

VARIACIÓN ONTOGENÉTICA EN LA HISTOLOGÍA ÓSEA DE *CAYPULLISAURUS BONAPARTEI* FERNÁNDEZ, 1997 (ICHTHYOSAURIA: OPHTHALMOSAURIDAE)



MARIANELLA TALEVI^{1,4}, MARTA S. FERNÁNDEZ^{2,4} y LEONARDO SALGADO^{3,4}

¹Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, Universidad Nacional de Río Negro, Isidro Lobo 515, R8332AKN General Roca, Río Negro, Argentina. talevimariela@yahoo.com.ar

²División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata, Argentina. martafer@fenym.unlp.edu.ar

³Museo de Geología y Paleontología de la Universidad Nacional del Comahue, Buenos Aires 1400, Q8300BCX Neuquén, Argentina. lsalgado@uncoma.edu.ar

⁴Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)

Resumen. Con el objetivo de explorar las posibles modificaciones osteohistológicas atribuibles a variaciones ontogenéticas en ictiosaurios, se estudió la microestructura ósea del ophthalmosáurido *Caypullisaurus bonapartei* Fernandez. Se seleccionaron y analizaron secciones delgadas obtenidas a partir de costillas de tres ejemplares (MLP85-I-15-1, 83-XI-15-1 y 83-XI-16-1) exhumados de la Formación Vaca Muerta (Titoniano, Jurásico Tardío) en la Cuenca Neuquina (Argentina). El estado madurativo de estos ejemplares había sido determinado previamente con base en la morfología del húmero y de los anillos escleróticos. Las secciones correspondientes al primer ejemplar se componen por un tejido esponjoso que se distribuye uniformemente alrededor de la cavidad medular. Microscópicamente, el hueso esponjoso es de origen secundario con abundantes espacios internos delimitados por trabéculas óseas donde se observan numerosas generaciones de tejido lamelar superpuestas entre sí. En el segundo ejemplar (juvenil) se observa un tejido esponjoso de origen primario rodeando la cavidad medular y se observan fibras de Sharpey. En el tercer ejemplar, la cavidad medular se encuentra ocupada por un tejido esponjoso secundario que se distribuye uniformemente en toda la sección. Estos resultados sugieren que las modificaciones macroscópicas clásicamente atribuibles a la ontogenia tienen un correlato en la microestructura ósea. Así, en los huesos de individuos inmaduros se observa la presencia de tejido primario, en tanto que los huesos de los individuos maduros están caracterizados por la presencia de tejido remodelado. Estas características son claramente identificables y brindan un criterio auxiliar para la determinación de estadios ontogenéticos cuando no se cuenta con material completo.

Palabras clave. Histología ósea. Ichthyosauria. Titoniano. Cuenca Neuquina

Abstract. ONTOGENETIC VARIATION IN THE BONE HISTOLOGY OF *CAYPULLISAURUS BONAPARTEI* FERNÁNDEZ, 1997 (ICHTHYOSAURIA: OPHTHALMOSAURIDAE). In order to explore the osteohistological ontogenetic variation in ichthyosaurs, we studied the bone microstructure of the ophthalmosaurid *Caypullisaurus bonapartei* Fernandez. The analyzed thin sections were obtained from three ribs belonging to different individuals (MLP85-I-15-1, 83-XI-15-1 and 83-XI-16-1), from the Vaca Muerta Formation (Tithonian, Late Jurassic), in the Neuquén Basin (Argentina). The ontogenetic stages of these specimens have previously been determined based on the morphology of the humerus and the sclerotic rings. The first specimen is composed entirely of finely spongy tissue distributed around the medullary cavity. Microscopically, the spongy bone is secondary, with abundant inner spaces delimited by bone trabeculae. There are numerous overlapping generations of lamellar bone. The second specimen (a juvenile) shows primary spongy bone surrounding the medullary cavity and Sharpey's fibers. The third specimen lacks a medullary cavity; instead, the medullary region is occupied by secondary spongy bone, uniformly distributed through the entire section. These results suggest that the macroscopic changes classically attributable to ontogeny have a correlation in bone microstructure. The bones of immature individuals show some primary bone, while the bones of the mature specimens are characterized by the exclusive presence of secondary bone. These features are easily identifiable, and provide an auxiliary criterion for the determination of ontogenetic stages in incomplete and fragmentary specimens.

Key words. Bone histology. Ichthyosauria. Tithonian. Neuquén Basin.

UNA de las características más conspicuas de los tetrápodos secundariamente adaptados a la vida marina está dada por la profunda modificación de la estructura histológica de sus esqueletos (Ricqlès y Buffrénil, 2001; Buffrénil *et al.*, 2008). Sobre la base de las características histológicas es posible inferir aspectos relacionados con el modo de vida de formas extintas. Así, por ejemplo, una matriz con fibras depositadas en forma desordenada (*woven fibered bone tissue*) se deposita

a una tasa relativamente superior que otra donde las fibras se organizan ordenadamente (*lamellar bone tissue o parallel-fibered bone tissue*) (Chinsamy, 1995; Currey, 2002). En el caso particular de los ictiosaurios, los estudios de su histología ósea están limitados a unos pocos trabajos, entre los que se destaca la contribución de Buffrénil y Mazin (1990) sobre las variaciones histológicas durante el crecimiento. Estos reptiles son un buen ejemplo de modificaciones morfo-

lógicas inducidas por una adaptación secundaria a la vida en el mar. Buffrénil y Mazin (1990) describieron la estructura histológica de la corteza periosteal de los huesos largos de los ictiosaurios parvipelvianos *Stenopterygius* Jaekel, 1904, e *Ichthyosaurus* De la Beche y Conybeare, 1821, con el propósito de obtener información acerca del patrón de crecimiento de estos huesos y del mecanismo responsable de la porosidad ósea. En la mencionada contribución, incluyen también a *Omphalosaurus* Merriam, 1906, en el análisis paleohistológico, un reptil marino triásico cuya ubicación filogenética dentro de los diápsidos es aún incierta (Motani, 2000).

