evolutionary Trends (Carter J. G., eds.). Van Nostrand Reinhold, New York, 471-548.
- Gasca, J. M. y Canudo, J. I. (2015): Sobre la presencia de Sauropoda (Dinosauria) en la Formación Mirambel (Barremiense inferior, Teruel, España). Geogaceta, 57: 59-62.
- Gasca, J. M., Canudo, J. I. y Moreno-Azanza, M. (2009): New iguanodontian dinosaur remains from the Early Barremian of Spain (Castellote, Teruel). En: 57th Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy. Journal of Vertebrate Paleontology, 29 (Suppl. 3), 103A.
- Gasca, J. M., Canudo, J. I. y Moreno-Azanza, M. (2014): A large-bodied theropod (Tetanurae: Carcharodontosauria) from the Mirambel Formation (Barremian) of Spain. Neues Jahrbuch f
  ür Geologie und Pal
  äontologie Abhandlungen, 273: 13-23.
- Gasca, J. M., Ramón del Río, D., Moreno-Azanza, M. y Canudo, J. I. (2015): Fósiles aislados de dinosaurios ornitópodos (Iguanodontia) de la Formación Mirambel (Cretácico Inferior, Teruel, España). Geogaceta, 57: 63-66.

- Gasca, J. M., Moreno-Azanza, M., Bádenas, B., Díaz-Martínez, I., Castanera, D. Canudo, J. I. y Aurell, M. (2017): Integrated overview of the vertebrate fossil record of the Ladruñán anticline (Spain): Evidence of a Barremian alluvial-lacustrine system in NE Iberia frequented by dinosaurs. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 472: 192-202.
- Horner, J. R. y Padian, K. (2004): Age and growth dynamics of Tyrannosaurus rex. Royal Society of London, 271 (1551): 1875-1880.
- Infante, P., Canudo, J. I. y Ruiz-Omeñaca, J. I. (2004): Primera evidencia de dinosaurios terópodos en la Formación Mirambel (Barremiense inferior, Cretácico inferior) en Castellote, Teruel. Geogaceta, 38: 31-34.
- Jurado, C., Bauluz, B., Castanera, D. y Canudo, J. I. (2020): Paleohistología y permineralización de dos Saurópodos del ciclo Jurásico en la subcuenca de Galve (Teruel, España). Revista de la Sociedad Geológica de España, 33: 3-16.
- Lee, A. H. y Werning, S. (2008): Sexual maturity in growing dinosaurs does not fit reptilian growth models. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105: 582-587.
- Madzia, D., Arbour, V. M., Boyd, C. A., Farke, A. A., Cruzado-Caballero y P., Evans, D. C. (2021): The phylogenetic nomenclature of ornithischian dinosaurs. PeerJ (fecha de consulta: 19/01/2022). Disponible en: <<u>https://peerj.com/articles/12362/</u>>
- Martín-Closas, C. (1989): Els caròfits del Cretaci Inferior deles conques perifèriques del Bloc de l'Ebre. Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona, 581 p.
- Martín-Pérez, V. (2017): Hueso. En: Atlas básico de Histología 1 Tejidos (Martín-Pérez, V., eds.). Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona, 59-68.
- Milner, A. R. y Norman, D. B. (1984): The biogeography of advanced ornithopod dinosaurs (Archosauria: Ornithischia)—a cladistic-vicariance model. En: Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems. Short Papers, 1: 145-150.
- Moreno-Azanza, M., Canudo, J. I. y Gasca, J.M. (2015): Spheroolithid eggshells in the Lower Cretaceous of Europe. Implications for eggshell evolution in ornithischian dinosaurs. Cretaceous Research, 51: 75-87.
- Norman, D. B. (2004): Basal Iguanodontia. En: The Dinosauria: second edition (David B. Weishampel, Peter Dodson, Halszka Osmólska, eds.). University of California Press, Berkeley, 413-477.
- Padian K. y Lamm, E. T. (2013): Bone histology of fossil tetrapods: Advancing methods, analysis and interpretation. University of California Press, Berkeley, 285 p.
- Riveline, J., Berger, J. P., Feist, M., Martín-Closas, C., Schudack, M. y Soulie-Maersche, I. (1996): European Mesozoic-Cenozoic charophyte biozonation. Bulletin de la Societe Geologique de France, 167: 453-468.
- Ross, M. H., Kaye, G. I. y Pawlina, W. (2013): Tejido óseo. En: Histología. Texto y Atlas Color con Biología Celular y Molecular (Negrete, J. H., eds.). Editorial Médica Panamericana, Madrid, 218-253.

