

Osteohistología e implicaciones locomotoras a partir de una tibia de dinosaurio ornitópodo de la Formación El Castellar (Cretácico Inferior, Teruel)

Osteohistology and locomotor implications from an ornithopod dinosaur tibia from the El Castellar Formation (Lower Cretaceous, Teruel)

Juan Maíllo^{1*}, Jerome Hidalgo-Sanz¹, Miguel Moreno-Azanza^{1,2} y José Manuel Gasca³

¹ Aragosaurus-IUCA: Recursos Geológicos y Paleoambientes, Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, 50009 Zaragoza, España.
589878@unizar.es, jhidalgo@unizar.es

² GEOBIOTEC, Department of Earth Sciences, NOVA School of Science and Technology, Campus de Caparica, P-2829 516 Caparica, Portugal.
mmazanza@unizar.es

³ Departamento de Geología, Universidad de Salamanca, 37008 Salamanca, España.
gasca@usal.es

*Corresponding autor

ABSTRACT

The study of osteohistology in dinosaurs allows us to evaluate growth patterns and their relationship with biomechanical changes. In this paper we analyse a tibia assigned to an undetermined iguanodont from the Masía de los Cerezos site (El Castellar Formation, Lower Cretaceous, Teruel). The histological section reveals a complex cortical structure, characterised by an asymmetric vascular distribution, anterolateral cortical thickening and the presence of compacted coarse cancellous tissue. This microanatomy suggests a redistribution of loads, possibly associated with a postural change prior to skeletal maturity. The results highlight the importance of the osteohistological study in Iguanodontia to understand the relationship between ontogeny and locomotion, and underline the need to extend the analysis to more taxa and ontogenetic stages to assess microanatomical variability within this group.

Key-words: Palaeohistology, Iguanodontia, locomotion, ontogeny, Maestrazgo Basin.

Geogaceta, 78 (2025), 71-74
<https://doi.org/10.55407/geogaceta113669>
 ISSN (versión impresa): 0213-683X
 ISSN (Internet): 2173-6545

Introducción

La paleohistología es la disciplina que estudia los tejidos fósiles a escala microscópica, revelando microestructuras inaccesibles macroscópicamente. Su aplicación en diversos tipos de dinosaurios ha brindado información paleobiológica única y, entre ellos, Ornithopoda destaca como uno de los clados mejor estudiados (Woodward *et al.*, 2015). Su desarrollo parece variar según su talla y posición filogenética (Werning, 2012), presentando microestructuras específicas y patrones de vascularización posiblemente vinculados a fluctuaciones hormonales durante la ontogenia y/o a las particularidades locomotoras de este clado (Hübner, 2012; Woodward *et al.*, 2015).

En cuanto a los taxones ibéricos, en la Formación El Castellar (Hauterivense superior-Barremiense inferior) de la Cuenca del Maestrazgo se han hallado restos tanto de grandes estiracosternos como de pequeños ornitópodos basales (García-Cobeña *et al.*, 2023). Esta diversidad plantea una asociación faunística en la que ambos tipos de ornitópodo coexistieron. Una vía para comprender los roles ecológicos que pudieron tener es el análisis de su microanatomía, la cual podría esclarecer su influencia en las dinámicas de crecimiento y locomoción mediante la elaboración de microestructuras apendiculares asociadas a cambios posturales (Hübner, 2012).

En el presente trabajo se analiza la osteohistología de una tibia encontrada en el yacimiento Masía de los Cerezos

RESUMEN

El estudio de la osteohistología en dinosaurios permite evaluar patrones de crecimiento y su relación con cambios biomecánicos. En este trabajo se analiza una tibia asignada a un iguanodontio indeterminado del yacimiento Masía de los Cerezos (Formación El Castellar, Cretácico Inferior, Teruel). La sección histológica revela una estructura cortical compleja, caracterizada por una distribución vascular asimétrica, un engrosamiento cortical anterolateral y la presencia de tejido esponjoso grueso compactado. Esta microanatomía sugiere una redistribución de cargas, posiblemente asociada a un cambio postural previo a la madurez esquelética. Los resultados destacan la importancia del estudio osteohistológico en Iguanodontia para comprender la relación entre ontogenia y locomoción, y subrayan la necesidad de ampliar el análisis a más taxones y estados ontogenéticos para evaluar la variabilidad microanatómica dentro de este grupo.

