



# PALEOHISTOLOGÍA Y PERMINERALIZACIÓN DE DOS SAURÓPODOS DEL CICLO JURÁSICO EN LA SUBCUENCA DE GALVE (TERUEL, ESPAÑA)

*Paleohistology and permineralization of two sauropods of the Jurassic cycle in the Galve subbasin (Teruel, Spain)*

Celia Jurado<sup>1</sup>, Blanca Bauluz<sup>1</sup>, Diego Castanera<sup>2</sup> y José Ignacio Canudo<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> *Aragosaurus: Recursos geológicos y paleoambientes, IUCA, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, 50009 Zaragoza, España. celia.jbello@gmail.com*

<sup>2</sup> *Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, c/ Escola Industrial 23, 08201 Sabadell, Barcelona, España*

<sup>3</sup> *Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza, Plaza Basilio Paraíso, 50004 Zaragoza, España*

**Abstract:** *In this work a paleohistological approach to two sauropod dinosaurs, Galvesaurus herreroi Barco et al., 2005 and an undescribed specimen have been performed. The former comes from the Cuesta Lonsal site in Galve (Teruel) and it is late Kimmeridgian in age whereas the latter have been found in La Peñuela site in Camarillas (Teruel) and it is Berriasian in age. The histological observations of the skeletal remains that were made from the thin sections in an optical microscope have allowed to determine the ontogenetic stage of the sauropods at the time of their death: Galvesaurus and the sauropod of La Peñuela were adult and senile specimens, respectively. A mineralogical study of the paleohistological samples has also been carried out, combining optical and field emission scanning microscopy (FESEM). In the study it is observed that the diagenetic processes are similar in the bone remains of the two specimens. The apatite of the bones has not been modified during diagenesis. The fillings in vascular channels and cavities are mainly calcite cements, detrital grains and oxides. The fact that the observed processes are similar in the two individuals is probably due to the lithological similarity and the geological history of the formations in which the specimens were collected.*

**Keywords:** *paleohistology, permineralization, Sauropoda, ontogeny, Teruel, Galve subbasin.*

**Resumen:** *En este trabajo se realiza una aproximación a la paleohistología de dos dinosaurios saurópodos, Galvesaurus herreroi Barco et al., 2005 y un saurópodo indeterminado. El primero procede del yacimiento Cuesta Lonsal de Galve (Teruel) de edad Kimmeridgiense superior mientras que el segundo se ha encontrado en el yacimiento La Peñuela en Camarillas (Teruel) cuya de edad es Berriasiense. Las observaciones histológicas realizadas a partir de láminas delgadas de los restos óseos en microscopio óptico, han permitido determinar el estadio ontogenético de los saurópodos en el momento de su muerte, tratándose en Galvesaurus y el saurópodo de La Peñuela de ejemplares adulto y senil, respectivamente. Así mismo, se ha realizado un estudio mineralógico de las muestras paleohistológicas combinando la microscopía óptica y electrónica de barrido de emisión de campo (FESEM). En el estudio se observa que los procesos diagenéticos son similares en los restos óseos de los dos ejemplares. El apatito que compone los huesos no ha sido modificado durante la diagénesis. Los rellenos en los canales y cavidades vasculares*

*son mayoritariamente cementos calcíticos, granos detríticos y óxidos. El hecho de que los procesos observados sean similares en los distintos individuos se debe probablemente a la similitud litológica y de historia geológica de las formaciones en las que los ejemplares fueron encontrados.*

**Palabras clave:** paleohistología, fosildiagénesis, Sauropoda, ontogenia, Teruel, subcuenca de Galve.

Jurado, C., Bauluz, B., Castanera, D., 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 (2): 3-16.

## Introducción

La paleohistología se ha revelado como una potente herramienta para estudiar diferentes aspectos paleobiológicos de los vertebrados extintos, en general, y de los dinosaurios en particular (Padian y Lamm, 2013; Bailleul *et al.*, 2019). Los estudios paleoecológicos resultan complejos en el caso de los organismos extintos debido a que la información proviene casi exclusivamente de restos óseos y, en muchos casos son fragmentarios. Por esta razón, la paleohistología es una metodología que aporta interesante y diferenciadora información paleobiológica al permitir realizar inferencias imposibles con solo la morfología de los huesos (Chinsamy-Turan, 2005). Información paleobiológica como el grado de desarrollo ontogenético, la velocidad de crecimiento, el sexo y la edad de los dinosaurios, así como los procesos fosildiagénéticos pueden reconstruirse a través del estudio de secciones delgadas de hueso (Bailleul *et al.*, 2019). Además, la paleohistología ha pasado a ser una técnica habitual en la descripción de nuevos taxones de dinosaurios, donde además de la morfología externa se describe la microanatomía obtenida en cortes histológicos (Chinsamy-Turan, 2005; Padian y Lamm, 2013). Un aspecto especialmente interesante son los significativos avances en la evaluación de la madurez de los dinosaurios (Griebeler *et al.*, 2013; Mitchell *et al.*, 2017; Perales-Gogenola *et al.*, 2019; Woodward, 2019). Estas publicaciones tratan de recuperar información de la vida del organismo conservada en microestructuras en su hueso, así como una propuesta de la edad de muerte del dinosaurio. En los últimos años se han desarrollado numerosos trabajos paleohistológicos que permiten inferir aspectos paleobiológicos en dinosaurios saurópodos (*e.g.*, Klein y Sander, 2008; Stein *et al.*, 2010; Mitchell y Sander, 2014; Mitchell *et al.*, 2017).

La biodiversidad de dinosaurios saurópodos es significativa en el intervalo del final del Jurásico y el comienzo del Cretácico (Kimmeridgiense-Berriasiense) en España. En particular en la Cordillera Ibérica, hasta el momento se han descrito varios saurópodos entre los que destacan *Aragosaurus* (Sanz *et al.*, 1987), *Losillasaurus* (Casanovas *et al.*, 2001), *Galvesaurus* (Barco *et al.*, 2005), y *Turiasaurus* (Royo-Torres *et al.*, 2006), además de los restos de otros taxones sin describir (Royo-Torres *et al.*, 2007; Aurell *et al.*, 2016). En España hay pocos trabajos paleohistológicos sobre dinosaurios, y generalmente realizados en niveles estratigráficos más modernos. Se puede citar la caracteri-

zación de la madurez de los ornitópodos del Barremiense de La Cantalera - 1 (Perales-Gogenola *et al.*, 2019), la descripción paleohistológica de los saurópodos titanosaurios del Campaniense superior-Maastrichtiense inferior de Valencia (Company, 2011) o la descripción de los hadrosaurios enanos del Maastrichtiense superior del Pirineo de Huesca (Company *et al.*, 2015).

El principal objetivo de este trabajo es realizar por primera vez una aproximación paleohistológica y a los procesos de permineralización de dos saurópodos de los yacimientos de Cuesta Lonsal y La Peñuela del final de la secuencia Jurásica de la Cordillera Ibérica. El saurópodo *Galvesaurus* del yacimiento de Cuesta Lonsal es uno de los saurópodos ibéricos del final del Jurásico con más interés debido a su incierta posición filogenética. Los restos de *Galvesaurus* son fragmentarios, pero tienen un gran interés al estar *Galvesaurus* posicionado en una zona del árbol filogenético de los saurópodos con pocos taxones, lo que provoca diferencias en cuanto a su posición filogenética. Royo-Torres *et al.* (2006) lo han considerado como miembro de Turiasauria, junto a *Losillasaurus* y *Turiasaurus*; sin embargo otros autores lo sitúan en la base de la radiación Macronaria a partir de sus vértebras cervicales (Barco *et al.*, 2006; Barco y Canudo, 2012). En los últimos años se han publicado propuestas filogenéticas con resultados similares (Carballido *et al.*, 2015), incluso recientemente Pérez-Pueyo *et al.* (2019) han podido precisar más esta posición a partir de material recuperado recientemente y aun sin describir, situando a *Galvesaurus* como braquiosáurido primitivo cercano a *Lusotitan*, un taxón descrito en el Kimmeridgiense-Titoniense de Portugal (Mannion *et al.*, 2013). Los fósiles de un saurópodo hallado en el yacimiento de La Peñuela (Aurell *et al.*, 2016) son los restos de un gran ejemplar sin identificar y pendiente de excavar, del que se han recuperado algunos fragmentos en la superficie del yacimiento.

El análisis paleohistológico permitirá evaluar la calidad de la fosilización de los huesos de los yacimientos de Cuesta Lonsal y La Peñuela para futuros estudios paleohistológicos, bien sobre otros restos de los yacimientos o bien estudios más detallados sobre los mismos taxones. Además, se plantea por primera vez, conocer la edad de muerte de estos saurópodos, así como la mineralogía y el proceso de permineralización sufrido por los huesos (*e.g.* recristalizaciones y cementaciones) durante la fosilización y diagénesis.

