

Estudio y comparación del esqueleto axial de un saurópodo (Dinosauria, Sauropodomorpha) procedente de la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense) de Galve, Teruel*

José Luis BARCO **

ABSTRACT

BARCO, J. L. Study and comparison of the axial skeleton of a sauropod (Dinosauria, Sauropodomorpha) from Villar del Arzobispo Formation (Tithonian-Berriasian) of Galve, Teruel.

The great vertebrate fossil record, Tithonian-Barremian in age, found in the outcrops of Galve (Teruel, Spain), has been recently increased with the discovery of sauropod remains in Cuesta Lonsal locality. The dorsal vertebral record of this sauropod is described in this paper. It was found in the Villar del Arzobispo Formation, which means the transition between the Upper Jurassic shallow marine environments to the continental environments of the Lower Cretaceous in this area of the Iberian Range. Plesiomorphic characters are present in the studied material together with derived and eight autapomorphic characters. Comparison with most representative sauropod genera of all the clades, especially *Losillasaurus giganteus*, from the same Formation, and a cladistic analysis, allows the conclusion that the studied material belongs to a basal neosauropod not described yet, and different than *Macronaria* and *Diplodocidae+Dicraeosauridae*. Cladistic analysis also shows a polytomy in Neosauropoda node, in which the Cuesta Lonsal sauropod is included. In the future a complete study of all the material of this sauropod will provide new data to the neosauropod origin and evolutive radiation that affected them.

Key words: Sauropoda, Neosauropoda, axial skeleton, Tithonian-Berriasian, Galve.

*Este trabajo es un extracto de la Tesis de Licenciatura del firmante, defendida ante tribunal en la Universidad de Zaragoza el 27 de Noviembre de 2003 y dirigida por los Doctores Gloria Cuenca Bescós y José Ignacio Canudo.

**Área y Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza. Edificio de CC Geológicas. Universidad de Zaragoza. C/ Pedro Cerbuna s/n. 50009. Zaragoza. jlbarco@unizar.es; www.aragosaurus.com
PALEOYMÁS. S.L.L. C/ Ntra. Sra. Del Salz, 4 local. 50017 Zaragoza. jlbarco@paleoymas.com; www.paleoymas.com

RESUMEN

El abundante registro fósil de vertebrados del intervalo Titónico-Barremiense presente en los yacimientos de Galve, ha sido engrosado en los últimos años con el hallazgo de los restos de un saurópodo en el yacimiento de Cuesta Lonsal, del cual se describe y compara en este trabajo el registro vertebral dorsal. Proviene de la Formación Villar del Arzobispo, muy rica en restos directos e indirectos de dinosaurios, y que representa la transición entre los medios marinos someros de finales del Jurásico y los medios continentales de la base del Cretácico Inferior en esta zona de la Cordillera Ibérica. Del material estudiado destaca la presencia de caracteres plesiomórficos para los saurópodos, combinados con caracteres derivados y con ocho caracteres autapomórficos. Una comparación con los géneros más representativos de los diversos clados de saurópodos, y en especial con *Losillasaurus giganteus*, hallado en la misma formación geológica, y un análisis cladístico, permite concluir que el registro estudiado pertenece a un neosaurópodo basal sin describir y distinto de Macronaria y de Diplodocidae + Dicraeosauridae. El análisis cladístico muestra además una amplia politomía en el nodo Neosauropoda, en el que se incluye el saurópodo de Cuesta Lonsal, cuyo estudio completo aportará en el futuro nuevos datos sobre las relaciones filogenéticas que rodean al origen de los neosaurópodos y las radiaciones evolutivas que les afectaron.

Palabras clave: Sauropoda, Neosauropoda, esqueleto axial, Titónico-Berriasiense, Galvé.

INTRODUCCIÓN

Los dinosaurios saurópodos son un grupo de grandes vertebrados cuyo principal carácter radica en ser los seres vivos conocidos de mayor tamaño que han poblado el medio terrestre. Se conocen desde el Jurásico Inferior y fueron los herbívoros dominantes en el Jurásico Superior y el Cretácico Inferior, momento en que alcanzaron su mayor dispersión y diversidad, disminuyendo a partir de entonces hasta desaparecer del registro fósil a finales del Cretácico (Wilson, 2002). Su gran dispersión (se conocen sus restos en todos los continentes excepto en la Antártida) y diversidad confieren a los saurópodos un gran valor tanto a nivel sistemático como paleogeográfico. El tamaño es a su vez una de las grandes dificultades para su estudio, ya que es difícil encontrar especímenes completos y gran parte de los taxones descritos están basados en restos fragmentarios, especialmente los definidos a finales del siglo XIX y principios del XX. Pero en la segunda mitad del siglo XX los estudios fueron avanzando de manera satisfactoria según se incrementaban los hallazgos y en los últimos años se han realizado buenos trabajos dirigidos a una clasificación mucho más fiable basada en la sistemática filogenética o cladística.

El objetivo del presente trabajo es el estudio paleontológico y clasificación taxonómica de los restos del esqueleto axial de un saurópodo (Dinosauria, Saurischia) recuperado en el yacimiento de Cuesta Lonsal. Para la consecución de este objetivo se realiza una exhaustiva descripción de los caracteres presentes en una vértebra dorsal y dos espinas neurales dorsales aisladas, comparándolos con los de otros géneros de dinosaurios saurópodos, especialmente con los encontrados en la misma formación geológica.

Un análisis cladístico, en el que se incluyen además los caracteres de las vértebras cervicales y caudales, junto con una revisión de las sinapomorfías establecidas para los distintos clados del suborden Sauropoda, permitirá conocer su posición taxonómica. La descripción en detalle permitirá a su vez la identificación de las autapomorfías presentes en las vértebras dorsales del dinosaurio saurópodo del yacimiento de Cuesta Lonsal.