En la Cuenca Neuquina (Provincia de Neuquén, Argentina) se han extraído gran cantidad de reptiles marinos titonianos (Jurásico Tardío) de la Formación Vaca Muerta (Fernández, 1997). Aproximadamente, el 50% de ellos corresponden a ictiosaurios y, excepto por unos pocos ejemplares, todo el material encontrado es referible a *Caypullisaurus bonapartei* Fernández, 1997 (Gasparini y Fernández, 2005). La buena preservación y la abundancia del registro permiten analizar las características paleohistológicas de esta especie, así como explorar las variaciones individuales, en particular aquellas que están íntimamente relacionadas con el estado madurativo de los ejemplares analizados. Este último hecho es significativo, dado que la determinación de los estadios madurativos de los reptiles marinos mesozoicos utilizando criterios independientes del tamaño es a menudo dificultosa.

El objetivo del presente trabajo es caracterizar la microestructura ósea de *Caypullisaurus bonapartei* y analizar las variaciones individuales atribuibles a variaciones ontogenéticas.

MATERIALES Y MÉTODOS

La muestra paleohistológica empleada en este estudio consistió en fragmentos de costillas de tres individuos (MLP 85-I-15-1; MLP 83-XI-15-1 y MLP 83-XI-16-1) de *Caypullisaurus bonapartei* (Ophthalmosauria: Ichthyosauria). Los ejemplares analizados proceden de niveles titonianos (Jurásico Tardío) de la Formación Vaca Muerta que afloran en distintas localidades de la Cuenca Neuquina. Estos ejemplares representan individuos de diferentes estadios ontogenéticos determinados sobre la base de los criterios independientes del tamaño propuestos por Johnson (1977) y Fernández *et al.* (2005). El ejemplar MLP 83-XI-15-1 proviene de la localidad de Cerro Lotena (39°11'40"S–69°40'03"O) y corresponde a un individuo juvenil. El estadio ontogenético fue determinado sobre la base de la presencia del *caput humeri* aplanado y de un anillo esclerótico que ocupa aproximadamente el 92% del tamaño de la órbita. De este ejemplar se seleccionaron

cuatro fragmentos de costillas y se obtuvieron las láminas delgadas MLP-Ph 22, MLP-Ph 23, MLP-Ph 24 y MLP-Ph 25. Los ejemplares MLP 85-I-15-1 y MLP 83-XI-16-1 proceden de Chacay Melelhue (37°17'20"S–70°20'45"O) y Cerro Lotena (39°11'S, 69°40'O), respectivamente. En ambos casos, la presencia del *caput humeri* fuertemente convexo permite identificarlos como individuos adultos. En el caso del ejemplar 83-XI-16-1, otra característica que permite determinar su estado adulto es la presencia de un anillo esclerótico que ocupa sólo el 58% de la órbita. Del ejemplar MLP 85-I-15-1 se obtuvieron las láminas delgadas MLP-Ph 1 y MLP-Ph 2 y del ejemplar MLP 83-XI-16-1 las láminas delgadas MLP-Ph 36, MLP-Ph 37 y MLP-Ph 38.

Técnicas paleohistológicas

Los cortes delgados fueron realizados por el laboratorio de cortes del Departamento de Geología de la Universidad Nacional de San Luis, Provincia de San Luis, Argentina. La microestructura interna en cada corte delgado fue observada por medio de un microscopio óptico de luz natural, con aumentos bajos y medios (4x, 10x y 40x) y fotografiada con cámara fotográfica digital. Para la preparación de los cortes delgados se siguió el protocolo propuesto por Chinsamy y Raath (1992), que consiste en: (1) medición y registros de los datos, (2) inmersión en resina de la muestra a examinar, (3) disposición de la muestra embebida en resina en una cámara hermética al vacío para limpiar las impurezas localizadas en el interior de los poros, y la inyección de nitrógeno a presión que obliga a la resina a llenar los poros de la muestra, (4) corte de la muestra, (5) desbaste de una de las superficies para fijarla al portaobjetos, y (6) colocación de un cubreobjetos. Los términos histológicos utilizados en el texto fueron tomados de Francillon-Vieillot *et al.* (1990) y de Ricqlès y Buffrénil (2001).

Abreviaturas institucionales. MLP, Departamento Científico de Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Argentina; MLP-Ph, colección de preparados histológicos del Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina.

RESULTADOS

Ejemplar MLP 85-I-15-1

Para su análisis histológico se realizó una sección longitudinal (MLP-Ph 1) y una sección transversal (MLP-Ph 2) de un mismo fragmento de costilla dorsal.

MLP-Ph 2. Se observa macroscópicamente que en sección transversal la costilla es de contorno circular y de un tamaño