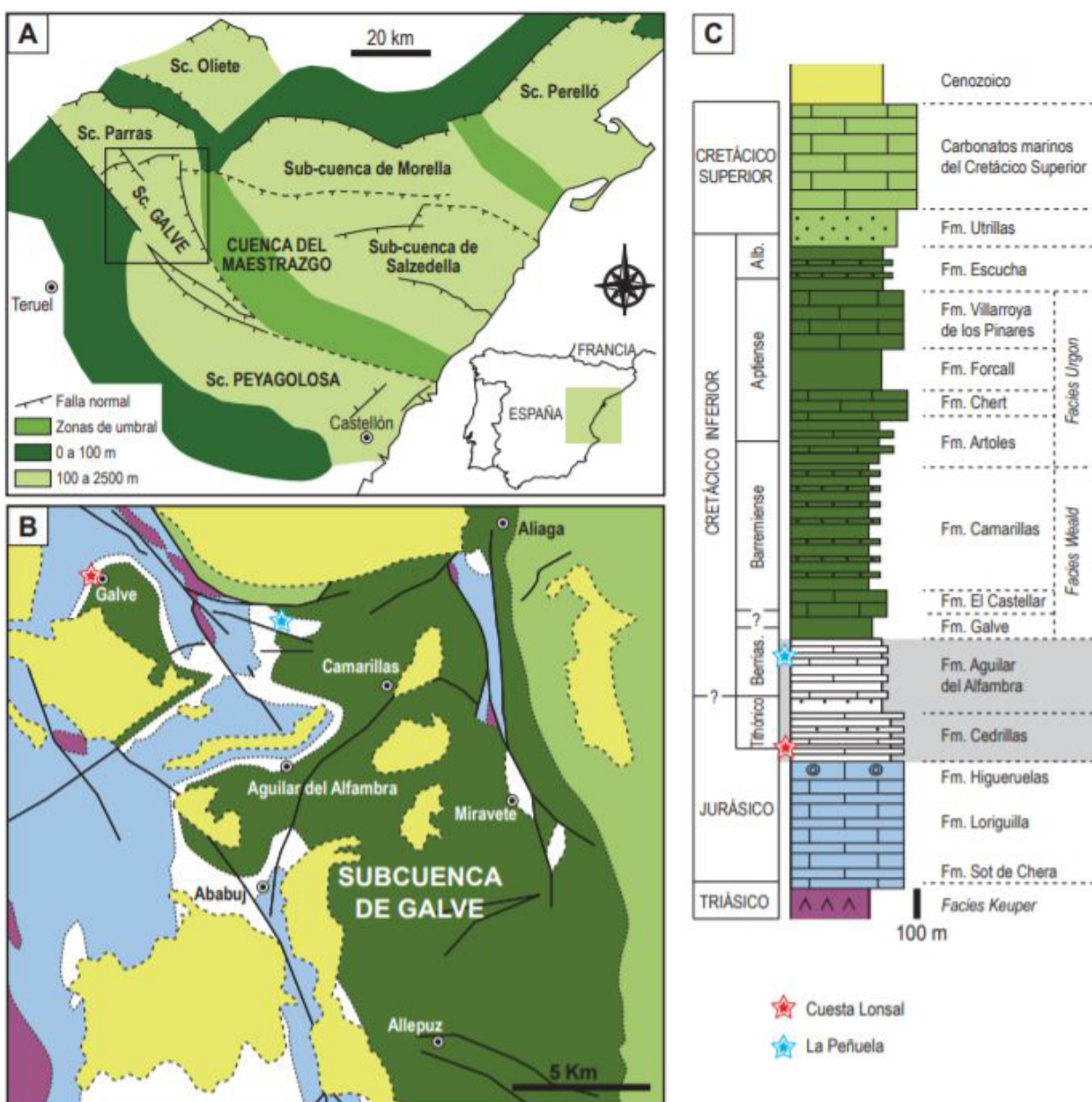
## Situación geográfica y geológica

El yacimiento de Cuesta Lonsal es la localidad tipo del holotipo de *Galvesaurus* (Barco *et al.*, 2005). Cuesta Lonsal se encuentra en el término municipal de Galve (provincia de Teruel, España), a unos 500 m al oeste del núcleo urbano (Fig. 1). Galve se encuentra, a unos 55 km al norte de la capital de la provincia. El yacimiento de La Peñuela se sitúa en el término municipal de Camarillas, a solo 10 km al este de Galve. Ambas localidades se localizan en la Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica. Geológicamente, los dos yacimientos se sitúan en la Cuenca del Maestrazgo conformada durante el Mesozoico. La zona oriental de Iberia estuvo sometida al final del Jurásico y al comienzo del Cretácico a una etapa extensional que dio lugar a la formación de varias cuencas y subcuencas cuyo desarrollo

estuvo controlado por la actividad de fallas normales de dirección variable formándose diferentes dominios sedimentarios (Salas *et al.*, 2001; Aurell *et al.*, 2016). La denominación de Cuenca del Maestrazgo se propuso para agrupar a todos los materiales del final del Jurásico y comienzo del Cretácico identificados en las diferentes subcuencas que aparecen en la zona de enlace entre la Cordillera Ibérica y la Cordillera Costero Catalana (Salas y Guimerá, 1996). Los yacimientos de Cuesta Lonsal y La Peñuela quedan dentro de la subcuenca de Galve, al oeste de la Cuenca del Maestrazgo (Fig. 1).

### Yacimiento de Cuesta Lonsal

El yacimiento se encuentra en una estructura tectónica de orientación N-S conocida en la literatura como el sin-



**Fig. 1.-** Situación geográfica y geológica de los yacimientos. A. Cuencas y subcuencas sedimentarias en el este de Iberia durante el Jurásico Superior-Cretácico Inferior. La subcuenca Galve está ubicada en el extremo occidental de la cuenca del Maestrazgo. B. Mapa geológico de la subcuenca de Galve en el que se indica la situación de los dos yacimientos estudiados en este trabajo. C. Serie estratigráfica sintética de la subcuenca de Galve. Modificadas de Aurell *et al.* (2016, 2019).

clinal de Galve que pliega materiales del Jurásico Superior y Cretácico Inferior. Estas unidades representan ambientes de sedimentación marina, transicional y continental de edad del Kimmeridgiense hasta el Aptiense inferior (Soria *et al.*, 1995; Aurell *et al.*, 2016). El yacimiento Cuesta Lonsal aparece en el flanco oeste del mencionado sinclinal, en concreto en la parte inferior de la Formación Cedrillas (Fig. 1). Tradicionalmente estos materiales se habían incluido como parte de la Formación Villar del Arzobispo (Mas *et al.*, 1984), con su localidad tipo en la Cuenca Suribérica (Valencia). La Cuenca Suribérica y la Cuenca del Maestrazgo tuvieron una evolución tectosedimentaria independiente y diferente durante la etapa de *rift* del Jurásico terminal e inicio del Cretácico (Salas *et al.*, 2001). Como resultado de esta distinta evolución aparecen diferencias estratigráficas, litológicas y estructurales significativas entre ambas cuencas, lo que han llevado a Aurell *et al.* (2019) a definir recientemente la Formación Cedrillas para este intervalo temporal en la Cuenca del Maestrazgo. La formación Cedrillas se sitúa estratigráficamente entre la Formación Higuieruelas de edad Kimmeridgiense superior y la Formación Aguilar del Alfambra de edad Titoniense inferior-Berriasiense inferior (Aurell *et al.*, 2019).

Litológicamente la Formación Cedrillas presenta una gran variedad de facies que varían de carbonatadas, mixtas y siliciclásticas y que se depositaron en una zona costera a marina somera en la que alternaron episodios de llanura costera fangosa asociada a un lagoon carbonatado, y otros con desarrollo de un delta dominado por el oleaje (Val *et al.*, 2019). Los restos de *Galvesaurus* se recuperaron asociados a los sedimentos terrígenos de la parte inferior de la formación, concretamente en la parte superior de la primera secuencia definida por Val *et al.* (2019) (ver también Pérez-Pueyo *et al.*, 2019). Los fósiles del yacimiento de Cuesta Lonsal se encuentran a techo de un nivel de areniscas y en la base del nivel lutítico situado inmediatamente encima que encajarían con las facies de *channelized sandstones* y de *reddish to ochre lutites* respectivamente, definidas por Val *et al.* (2019). Estas facies representan la migración lateral de canales fluviales en la llanura costera lutítica (Val *et al.*, 2019). La edad de la Formación Cedrillas en Galve se han situado tradicionalmente en el Titoniense-Berriasiense sin precisar (Pérez-Lorente *et al.*, 1997), pero una reciente datación basada en datos de isótopos de estroncio y la presencia del foraminífero bentónico *Alveosepta jaccardi* en niveles carbonatados de la primera secuencia (pero ausente en el resto de secuencias) situarían a Cuesta Lonsal en el final del Kimmeridgiense terminal, siendo la edad de la formación Kimmeridgiense terminal-Titoniense inferior (Val *et al.*, 2019) y envejeciendo sustancialmente la edad del holotipo de *Galvesaurus*.

#### Yacimiento de La Peñuela

El yacimiento de La Peñuela está incluido en la parte superior de la Formación Aguilar del Alfambra de la subcuenca de Galve considerada tradicionalmente como parte de la secuencia Titoniense-Berriasiense (junto con la Formación Cedrillas) o “Purbeck” (Aurell *et al.*, 2016, 2019).

Los límites de la unidad son en su mayoría discordantes con las unidades infra- y suprayacentes. Litológicamente, la formación se compone de una amplia variedad de facies clásticas, mixtas y carbonatadas que se depositaron en zonas de llanura costera y zonas submareales someras en una llanura de mareas abierta dominada por tormentas (Bádenas *et al.*, 2018). Los fósiles del yacimiento de La Peñuela se encuentran a techo de un nivel de areniscas y en la base del nivel lutítico situado inmediatamente encima, en una disposición similar a Cuesta Lonsal. Corresponden con facies de la zona supramareal-intermareal en el modelo definido por Bádenas *et al.* (2018), si bien la sedimentología particular de estos depósitos están actualmente en estudio. Los datos biostratigráficos con carófitas y los datos de isótopos de estroncio sugieren que la Formación Aguilar del Alfambra tiene una edad Titoniense inferior a Berriasiense inferior. En concreto, la Formación Aguilar del Alfambra contiene una asociación de carófitas (*Clavator grovesii* var. *grovesii* y *Clavator grovesii* var. *discordis*) que se atribuyen al Berriasiense, con mayor probabilidad Berriasiense temprano (Martín-Closas, 2000; Aurell *et al.*, 2019). Recientemente han sugerido incluir el Berriasiense como el piso más moderno Jurásico (ver discusión en Aurell *et al.*, 2019 y referencias), por consiguiente el piso Cretácico más antiguo sería el Valanginiense. Si finalmente la Comisión Internacional de Estratigrafía aprueba esta propuesta, el saurópodo de La Peñuela (Fig. 1) tendría una edad de Jurásico Superior.

#### Material y métodos

El material estudiado se ha seleccionado de los huesos depositados en la colección del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (MPZ). Las preparaciones paleohistológicas han sido depositadas en la tipoteca del museo (Canudo, 2018). Dado que los análisis requeridos para la caracterización paleohistológica son destructivos, se seleccionaron fragmentos de huesos de menor interés para otro tipo de estudios y que mantuvieran la parte externa del hueso. Teniendo en cuenta el material disponible se seleccionaron dos fragmentos de hueso largo (La Peñuela) y siete fragmentos más diversos en Cuesta Lonsal.