El material del saurópodo del yacimiento de Cuesta Lonsal está constituido por dos vértebras cervicales, una vértebra dorsal, dos espinas dorsales aisladas, cinco vértebras caudales, un chevron, una escápula, restos de la cintura pectoral, dos húmeros, al menos tres costillas, y numerosos restos sin determinar, entre los cuales se encuentra posiblemente el sacro. La mayor parte del material se encuentra sin preparar, ni consolidar, a excepción de una vértebra cervical (CL-2, en fase de preparación), una espina dorsal (cuya sigla es CL-62), una vértebra dorsal (CLH-16) y algunas vértebras caudales (en fase de preparación). El presente estudio se basa en la vértebra dorsal CLH-16 y las espinas CL-62 y CL-JMH, ya que además de una excelente conservación, se trata precisamente de los únicos elementos que están completamente preparados y consolidados. En el estudio cladístico, sin embargo, se han añadido observaciones realizadas sobre las vértebras caudales y la cervical CL-2.

SITUACIÓN Y CONTEXTO GEOLÓGICO

Los restos estudiados en este trabajo proceden del yacimiento de Cuesta Lonsal, situado geográficamente en el paraje del mismo nombre, a 500 metros al E-SE de la localidad de Galve (figura 1) y a unos 1.270 metros de altura sobre el nivel del mar.

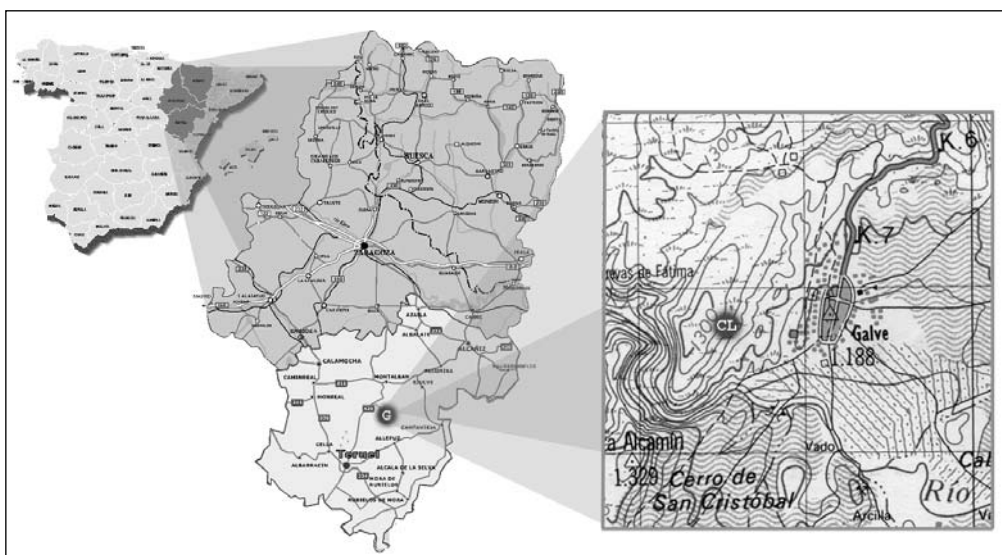


Figura 1. Situación geográfica del yacimiento de Cuesta Lonsal.
Figure 1. Geographical situation of Cuesta Lonsal outcrop.

Se puede localizar en la Hoja 542 (Alfambra) del Mapa Topográfico Nacional, escala 1:50.000, y sus coordenadas UTM son 30TXL785027. El término municipal de Galve se sitúa en el dominio geográfico de la Cordillera Ibérica Central y administrativamente se ubica en la provincia de Teruel.

Geológicamente el área de Galve se sitúa en el extremo occidental de la subcuenca de Galve, conformando una estructura sinclinal que afecta a una sucesión de materiales de casi 1.000 metros de espesor correspondientes al Jurásico Superior terminal y al Cretácico Inferior (Díaz-Molina y Yébenes. 1987; Soria 1997; Canudo *et al.* 1997) (figura 2), donde se han hallado al menos 65 yacimientos con restos fósiles de vertebrados (Barco *et al.*, 2004; Buscalioni y Sanz, 1987; Canudo *et al.*, 1997; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004). En un estudio detallado del sinclinal de Galve, Díaz-Molina y Yébenes (1987) distinguen cinco unidades estratigráficas (denominadas 2 a 6), que coinciden aproximadamente con las formaciones presentes en el sinclinal de Galve (Soria, 1997; Canudo *et al.*, 1997). A su vez, estos materiales se incluyen en dos de