Palabras clave: Paleohistología, Iguanodontia, locomoción, ontogenia, Cuenca del Maestrazgo.

Fecha de recepción: 10/02/2025

Fecha de revisión: 24/04/2025

Fecha de aceptación: 30/05/2025

(Allepuz, Teruel), se exploran sus implicaciones paleobiológicas y se compara con otras muestras pertenecientes a ornitópodos de filogenia diversa.

Contexto geográfico y geológico

El yacimiento Masía de los Cerezos se ubica en el término municipal de Allepuz (E de la provincia de Teruel), en la margen izquierda del río Alfambra, unos 100 metros al SO de la Masía de los Cerezos junto a un campo de labor. Estratigráficamente se encuentra en la parte inferior de la Formación El Castellar, de edad Hauterivense superior-Barremiense inferior (Aurell *et al.*, 2016). Paleogeográficamente se enmarca en la subcuenca de Galve (cuenca

del Maestrazgo; Salas *et al.*, 2001). El yacimiento se encuentra dentro de un tramo de lutitas grises y ocres de origen aluvial-palustre. Estos depósitos están lateralmente cortados por un nivel bioclástico de areniscas con estratificación cruzada, el cual contiene numerosos restos de fósiles retrabajados. El contenido en fósiles de vertebrados de este yacimiento es variado e incluye fundamentalmente elementos desarticulados: restos postcraneales de dinosaurio ornitópodo, una vértebra de dinosaurio terópodo, así como restos aislados de condriktios, osteíctios y crocodilomorfos (Gasca, 2011).

Material y metodología

El material estudiado es una tibia izquierda incompleta recuperada en numerosos fragmentos (MPZ 2024/333) asignada a un espécimen iguanodontio indeterminado (Gasca, 2011) (Fig. 1A). El material (sigla de campo MAC-1) fue recolectado por el grupo Aragosaurus en una prospección de 2010, y se encuentra depositado en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza.

Se realizó una lámina delgada de una sección transversal de la diáfisis (Fig. 1B) en las instalaciones del SAI de la Universidad de Zaragoza, de acuerdo con la metodología estandarizada (Cerda *et al.*, 2020) y delimitando un grosor final de $\approx 50-80 \mu\text{m}$. Durante su estudio se utilizó un microscopio petrográfico Olympus BX53M alojado en las instalaciones de IUCA-UNIZAR.

La terminología empleada en la descripción osteohistológica sigue a Buffrénil y Quilhac (2021).

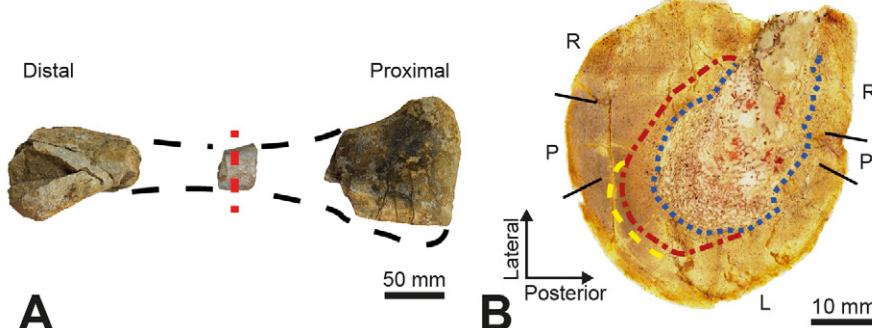


Fig. 1.- Tibia MPZ 2024/333. [A] Vista medial a escala macroscópica. La línea discontinua roja indica el punto de corte. [B] Sección delgada incluyendo la delineación de la cavidad medular (azul), del tejido grueso esponjoso compactado (rojo) y del tejido haversiano (amarillo). Se indica también la compartmentación de la vascularización laminar (L), plexiforme (P) y reticular (R). Versión a color disponible online.

Fig. 1.- Tibia MPZ 2024/333. [A] Macroscopic scale medial view. The red dashed line indicates the cut point. [B] Thin section including delineation of the medullary cavity (blue), compacted coarse cancellous tissue (red) and Haversian tissue (yellow). Partitioning of the laminar (L), plexiform (P) and reticular (R) vascularization is also indicated. Colour version available online.