El material estudiado de *Galvesaurus herreroi* son siete fragmentos correspondientes al esqueleto axial, en algunos casos indeterminados: MPZ 2019/376 (fragmento de vértebra), MPZ 2019/377, MPZ 2019/378, MPZ 2019/379 (fragmentos indeterminados), MPZ 2019/380 (fragmento de vértebra cervical), MPZ 2019/381 (fragmento distal de arco hemal) y MPZ 2019/382 (esquirla de hueso largo). Las cinco primeras siglas se corresponden con fragmentos de hueso recuperados en la campaña de excavación de 1994 dirigida por la Dra. Gloria Cuenca, los dos restantes fueron recogidos en superficie durante una visita al yacimiento en el año 2017 (Tabla 1; Anexo I).

Los restos del saurópodo de La Peñuela corresponden con fragmentos medios de huesos largos indeterminados, posiblemente del zeugópodo: MPZ 2019/383 y MPZ 2019/384. Los huesos fueron recogidos en superficie durante labores de prospección en el año 2007 (Tabla 1; Anexo II).

| Taxón                       | Sigla        | Elemento                                               |
|-----------------------------|--------------|--------------------------------------------------------|
| <i>Galvesaurus herreroi</i> | MPZ 2019/376 | Fragmento de vértebra                                  |
|                             | MPZ 2019/377 | Fragmento indeterminado                                |
|                             | MPZ 2019/378 | Fragmento indeterminado, posible fragmento de vértebra |
|                             | MPZ 2019/379 | Fragmento indeterminado                                |
|                             | MPZ 2019/380 | Fragmento de vértebra cervical                         |
|                             | MPZ 2019/381 | Fragmento distal de arco hemal                         |
| Sauropoda indet.            | MPZ 2019/382 | Esquirla de hueso largo                                |
|                             | MPZ 2019/383 | Fragmento de hueso largo                               |
|                             | MPZ 2019/384 | Fragmento de hueso largo                               |

**Tabla 1.-** Elementos óseos utilizados para la descripción histológica de *Galvesaurus herreroi* y Sauropoda indet.

Las láminas delgadas de las muestras fueron realizadas por el Servicio de Preparación de Rocas y Materiales Duros de la Universidad de Zaragoza. Las láminas tienen un grosor de 100 µm siguiendo la metodología de Padian y Lamm (2013) en la que establecen que el citado grosor permite reconocer estructuras histológicas que no serían observables si este fuese menor. Este grosor permite reconocer la distribución de las fibras de colágeno y otras estructuras tridimensionales (Padian y Lamm, 2013).

La descripción paleohistológica se ha realizado en base al estudio de las muestras por microscopía de luz transmitida y posteriormente han sido analizadas a través de FES-EM. Las observaciones histológicas y del relleno de las cavidades vasculares de los huesos se realizaron en el Servicio de Microscopía Óptica e Imagen de la Universidad de Zaragoza, utilizando un microscopio Olympus AX70-TF, que tiene acoplada una cámara Olympus CAMEDIA C-7070 de 7,1 megapíxeles. Se tomaron fotografías de las muestras a través del programa a Cam2Com®, a una distancia focal de 17,3 mm. Las imágenes fueron tratadas con Adobe Photoshop CC y Adobe Illustrator CC.

Klein y Sander (2008) establecieron los denominados HOS (*Histological Ontogenetic Stages*, estadios ontogénicos histológicos) utilizando inicialmente ejemplares de saurópodos diplodócidos y macronarios basales. Posteriormente esta metodología se ha aplicado a otros grupos de macronarios más derivados como los titanosauroides (Klein *et al.*, 2009). Así, Klein y Sander (2008) definieron 13 HOS en función de siete tipos de tejidos estandarizados (desde Tipo A hasta Tipo G) encontrados en diferentes muestras. Los HOS se basan en el tipo de tejido óseo, la organización y densidad vascular, la presencia de marcas de crecimiento y la aparición de EFS (*External Fundamental System*; Cormark, 1987). Las etapas ontogénicas histológicas generalmente se relacionan con el tamaño del cuerpo del animal. Klein y Sander (2008) proponen que la madurez sexual se alcanza en el HOS-8, coincidiendo con un descenso en la vascularización, lo que no implica que los saurópodos hubiesen alcanzado su tamaño corporal máximo. Stein *et al.* (2010) definieron un nuevo HOS (HOS-14) al observar en huesos largos de saurópodos adultos varias generaciones de osteonas secundarias superpuestas, permitiendo diferenciar entre una remodelación ósea moderada (HOS-13) y elevada (HOS-14). En la mayoría de los saurópodos, tras la formación de EFS la remodelación ósea continúa a través de todo el hueso compacto eliminando el hueso primario y

sus características histológicas. Por tanto, las osteonas secundarias son la única estructura ósea remanente cuando los saurópodos alcanzan la senectud. Mitchell *et al.* (2017) tratan de cuantificar la remodelación ósea en varios taxones de saurópodos, al observar el tamaño, densidad y generaciones de osteonas secundarias en huesos largos. Establecen estadios de remodelación

ósea (*Remodeling Stages*, RS) para caracterizar el desarrollo de tejido haversiano en saurópodos adultos. Estos RS se establecen calculando el número máximo de generaciones de osteonas en la parte interna, media y externa del hueso compacto en base a la superposición de estas. Además, los estadios de remodelación ósea proporcionan información adicional sobre los cambios en la histología a través de la ontogenia en saurópodos.

La identificación de las fases minerales que forman el hueso y los rellenos dentro de este, su composición química y relaciones texturales se realizaron en el Servicio de Microscopía Electrónica de la Universidad de Zaragoza. Se utilizó un microscopio electrónico de barrido de emisión de campo (FESEM). Para el estudio se seleccionaron las láminas MPZ 2019/376 y MPZ 2019/380, pertenecientes a *Galvesaurus*, y MPZ 2019/383 del saurópodo de La Peñuela. Previamente se recubrieron con carbono para hacerlas conductoras de los electrones.

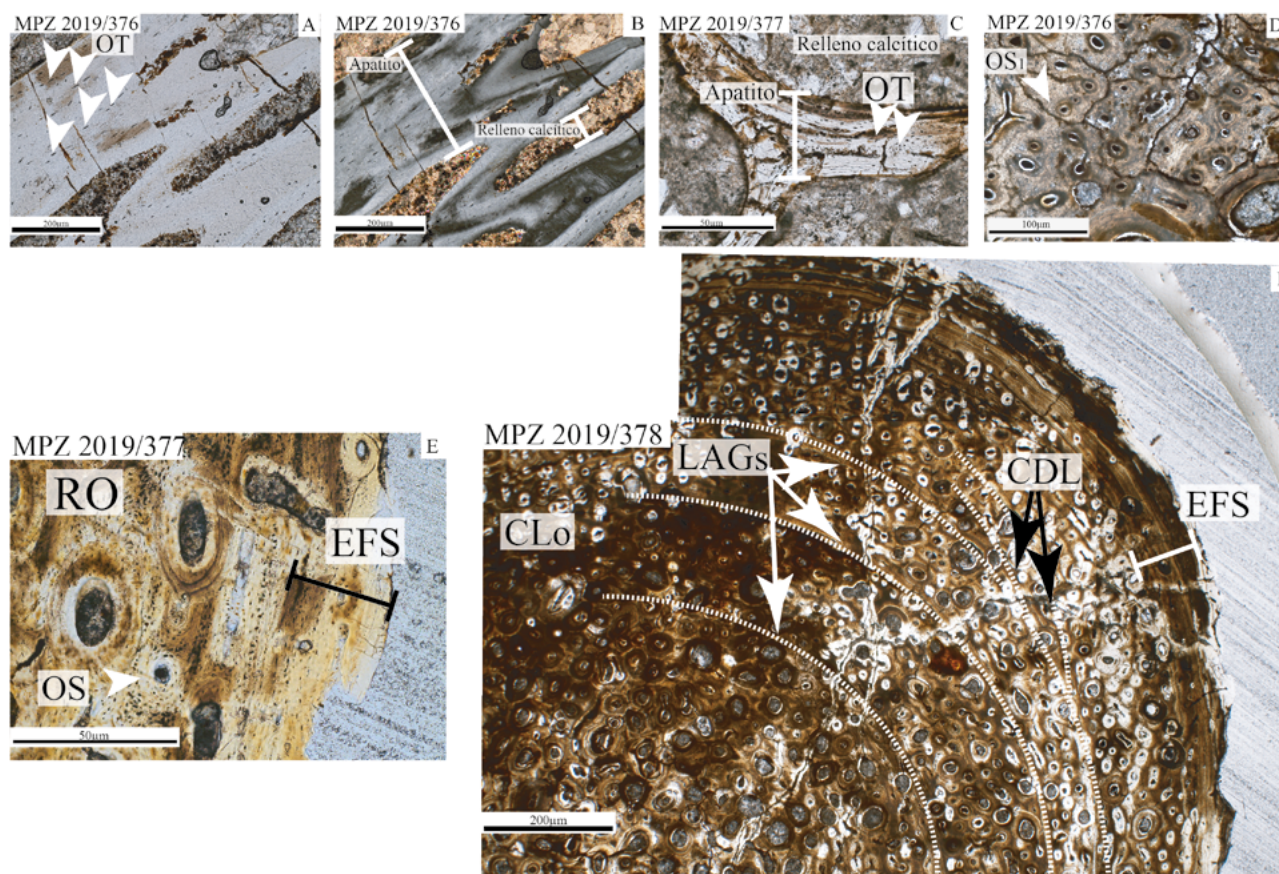
Las observaciones se realizaron en un FESEM Carl Zeiss MERLIN™. El microscopio está equipado con un detector Oxford EDS, INCA 350 (Oxford Instruments) con una resolución de energía entre 127 eV y 5,9 keV. Se trabajó a 15 Kv para obtener análisis químicos e imágenes composicionales generadas con la señal de rayos-X y electrones retrodispersados, respectivamente. Para la obtención de las imágenes de electrones retrodispersados se ha utilizado el detector AsB (*angle-selective backscatter*) (Lloyd, 1987). Los análisis químicos fueron procesados con el software AZTEC de Oxford, que dispone de estándares internos para la cuantificación. Los análisis se presentan en porcentaje en peso.