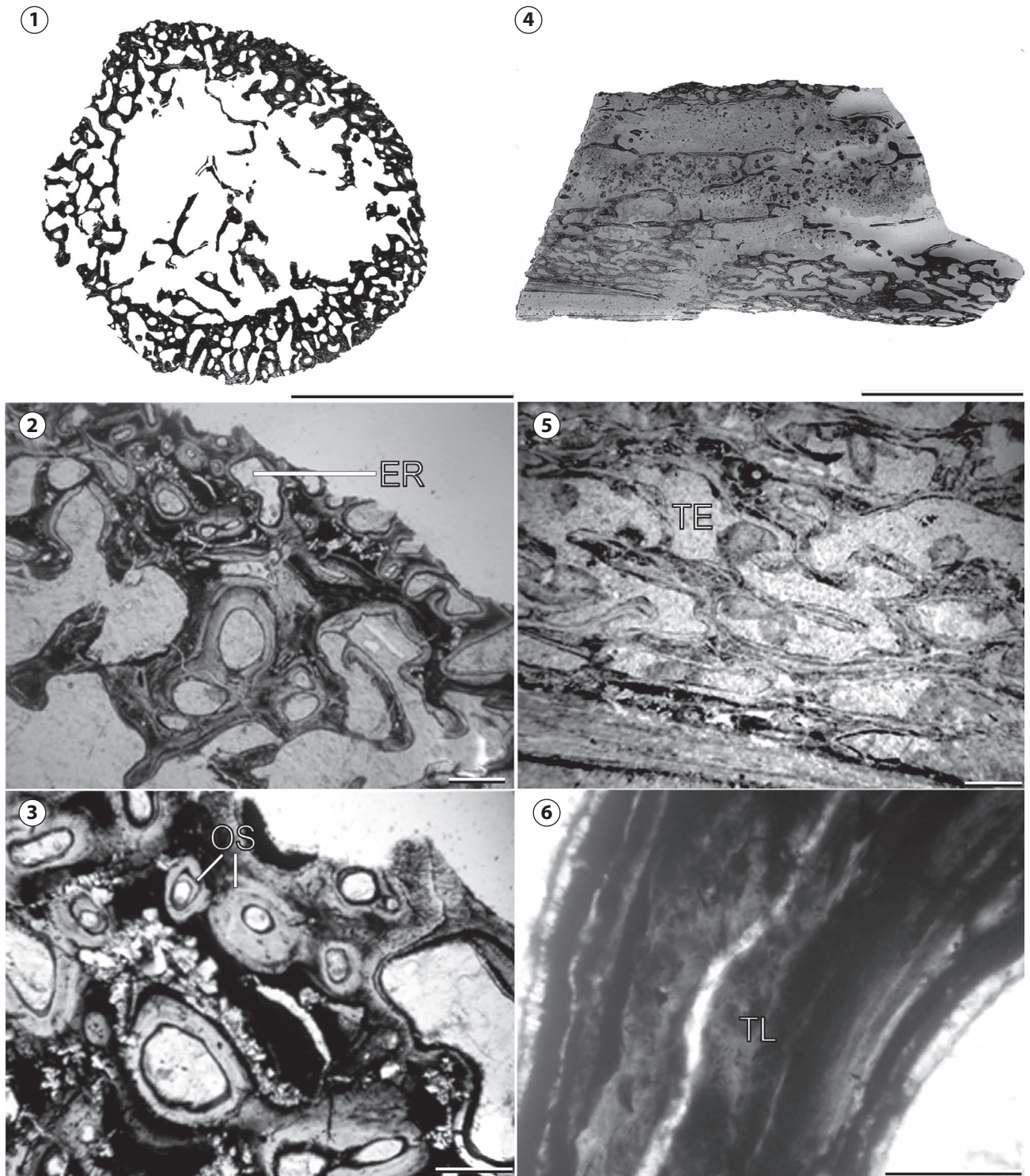
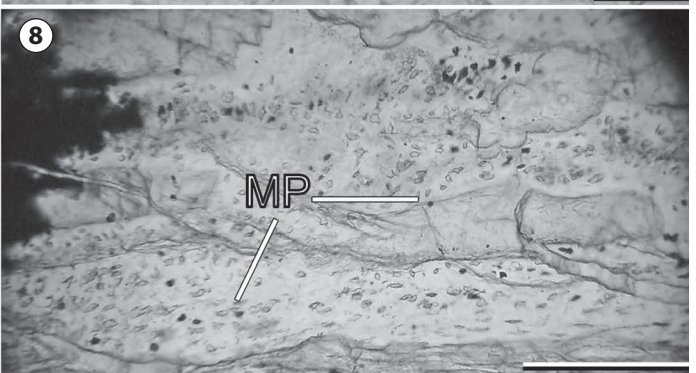
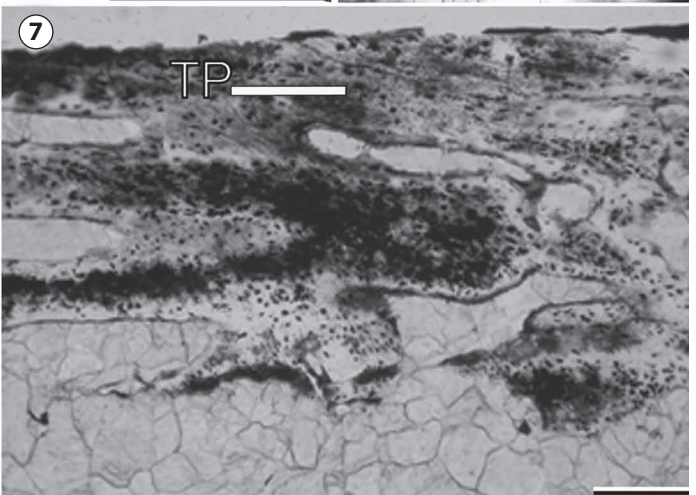
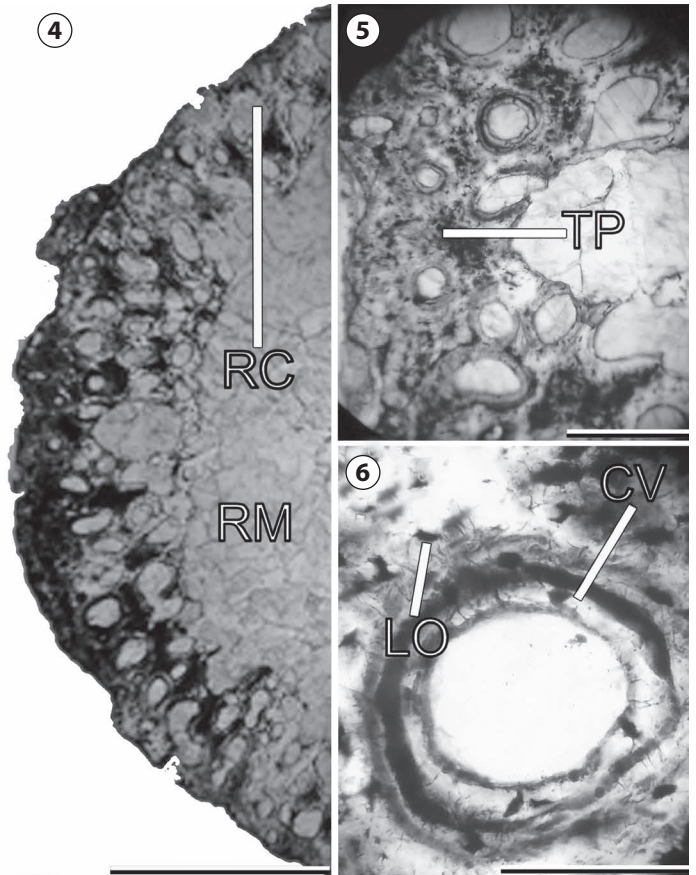
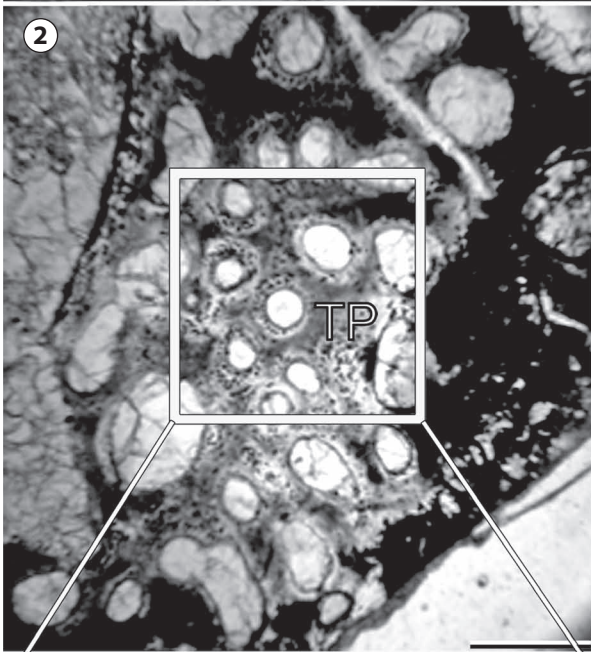
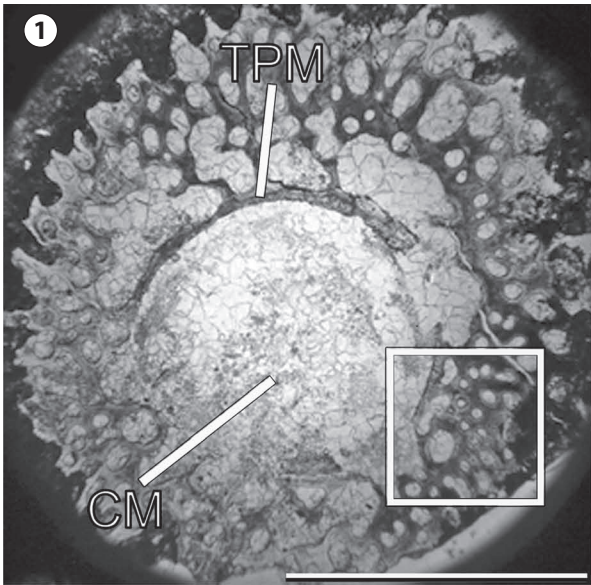