- Salas, R. y Guimerà, J. (1996): Rasgos estructurales principales de la cuenca cretácica inferior del Maestrazgo. Geogaceta, 20 (7): 1704-1706.
- Salas, R., Guimerà, J., Mas, R., Martín-Closas, C., Meléndez, A. y Alonso, Á. (2001): Evolution of the Mesozoic Central Iberian Rift System and its Cainozoic inversion (Iberian Chain). Mém. Mus. natn. Hist. nat., 186: 145-185.
- Schweitzer, M. H., Wittmeyer, J. L. y Horner, J. R. (2005): Gender-specific reproductive tissue in ratites and Tyrannosaurus rex. Science, 308: 1456-1460.
- Spencer, G. L. (2007): Ornitópodos. En: Dinosaurios: un libro de texto, Quinta edición (The McGraw-Hill Companies, eds.). Ediciones Omega, Barcelona, 101-114.
- Verdú, F. V., Royo-Torres, R., Cobos, A. y Alcalá, L. (2017): New systematic and phylogenetic data about the early Barremian Iguanodon galvensis (Ornithopoda: Iguanodontoidea) from Spain. An International Journal of Paleobiology, 30: 437-474.
- Viera, L.I. (1991): Restos de Iguanodóntidos ("Reptilia, Ornithopoda") en el Hauteriviense inferior marino de Mirambel (Teruel, España). Munibe Ciencias Naturales. Natur zientziak, 43: 37-41.

## ANEXOS

# Anexo I- Prospección

Inventario del material prospectado en la escombrera anexa al yacimiento Camino de La Algecira (CALG) y Pepe.

Sigla	Elemento	Taxón	Yacimiento
1a	Fragmento de vértebra	Iguanodontia indet.	Camino de La Algecira
2a	Fragmento indet.	Iguanodontia indet.?	Camino de La Algecira
3a	Fragmento de valva	Ostreidae indet.	Camino de La Algecira
4a	Escama	Osteichthyes indet.	Camino de La Algecira
1b	Fragmento de vértebra	Iguanodontia indet.	Pepe
2b	Fragmento indet.	Iguanodontia indet.?	Pepe
3b	Fragmento indet.	Iguanodontia indet.?	Pepe
4b	Fragmento indet.	Iguanodontia indet.?	Pepe
5b	Fragmento indet.	Iguanodontia indet.?	Pepe
6b	Fragmento indet.	Iguanodontia indet.?	Pepe
7b	Osteodermo	Crocodylomorpha indet.	Рере







#### Anexo II- Micropaleontología

Inventario de los elementos principales identificados durante el triado. A lo largo del proceso se hallaron también abundantes restos fragmentados y difícilmente identificables de invertebrados de tipo molusco bivalvo ostreído, gasterópodos, esquirlas de hueso esponjoso de tetrápodos, así como un posible fragmento de vegetación, galerías de bioturbación y restos de coprolitos.

Elemento	Taxón	Cantidad
Diente	Archosauria indet.	2
Diente	Goniopholididae indet.	1
Diente	Atoposauridae indet.	2
Diente	Osteichthyes indet.	1
Diente	Pycnodontiformes indet.	1
Escama gruesa	Osteichthyes indet.	17
Escama fina	Osteichthyes indet.	4

Ejemplos más representativos de los elementos identificados: diente de tetrápodo indet. (a); posible diente de arcosaurio de tipo terópodo? dado el grado de aplastamiento y presencia de carenas (b); diente de Goniopholisdidae (c); dientes de Atoposauridae (d); diente de osteíctio (e); diente de picnodontiforme (f); escamas de osteíctio con morfología gruesa (g); escamas de osteíctio con morfología fina (h).



#### Anexo III- Paleohistología



[Fig. A] Ejemplo de osteonas primarias (OP) identificadas en el tejido compacto de la sección delgada CALG-VT-T. Se aprecian también algunos canales de Volkmann (CV) conectando canales vasculares. [Fig. B] Ejemplo de osteonas secundarias (OS) y primarias (OP) identificadas en el tejido compacto de la sección delgada PA-T.



[Fig. C] Ejemplo en la sección delgada CALG-VT-T de transición entre tejido haversiano laxo (derecha) y denso (izquierda), en el cual la abundancia y solapamiento de osteonas secundarias impide visualizar la matriz intersticial. Cabe destacar que el cambio entre ambos tejidos no es neto, sino gradual, y que su distribución no tiene por qué ser homogénea, pudiendo variar notablemente dependiendo de la sección de hueso observada y del grado de remodelación que éste haya experimentado.