## Descripción de la paleohistología y la permineralización de *Galvesaurus*

### Paleohistología

Todas las muestras paleohistológicas estudiadas de *Galvesaurus herreroi* muestran secciones de hueso compacto (HC) y de hueso esponjoso (HE), aunque en algunos de los cortes solo está presente alguno de los tipos como se detalla en cada caso. En MPZ 2019/378 (posiblemente fragmento de vértebra) el corte perpendicular al eje largo del hueso se realizó en una sección distal, por lo que solo se observa hueso compacto. En el caso de MPZ 2019/376 (fragmento indeterminado; Fig. 2A, B) el corte es longitudinal al eje largo del hueso, de modo que no se aprecian las osteonas (OS) y otras estructuras histológicas, pero sí





**Fig. 2.-** Fotomicrografías de los restos óseos de *Galvesaurus herreroi*. A y B. Detalle del hueso esponjoso y rellenos calcíticos de las cavidades vasculares en un corte oblicuo a un fragmento de vértebra (A: nicoles paralelos; B: nicoles cruzados). C. Detalle de una trabécula fragmentada. D. Hueso primario en la porción compacta del hueso, donde se reconocen osteonas primarias. E. Porción compacta del hueso con tejido haversiano de tipo laxo. Se reconoce cierto grado de remodelación ósea y el sistema fundamental externo (EFS) en la zona superficial del hueso. F. Porción compacta del hueso. Aparecen señaladas en la imagen las líneas de crecimiento; se observa la presencia de líneas de deriva cortical que acaban contra LAGs. En la zona más externa del hueso se reconoce un EFS bien desarrollado. En la zona interna se aprecian canales vasculares con orientación longitudinal. Ver lista de abreviaturas en el texto.

el bandeo del apatito (Ap) y los rellenos calcíticos de las cavidades vasculares (CV), más evidentes en microscopía óptica trabajando con nicols cruzados (Fig. 2B). Este bandeo en el apatito que compone el hueso está generado por la orientación cristalográfica variable de los cristales, similar al descrito por Pyzalla *et al.* (2006) en el apatito de huesos de saurópodos.

En las porciones esponjosas de los elementos óseos de este saurópodo, las trabéculas (Tr) aparecen muy fragmentadas (MPZ 2019/377; Fig. 2C): en ellas se reconoce una matriz ósea de fibras paralelas. Las grietas que aparecen en las trabéculas del hueso están rellenas de cemento calcítico, del mismo modo que lo están las cavidades vasculares. Además se reconocen abundantes osteocitos y lagunas osteocíticas (OT; Fig. 2C).

En el hueso compacto se reconoce tanto hueso primario (formado por osteonas primarias; MPZ 2019/376, Fig. 2D) como hueso secundario, con cierto grado de remodelación ósea (RO; MPZ 2019/377; Fig. 2E), de forma que se reconoce tejido haversiano de tipo laxo, con matriz de fibras paralelas visible entre las osteonas secundarias (MPZ 2019/376, MPZ 2019/378; Fig. 2D–F). De este modo la orientación de canales vasculares es longitudinal (CLO) en

todos los casos.

Además, se reconocen distintos tipos de marcas de crecimiento en las secciones compactas. Por un lado aparecen marcas de crecimiento concéntricas al eje largo del hueso. Se trata de marcas de crecimiento detenido (LAGs) y annulis, líneas de crecimiento oscuras. Aparecen también las denominadas zonas, marcas de crecimiento claras. Las zonas se corresponden con episodios de crecimiento rápido del hueso (Castanet, 1994). Algunas de estas líneas no son perfectamente concéntricas al eje del hueso, si no que acaban contra otras marcas de crecimiento: se trata de líneas de deriva cortical (CDL; Fig. 2F). En la zona más externa del hueso se observa una porción de hueso avascular y acelular en la que se reconocen varios anillos o capas, que se corresponde con el sistema fundamental externo (EFS, Comark, 1987; Fig. 2E, F).

Se han reconocido tejidos tipo F y G, con presencia de EFS, según los estandarizados por Klein y Sander (2008) para los saurópodos. Se observa un máximo de cinco generaciones de osteonas secundarias en la parte media del hueso compacto. El número de generaciones de osteonas secundarias se reconoce por superposición de estas (Mitchell *et al.*, 2017).

| Muestra/        | Elemento (% en peso, normalizado) |      |      |       |      |      |       |
|-----------------|-----------------------------------|------|------|-------|------|------|-------|
|                 | O                                 | F    | Na   | P     | S    | Cl   | Ca    |
| MPZ<br>2019/376 | 39.14                             | 3.87 | 0.49 | 17.36 | 0.74 | 0.00 | 38.39 |
|                 | 38.36                             | 4.01 | 0.52 | 16.23 | 0.76 | 0.19 | 37.74 |
|                 | 38.04                             | 3.85 | 0.41 | 16.33 | 0.68 | 0.00 | 38.21 |
|                 | 38.01                             | 3.70 | 0.53 | 16.05 | 0.67 | 0.00 | 38.18 |
|                 | 39.60                             | 3.72 | 0.56 | 17.28 | 0.81 | 0.27 | 37.76 |
|                 | 38.81                             | 4.04 | 0.48 | 15.94 | 0.75 | 0.27 | 37.39 |
|                 | 39.78                             | 4.31 | 0.53 | 16.95 | 0.70 | 0.32 | 37.42 |
|                 | 38.67                             | 4.32 | 0.57 | 17.35 | 0.69 | 0.00 | 38.39 |
|                 | 38.92                             | 4.01 | 0.44 | 17.34 | 0.63 | 0.23 | 38.40 |
|                 | 39.24                             | 4.04 | 0.49 | 17.19 | 0.75 | 0.00 | 38.30 |
|                 | 39.79                             | 3.70 | 0.47 | 17.19 | 0.70 | 0.41 | 37.72 |
|                 | 39.19                             | 4.12 | 0.42 | 17.34 | 0.71 | 0.35 | 37.87 |
|                 | 39.40                             | 3.73 | 0.47 | 17.53 | 0.61 | 0.49 | 37.76 |
|                 | 39.98                             | 3.97 | 0.48 | 17.06 | 0.58 | 0.45 | 37.50 |
|                 | 40.18                             | 3.75 | 0.48 | 16.99 | 0.74 | 0.45 | 37.43 |
|                 | 38.08                             | 3.86 | 0.52 | 16.51 | 0.63 | 0.20 | 38.29 |
|                 | 38.47                             | 3.82 | 0.56 | 17.55 | 0.76 | 0.00 | 38.86 |
|                 | 37.32                             | 3.64 | 0.43 | 17.64 | 0.80 | 0.00 | 40.14 |
|                 | 37.58                             | 3.90 | 0.45 | 16.30 | 0.54 | 0.24 | 38.09 |
|                 | 38.13                             | 3.81 | 0.49 | 17.27 | 0.77 | 0.40 | 39.10 |
|                 | 38.40                             | 3.92 | 0.42 | 17.55 | 0.69 | 0.29 | 38.72 |
|                 | 39.11                             | 3.40 | 0.51 | 17.64 | 0.62 | 0.00 | 38.74 |
|                 | 28.97                             | 2.59 | 0.35 | 21.20 | 0.76 | 0.00 | 46.13 |
|                 | 39.02                             | 3.51 | 0.45 | 17.38 | 0.81 | 0.52 | 38.32 |
|                 | 37.81                             | 3.89 | 0.43 | 16.48 | 0.65 | 0.35 | 38.35 |
|                 | 37.86                             | 3.62 | 0.56 | 17.76 | 0.70 | 0.00 | 39.50 |
|                 | 38.25                             | 4.11 | 0.48 | 17.66 | 0.63 | 0.17 | 38.71 |
| MPZ<br>2019/380 | 38.91                             | 3.81 | 0.47 | 15.54 | 0.79 | 0.24 | 37.44 |
|                 | 38.98                             | 3.94 | 0.57 | 17.17 | 0.77 | 0.00 | 38.58 |
|                 | 37.10                             | 3.76 | 0.66 | 17.55 | 0.78 | 0.00 | 39.27 |
|                 | 38.33                             | 3.49 | 0.69 | 17.21 | 0.72 | 0.42 | 38.46 |
|                 | 38.32                             | 3.90 | 0.57 | 17.40 | 0.82 | 0.00 | 38.99 |
| Promedio        | 38.37                             | 3.82 | 0.50 | 17.19 | 0.71 | 0.20 | 38.57 |
| Máximo          | 40.18                             | 4.32 | 0.69 | 21.20 | 0.82 | 0.52 | 46.13 |
| Mínimo          | 28.97                             | 2.59 | 0.35 | 15.54 | 0.54 | 0.00 | 37.39 |
| D.S.            | 1.88                              | 0.31 | 0.07 | 0.93  | 0.07 | 0.18 | 1.53  |

**Tabla 2.-** Contenidos elementales del apatito en los restos óseos de *Galvesaurus herreroi*.

### Mineralogía

Tras observar las láminas en microscopía óptica, se analizó la mineralogía y relaciones texturales de las fases y componentes de los huesos en FESEM. Las láminas analizadas corresponden con MPZ 2019/376 (fragmento indeterminado) y MPZ 2019/380 (fragmento de vértebra cervical). Cabe destacar que la lámina MPZ 2019/376 corresponde con un corte longitudinal del hueso (se observan canales de Havers longitudinalmente) mientras que la lámina MPZ 2019/380 es de un corte transversal a la vértebra.

La composición teórica del apatito es 18,25% de fósforo, 39,36% de calcio, 38,76% de oxígeno, 1,24% de fluor y 2,32% de cloro (Dumont *et al.*, 2011). En las muestras analizadas el hueso conservado tiene una composición promedio próxima a la teórica y se compone principalmente de fósforo (17,19% en peso), calcio (38,57% en peso) y oxígeno (38,37% en peso), y proporciones menores de fluor (3,82% en peso) y cloro (0,16% en peso) lo que sugiere que se trata de fluor-cloro apatito (Tabla 2).