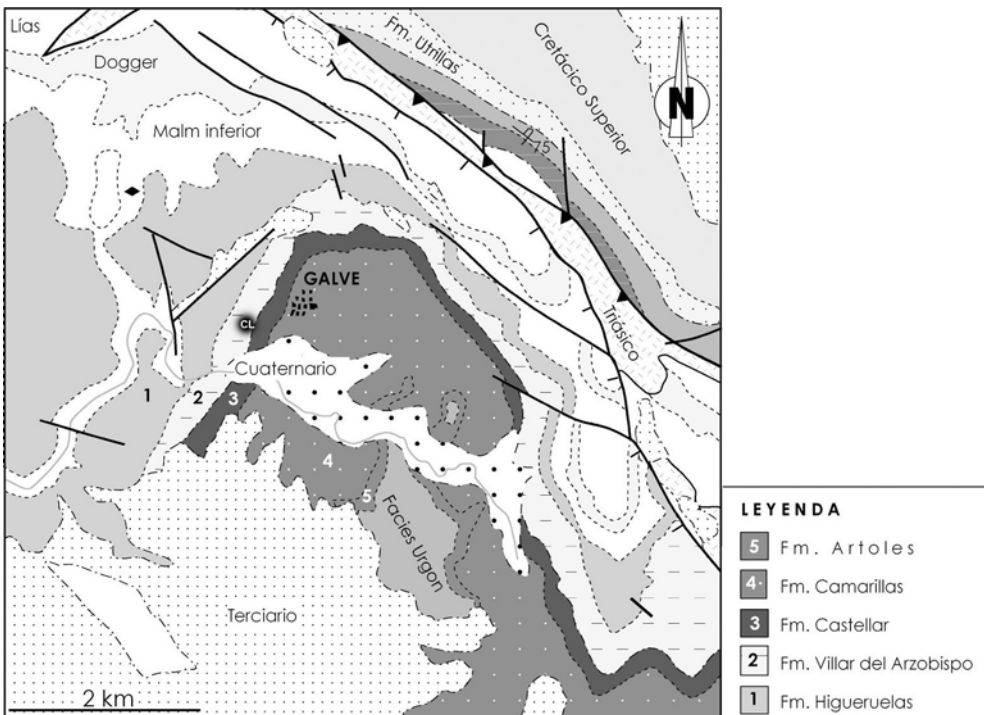


Figura 2: Cartografía geológica del sinclinal de Galve mostrando la superficie de afloramiento de la Formación Villar del Arzobispo (modificado de Soria, 1997) y la situación del yacimiento de Cuesta Lonsal (CL).

Figure 2: Geological map of the Galve syncline showing the Villar del Arzobispo Formation (modified from Soria, 1997) and Cuesta Lonsal (CL) locality situation.

las Supersecuencias definidas por Salas *et al.* (1991), concretamente de la Supersecuencia del Jurásico Superior (de la que sólo encontramos en Galve la secuencia Titónico-Berriasiense) y de la Supersecuencia del Cretácico Inferior, las cuales están separadas por una discontinuidad a escala regional. Las formaciones incluidas en la Supersecuencia del Cretácico Inferior o Megasecuencia Cretácica Inferior se encuentran perfectamente descritas en diversos trabajos que recopilan la estratigrafía de la zona (Canudo *et al.*, 1997; Soria, 1997).

La secuencia Titónico-Berriasiense está constituida por la Formación Higuieruelas y la Formación Villar del Arzobispo. La Fm. Higuieruelas está constituida por calizas masivas y tableadas, que representan unas facies de plataforma marina carbonatada somera (Aurell, 1990). En su parte alta contiene una asociación de foraminíferos que podría indicar la parte media-alta del Kimmeridgiense (piso del dominio boreal correspondiente al piso Titónico del dominio del Tetis, más adecuado en este contexto geológico) (Díaz Molina *et al.*, 1984; Canudo *et al.*, 1997; Cuenca *et al.*, 1997).

La Formación Villar del Arzobispo está representada en Galve por calizas, areniscas y arcillas interpretadas como facies submareales, intermareales y supramareales y que representan la transición desde los medios marinos someros de la Fm. Higuieruelas, hacia medios continentales (Aurell, 1990; Barco, 1999). En el techo de la Fm. Villar del Arzobispo se ha identificado el foraminífero aglutinado *Anchispiracyclina lusitania* Egger 1902, el cual podría incluir la parte alta de dicha formación en la base del Cretácico (Díaz Molina *et al.*, 1984). La base, se encuentra concordante sobre la Fm. Higuieruelas, cuyo techo está bien datado en la parte media alta del Titónico, constituyendo éste el límite inferior de la Fm. Villar del Arzobispo y quedando establecida su edad como Titónico-Berriasiense.

El yacimiento de Cuesta Lonsal

El yacimiento de Cuesta Lonsal se sitúa en la parte baja de la Formación Villar del Arzobispo, por lo que se le atribuye una edad Titónico y constituye el primero de esta edad encontrado en España con dinosaurios (Pérez-Oñate *et al.*, 1994; Cuenca *et al.*, 1997). El yacimiento se sitúa en un nivel de arcillas y margas verdes intercaladas entre areniscas blancas, depositados en medios intermareales (Cuenca *et al.*, 1997; Barco, 1999). La gran parte de los huesos, muy dispersos y sin conexión anatómica, se encuentran en el estrato arcilloso, si bien todos ellos presentan una parte enterrada en el estrato arenoso infrayacente. Este estrato de arenisca presenta en algunos lugares una patina rojiza, la cual también se encuentra en alguno de los huesos. La dispersión de los huesos y la patina que los cubre, parece indicar una exposición subaérea sobre la arena sin consolidar, suficiente como para que los restos fuesen dispersados por los carroñeros (como confirman la presencia de un diente de terópodos mudado (Barco y Ruiz-Omeñaca, 2001a), y otro de cocodrilo también mudado) y se oxidasen, quedando parcialmente enterrados en la arena antes de ser cubiertos por la arcilla. Sólo se han encontrado restos de un único individuo, por lo que se considera que este yacimiento se formó como consecuencia del enterramiento del saurópodo que se estudia en este trabajo.