Resultados

Descripción osteológica

La muestra preserva los extremos proximales y distales casi en su totalidad y numerosos fragmentos diafisarios.

El extremo proximal se expande anteroposteriormente. La cara medial es convexa y la cresta cnemial no se preserva. El borde posterior presenta un cóndilo interno prominente, separado del cóndilo externo más pequeño por un surco intercondilar. En la cara lateral aparece un cóndilo accesorio desplazado anteriormente.

El fragmento de diáisis seleccionado para el estudio osteohistológico corresponde aproximadamente a la mitad de la diáisis y posee una sección ovalada, con un diámetro de 42-44 mm.

El extremo distal se expande lateromedialmente. El maléolo interno es prominente medialmente, y su superficie articular se encuentra orientada anterolateralmente. En vista anterior presenta un margen medial recto del que emerge una cresta aductora, y un margen lateral donde se localiza una faceta plana, alargada verticalmente y con una orientación anterolateral respecto a la articulación distal con la fíbula. En vista posterior el extremo distal es cóncavo en sentido lateromedial. El maléolo externo es prominente distalmente y su cara articular se orienta hacia el lado medial de la tibia.

Los extremos distal y proximal presentan una morfología similar a las de ornitópodos iguanodontios estiracosternos como *Ouranosaurus* (Taquet, 1976) o *Iguanodon* (Norman, 1980).

Descripción osteohistológica

El borde perióstico y la cavidad medular han sufrido una significativa degradación fosildiagenética, pero la mayoría del tejido compacto se preserva sin alteraciones estructurales. En conjunto, su distribución varía según el plano anatómico. Desde el área posterior se desarrolla un engrosamiento cortical en sentido centrífugo, mientras que la cavidad medular, de amplio diámetro, experimenta una expansión posterolateral. El estado de alteración de la cavidad medular impide valorar el grado de compacidad del tejido esponjoso asociado.

En torno a la región perimedular del área anterior se identifica una franja birefringente de tejido grueso esponjoso compactado (en adelante TEGC) (Fig. 2A). Este se compone por cámaras de reabsorción de morfología convolucionada, además de por osteonas primarias y secundarias con una orientación y diámetro variables e inusualmente elongados. Esta distribución espacial de TEGC coincide con la identificada en tibias de otros ornitópodos (Hübner, 2012), si bien en MPZ 2024/333 no parece desarrollarse en asociación con la "cuña anterolateral" que se observa en otros taxones (Hübner, 2012; Freedman Fowler y Horner, 2015; Woodward *et al.*, 2015; Maíllo *et al.*, 2025).

En el extremo más anteromedial de este TEGC se desarrolla también una franja estrecha de tejido haversiano con límites difusos, pues la dinámica de remodelación de las microestructuras implicadas difumina la transición entre la matriz extracelular y el tejido haversiano. Esta condición dificulta el conteo de generaciones de osteonas secundarias, el cual incluye entre una y dos generaciones según el segmento observado. El resto de tejido cortical genera un complejo fibroso-paralelo, aunque también se identifican pequeños cúmulos aislados de osteonas secundarias en otros puntos de la sección.

En cuanto a la distribución vascular, la sección presenta una ordenación diferente entre las áreas medial y lateral. La mitad medial presenta canales vasculares simples y osteonas primarias agrupadas circunferencialmente en torno al eje longitudinal del hueso, generando un patrón mayoritariamente laminar (Fig. 2B). Esta vascularización transiciona a una plexiforme en los puntos más posteriores y anteriores de la sección, incorporando