El apatito del hueso analizado es muy homogéneo com-

posicionalmente. Además de los elementos típicos del mineral (WebMineral, 2019) se han detectado proporciones muy bajas de sodio (0,50% en peso) y azufre (0,71% en peso). Tanto en microscopio óptico como en el electrónico se reconoce un bandeo de diferentes tonos de grises en torno a los canales vasculares (Fig. 3A). Si bien inicialmente parecía que se trataba de un bandeo composicional, la realización de análisis químicos por rayos X, tanto puntuales como en áreas, muestra que la composición del apatito es homogénea y por tanto el bandeo es un efecto debido a las orientaciones variables de los cristales de apatito durante el crecimiento del hueso, es decir debido al contraste cristalográfico. Además de no observar cambios composicionales significativos tampoco se observaron diferencias en el tamaño en los cristales de apatito.

Los canales vasculares están completamente rellenos por diversas fases minerales que podrían clasificarse en tres grupos:

- Granos detríticos (GD), entre los que se han identificado fragmentos de cuarzo, micas, feldespato potásico y óxidos de titanio y hierro (FeOx) que, habitualmente, aparecen cementados por cristales de calcita (Cal) de tamaño micrométrico (Fig. 3B, C).

- Cristales de calcita que crecen sobre las paredes de los canales vasculares con textura micrítica y progresivamente adquieren tamaños mayores hacia el centro del canal. Este cemento calcítico rellena la mayoría de los canales y cavidades vasculares y, además de los elementos químicos característicos del mineral, se ha detectado magnesio y hierro. En algunos casos el cemento calcítico reemplaza parcialmente al apatito del hueso.

- Se han observado óxidos de hierro y titanio que rellenan grietas de espesor nanométrico. También aparecen en la interfase entre el apatito del hueso y la calcita que rellena los canales vasculares (Fig. 3B, C). Estos óxidos contienen, además de hierro y oxígeno, proporciones menores de aluminio (1,36% en peso).

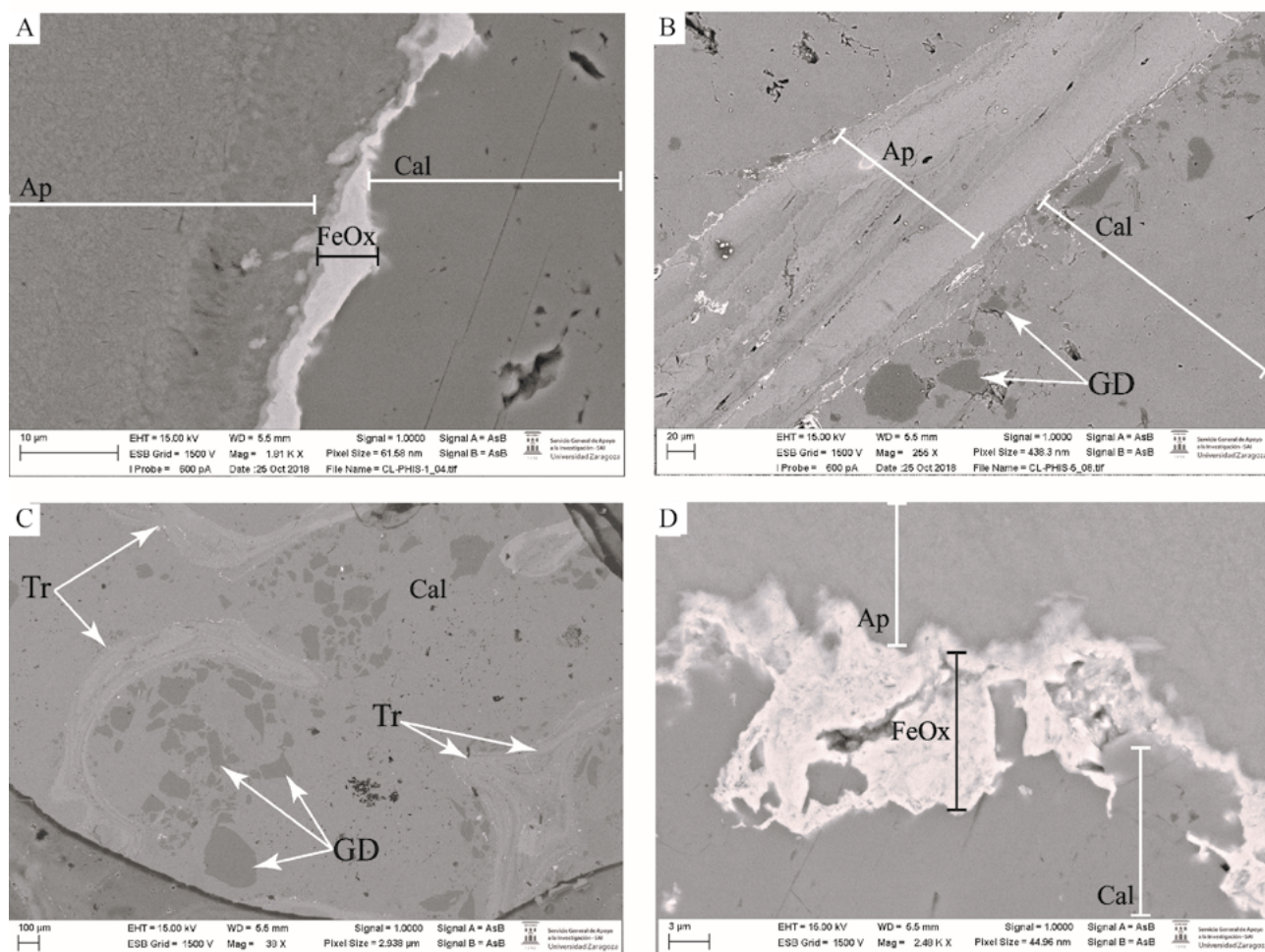
### Descripción de la paleohistología y permineralización del saurópodo de La Peñuela

#### Paleohistología

Los huesos fueron recogidos en superficie; en *visu* se reconoce erosión superficial. En las secciones histológicas de este saurópodo se reconoce hueso compacto y hueso esponjoso (Fig. 4A). En las porciones de las muestras en las que aparece tejido esponjoso se observan trabéculas óseas con distintos grados de fracturación, generados durante la fosilización del hueso (Fig. 4A, B). La calcita, además, rellena grietas y cavidades dentro de los huesos. En las trabéculas óseas se reconocen abundantes osteocitos y lagunas osteocíticas (Fig. 4C).

En las porciones de hueso compacto se reconoce una remodelación ósea muy avanzada con tejido haversiano de tipo denso, de manera que no aparece matriz ósea entre las osteonas secundarias (Fig. 4D, E). Esta avanzada remodelación ósea ha eliminado todo tipo de marcas de crecimiento como pudiesen ser LAGs (marcas de crecimiento





**Fig. 3.-** Imágenes FESEM (AsB) de *Galvesaurus herreroi*. A. Interfase entre el apatito, óxidos de hierro y calcita. B. Detalle de una de las trabéculas y granos detríticos incluidos en el cemento calcítico. C. Detalle de granos detríticos en las cavidades vasculares. D. Óxidos de hierro en la interfase entre el hueso y las cavidades vasculares superpuestos a la calcita.

detenido) o zonas. La orientación de los canales vasculares es longitudinal en todos los casos. Se reconocen tejidos de tipo G según los estandarizados por Klein y Sander (2008) aunque no se ha observado EFS (Comark, 1987) conservado (Fig. 4E). Se ha contabilizado un máximo de seis generaciones de osteonas secundarias en la zona medida del hueso compacto.

### Mineralogía

Tras el análisis histológico a través de microscopía óptica, se analizó la mineralogía y relaciones texturales de los componentes del hueso con microscopía electrónica. En concreto, la lámina analizada corresponde con un corte transversal de un fragmento de hueso largo (MPZ 2019/383), de manera que los canales que se observan con morfología circular corresponden con canales de Havers.

En las cavidades vasculares del hueso esponjoso se observan cristales de calcita de tamaño variable. En las zonas próximas al hueso la calcita es micrítica y hacia el centro del canal es esparítica. El hueso conservado se compone de apatito formado por calcio (38,57% en peso), fósforo (17,16% en peso), oxígeno (37,67% en peso) y, en menor porcentaje, flúor (3,90% en peso) (promedio del porcentaje

en peso normalizado de los elementos en Tabla 3). Además de estos elementos químicos típicos de la composición del apatito, se han detectado proporciones muy bajas en sodio (0,52% en peso), de azufre (0,51% en peso) y hierro (1,57% en peso). La Figura 5A muestra los contenidos (%) y distribución del oxígeno, flúor, fósforo y calcio a lo largo de la línea marcada en la imagen de la muestra MPZ 2019/383. La figura muestra que, excepto en tres puntos concretos, los contenidos en estos elementos son constantes a lo largo de la línea. Los cambios bruscos observados en tres puntos concretos coinciden con grietas de la lámina.

Los canales de Havers y las cavidades vasculares están rellenos mayoritariamente de cemento calcítico, si bien en los bordes de los canales se observan óxidos de hierro que en ocasiones reemplazan parcialmente al apatito (Fig. 5B, C). Aparecen también cristales subidiomorfos de óxidos de hierro y otros metales dentro de los canales vasculares (Fig. 5C).