Provincia	Población	Yacimiento	Diplodocidae indet. <i>Cetiosaurus?</i> <i>Losillasaurus giganteus</i>	Sauropoda indet. Neosauropoda indet.	Carnosauria indet. Coelurosauria indet.	Theropoda indet. Theropoda u ornithopoda indet.	Ornithopoda indet.	<i>Dacentrurus arnatus</i>	Dinosauria? indet.			
Teruel	Ababuj	Ababuj		☐			☐			2		
	Galve	Carretera	☐							2		
		Las Cerradicas				☐		☐		2		
		Ríos Bajos				☐				1		
		Cuesta Lonsal			☐					2		
		Las Cerradicas 2			☐		☐			2		
		Collado de la Abeja			☐					1		
		Cuesta Lonsal 2			☐					1		
Barranco Luca			☐					1				
Lidón	Lidón		☐						1			
Aguilar de Alfambra	Aguilar de Alfambra		☐						1			
El Castellar	El Castellar			☐		☐				2		
	Camino El Brezal			☐		☐				2		
	El Pozo			☐		☐				2		
Minavete de la Sierra	Minavete		☐						1			
Total Teruel			1	11	1	1	1	4	3	1	23	
Valencia	Corcolilla	Corcolilla				☐	☐			2		
	Arroyo Cerezo	Arroyo Cerezo				☐				1		
	Alpuente	Alpuente					☐				1	
		Cerrito del Olmo I						☐			1	
		Cerrito del Olmo II						☐			1	
	Benageber	Desconocido	☐	☐						2		
	Aras de los Olmos	Aras de los Olmos			☐						1	
La Cañada			☐							1		
Losilla							☐			1		
Losilla I							☐			1		
Huerguina	Huerguina							☐	1			
Total Valencia			1	1	2	2	1	1	4	1	13	
Total general			1	1	1	13	1	1	1	6	4	1

Tabla 1. Presencia de dinosaurios en la Formación Villar del Arzobispo en Teruel y Valencia (referencias en el texto).

Table 1. Dinosaur presence in Villar del Arzobispo Formation in Teruel and Valencia (references in text).

ANTECEDENTES

Dinosaurios de la Formación Villar del Arzobispo

Su génesis asociada a medios continentales del tránsito Jurásico-Cretácico y su gran superficie de afloramiento, sitúan a la formación Villar del Arzobispo entre las potencialmente más ricas en registro fósil de dinosaurios de la Cordillera Ibérica, como lo demuestran los numerosos restos que en ella han sido recuperados. Se conocen restos de dinosaurios saurópodos, terópodos, ornitópodos y tireóforos procedentes de afloramientos situados en las provincias de Teruel y Valencia (tabla 1).

Aunque no todos los hallazgos citados han sido descritos, la mayor parte de los que proceden con total certeza de esta formación se sitúan en la provincia de Teruel. En la provincia de Valencia se han encontrado restos de dinosaurios en Aras de los Olmos (localidad hasta hace poco denominada Aras de Alpuente) y Alpuente (Comarca de Los Serranos) y en Benageber. Aunque tradicionalmente estos yacimientos han sido considerados como de edad Cretácico Inferior (facies Weald) (Casanovas-Cladellas *et al.*, 1995a, 1995b y 1995c), posteriores revisiones consideran la posibilidad de que algunos de ellos (Losilla, Losilla I y Cerrito del Olmo I y II) pudiesen ser de edad Jurásico terminal en facies "Purbeck" (Casanovas *et al.*, 1999) y por tanto pertenecer a la Formación Villar del Arzobispo, a la cual se asignan la totalidad de facies "Purbeck" en esta zona (Mas *et al.*, 1982; Vilas *et al.*, 1982; Santisteban, 1995). Sin embargo no sólo esos, sino todos los yacimientos de la comarca parecen encontrarse en dichas facies, como ya apuntó Lapparent (1966) y confirman Santisteban y Suñer (2002). La excepción dentro de la comarca la presentaría el yacimiento situado en Benicatzara, cuya situación estratigráfica podría seguir siendo el "Weald". Lapparent (1966) también identificó como "Purbeck" los yacimientos descritos por Royo y Gómez (1927) en Benageber (actualmente bajo las aguas del pantano), lo que también los incluiría en la Formación Villar del Arzobispo, aunque este hecho está pendiente de confirmación.

Los dinosaurios ornitópodos aparecen representados únicamente por restos indirectos: un rastro cuadrúpedo de un pequeño ornitópodo, presente en el yacimiento de icnitas de Las Cerradicas, en Galve (Pérez-Lorente *et al.*, 1997) e icnitas atribuidas a ornitópodos de tamaño grande y mediano-pequeño en el yacimiento de Corcolilla en Valencia (Santisteban *et al.*, 2002).

Además de ornitópodos, en Las Cerradicas también se han descrito 3 rastros paralelos y contemporáneos, atribuidos al desplazamiento gregario de dinosaurios terópodos, (Pérez-Lorente *et al.* 1997). También en Galve, en el yacimiento de Ríos Bajos, existen nueve icnitas terópodos, cinco aisladas y otras cuatro agrupadas en dos pasos diferentes, asignadas al icnogrupa Carnosauria (Pérez-Lorente y Romero-Molina, 2001). En la localidad de Ababuj se han descrito cinco icnitas tridáctilas aisladas (Alcalá y Martín, 1995), aunque no se especifica si son terópodos u ornitópodos (ver discusión en Pérez-Lorente *et al.*, 1997). Algo similar ocurre en la población de El Castellar, donde se han descubierto recientemente diversas icnitas tridáctilas en los yacimientos de El Castellar, Camino El Brezal y El Pozo (Alcalá *et al.*, 2003), y en los que por el momento únicamente un rastro del primero de los yacimientos ha sido asignado a un terópodo, permaneciendo el resto sin asignación taxonómica. En la provincia de Valencia,

Lapparent (1965) cita la presencia de icnitas terópodos en el yacimiento de Arroyo Cerezo; Santisteban *et al.* (2002) reconocen dos tipos de terópodos en el yacimiento de Corcolilla, y Santisteban *et al.* (2001) citan varias icnitas tridáctilas en Alpuente, las cuales podrían ser atribuidas a dinosaurios terópodos u ornitópodos. Los únicos restos directos de terópodo de la Formación Villar del Arzobispo en Teruel se encuentran igualmente en la localidad de Galve: una vértebra caudal de un terópodo indeterminado procedente del yacimiento Carretera (Barco y Ruiz-Omeñaca, 2001a); dos dientes aislados, uno localizado en el yacimiento de Cuesta Lonsal y perteneciente a un terópodo indeterminado, y otro muy fragmentario, asignado a un coelurosaurio indeterminado procedente del yacimiento de Las Cerradicas 2 (Barco y Ruiz-Omeñaca, 2001b); y un diente de gran tamaño, atribuido a Allosauroidea (Canudo *et al.*, 2004)