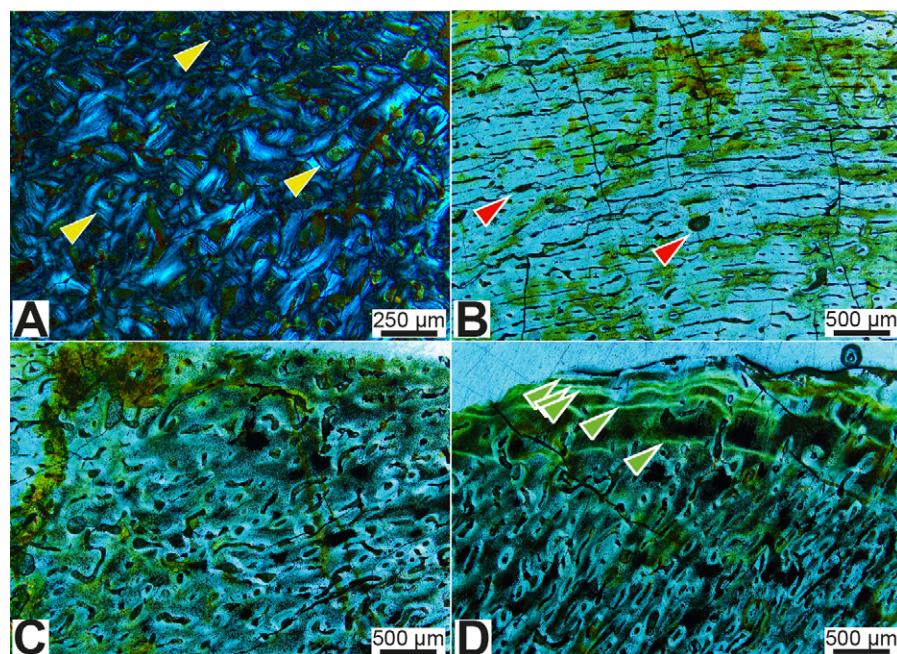


Fig. 2.- Sección delgada de MPZ 2024/333 bajo nícolas cruzados con lámina de yeso. [A] Tejido esponjoso grueso compactado en área anterior. Las flechas amarillas indican osteonas secundarias. [B] Patrón laminar en área medial. Las flechas rojas indican osteonas primarias. [C] Patrón reticular en área lateral. [D] Dispersión de LAGs (flechas verdes) en el borde perióstico lateral. Versión a color disponible online.

Fig. 2.- Thin section of MPZ 2024/333 under crossed Nicols with a gypsum filter. [A] Compacted coarse cancellous tissue in anterior area. Yellow arrowheads indicate secondary osteons. [B] Laminar pattern in medial area. Red arrowheads indicate simple canals and primary osteons. [C] Reticular pattern in lateral area. [D] Dispersion of LAGs (green arrowheads) in the lateral periosteal border. Colour version available online.

un patrón reticular cada vez más dominante en la mitad lateral restante (Fig. 2C).

En el borde anterolateral se identifican también fibras de Sharpey y al menos cinco líneas de detención de crecimiento (también conocidas como LAGs, iniciales del término inglés *Lines of Arrested Growth*). Tres de estas LAGs se encuentran estrechamente apelmazadas entre sí, mientras que las dos más internas aumentan ligeramente su espaciamiento (Fig. 2D). La ausencia de marcas en porciones más internas de esta área y el apelmazamiento súbito de las LAGs en el borde perióstico podría sugerir la elaboración de un sistema fundamental externo, pero la abundante vascularización presente y la identificación de canales y osteonas primarias "cortadas" en el límite más degradado del borde perióstico descartan el diagnóstico de esta estructura.

Cabe añadir que en la región anteromedial adyacente al TEGC se conservan también tres LAGs adicionales, aunque en el borde perióstico más próximo no se observan otras equivalentes a las identificadas en el borde anterolateral. La proyección de estas tres LAGs internas hacia el área anterolateral queda solapada por la franja de TEGC, mientras que en sen-

tido posteromedial tampoco es posible trazar su seguimiento pese a la ausencia de remodelación. La omisión de LAGs en esta dirección resulta inusual, ya que, aunque la aposición de nuevo tejido perióstico se realiza de forma centrífuga, los huesos largos se caracterizan por ser elementos de elevada simetría y que no experimentan procesos significativos de deriva cortical (de Buffrénil y Quilhac, 2021).

Discusión

Ontogenia

La complejidad microestructural de la muestra y la ausencia de más huesos disponibles implican que su clasificación ontogenética precise de parámetros tanto a escala macroscópica como microscópica.

Durante el estudio osteológico, la dimensión de los extremos proximal y distal y su morfología, con cóndilos y maléolos plenamente desarrollados, sugieren que el espécimen habría sobrepasado la ontogenia más temprana, adquiriendo un tamaño moderado. Sin embargo, el diámetro diafisario resulta menor respecto al de otros iguanodontios osteológicamente semejantes que ya han alcanzado el estadio adulto (Taquet, 1976; Norman, 1980).