### Discusión paleohistológica

Inferir observaciones de la paleobiología de organismos extintos es complejo debido a que la información proviene casi exclusivamente de restos óseos y, en muchos casos son



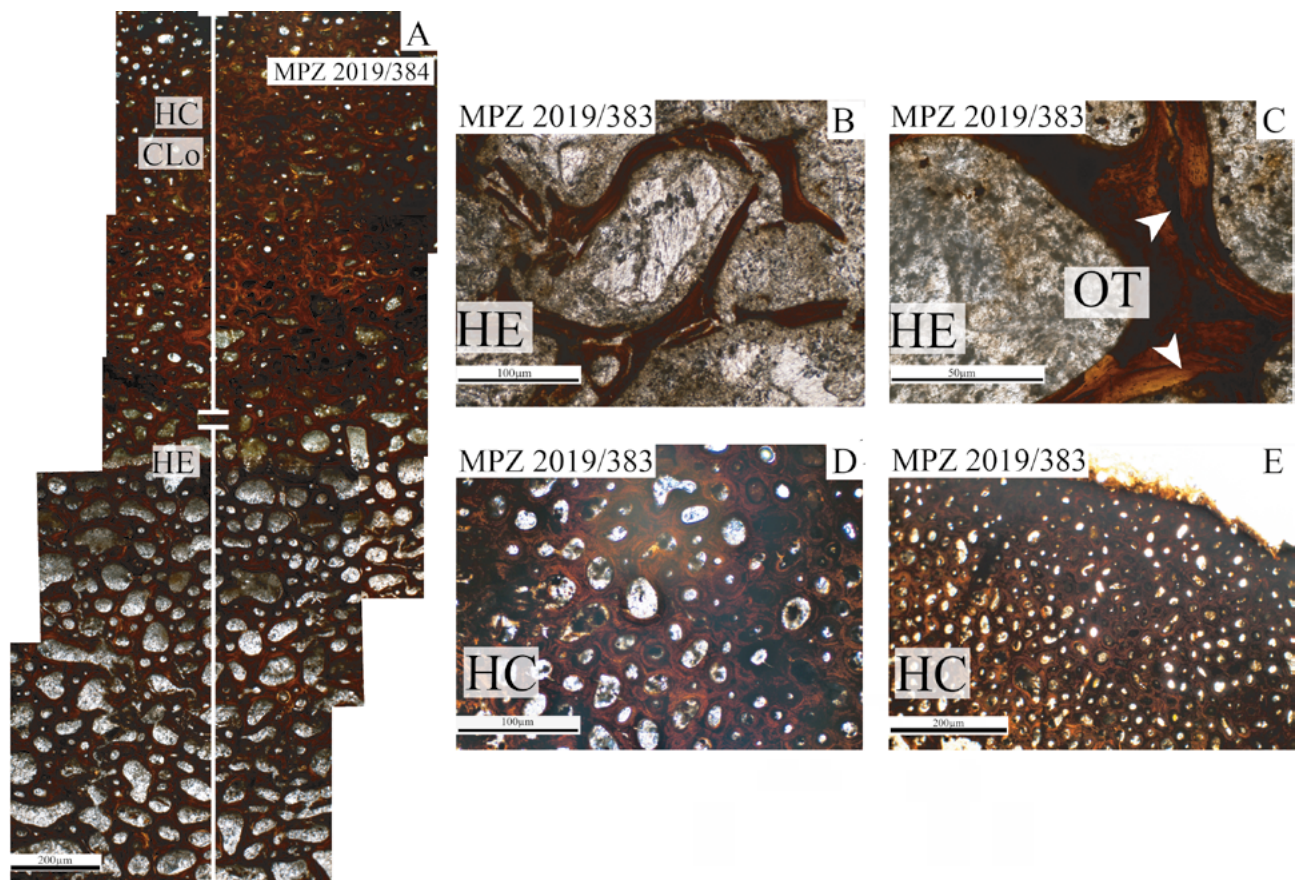
| Muestra      | Elemento (%en peso, normalizado) |      |      |       |      |       |      |
|--------------|----------------------------------|------|------|-------|------|-------|------|
|              | O                                | F    | Na   | P     | S    | Ca    | Fe   |
| MPZ 2019/383 | 37.91                            | 4.23 | 0.57 | 16.96 | 0.61 | 39.72 | 0.00 |
|              | 37.07                            | 3.92 | 0.52 | 18.03 | 0.65 | 39.80 | 0.00 |
|              | 36.70                            | 3.16 | 0.48 | 15.69 | 0.00 | 34.00 | 9.43 |
|              | 37.38                            | 4.13 | 0.54 | 17.77 | 0.69 | 39.49 | 0.00 |
|              | 38.22                            | 4.01 | 0.50 | 17.42 | 0.59 | 39.27 | 0.00 |
|              | 38.73                            | 3.95 | 0.52 | 17.11 | 0.53 | 39.17 | 0.00 |
| Promedio     | 37.67                            | 3.90 | 0.52 | 17.16 | 0.51 | 38.57 | 1.57 |
| Máximo       | 38.73                            | 4.23 | 0.57 | 18.03 | 0.69 | 39.80 | 9.43 |
| Mínimo       | 36.70                            | 3.16 | 0.48 | 15.69 | 0.00 | 34.00 | 0.00 |
| D.S.         | 0.76                             | 0.38 | 0.03 | 0.83  | 0.26 | 2.25  | 3.85 |

**Tabla 3.-** Tabla de contenidos elementales del apatito en los restos óseos de Sauropoda indet.

fragmentarios. Por esta razón, la paleohistología es una metodología que aporta interesante y diferente información paleobiológica al permitir realizar inferencias imposibles con solo la morfología de los huesos (Chinsamy-Turan, 2005). Las muestras utilizadas para la descripción paleohistológica provienen de elementos anatómicos no coincidentes, lo que dificulta la comparación entre los dos ejemplares.

En el caso de *Galvesaurus herreroi*, los huesos presentan un cierto grado de remodelación ósea. Destaca la presencia de marcas de crecimientos en las secciones: se reconocen

desde zonas, annulis y LAGs, hasta líneas de deriva cortical (CDL). Estas marcas implican variación en las tasas de crecimiento del hueso en la ontogenia de *Galvesaurus*. En numerosos estudios se ha relacionado la formación de LAGs con ciclicidad anual en anfibios y reptiles (Klein *et al.*, 2009) aunque una remodelación ósea avanzada en la zona central del hueso hace que las marcas de crecimiento desaparezcan (Stein *et al.*, 2010). La remodelación ósea es intensa en las zonas centrales de los huesos de *Galvesaurus*, de manera que difumina estas marcas de crecimiento. Los canales vasculares observados tienen orientación longitudinal. Esto implica que la tasa de crecimiento del hueso era lenta, entre 3 y 16  $\mu\text{m}$  al día (Castanet *et al.*, 2000). Se han reconocido tejidos de tipo F y G según los tejidos estandarizados propuestos por Klein y Sander (2008). Destaca la presencia de EFS en varias secciones. La presencia de este sistema implica un cese en el crecimiento centrífugo (Padian y Lamm, 2013). El tejido haversiano que presenta *Galvesaurus* es laxo, lo que lo sitúa en un HOS-13 de Stein *et al.* (2010). Se identifican un máximo de cinco generaciones de osteonas secundarias, lo que sitúa al ejemplar en un RS-13/RS-14 de Mitchell *et al.* (2017). Por lo tanto *Galvesaurus* tuvo un crecimiento continuo pero lento y habría alcanzado la madurez sexual en el momento de su muerte, es decir, sería somáticamente maduro.



**Fig. 4.-** Fotomicrografía del saurópodo de la Peñuela. A. Transición entre la porción de hueso compacto y la porción de hueso esponjoso. B. Trabéculas fragmentadas. En el interior de las cavidades vasculares se reconoce calcita con diferentes texturas. C. Detalle de matriz ósea de fibras paralelas conservada en una de las trabéculas, aparecen señalados osteocitos y lagunas osteocíticas. D. Detalle de la sección compacta del hueso. E. Detalle de la zona media de la sección compacta en la que la remodelación ósea está muy avanzada. Nótese la ausencia de EFS en la zona más externa del hueso.

El saurópodo de La Peñuela muestra una remodelación ósea avanzada, hasta tal punto que las marcas de crecimiento y otras características histológicas primarias han sido eliminadas por esta propia remodelación. La orientación de los canales vasculares en el hueso compacto es longitudinal, lo que implica una tasa de crecimiento lenta que podría oscilar entre 3 y 16  $\mu\text{m}$  por día (Padian y Lamm, 2013), similar a *Galvesaurus*. En la mayor parte de la sección se reconocen tejidos de tipo G de Klein y Sander (2008) lo que sitúa al saurópodo de la Peñuela en un HOS-14 de Stein *et al.* (2010), con tejido haversiano denso en el que apenas se reconoce matriz ósea entre las osteonas secundarias del hueso compacto. No aparece conservado el sistema fundamental externo (EFS). El hueso en *visu* muestra erosión superficial, lo que genera que este EFS solo esté conservado en pequeñas porciones del hueso. La avanzada remodelación ósea es patente en la superposición de seis o más generaciones de osteonas secundarias, lo que situaría a este saurópodo en un RS-15, el máximo de los establecidos por Mitchell *et al.* (2017). Se trata por tanto de un ejemplar adulto, incluso senil.