En Valencia, existen también otros restos directos de dinosaurios terópodos, aunque su pertenencia a la Formación Villar del Arzobispo es dudosa, ya que inicialmente fueron incluidos dentro de las facies “Weald” y las últimas revisiones estratigráficas de la zona no dejan clara su situación geológica. Se trata de un diente de Carnosaurio descrito por Casanovas *et al.* (1993), procedente de Benicatzara y que ha sido reasignado por Ruiz-Omeñaca y Canudo (2003) a un terópodo indeterminado; dos dientes procedentes de Benageber: uno atribuido por Royo y Gómez (1927) a *Megalosaurus* cf. *Dunkeri*, posteriormente reasignado a un terópodo indeterminado (Ruiz-Omeñaca y Canudo, 2003) y otro atribuido a *Megalosaurus* sp. (Royo y Gómez, 1926), que podría pertenecer a un dromeosáurido indeterminado (Ruiz-Omeñaca y Pereda-Suberbiola, 1999); y cabezas articulares de fémur atribuidas *Megalosaurus* por Royo y Gómez (1925). Recientemente en la aldea de El Chopo y otros cinco puntos cercanos, todos ellos en el término municipal de Alpuente, han sido descubiertos varios dientes y una falange ungueal asignados a dinosaurios terópodos, si bien podrían pertenecer tanto a la Formación Villar del Arzobispo como a la Formación Collado (Abella y Suñer, 2004; Suñer *et al.*, 2003).

Los dinosaurios saurópodos son por el momento los más ampliamente representados en la Formación Villar del Arzobispo, en la que se han encontrado los restos directos de al menos cuatro taxones diferentes, así como los de varios saurópodos indeterminados representados por huesos e icnitas. En Teruel se han localizado los restos de dos taxones en Galve: el saurópodo del yacimiento de Cuesta Lonsal, objeto de este estudio, y un diente de un diplodocimorfo indeterminado procedente del yacimiento de Carretera (Cuenca *et al.*, 1997), así como restos fragmentarios atribuidos a saurópodos: una ungueal de Collado de la Abeja; una ulna procedente de los mismos niveles de Cuesta Lonsal (Cuesta Lonsal 2); un fragmento proximal de fémur del yacimiento Las Cerradicas 2 (Cuenca *et al.*, 1997). También se conoce la existencia de un fragmento de cuerpo vertebral caudal de un saurópodo indeterminado procedente del municipio de Lidón. En Valencia se localizan los otros dos taxones: *Losillasaurus giganteus* Casanovas, Santafé y Sanz 2001, un nuevo género de saurópodo (Casanovas *et al.*, 2001) procedente del yacimiento de La Cañada en Aras de Olmos, y un fragmento distal de fémur citado por Royo y Gómez (1927) relacionado con *Cetiosaurus* Owen 1841, aunque de mayor tamaño, procedente de Benageber. En ese mismo trabajo Royo y Gómez (1927) cita diversos restos de saurópodos indeterminados. Las icnitas de saurópodos han sido citadas en diversos puntos de la formación: en Galve (yacimiento Barranco Luca), El Castellar (yacimientos El Castellar, El Brezal y el Pozo), Ababuj, Aguilar de Alfambra, Miravete de la Sierra y Aras de Olmos (Blanco *et al.*, 2000; Alcalá *et al.*, 2003; Alcalá y Martín, 1995; Pérez-Lorente y Romero-Molina, 2001; Santisteban, 1995; Santisteban *et al.*, 2001).

Los dinosaurios tireóforos están únicamente representados en la provincia de Valencia, donde han sido citados restos del estegosáurido *Dacentrurus armatus* Owen 1875 en los yacimientos de Losilla y Losilla I (término municipal de Aras de los Olmos) y Cerrito del Olmo I y II (término municipal de Alpuente) (Casanovas-Cladellas *et al.*, 1995a, 1995b, 1995c y 1999). Se han descrito una espina caudal, varias vértebras cervicales, dorsales y caudales, costillas, un fragmento de isquion, un sacro y un fémur.

Finalmente, Santisteban y Suñer (2002) citan la presencia de estructuras sedimentarias que atribuyen a la acción de grandes vertebrados (posiblemente dinosaurios indeterminados?) situados en el límite entre la formación Villar del Arzobispo y la Formación Calizas de la Huerguina, aunque sin precisar del todo su posición estratigráfica.

Historia del yacimiento de Cuesta Lonsal

Las excavaciones en Cuesta Lonsal han sido realizadas en diferentes fases. Las primeras extracciones fueron hechas en la década de 1980, por D. José María Herrero, quien obtuvo una gran cantidad de restos, algunos de los cuales permanecen aún en las protecciones de escayola sin estudiar. La investigación científica comenzó en 1993, cuando en una nueva extracción, realizada por la Dra. Gloria Cuenca Bescós, se recupera una vértebra cervical. El primer trabajo sistemático es presentado por Pérez-Oñate *et al.* (1994). Los estudios del saurópodo de Cuesta Lonsal se retoman de nuevo en 1999, paralelamente a una nueva fase de excavación (2000) y preparación de fósiles dirigida por el firmante de este trabajo. Tras demostrar el gran interés científico del yacimiento, desde el Equipo de Paleontología de Dinosaurios de la Universidad de Zaragoza se realizó, también a instancias del Gobierno de Aragón, un Plan Director que planificaba y proponía las actuaciones a realizar, en el marco de las cuales se realizó una nueva excavación en 2001.