Figura 1. MLP-Ph 1 y MLP-Ph 2. **1**, sección transversal de costilla, área del corte delgado, aspecto general; **2**, sección mostrando el tejido cortical remodelado con espacios de reabsorción (ER); **3**, detalle de osteones secundarios (OS); **4**, sección longitudinal de la costilla, área del corte delgado, aspecto general; **5**, detalle del tejido esponjoso (TE); **6**, detalle de trabécula conformada por tejido lamelar (TL)./MLP-Ph 1 and MLP-Ph 2. **1**, cross section of a rib, area of the thin section, general aspect; **2**, Section showing the remodeled cortical tissue with reabsorptive spaces (ER); **3**, detail of the secondary osteons (OS); **4**, longitudinal section of the rib, general aspect of the thin section area.; **5**, detail of the spongy tissue (TE); **6**, detail of trabécula conformed by lamellar tissue (TL). Escala gráfica/Scale bar= **1**, **4**= 1 cm; **2**, **5**= 500 μ m; **3**= 250 μ m; **6**= 100 μ m.



relativamente pequeño (Fig. 1.1). Bajo microscopio se observa que la costilla está dominada por una importante cavidad medular que ocupa un gran porcentaje del área total. Dentro de ella pueden observarse fragmentos de trabéculas rotas (Fig. 1.1). La ausencia de signos de fracturas o patógenos sugiere que la presencia de trabéculas en el interior de la cavidad medular se debe a factores diagenéticos. La región perimedular presenta trabéculas de hueso esponjoso, todas ellas revestidas por tejido lamelar. En estas trabéculas pueden distinguirse las líneas de cementación de distintas lamelas que componen el tejido. Las lagunas de osteocitos son fusiiformes o elípticas, con su eje mayor orientado en el mismo sentido que la lamela que las contiene. Aunque abundantes, las lagunas de osteocitos no se encuentran densamente distribuidas. Es posible distinguir numerosos *canaliculi* que se disponen radialmente a partir de cada laguna osteocítica. Hacia la periferia del corte se observan numerosos espacios de reabsorción rodeados de tejido lamelar (Fig. 1.2). Pese a que en las secciones no se ha preservado la región más externa del tejido compacto cortical, es posible inferir que este tejido estaba restringido sólo a una capa muy delgada. Casi la totalidad del tejido que compone la muestra es secundario y esto es evidenciado por los osteones secundarios presentes en la mayor parte del tejido (Fig. 1.3).

MLP-Ph 1. En sección longitudinal (Fig. 1.4), puede observarse que el espacio ocupado por la cavidad medular se encuentra rodeado por las trabéculas de tejido lamelar (Fig. 1.5, 6). Las lagunas osteocíticas se orientan en la misma dirección que las capas de tejido lamelar que las contienen. Cabe resaltar que la preservación del tejido no es óptima (muchas de las trabéculas se encuentran rotas); no obstante, las características histológicas del tejido son evidentes. En una porción de la sección es posible visualizar restos del tejido cortical más externo donde se observa la presencia de osteocitos de forma elíptica con un gran desarrollo de *canaliculi* radiales. De acuerdo con lo observado en la sección longitudinal, se confirma lo descrito en la sección transversal.

Las características del tejido óseo descrito permiten confirmar que no se trataría de un ejemplar juvenil, sino de

un subadulto o adulto, ya que el tejido registrado en su mayoría es de origen secundario, totalmente remodelado, y sin la presencia de marcas de crecimiento, cartílago, ni estructuras que evidencien un estado juvenil.