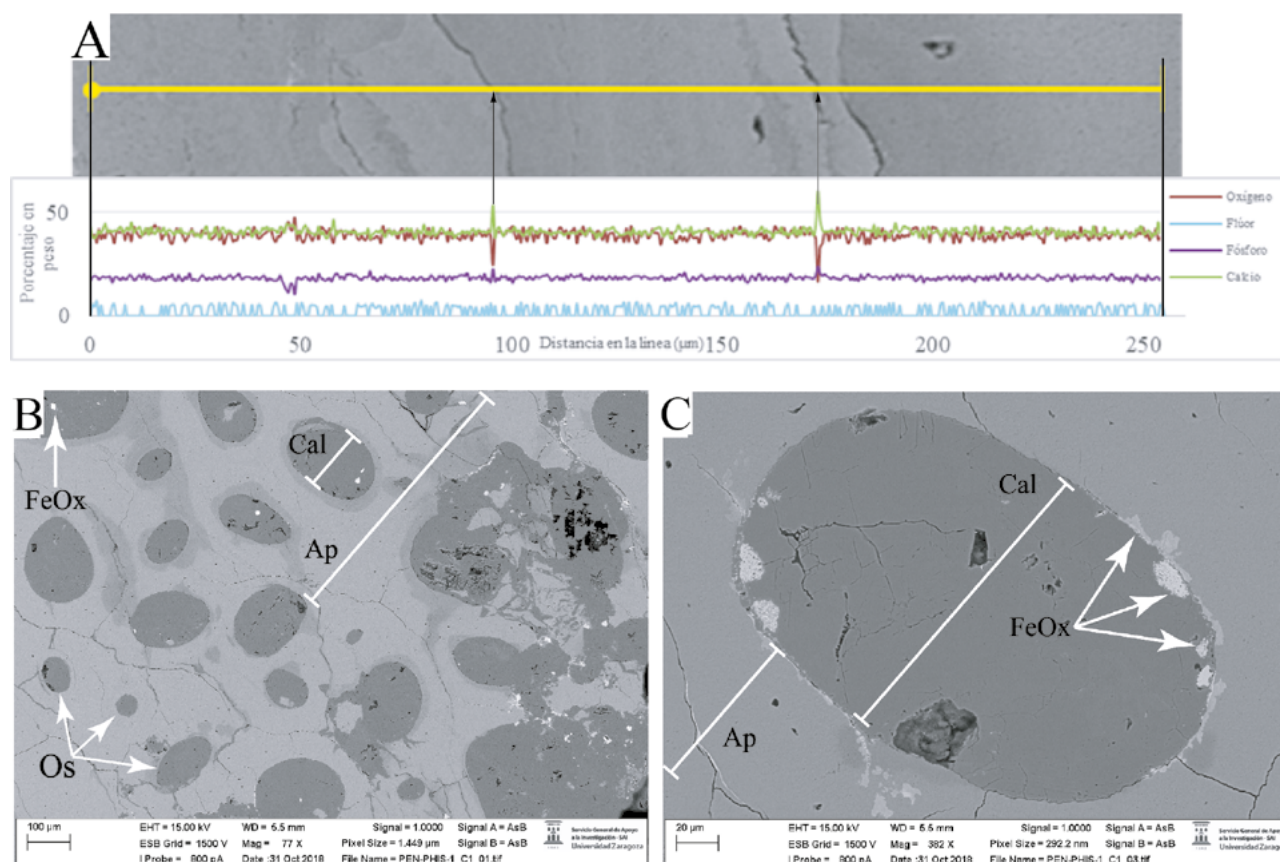
### Discusión sobre la permineralización

A pesar de que las formaciones y edades en las que han recuperado estos saurópodos son diferentes, litológi-

camente tienen características comunes (Bádenas *et al.*, 2018; Val *et al.*, 2019). Ambas se componen de una alternancia de calizas (con mayor o menor influencia mareal) y materiales detríticos (desde areniscas hasta lutitas) y representan ambientes costeros, lo que puede marcar puntos comunes en los rellenos de las cavidades vasculares de ambos taxones.

Los huesos analizados de *Galvesaurus* presentan una composición de apatito, de tipo flúor-, cloroapatito, si bien estos dos elementos, flúor y cloro, no están presentes en todos los análisis químicos realizados (Tabla 2). Esto puede ser debido a que la distribución de estos elementos no sea homogénea en el hueso, o alternatively la cuantificación de estos elementos no haya sido correcta debido a su volatilidad (número atómico bajo) durante el análisis. El apatito que conforma el hueso presenta también bajas cantidades de sodio y azufre. Estos elementos pueden entrar en la estructura del apatito sustituyendo al calcio y fósforo respectivamente, como se ha observado en trabajos anteriores (Bauluz *et al.*, 2014). El bandeo de grises que se observa en las imágenes de electrones retrodispersados de microscopía electrónica refleja variaciones en la orientación cristalográfica de los cristales de apatito, y no cambios en la composición ni en el tamaño de los cristales.

El relleno de los canales y cavidades vasculares es mayoritariamente calcítico. A este se incorporan los com-



**Fig. 5.-** Saurópodo de la Peñuela. A. Arriba, imagen FESEM (AsB) de MPZ 2019/383. Se reconocen diferentes tonalidades de gris en el apatito. En amarillo aparece marcada la línea de análisis elemental realizada. Abajo, gráfico de contenidos elementales de la línea analizada en porcentaje en peso normalizado. B. Sección compacta del hueso en la que se observa el apatito y los canales de Havers rellenos de calcita y granos detríticos. C. Detalle de un canal de Havers relleno de calcita. En la interfase entre este relleno y el apatito aparecen óxidos de hierro.

ponentes detríticos a través de fracturas en el hueso de *Galvesaurus* durante la sedimentación y el inicio de la diagénesis de este. La calcita comenzó a precipitar a partir del agua marina atrapada en el hueso en un episodio diagenético temprano, pero posterior al relleno del hueso por sedimentos detríticos. El tamaño variable de los cristales de calcita implica una elevada nucleación de cristales micríticos próximos al hueso que aumentan su tamaño hacia la parte central de los canales y cavidades vasculares, pero todos ellos fueron generados probablemente a partir de un fluido de composición relativamente homogénea y en un único evento. Por último, la formación de óxidos de hierro es posterior a la de la calcita, es decir, se generó durante un episodio diagenético posterior, ya que se observa que los óxidos de hierro crecen superpuestos a la calcita (Fig. 3A, D).

En el caso del saurópodo de La Peñuela, los análisis químicos obtenidos indican que el hueso conservado se compone de apatito de tipo fluor- y cloroapatito (Tabla 3) con bajos contenidos en sodio, azufre y hierro, que podrían entrar en la estructura del apatito (Bauluz *et al.*, 2014). Como en los casos anteriores las distintas tonalidades de grises que se observan en las imágenes de microscopio electrónico correspondientes al apatito son debidas a las variaciones en la orientación cristalográfica de sus cristales. Los análisis plasmados en la Figura 5A corroboran esta interpretación, ya que los contenidos elementales son muy similares.

Las relaciones texturales entre la calcita y los óxidos de hierro en los rellenos de las cavidades y canales vasculares sugieren que los óxidos de hierro se formaron en una etapa diagenética posterior. Por la morfología cúbica de los cristales no puede descartarse que inicialmente se tratase de piritas u otros sulfuros que posteriormente se hayan oxidado. El medio reductor generado por la materia orgánica asociada a los huesos habría facilitado la formación de pequeños cristales de pirita. Sin embargo, no hay evidencias para concluir que todos los óxidos de hierro encontrados fuesen inicialmente sulfuros tipo pirita.

La composición del apatito en los huesos es constante en los dos saurópodos, con pequeñas variaciones en cuanto al hierro, sodio y otros elementos, pero no son significativas, lo que indica que la mineralogía de los restos óseos no ha sido modificada significativamente por procesos diagenéticos. Esto permite la observación de las estructuras histológicas en los restos óseos analizados. Los procesos diagenéticos observados en los ejemplares analizados son similares independientemente de su edad y ubicación. Se forman rellenos predominantemente calcíticos, con granos detríticos y diferentes tipos de óxidos en los canales y cavidades vasculares. Estas similitudes tanto en la composición del apatito como en los rellenos presentes pueden asociarse a la similitud litológica y de historia geológica de las formaciones de los yacimientos.

## Conclusiones

Se han estudiado un total de nueve muestras óseas de dinosaurio a partir de los cuales se han obtenido muestras

paleohistológicas. Corresponden a fragmentos del esqueleto axial y apendicular de dos dinosaurios saurópodos (*Galvesaurus herreroi* y un ejemplar indeterminado en fase de estudio del yacimiento de La Peñuela) recuperados en formaciones del final de la secuencia Jurásica de la Cuenca del Maestrazgo (subcuenca de Galve, provincia de Teruel).

Las observaciones paleohistológicas han permitido conocer que la tasa de crecimiento del hueso era lenta en los dos dinosaurios, entre 3 y 16  $\mu\text{m}$  al día, además de inferir el estadio ontogenético en el momento de su muerte. El tejido haversiano que presenta *Galvesaurus* es laxo, lo que lo sitúa en un HOS-13, es decir murió en un estadio adulto, pero no senil. Sin embargo el saurópodo de La Peñuela se encontraba en un estadio ontogenético más avanzado, pudiendo ser senil, al observarse en mayor parte de las secciones estudiadas tejidos de tipo G (HOS-14).

La mineralogía de los restos no ha sido modificada. La permineralización observada en los ejemplares analizados es similar independientemente de su edad y ubicación. De este modo, posiblemente fue la litología encajante la que controló los procesos diagenéticos que tuvieron lugar durante la fosilización de estos saurópodos. El hecho de que estos fósiles estén en medios ricos en carbonatos, y por tanto se produzca la generación de cementos calcíticos favorece que, a pesar de la fracturación de los restos óseos, su morfología, la estructura de los tejidos así como la composición del apatito se preserve en condiciones óptimas para desarrollar estudios paleohistológicos. Se observan, además, rellenos de granos detríticos y óxidos en los canales y cavidades vasculares. Estas similitudes tanto en la composición del apatito como en los rellenos presentes pueden asociarse a la similitud litológica y de historia geológica de las formaciones donde se han recuperado los fósiles de saurópodos estudiados.

## Agradecimientos

Esta investigación ha sido financiada por medio del Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2017-85038-P, RTI2018-093419-B-I00, MINECO/FEDER, UE) y el Fondo Europeo para el desarrollo regional y el Gobierno de Aragón por medio del Grupo de Referencia *Aragosaurus*: Recursos geológicos y paleoambientes. Los autores desean agradecer la colaboración del Servicio de Apoyo de la Investigación-SAI, Universidad de Zaragoza. La investigación de Diego Castanera está financiada por el programa posdoctoral Beatriz de Pinós (BP2017-00195) de la Secretaría de Universidades e Investigación del Departamento de Empresa y Conocimiento de la Generalidad de Cataluña. Los autores además agradecen a Pedro Cirugeda, Jesús Herrero y Miguel Ángel Herrero por su ayuda en la localización del yacimiento de La Peñuela; y a José Manuel Gasca, Manuel Pérez-Pueyo, Beatriz Bádenas y Marcos Aurell. Las sugerencias del Dr. Miguel Moreno-Azanza y de un revisor anónimo han mejorado el manuscrito inicial.





**Anexo I.-** Fotografías de los fragmentos óseos de *Galvesaurus herreroi* utilizados para la caracterización paleohistológica.



**Anexo II.-** Fotografías de los fragmentos óseos *Sauropoda* indet. utilizados para la caracterización paleohistológica.