[Fig. D] Ejemplo en la sección delgada CALG-242-T de marcas de crecimiento. Dada la estrechez de las franjas y la baja tasa de crecimiento inferida, serían clasificadas como annulus. [Fig. E] Ejemplo en la sección delgada CALG-197-T de líneas de detención de crecimiento (LAG) y sistema fundamenta externo (EFS).

#### Anexo IV- Muestra CALG-197

Si bien las LAG identificadas acotan fundamentalmente una generación de tejido de 300 µm y 500 µm, dichas extensiones experimentan una notable deriva cortical (DC) en el eje óseo situado en torno al punto central de la sección delgada. Este proceso de deriva se debe a la diferencia de crecimientos en el eje óseo afectado, el cual puede precisar de una mayor elaboración de tejido por la propia morfología del hueso, o por las necesidades fisiológicas de este durante diferentes etapas de la ontogenia del individuo.



29

#### Anexo V- Muestra CALG-73

En la imagen inferior se puede observar con mayor claridad el estado de alteración y reemplazamiento por procesos de yesificación a lo largo de todo el tejido. Pese a ello, es posible identificar tramos puntuales de tejido compacto (bloque superior), tejido esponjoso grueso (bloque intermedio) y tejido esponjoso trabecular (bloque inferior).



Sección delgada CALG-73-T.

#### Anexo VI- Muestra CALG-242

Debido al buen estado de preservación y al escaso grado de reemplazamiento, la delimitación radial de las marcas de crecimiento resulta posible. En la imagen puede destacarse también la presencia de osteonas tanto primarias como secundarias superpuestas sobre el tejido, aunque la estructura primaria sigue encontrándose conservada.



Sección delgada CALG-242-T.

En algunos márgenes del tejido compacto se observan marcas de crecimiento de tipo annulus (AN) y líneas de detención de crecimiento (LAG). Se advierte además la progresiva disminución en la generación de tejido, la cual resulta mínima en el bloque más periférico e imposibilita la delimitación individual de como mínimo tres LAG.



Sección delgada CALG-242-T.

#### Anexo VII- Muestra CALG-VT

Si bien los márgenes del tejido conectivo más cortical se encuentran ausentes, la arquitectura histológica del hueso está conservada en varios puntos de la muestra y permite visualizar la transición entre los diferentes tipos de tejido.



Perfil histológico de la sección delgada CALG-VT-T. De izquierda a derecha puede observarse la transición desde el tejido compacto hasta el esponjoso.

Vista ampliada sobre la sección de tejido cortical en la que se conservan marcas de crecimiento. La acumulación de marcas en el margen superior correspondería a annulus, mientras que la marca del tramo inferior correspondería a una zona.



Sección delgada CALG-VT-T.

#### Anexo VIII- Muestra PA

El tejido compacto se conserva rodeando toda la parte externa de la muestra y se mantiene desarrollado en una porción significativa de la estructura más interna. La transición a tejido esponjoso trabecular es casi instantánea.



Sección delgada PA-T.

Vista ampliada de la agrupación de LAG observada en uno de los extremos de la misma sección delgada.



Sección delgada PA-T.

#### Anexo IX- Muestra PB

Vista ampliada del tejido compacto (bloque superior e inferior) y esponjoso trabecular (bloque intermedio). Cabe destacar el eje medio del espacio trabecular, completamente colapsado sobre sí mismo.



Sección delgada PB-T.

#### Anexo X- Muestra PP

Al contrario que el tendón osificado de la muestra CALG-242, en la que el tejido esponjoso resultaba dominante, en la muestra PP el tejido observado corresponde fundamentalmente a uno de tipo compacto. Esta falta de similitud en la distribución de los tipos de tejido podría deberse a diferencias respecto al punto de corte transversal durante la confección de la lámina delgada. Asimismo, puede observarse que el apatito del área central de la sección presenta una coloración más oscura respecto al de los bordes, por lo que dicha coloración podría deberse a una diferencia de grosor (mayor en el área central) que además coincidiría con la situación espacial del abombamiento de la cresta osificada del tendón.



Sección delgada PP-T.

En los límites del tejido compacto preservado se aprecian las marcas de crecimiento de tipo LAG.



Sección delgada PP-T.

#### Anexo XI- Muestra PV

Fragmento ampliado en corte transversal de la arquitectura histológica de la muestra.



Sección delgada PV-T.

Muchos canales vasculares y osteonas se disponen con una morfología elíptica anómala [A]. Además de esta deformación, la identificación de las osteonas resulta también compleja debido a la coloración presente en el apatito. Pese a ello, utilizando NX se advierten tanto primarias (OP) como secundarias (OS) a lo largo del tejido haversiano laxo, si bien las primeras resultan más abundantes [B].



Tejido compacto de la sección delgada PV-T.