Parte del material del saurópodo de Cuesta Lonsal forma parte de la colección Herrero (una vértebra cervical, una vértebra dorsal, una espina dorsal, cuatro vértebras caudales, una escápula, elementos de la cintura pectoral, dos húmeros, varias costillas y algunos restos sin determinar), otra parte (la vértebra cervical extraída en 1993) se encuentra depositada en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza, y el resto (el extraído a partir de 2000) se encuentra depositado en el la Dirección General de Patrimonio del Gobierno de Aragón.

TERMINOLOGÍA Y CRITERIOS ANATÓMICOS

Laminación vertebral: terminología

La compleja arquitectura de las vértebras de los dinosaurios saurisquios incluye la presencia de una serie de estructuras laminares de morfología y distribución características. La disposición de estas estructuras alcanza su máximo de complejidad en las vértebras presacras de los saurópodos, siendo necesario establecer una nomenclatura que permita identificar correctamente todos los elementos vertebrales.

Las vértebras, como elementos integrantes del esqueleto axial, están destinadas a contribuir en las funciones que éste desarrolla, principalmente la de sostén. Por ello se han considerado como partes más relevantes de una vértebra, a aquellas destinadas a contribuir en la continuidad entre los elementos constituyentes y complementarios del esqueleto axial y por tanto en su funcionalidad. Estos son principalmente el cuerpo vertebral; las regiones articulares con otros elementos óseos del eje axial y entre sí (diapófisis, zigapófisis y parapófisis) y aquellas en las que se insertan y/o discurren tejidos blandos (espina neural). Las articulaciones son regiones homólogas claramente identificables que sirven de base para reconocer el resto de homologías de una vértebra, como se discute más adelante. Pero dentro de la arquitectura de las vértebras cervicales de los saurópodos, tan importantes como estas regiones mencionadas anteriormente, son las láminas óseas que los conectan entre sí, así como los huecos que quedan entre ellas y otras cavidades presentes en el interior de la estructura vertebral (conocidas como cavidades neumáticas), puesto que también contribuyen a la función de sostén del esqueleto axial y a otras que se discuten más adelante.

Casi todas las descripciones vertebrales, e incluso los trabajos orientados a establecer una nomenclatura (Osborn, 1899; Osborn y Mook, 1921; Janensch, 1929; Wilson, 1999), mencionan el término lámina vertebral sin expresar una clara definición. La más relevante es la que proporciona Wilson (1999), en la que indica que “las vértebras de los saurópodos están caracterizadas por rebordes óseos que conectan las articulaciones costovertebrales e intervertebrales, el centro y la espina neural de las vértebras presacras, sacras y caudales anteriores”, siendo estos rebordes lo que considera como láminas. Puesto que, al igual que los trabajos anteriormente mencionados, los objetivos de éste son puramente descriptivos y de comparación con otros registros ya descritos, se mantiene la acepción de lámina vertebral como reborde óseo que conecta a los distintos puntos homólogos de una vértebra, si bien dicha denominación considera únicamente el aspecto bidimensional de las láminas, sin tener en cuenta que éste no es más que el límite de un plano de hueso (que es la verdadera forma de una lámina), con estructura e implicaciones funcionales tridimensionales, las cuales será necesario considerar en un futuro.

Al estar el análisis cladístico basado en las homologías, a continuación se repasa la terminología utilizada por los distintos autores en la descripción de las vértebras de los saurópodos a fin de determinar sus caracteres homólogos.

Terminología: antecedentes

Desde su descubrimiento en el s. XIX, la disposición de láminas y cavidades en las vértebras presacras de los dinosaurios saurópodos ha sido el objeto no sólo de la admiración de los paleontólogos, sino también de algunas controversias en cuanto a su interpretación, hasta el punto de que actualmente aún no existe un consenso sobre su función.

Como apunta Wilson (1999), el hallazgo de numerosos restos de saurópodos en Norteamérica y África a finales del s. XIX, inspiró una nueva nomenclatura para las láminas vertebrales que permitió su discusión y comparación. Ésta fue propuesta por Osborn (1899) en su descripción de *Diplodocus* y adaptada rápidamente por sus colegas americanos en sus descripciones de los saurópodos de la Formación Morrison (Hatcher, 1901, 1903; Holland, 1906; Lull, 1919; Osborn y Mook, 1921; Gilmore, 1936).

Pero la de Osborn (1899), sólo fue la primera de las propuestas de nomenclatura, surgiendo otras nuevas a lo largo del siglo xx, que han sido recopiladas por Wilson (1999) en una nueva revisión de la nomenclatura vertebral. Estas nomenclaturas, incluyendo la del propio Wilson (1999), se pueden observar en la tabla 3 y se resumen a continuación.

Osborn (1899) identificó únicamente siete láminas en el arco neural de las vértebras presacras de saurópodos, las cuales nombró según su posición (por ejemplo láminas pre y postespinal), su orientación o según una de las regiones homólogas en las que se situaban (por ejemplo lámina diapofisial). Las agrupó según su orientación en:

1. Láminas verticales medias: son láminas no pareadas encargadas de reforzar la espina neural (pre y postespinal).
2. Láminas horizontales: láminas pareadas subhorizontales que refuerzan el proceso transversal conectándolo con las pre y postzigapofisis.
3. Láminas verticales laterales: láminas pareadas verticales que refuerzan la espina desde la diapofisis, pre y postzigapofisis.
4. Láminas oblicuas: aquellas que discurren con una orientación oblicua por el arco neural, entre ellas la que discurre entre la parapofisis y el centro vertebral, exclusiva de las vértebras dorsales.

Esta nomenclatura es problemática, ya que no unifica los criterios para nombrar las láminas (utiliza indistinta y arbitrariamente la orientación y la situación de las láminas), y ninguno de los que utiliza está basado en homologías.