Ejemplar MLP 83-XI-15-1

Para su análisis histológico se seleccionaron tres fragmentos de costillas; del primer fragmento se obtuvo la sección transversal correspondiente a la lámina delgada MLP-Ph 22; del segundo fragmento se obtuvieron las secciones transversales correspondientes a las láminas delgadas MLP-Ph 23 y MLP-Ph 24; y del fragmento número tres se obtuvo una sección longitudinal correspondiente a la lámina delgada MLP-Ph 25.

MLP-Ph 22. En sección transversal se observa una cavidad medular de contorno circular rellena de cristales (Fig. 2.1). En ciertos sectores de la muestra, la preservación del tejido no es óptima debido a una defectuosa preparación o a una pobre preservación. La cavidad medular es amplia, ocupando un porcentaje importante de la totalidad del corte. Esta cavidad está rodeada por una capa de tejido perimedular primario (Fig. 2.1). En el mismo pueden observarse lagunas osteocíticas de forma variada, desde redondeada a elíptica, sin una disposición preferencial. En ellas no se observa desarrollo de *canaliculi* (Fig. 2.3). La región perimedular se continúa con un tejido esponjoso de origen primario (Fig. 2.2). Los espacios que conforman el tejido esponjoso son de tamaño y forma variable. Estos espacios aumentan de tamaño desde la región cortical hacia la región medular donde conforman trabéculas (Fig. 2.1). Todo el tejido que integra la región cortical es de origen primario; allí se observan cúmulos de osteocitos globosos, sin desarrollo de *canaliculi*. Cabe destacar que en una pequeña sección de la muestra se observa un canal vascular con osteocitos que comienzan a rodearlo (Fig. 2.3). En este mismo canal es posible observar un principio de desarrollo de *canaliculi* en los osteocitos. El tejido compacto cortical más periférico sólo se ha preservado en un pequeño sector de la costilla y su espesor es poco importante. Tampoco se observan marcas de crecimiento.

Figura 2. MLP-Ph 22, MLP-Ph 24 y MLP-Ph 25. **1**, sección transversal de costilla, mostrando el tejido perimedular (TPM) y la cavidad medular (CM). El recuadro indica el sector ampliado en **2**; **2**, detalle del tejido primario cortical (TP). El recuadro indica la sección ampliada en **3**; **3**, detalle del tejido primario (TP) y las lagunas de osteocitos (LO); **4**, sección transversal de costilla mostrando la región cortical (RC) y la región medular (RM); **5**, detalle del tejido primario (TP); **6**, detalle de lagunas de osteocitos (LO) y tejido lamelar rodeando un canal vascular (CV); **7**, Sección longitudinal de costilla aspecto general mostrando el tejido primario (TP); **8**, región cortical mostrando restos de matriz primaria (MP). / MLP-Ph 22, MLP-Ph 24 and MLP-Ph 25. **1**, rib, area showing perimedullary tissue (TPM) and medullary cavity cross-section (CM). Box indicates the sector expanded in **2**; **2**, the cortical primary tissue detail cortical (TP). Box indicates the section expanded in **3**; **3**, detail of the primary tissue (TP) and the lacunae (LO); **4**, cross section of a rib showing the (RC) and the central region (RM); **5**, detail of the primary tissue (TP); **6**, detail of lacunae (LO) and lamellar tissue surrounding a vascular canal (CV); **7**, general aspect of the longitudinal section of a rib showing the primary tissue (TP); **8**, cortical region showing remains of primary matrix (CTM). Escala gráfica/ scale bar: **1**= 0,25 cm; **2**, **5**, **7**, **8**= 250 µm; **3**, **6**= 100 µm; **4**= 0,125 cm.

MLP-Ph 23 y MLP-Ph 24. Se observa una estructura de tamaño pequeño y de contorno circular, con una cavidad medular de contorno irregular, rellena de minerales y cristales, y ocupando el mayor porcentaje de la sección transversal (Fig. 2.4). A diferencia de la sección transversal MLP-Ph 22, en las láminas delgadas MLP-Ph 23 y MLP-Ph 24 el tejido perimedular presenta una estructura diferente (tal como se observa en la Figura 2.4), sin la presencia de una delgada capa ósea continua. Se ha preservado muy bien el tejido cortical, y en algunos sectores pueden observarse restos del tejido cortical más externo (Fig. 2.5). Se trata de un tejido primario donde se observan cúmulos de lagunas de osteocitos con gran cantidad de *canaliculi* de disposición radial. Las lagunas tienen forma irregular. En la región cortical más profunda se observan espacios de reabsorción, de contorno y forma variable, desde perfectamente redondeados, ovales, hasta irregulares. Otra diferencia que cabe resaltar respecto de la sección delgada MLP-Ph 22 es que en algunos de los espacios vasculares se puede observar el comienzo del desarrollo de tejido lamelar (Fig. 2.6). Este hecho queda evidenciado por la presencia de al menos una o dos generaciones de lamelas bien conformadas. Entre dichos espacios se observa una matriz de tejido primario repleta de lagunas osteocíticas y algunos canales vasculares simples.

MLP-Ph 25. Sobre la sección longitudinal se observan las mismas características en cuanto a la organización del tejido óseo que en las secciones anteriores (Fig. 2.7). Así, se observa la presencia de la cavidad medular ocupando un gran porcentaje del corte delgado. Esta cavidad se encuentra rodeada por un tejido esponjoso de origen primario, donde se observan cúmulos de osteocitos y espacios de reabsorción de forma variable. A través de esta sección es posible observar en varias porciones de la muestra grupos de fibras de *Sharpey* presentes en la región cortical, así como restos de matriz primaria (Fig. 2.8).