Respecto al estudio osteohistológico, la cantidad de LAGs preservadas se distribuye de forma irregular a lo largo del hueso, dificultando la aproximación esqueletocronológica. En la región interna del área medial se conservan tres LAGs, mientras que en la periferia lateral se identifican cinco. El distanciamiento entre ambas agrupaciones plantea la posibilidad de que se traten de dos complejos de marcas de crecimiento múltiples, lo cual previene la estimación de una edad concreta para el espécimen. Asimismo, la remodelación de la región perimedular y la ausencia de gran parte del borde perióstico implicaría un sesgo adicional en este conteo.

En cualquier caso, el espaciamiento entre las LAGs internas y periféricas no varía demasiado (entre 200 y 500 µm), sugiriendo un ritmo de aposición invariable durante la generación de ambas agrupaciones. Esto implicaría que el espécimen se encontraba lejos de alcanzar la madurez esquelética, una hipótesis que resultaría coherente con el diámetro diafisario menor previamente mencionado.

Teniendo en cuenta este conjunto de datos, el espécimen de Masía de los Cerezos sería catalogado como un individuo juvenil tardío o subadulto temprano.

Microestructuras y locomoción

MPZ 2024/333 presenta una distribución vascular inusual que contrasta con la simetría habitual en huesos apendiculares. Además del despliegue vascular laminar en la mitad medial y reticular en la mitad lateral, que implica una fisiología metabólica variable entre ambas áreas, se observa un engrosamiento cortical anterolateral que podría asociarse a un incremento de la carga biomecánica (Cubo *et al.*, 2015). Esta asunción sería consistente con la presencia restringida de fibras de Sharpey en dicha área.

Por otra parte, el desarrollo de una franja de TEGC suele ser habitual en las regiones metafisarias del hueso, mientras que su persistencia en la diafisis refleja una funcionalidad biomecánica por compactación (de Buffrénil y Quilhac, 2021).

Este conjunto de propiedades parece indicar un cambio progresivo en la aplicación de cargas sobre la tibia, un proceso que podría vincularse con la transición entre los distintos modos de locomoción

característicos de Iguanodontia. De esta manera, el espécimen MPZ 2024/333 sería un individuo juvenil tardío o subadulto temprano que experimentaba un cambio postural previo a la madurez esquelética. Esta hipótesis es coherente con las observaciones en el ornitópodo cuadrúpedo *Sauropeltes*, cuyos espécímenes de menor talla presentaban un TEGC más dominante respecto a los adultos (Słowiak *et al.*, 2020). Respecto a ornitópodos bípedos y de pequeño tamaño, *Dysalotosaurus* desarrolla la relación inversa (Hübner, 2012), planteando quizás un cambio postural temprano de cuadrupedalismo a bipedalismo entre la etapa perinatal y adulta, como ocurre en otros ornitisquios de talla y peso similares (Zhao *et al.*, 2013).

En relación con esta transición locomotora, cabe mencionar la posible asociación de una microestructura adicional, la "cuña anterolateral". Dicha estructura no ha sido observada en la tibia de *Masia* de los Cerezos, pero ha sido identificada en otros ornitópodos de talla y posición filogenética diversas. Por ejemplo, su desarrollo en ornitópodos de pequeño tamaño es persistente a lo largo de su ontogenia (Hübner, 2012), mientras que en ornitópodos de mayor tamaño se desarrolla únicamente en etapas próximas a la madurez esquelética (Freedman Fowler y Horner, 2015; Woodward *et al.*, 2015; Maíllo *et al.*, 2025).

En MPZ 2024/333, el desarrollo de TEGC en el área anterior y su clasificación ontogenética distanciada de la madurez sexual podrían ser consistentes con el futuro desarrollo de una "cuña anterolateral" en dicha área. Sin embargo, la comprensión de este tipo de microestructuras requiere de un estudio más profundo y detallado taxonómicamente.