Osborn y Mook (1921) proponen 15 láminas en la descripción de *Camarasaurus* y *Amphicoelias*, aunque básicamente mantienen la agrupación de las láminas. Solamente realizan una mayor precisión en las láminas verticales medias, dividiendo las láminas diapofisial, prezigapofisial y postzigapofisial, en infra- y supra- según discurra desde estas regiones homólogas hacia la espina o hacia el centro vertebral, y subdividiendo la lámina infradiapofisial en anterior y posterior. El resto de las láminas, horizontales, oblicuas y verticales medias, permanecen sin variaciones considerables, por lo que esta nomenclatura arrastra una problemática semejante a la anterior de Osborn (1899).

La de Janensch (1929, 1950) es sin duda la más acertada y novedosa de las propuestas hasta la fecha, ya que elimina el criterio de orientación e introduce un nuevo concepto de nomenclatura basado en las regiones homólogas de la vértebra que son conectados por cada lámina, sin distinguir entre origen ni finalización. Este criterio, sin embargo, no lo utiliza para todas las láminas, manteniendo nombres basados en la situación de la lámina con respecto a determinadas regiones homólogas (p. ej.: Lámina infraprezigapofisial). Distingue un total de 26 láminas, incluyendo las exclusivas de las dorsales, algunas de las cuales son reiterativas, nombrando de dos maneras distintas a láminas homólogas. Esta nomenclatura propuesta por Janensch constituye la base de la considerada en este trabajo.

Wilson (1999) distingue 19 láminas para las vértebras presacras de los saurópodos, 7 de las cuales son exclusivas de las vértebras dorsales (por tanto solamente 12 aparecen en las vértebras cervicales). Se basa principalmente en la nomenclatura de Janensch (1929, 1950), nombrando las láminas únicamente según los regiones homólogas que conectan y eliminando por completo los términos que mencionan la situación de la lámina. Esta nomenclatura, además de utilizar el mismo criterio para nombrar a la mayoría de las láminas (la excepción son las láminas pre y postespinal), presenta la ventaja de asignar el mismo término a series homólogas, independientemente del grupo taxonómico

o lugar en la columna vertebral al que pertenezcan y de las diferentes orientaciones y situaciones que ello implique (algo semejante a lo que ocurre con las articulaciones intervertebrales e intercostales). Wilson (1999) agrupa las 19 láminas vertebrales en cinco categorías: seis láminas diapofisiales, tres láminas parapofisiales (exclusivas de las dorsales), ocho láminas zigapofisiales y dos láminas espinales. Otra de las novedades que aporta Wilson, es la utilización de un sistema de abreviaturas para cada lámina, compuestas por acrónimos de cuatro letras.

Otros autores tienen su propia forma de nombrar a las láminas vertebrales, pero todas son mezcla de los anteriormente mencionados y ninguno ha sido expuesto con razonamiento suficiente como para considerarlo sistema de nomenclatura. Así por ejemplo Upchurch (1993, 1998) utiliza una mezcla de las nomenclaturas propuestas por Osborn y Mook (1921) y Janensch (1929). Otro ejemplo es el de Bonaparte (1999), que utiliza la propuesta por Osborn y Mook (1921) ligeramente modificada y sin distinguir en el término lámina entre reborde óseo y superficie de hueso expuesta.

abrev.	Wilson (1999)	Janensch (1929)	Osborn y Mook (1921)	Osborn (1899)
ACDL	centrodiapofisial anterior	centrodiapofisial anterior	infraprediapofisial	diapofisial y oblicua
PCDL	centrodiapofisial posterior	centrodiapofisial posterior	infrapostdiapofisial	diapofisial
CPOL	centropostzigapofisiales	infrapostzigapofisial	infrapostzigapofisial	postzigapofisial
CPRL	centroprezigapofisiales	infraprezigapofisial	infraprezigapofisial	prezigapofisial
ACPL	centroparapofisial anterior	centroparapofisial anterior	infraprezigapofisial	prezigapofisial
PCPL	centroparapofisial posterior	centroparapofisial posterior	oblicua	oblicua
PRDL	prezigodiapofisial	prezigodiapofisial	horizontal	horizontal
SPRL	espinoprezigapofisial	supraprezigapofisial	supraprezigapofisial	prezigapofisial
TPRL	intraprezigapofisial	infraprezigapofisial	intraprezigapofisial	horizontal
PRPL	prezigoparapofisial	prezigoparapofisial	oblicua	horizontal
PODL	postzigodiapofisial	postzigodiapofisial	horizontal	horizontal
SPOl	espinopostzigapofisial	suprapostzigapofisial	suprapostzigapofisial	postzigapofisial
medSPOl	espinopostzigapofisial medial	suprapostzigapofisial medial	suprapostzigapofisial	postzigapofisial
latSPOl	espinopostzigapofisial lateral	suprapostzigapofisial lateral	suprapostzigapofisial	postzigapofisial
TPOL	intrapostzigapofisial	intrapostzigapofisial	intrapostzigapofisial	horizontal
PPDL	paradiapofisial	paradiapofisial	horizontal	horizontal
SPDL	espinodiapofisial	supradiapofisial	supradiapofisial	diapofisial
PRSL	prespinal	prespinal	prespinal	prespinal
POSL	postespinal	postespinal	postespinal	postespinal

Tabla 2: Nomenclatura propuesta por Wilson (1999) para las láminas vertebrales presacras en dinosaurios saurópodos y sus correspondencias con la de otros autores (modificada de Wilson, 1999).