Las características histológicas óseas de todas las secciones analizadas y, en particular, el abundante desarrollo de

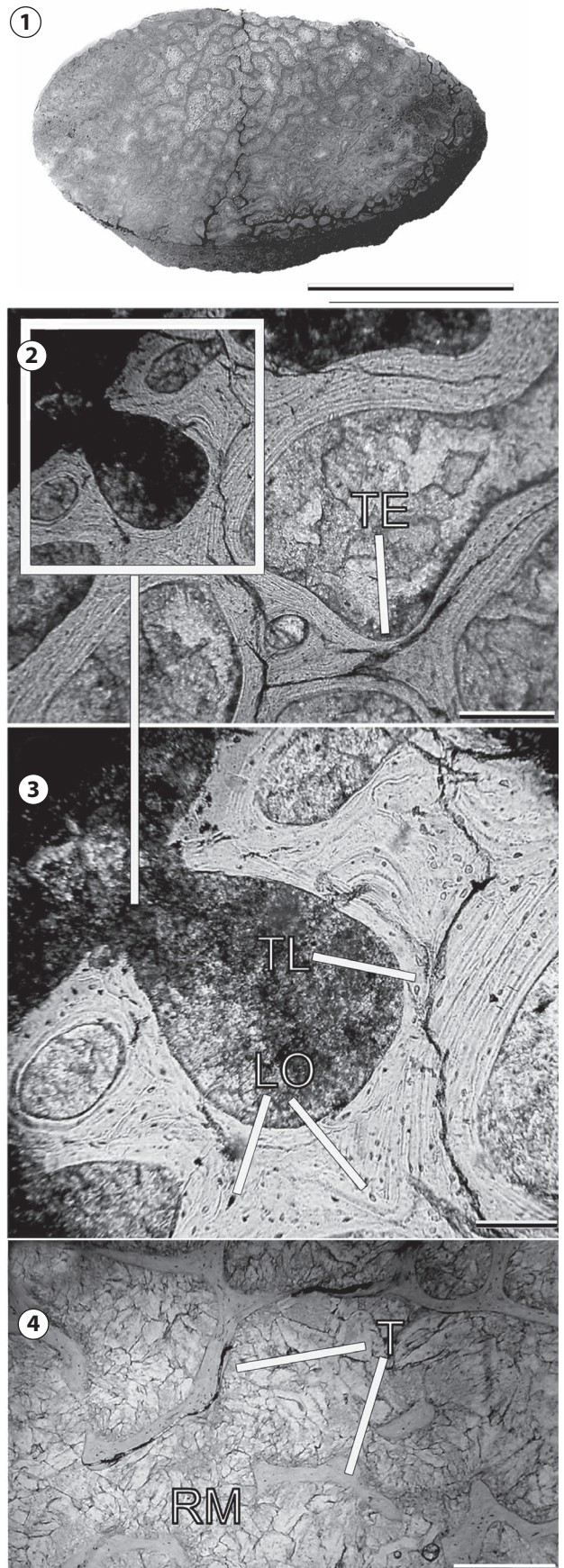


Figura 3. MLP-Ph 38. **1**, sección transversal de costilla, área del corte delgado, aspecto general; **2**, sección mostrando el tejido esponjoso (TE) el recuadro indica la sección ampliada en **3**; **3**, detalle del tejido lamelar (TL) que compone el tejido esponjoso, con sus lagunas de osteocitos (LO); **4**, aspecto general de las trabéculas (T) del tejido esponjoso que ocupa la totalidad de la región medular (RM) / MLP-Ph. 38. **1**, cross section of a rib, general aspect of the area of the thin section; **2**, section showing the spongy tissue (TE) box indicates the section extended in **3**; **3**, detail of the lamellar tissue (TL) that comprises the spongy tissue with its lacunae (LO); **4** general aspect of the spongy tissue that occupies the whole of the medullary region (RM) (T) trabeculae. Escala gráfica/ scale bar: **1**= 1 cm; **2**= 250 μ m; **3**= 100 μ m; **4**= 500 μ m.

estructuras de origen primario como son las lagunas de osteocitos globosas y la presencia de fibras de *Sharpey*, permiten proponer que el ejemplar MLP 83-XI-15-1 corresponde a un individuo juvenil.

Ejemplar MLP 83-XI-16-1

Para el análisis de este ejemplar se realizaron dos secciones transversales (MLP-Ph 37 y MLP-Ph 38), y una longitudinal (MLP-Ph 36), sobre un mismo fragmento de costilla.

MLP-Ph 38 (Fig. 3.1). Se advierte una sección transversal de contorno elíptico. En ella no se observa una única cavidad medular, sino una región medular ocupada por finas trabéculas. Estas se componen por tejido lamelar, con una gran cantidad de osteocitos de forma oval y circular que siguen la disposición de las lamelas (Fig. 3.4). En las lagunas de osteocitos no es posible distinguir *canaliculi*. Casi la totalidad de la muestra está compuesta por este tejido trabecular; sólo en algunas secciones de la lámina delgada, llegando hacia la región cortical, se pueden observar algunos espacios de reabsorción rodeados por tejido lamelar (Fig. 3.2–3). En esta misma región se observan restos del tejido cortical externo que se presenta con un fino espesor, ya que las cavidades de reabsorción en algunos sectores llegan hasta el borde más externo de la costilla.

Las mismas características descriptas en MLP-Ph 38 son válidas para caracterizar la sección transversal de la lámina delgada MLP-Ph 37; la única diferencia que se observa es que aquí no se han preservado restos del tejido cortical más externo.

MLP-Ph 36. En el corte longitudinal se observan las mismas características que en las secciones delgadas MLP-Ph 38 y MLP-Ph 37. No hay una única cavidad medular, sino una región medular de tejido trabecular lamelar. Las lagunas de osteocitos se disponen según la dirección de las lamelas que las contienen, sin que sea posible observar *canaliculi* en ellas. El tejido periférico cortical no se ha preservado. No se observan líneas de crecimiento ni osteones secundarios. Las características del tejido óseo descripto sugieren fuertemente que se trata de una forma adulta o subadulta.

DISCUSIÓN

El establecimiento de criterios para la determinación de estadios ontogenéticos en reptiles marinos mesozoicos es dificultoso. La edad relativa de estos reptiles ha sido tradicionalmente estimada a partir del tamaño relativo del espécimen, pero este método no permite diferenciar entre individuos de edad avanzada de tamaño pequeño y otros jóvenes de gran ta-

maño. Uno de los principales inconvenientes para la determinación de estadios ontogenéticos radica en el hecho de que la pedomorfosis es muy frecuente entre estos reptiles adaptados secundariamente al medio marino (Carroll, 1997; Rieppel, 1989, O'Keefe, 2006).