## Referencias

- Aurell, M., Bádenas, B., Gasca, J.M., Canudo, J.I., Liesa, C.L., Soria, A.R., Moreno Azanza, M., Najes, L., 2016. Stratigraphy and evolution of the Galve sub-basin (Spain) in the middle Tithonian-early Barremian: Implications for the setting and age of some dinosaur fossil sites. *Cretaceous Research*, 65: 138-162.
- Aurell, M., Badenas, B., Canudo, J.I., Castanera, D., García Penas, A., Gasca, J.M., Martín-Closas, C., Moliner, L., Moreno-Azanza, M., Rosales, I., Sequero, C., 2019. Kimmeridgian-lower Valanginian stratigraphy and sedimentary evolution of the central Iberian Rift System (NE Spain). *Cretaceous Research*, 103: 104153.
- Bádenas, B., Aurell, M., Gasca, J.M., 2018. Facies model of a mixed clastic-carbonate, wave-dominated open-coast tidal flat (Tithonian-Berriasian, north-east Spain). *Sedimentology*, 65 (5): 1631-1666.
- Baileul, A.M., O'Connor, J., Schweitzer, M.H., 2019. Dinosaur paleohistology: review, trends and new avenues of investigation. *PeerJ*, 7: e7764.
- Barco, J.L., Canudo, J.I., 2012. On the phylogenetic position of the sauropod *Galvesaurus*, and other reflections. *Actas de V Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*, Salas de los Infantes, 17-30.
- Barco, J.L., Canudo, J.I., Cuenca-Bescós, G., 2006. Descripción de las vértebras cervicales de *Galvesaurus herreroi* (Dinosauria, Sauropoda) del tránsito Jurásico Cretácico en Galve (Teruel, Aragón, España). *Revista Española de Paleontología*, 21 (2): 189-205.
- Barco, J.L., Canudo, J.I., Cuenca-Bescós, G., Ruiz-Omeñaca, J.I., 2005. Un nuevo dinosaurio saurópodo *Galvesaurus herreroi* gen. nov., sp. nov., del tránsito Jurásico-Cretácico en Galve (Teruel, NE de España). *Naturaleza Aragonesa*, 15: 4-17.
- Bauluz, B., Gasca, J.M., Moreno-Azanza, M., Canudo, J.I., 2014. Unusual replacement of biogenic apatite by aluminium phosphate phases in dinosaur teeth from the Early Cretaceous of Spain. *Lethaia*, 47 (4): 556-566.
- Canudo, J.I., 2018. The collection of type fossils of the Natural Science Museum of the University of Zaragoza (Spain). *Geoheritage*, 10: 385-392.
- Carballido, J.L., Pol, D., Parra Ruge, M.L., Padilla Bernal, S., Páramo Fonseca, M.E., Etayo-Serna, F., 2015. A new Early Cretaceous brachiosaurid (Dinosauria, Neosauropoda) from northwestern Gondwana (Villa de Leiva, Colombia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35 (5): 1-12.
- Casanovas, M.L., Santafé, J.V., Sanz, J., 2001. *Losillasaurus giganteus*, un nuevo saurópodo del tránsito Jurásico - Cretácico de la cuenca de "Los Serranos" (Valencia, España). *Paleontología i Evolució*, 32-33: 99-122.
- Castanet, J., 1994. Age estimation and longevity in reptiles. *Gerontology*, 40: 174-192.
- Castanet J., Curry-Rogers K., Cubo J., Boisard J.-J., 2000. Periosteal bone growth rates in extant ratites (ostrich and emu). Implications for assessing growth in dinosaurs. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Serie III Sciences De La Vie*, 323: 543-550.
- Chinsamy-Turan, A., 2005. The Microstructure of dinosaur bone: Deciphering Biology with Fine-Scale Techniques. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26 (1): 233-234.
- Cormack, D.H. (1987). Bone, en "Ham's Histology". Philadelphia: JB Lippincott, cap. 12, 273-323.
- Company, J., 2011. Bone histology of the titanosaur *Lirainosaurus astibiae* (Dinosauria: Sauropoda) from the Latest Cretaceous of Spain. *Naturwissenschaften*, 98: 67-78.
- Company, J., Cruzado-Caballero, P., Canudo, J.I., 2015. Presence of diminutive hadrosaurids (Dinosauria: Ornithomoridae) in the Maastrichtian of the south-central Pyrenees (Spain). *Journal of Iberian Geology*, 41 (1): 71-81.
- Dumont, M., Koskka, A., Sander, P.M., Borbely, A., Kaysser-Pyzalla, A., 2011. Size and size distribution of apatite crystals in sauropod fossil bones. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310: 108-116.
- Griebeler, E.M., Klein N., Sander, P.M., 2013. Aging, maturation and growth of sauropodomorph dinosaurs as deduced from growth curves using long bone histological data. *Plos One*, 8 (6): e67012.
- Klein, N., Sander, M., 2008. Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, 34 (2): 247-263.
- Klein, N., Scheyer, T., Tütken, T., 2009. Skeletochronology and isotopic analysis of a captive individual of *Alligator mississippiensis* Daudin, 1802. *Fossil Record*, 12: 121-131.
- Lloyd, A.P., 1987. Counselor Education in Malaysia. *Counselor Education and Supervision*, 26: 221-227.
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Barnes, R.N., Mateus, O., 2013. Osteology of the Late Jurassic Portuguese sauropod dinosaur *Lusotitan atalaiensis* (Macronaria) and the evolutionary history of basal titanosauriformes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 168: 98-206.
- Martín-Closas, C., 2000. *Els caròfits del Juràssic superior i el Cretaci inferior de la Península Ibèrica*. Arxius de les Seccions de Ciències, Institut d'Estudis Catalans, 125, 304 p.
- Mas, R., Alonso, A., Meléndez, N., 1984. La formación Villar del Arzobispo: un ejemplo de llanuras de mareas siliciclásticas asociadas a plataformas carbonatadas. Jurasico terminal. (NW de Valencia y E de Cuenca). *Publicaciones de Geología*, 20: 175-188.
- Mitchell, J., Sander, P.M., 2014. The three-front model: a developmental explanation of long bone diaphyseal histology of Sauropoda. *Biological Journal of the Linnean Society*, 112: 765-781.
- Mitchell, J., Sander, P.M., Stein, K., 2017. Can secondary osteons be used as ontogenetic indicators in sauropods? Extending the histological ontogenetic stages into senescence. *Paleobiology*, 43 (2): 321-342.
- Padian, K., Lamm, E.T., 2013. *Bone histology of fossil tetrapods: Advancing methods, analysis and interpretation*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles & London, 285 p.
- Perales-Gogenola, L., Elorza, J., Canudo, J.I., Pereda-Suberbiola, X., 2019. Taphonomy and palaeohistology of ornithischian dinosaur remains from the Lower Cretaceous bonebed of La Cantalera (Teruel, Spain). *Cretaceous Research*, 98: 316-334.
- Pérez-Lorente, F., Cuenca-Bescós, G., Aurell, M., Canudo, J.I., Soria, A.R., Ruiz-Omeñaca, J.I., 1997. Las Cerradicas track-site (Berriasian, Galve, Spain): Growing evidence for quadrupedal ornithomorphs. *Ichnos*, 5: 109-120.
- Pérez-Pueyo, M., Moreno-Azanza, M., Barco, J.L., Canudo, J.I., 2019. New contributions to the phylogenetic position of the sauropod *Galvesaurus herreroi* from the Tithonian (Jurassic) of Spain (Teruel). *Boletín Geológico y Minero*, 130 (3): 375-392.
- Pyzalla, A.R., Sander, P.M., Hansen, A., Ferreyro, R., Yi, S.B., Stempniewicz, M., Brokmeier, H.G., 2006. Texture analyses of sauropod dinosaur bones from Tendaguru. *Materials Science and Engineering A*, 437(1): 2-9.
- Royo-Torres, R., Cobos, A., Alcalá, L., 2006. A giant European dinosaur and a new sauropod clade. *Science*, 314: 1925-1927.
- Royo-Torres, R., Cobos, A., Aberasturi, A., Espílez, E., Fierro, I., González, A., Luque, L., Mampel, L., Alcalá, L., 2007.

- Riodeva sites (Teruel, Spain) shedding light to european sauropod phylogeny. *Geogaceta*, 41: 183-186.
- Salas, R., Guimerá, J., 1996. Rasgos estructurales principales de la cuenca cretácica inferior del Maestrazgo. *Geogaceta*, 20 (7): 1704-1706.
- Salas, R., Guimerá, J., Mas, R., Martín-Closas, C., Meléndez, A., Alonso, A., 2001. Evolution of the Mesozoic Central Iberian Rift System and its Cenozoic inversion (Iberian chain). *Peritethys Memoir*, 6: 145-185.
- Sanz, J.L., Buscalioni, A.D., Casanovas, M.L., Santafé, J.V., 1987. Dinosaurios del Cretácico Inferior de Galve (Teruel, España). *Estudios Geológicos*, vol. extr. *Galve – Tremp*: 45-64.
- Soria, A.R., Martín-Closas, C., Meléndez, A., Meléndez, M.N., Aurell, M., 1995. Estratigrafía del Cretácico Inferior continental de la Cordillera Ibérica Central. *Estudios Geológicos*, 51: 141-152.
- Stein, K., Csiki, Z., Rogers, K.C., Weishampel, D.B., Redelstorff, R., Carballido, J.L., Sander, P.M., 2010. Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 107: 9258-9263.
- Val, J., Aurell, M., Bádenas, B., Castanera, D., Subías, S., 2019. Cyclic carbonate-siliciclastic sedimentation in a shallow marine to coastal environment (latest Kimmeridgian-early Tithonian, Galve sub-basin, Spain). *Journal of Iberian Geology*, 45: 195-222.
- Woodward, H.N., 2019. *Maiaasaura* (Dinosauria: Hadrosauridae) tibia osteohistology reveals non-annual cortical vascular rings in young of the year. *Frontiers in Earth Sciences*, 7: 50.

MANUSCRITO RECIBIDO EL: 7-4-2020

RECIBIDA LA REVISIÓN EL: 15-7-2020

ACEPTADO EL MANUSCRITO REVISADO EL: 31-7-2020