Conclusiones

El análisis osteohistológico de MPZ 2024/333 y su comparación taxonómica han permitido explorar su esqueletocro-

nología y posibles adaptaciones biomecánicas. La combinación de marcadores microestructurales, incluyendo la distribución vascular asimétrica, el engrosamiento anterolateral y la presencia de TEGC, sugieren una modificación en la aplicación de cargas sobre la tibia, posiblemente vinculada a un cambio postural previo a la madurez esquelética.

Contribución de los autores

Maíllo: estructura del trabajo, metodología, adquisición de datos, edición, figuras, revisión del manuscrito, investigación/análisis. Hidalgo-Sanz: adquisición de datos, revisión del manuscrito, investigación/análisis. Moreno-Azanza: revisión del manuscrito, coordinación, supervisión. Gasca: investigación/análisis, revisión del manuscrito, coordinación, supervisión.

Agradecimientos

Los autores desean agradecer las revisiones anónimas que han ayudado a mejorar este trabajo, así como el servicio prestado por el SAI de la Universidad de Zaragoza. Este trabajo ha contado con el apoyo de los proyectos PID2021-122612OB-I00, MINECO/FEDER, UE, y RYC2021-034473-I, financiado por MCIN/AEI/10.13039/501100011033, la Unión Europea (NextGenerationEU), Gobierno de Aragón, FEDER (E18_23R Aragosaurus: Recursos geológicos y Paleoambientes) y la Fundação para a Ciência e Tecnologia (FCT-MCTES) de Portugal (proyecto PTDC/CTA-PAL/2217/2021 y Unidad de Investigación GeoBioTec UIDB/04035/2020).

Referencias

- Aurell, M., Bádenas, B., Gasca, J.M., Canudo, J.I., Liesa, C.L., Soria, A.R., Moreno-Azanza, M. y Najes, L. (2016). *Cretaceous Research* 65, 138-162.
de Buffrénil, V. y Quilhac, A. (2021). In:

Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology (de Buffrénil, V., de Ricqlès, A.J., Zylberberg, L. y Padian, K., Eds.). CRC Press, Boca Raton, 147-190.

Cerda, I., Pereyra, M., Garrone, M., Ponce, D., Navarro, T., González, R., Militello, M., Luna, C. y Jannello, J. (2020). *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 20 (1): 15-28.
<https://doi.org/n5b4>

Cubo, J., Woodward, H., Wolff, E. y Horner, J.R. (2015). *PLoS ONE*, 10 (7): 1-11.
<https://doi.org/g5zm7w>

Freedman Fowler, E.A. y Horner, J.R. (2015). *PLoS ONE*, 10 (11): 1-55. <https://doi.org/f8b3wz>

García-Cobeña, J., Verdú, F.J. y Cobos, A. (2023). *Journal of Iberian Geology*, 50: 57-66.
<https://doi.org/n5b3>

Gasca, J.M. (2011). *Paleontologia i evolució*, memoria especial 5: 179-183.

Hübner, T.R. (2012). *PLoS ONE*, 7 (1): 1-29.
<https://doi.org/fx9t9b>

Maíllo, J., Hidalgo-Sanz, J., Gasca, J.M., Canudo, J.I. y Moreno-Azanza, M. (2025). *Journal of Anatomy*, 00: 1-22.
<https://doi.org/10.1111/joa.14225>

Norman, D.B. (1980). *Memoires Institut Royal Des Sciences Naturelles de Belgique*, 178: 7-83.

Salas, R., Guimerà, J., Mas, R., Martín-Closas, C., Meléndez, A. y Alonso, A. (2001). *Mémoires du Muséum Nationale de l'Histoire Naturelle* 186, 145-185.

Słowiak, J., Szczygielski, T., Ginter, M. y Fostowicz-Frelak, Ł. (2020). *Palaeontology*, 63 (4): 579-599.
<https://doi.org/n5b2>

Taquet, P. (1976). *Cahiers de Paléontologie*: 1-191.

Werning, S. (2012). *PLoS ONE*, 7 (3): 1-25.
<https://doi.org/n5bz>

Woodward, H.N., Freedman Fowler, E.A., Farlow, J.O. y Horner, J.R. (2015). *Paleobiology*, 41 (4): 503-527.
<https://doi.org/f7xbqk>

Zhao, Q., Benton, M.J., Sullivan, C., Sander, P.M. y Xu, X. (2013). *Nature Communications*, 4 (1): 1-8.
<https://doi.org/gbdkv2>