En el caso particular de los ictiosaurios, Johnson (1977) ha propuesto una serie de criterios independientes del tamaño para la determinación de edad relativa de los individuos, tales como la morfología del extremo proximal del húmero y de las falanges. De acuerdo con lo propuesto por esta autora, en los individuos maduros, el *caput humeri* es plano, la superficie del hueso rugosa y los elementos constitutivos de las aletas se encuentran separados y no estrechamente empaquetados. Asimismo, en los individuos juveniles no habría muescas en el borde libre de las falanges del dígito más anterior (dígito 2 o dígito accesorio).

En el mismo sentido, Fernández *et al.* (2005) han propuesto que el porcentaje de la órbita ocupado por el globo ocular, estimado sobre la base del diámetro del anillo esclerótico, sería también un indicativo de la edad relativa de los individuos, independiente del tamaño. Dado que el globo ocular de los vertebrados sólo aumenta de tamaño en los primeros estadios madurativos de los individuos y luego detiene su crecimiento, no así la órbita, el porcentaje de la órbita ocupada por el globo ocular puede utilizarse como criterio auxiliar en la determinación del estado madurativo del ejemplar. En el caso de los ictiosaurios, el globo ocular puede estimarse sobre la base del tamaño del anillo esclerótico. En individuos juveniles el anillo esclerótico llena la órbita, mientras que en adultos grandes hay un espacio libre entre el borde externo del anillo esclerótico y los huesos que rodean la órbita, o sea que el anillo esclerótico ocupa un porcentaje bajo de la cavidad orbital (Fernández *et al.*, 2005). Si bien los criterios propuestos por Johnson (1977) y Fernández *et al.* (2005) son de utilidad, su aplicación requiere contar con ejemplares relativamente completos o en un buen estado de preservación.

Por su parte, Buffrénil y Mazin (1990) destacaron diferencias en la microestructura ósea de las formas juveniles y adultas de ictiosaurios. En la mencionada contribución, analizaron secciones de huesos largos de ictiosaurios, y observaron que la corteza periosteal primaria adopta una textura esponjosa en individuos jóvenes y más o menos compacta en individuos adultos. Durante el crecimiento, la corteza ósea se remodela con un cierto desbalance entre resorción y depositación. Esto resulta en una corteza esponjosa, si previamente fue compacta, y más esponjosa aún si previamente fue esponjosa.

En la presente contribución, a través del análisis histo-

lógico de los tres ejemplares examinados, se establece una clara diferenciación entre los tejidos del individuo juvenil y los de individuos adultos. Los tres ejemplares representan un estado osteoporótico que consiste en una marcada reducción de la masa del esqueleto (Ricqlès y Buffrénil, 2001). A nivel histológico, esto está conectado con una disminución del espesor del hueso compacto cortical y expansión de las cavidades medulares. Esta tendencia a un estado osteoporótico ha sido bien documentada en algunas tortugas marinas (Rhodin, 1985), cocodrilos marinos thalatosuquios (Hua y Buffrénil, 1997), plesiosaurios y pliosaurios adultos (Wiffen *et al.*, 1995), mosasaurios adultos (Sheldon, 1997) y cetáceos modernos (Buffrénil *et al.*, 1985). Cabe destacar que el término osteoporótico no es tratado como una consecuencia patológica, sino que obedece a adaptaciones específicas al medio ambiente y a la propia historia evolutiva de los grupos involucrados. En el caso de los reptiles marinos, las singulares condiciones bajo las cuales el tejido óseo se desarrolla influyen de manera fundamental en la microestructura del mismo. En este sentido, los ejemplares examinados de *Caypullisaurus bonapartei*, al igual que el resto de los tetrápodos secundariamente adaptados a la vida en el agua, han desarrollado este tipo de tejido óseo especial, vinculado a su particular forma de vida y a las condiciones especiales impuestas por el medio marino (Storrs, 1993; Wiffen *et al.*, 1995; Hua y Buffrénil, 1997; Sheldon, 1997).

A pesar de que los tres ejemplares comparten una estructura osteoporótica, existen claras diferencias entre la organización de la estructura ósea del juvenil y la de los adultos. En las secciones delgadas referidas a los materiales MLP 85-I-15-1 y MLP 83-XI-16-1 se observan típicas estructuras de un tejido remodelado, muestra de ello es la presencia del tejido esponjoso secundario que se evidencia por abundantes espacios de reabsorción rodeados por numerosas generaciones de tejido lamelar. Como se mencionó, estas generaciones se evidencian a través de las líneas de cementación. En los cortes referidos al material 83-XI-15-1, pertenecientes un estadio ontogenético juvenil, se observan claramente estructuras primarias y restos de fibras de *Sharpey* que no son observadas en los ejemplares de edad avanzada.

Los resultados expuestos en este trabajo son consistentes con los obtenidos por Buffrénil y Mazin (1990) sobre huesos largos. Este hecho es significativo, dado que las observaciones de estos autores fueron hechas sobre huesos largos, los cuales, particularmente el húmero, tienen importancia taxonómica. Esto dificulta la obtención de material para muestras paleohistológicas, dado que estas técnicas son

destructivas. No ocurre así con el tipo de material utilizado aquí, dado que las costillas han sido material de estudios paleohistológicos aplicados con éxito en otros reptiles marinos mesozoicos, tales como plesiosaurios (Wiffen *et al.*, 1995) y mosasaurios (Sheldon, 1997), y particularmente las costillas de los ictiosaurios parvipelvianos son fáciles de obtener y de escaso o nulo valor taxonómico.

CONCLUSIONES

La información sobre la macro y microestructura ósea obtenida de las costillas del ictiosaurio parvipelviano *Caypullisaurus* Fernández, 1997, es consistente con la obtenida en huesos largos de otros ictiosaurios parvipelvianos, como *Ichthyosaurus* y *Stenopterygius*. Este hecho es significativo, dado que las costillas carecen de valor taxonómico y son elementos que se pueden obtener fácilmente para la aplicación de estudios paleohistológicos.

Las costillas analizadas indican la presencia de tejido osteoporótico, tanto en estadios inmaduros como maduros. La presencia de este tipo de tejido en el juvenil y en los adultos sugiere que, a diferencia de lo que ocurre en los plesiosaurios, los individuos juveniles y adultos de *Caypullisaurus* habrían tenido los mismos hábitos de vida, frecuentando la zona pelágica.

La microestructura ósea permite diferenciar entre individuos juveniles y adultos. Los huesos de los individuos inmaduros están caracterizados por la presencia de tejido primario, en tanto que los huesos de los individuos maduros están caracterizados por la presencia de tejido remodelado. Estas características son claramente identificables y brindan un criterio auxiliar para la determinación de estadios ontogenéticos, sobre todo cuando no se cuenta con material completo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a M. Reguero por el acceso al material. Este trabajo fue financiado por los siguientes proyectos: Agencia de Promoción Científica y Tecnológica PICT 0261; CONICET: PIP 0426; Universidad Nacional de La Plata, Programa de incentivos 11/N463.

BIBLIOGRAFÍA

- Buffrénil, V. de y Mazin, J.M. 1990. Bone histology of the ichthyosaurs: comparative data and functional interpretation. *Paleobiology* 16(4): 435–447.
- Buffrénil, V. de, Collet, A. y Pascal, M. 1985. Ontogenetic development of skeletal weight in a small delphinid, *Delphinus delphis* (Cetacea: Odontoceti). *Zoomorphology*, 105: 336–344.
- Buffrénil, V. de, Astibia H., Pereda Suberbiola X., Berreteaga A. y Bardet N. 2008. Variation in bone histology of middle Eocene sirenians from western Europe. *Geodiversitas* 30: 425–432.

- Carroll, R.L. 1997. Mesozoic marine reptiles as models of long-term, large-scale evolutionary phenomena; En: J.M. Callaway y E.L. Nicholls (Eds.), *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, San Diego, p. 467–489.
- Chinsamy, A. 1995. Ontogenetic changes in the bone histology of the Late Jurassic ornithomimid *Dryosaurus lettowvorbecki*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 96–104.
- Chinsamy, A. y Raath, M.A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontographia Africana* 29: 39–44.
- Currey, J.D. 2002. *Bones: structure and mechanics*. 1ª edición. Princeton University Press, Woodstock, 436 p.
- De La Beche, H.T. y Conybeare W.D. 1821. Notice of the discovery of a new fossil animal forming a link between the *Ichthyosaurus* and the crocodile, together with general remains on the osteology of the *Ichthyosaurus*. *Transactions of the Geological Society of London, 1ª series*, 5: 559–594.
- Fernández, M. 1997. A new ichthyosaur from the Tithonian (late Jurassic) of the Neuquén basin, northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 71: 479–484.
- Fernández, M., Archuby, F., Talevi, M. y Ebner, R. 2005. Ichthyosaurian eyes: paleobiological information content in the sclerotic ring of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria, Ophthalmosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 330–337.
- Francillon-Vieillot, H., Buffrénil, V. de, Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F.J., Sire, J.Y., Zylberberg, L. and Ricqlès, A. de. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. En: J.G. Carter (Ed.), *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*. Van Nostrand Reinhold, Nueva York, p. 471–530.
- Gasparini, Z. y Fernández, M. 2005. Jurassic marine reptiles in the Neuquén Basin. En: G.D. Veiga, L.A. Spalletti, J.A. Howell y E. Schwarz (Eds.), *The Neuquén Basin, Argentina: a case study in sequence stratigraphy and basin dynamics*. *Geological Society of London, Special Publication* 252: 279–294.
- Hua, S. y Buffrénil, V. de. 1997. Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the Thalattosuchia (Reptilia, Crocodylia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 703–717.
- Jaekel, O. 1904. Ein neue Darstellung von *Ichthyosaurus*, *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 56: 26–34.
- Johnson, R. 1977. Size independent criteria for estimating relative age and the relationship among growth parameters in a group of fossil reptiles (Reptilia: Ichthyosauria). *Canadian Journal of Earth Sciences* 14: 1916–1924.
- Merriam, J.C. 1906. Preliminary note on a new marine reptile from the Middle Triassic of Nevada. University of California Publications. *Bulletin of the Department of Geology* 5: 71–79.
- Motani, R. 2000. Is *Omphalosaurus* ichthyopterygian? — A phylogenetic perspective. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 295–301.
- O’Keefe, R. 2006. Neoteny and the plesiomorphic condition of the plesiosaur basicranium. En: M.T. Carrano, T.J. Gaudin, R.W. Blob y J.R. Wible (Eds.), *Amniote Paleobiology*. University of Chicago Press, Chicago, p. 391–409.
- Rieppel, O. 1989. A new pachypleurosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 323: 1–73.
- Ricqlès, A. de, y Buffrénil, V. 2001. Bone histology, heterochronies and the return of tetrapods to life in water: where are we? En: J.M. Mazin y V. de Buffrénil (Eds.), *Secondary Adaptation of tetrapods to life in water*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, p. 289–310.
- Rhodin, A.G.J. 1985. Comparative chondro-osseous development and growth of marine turtles. *Copeia* 3: 752–771.
- Sheldon, A. 1997. Ecological implications of Mosasaur bone microstructure. En: J. Callaway y E. Nicholls (Eds.), *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, San Diego, p. 333–354.
- Storrs, G.W. 1993. Function and phylogeny in sauropterygians (Diapsida) evolution. *American Journal of Sciences A* 293: 63–90.
- Wiffen, J., Buffrénil, V., Ricqlès, A. y Mazin, J.M. 1995. Ontogenetic evolution of bone structure in Late Cretaceous Plesiosauria from New Zealand. *Geobios* 28: 625–640.

doi: 10.5710/AMGH.v49i1(403)

Recibido: 17 de agosto de 2010

Aceptado: 26 de abril de 2011