Table 2: Nomenclature suggested by Wilson (1999) for sauropod presacral vertebral laminae and its correspondence with nomenclature of other authors (modified from Wilson, 1999)

Terminología de láminas vertebrales

La terminología utilizada en este trabajo es la propuesta por Wilson (1999) (tabla 2), manteniendo las abreviaturas de la terminología en inglés con el fin de no diversificar términos. De las diecinueve láminas que este autor distingue para las vértebras presacras, únicamente diez están siempre presentes en las vértebras cervicales y otras dos, las láminas pre y postespinal, sólo han sido documentadas en las vértebras cervicales de *Isisaurus colberti* (Jain y Bandyopadhyay 1997). El resto de láminas son exclusivas de las vértebras dorsales y su aparición está principalmente motivada por las modificaciones morfológicas ocurridas en la transición cérvico-dorsal de los saurópodos: principalmente el desplazamiento de las parapófisis desde la zona lateroventral anterior del centro vertebral hasta el arco neural (que motiva la aparición la mayoría de las láminas parapofisiales) y el acortamiento anteroposterior y alargamiento dorsoventral de la espina neural (posible causa de la aparición de las láminas espinodiapofisiales como refuerzo de la espina para compensar el aumento de estrés).

La principal diferencia con la nomenclatura de Wilson (1999) estriba en los criterios utilizados para agrupar las láminas, lo que motiva la aparición de distintas categorías. Wilson (1999) no distingue entre origen y término cuando da nombre a una lámina, sin embargo a la hora de agruparlas se ve obligado a tomar partido por uno de las dos regiones homólogas que ésta conecta, realizando una agrupación artificial: por ejemplo para todas las presacras distingue ocho láminas zigapofisiales y dos láminas espinales, cuando en realidad son once las que conectan con las zigapófisis y seis las que lo hacen con la espina. ¿Por qué entonces no elevar a once el número de láminas zigapofisiales y a seis las láminas espinales?, y si no ¿por qué no cambiar, por ejemplo, a nueve las láminas zigapofisiales y a cinco las espinales en perjuicio del número de láminas diapofisiales? La respuesta a la primera pregunta es que el total de láminas sumaría más de 19, y la respuesta a la segunda es que esta agrupación es tan arbitraria como la propuesta por Wilson (1999). La solución que se propone en este trabajo es la de asignar un origen y una finalización a cada lámina, utilizando, además de criterios de homología, criterios anatómicos, lo cual nos permite una agrupación que evita los problemas anteriormente citados, además de poseer un significado funcional.

Criterios anatómicos de descripción y agrupación de las láminas vertebrales

Las vértebras conforman el eje o esqueleto axial que define a los vertebrados. Conteniendo dicho eje principal aparece un plano de simetría bilateral muy marcado que divide el cuerpo en dos mitades simétricas, es el plano medial o sagital. La principal función de todas las estructuras vertebrales es soportar y equilibrar las fuerzas que, generadas a través del movimiento, impliquen al esqueleto axial y al plano que lo atraviesa. Por ello se propone utilizar en la descripción de las estructuras óseas vertebrales una jerarquía basada en su proximidad a dichos eje y plano axial (primando la proximidad al eje frente a la proximidad al plano y considerando todo el centro vertebral como un único punto de la línea que constituye el eje axial). De esta manera tanto en las denominaciones (y en sus correspondientes abreviaturas) de las láminas vertebrales, como en la descripción de su orientación, el término precedente o de

partida será el más cercano al eje y plano axial, siendo válida esta jerarquía también para las agrupaciones de láminas. Se distingue así, para las vértebras presacras, entre láminas centrales, espinales, parapofisiales y zigapofisiales (tabla 3).

Con esta jerarquización de láminas conseguimos principalmente tres ventajas respecto al trabajo de Wilson (1999): en primer lugar no modificar los términos, ya que curiosamente en la denominación que Wilson (1999) da a las láminas (y sus abreviaturas) se sitúa siempre en primer lugar el término más cercano al eje axial (o en su defecto al plano axial), incluso para las láminas únicamente presentes en las vértebras dorsales. De esta manera evitamos una diversificación de la nomenclatura. En segundo lugar conseguimos agrupar las láminas de forma que cada una se englobe solamente en una categoría, evitando las confusiones de que la misma lámina pueda ser igualmente identificada de dos maneras (por ejemplo la lámina prezigodiapofisial podía estar incluida dentro de las láminas diapofisiales y zigapofisiales). Por último esta jerarquización aporta un significado funcional y anatómico a la descripción y agrupación de las láminas.

En resumen, en este trabajo no se modifica la nomenclatura de las láminas, sino su agrupación (tabla 3), que anteriormente era confusa. Para ello se propone distinguir entre principio y final de cada lámina, consiguiendo así una jerarquización basada en criterios anatómicos.

Lámina	Centrales	Espinales	Zigapofisiales	Parapofisiales
ACDL	C – D			
PCDL	C – D			
CPOL	C – D			
CPRL	C – D			
ACPL	D			
PCPL	D			
PRDL			C – D	
SPRL		C – D		
TPRL			C – D	
PRPL			D	
PODL			C – D	
SPOL		C – D		
medSPOL		D		
latSPOL		D		
TPOL			C – D	
PPDL				D
SPDL		D		
PRSL		C – D		
POSL		C – D		

Tabla 3. Agrupación de láminas vertebrales propuesta en este trabajo y su presencia en vértebras cervicales (C) y dorsales (D).

Table 3. Vertebral laminae grouping suggested in this paper, and its presence in cervical (C) and dorsal vertebrae (D).

Cavidades neumáticas

La terminología de las cavidades neumáticas es otro de los aspectos en los que será necesario profundizar en el futuro. Para distinguir entre cavidades grandes y pequeñas, Britt (1993, 1997) diferencia cámaras y celdillas respectivamente, si bien el límite entre una cámara pequeña y una celdilla grande no está muy claro, a lo que hay que añadirle la posible confusión entre fosa profunda y cámara. Wedel *et al.* (2000) y Wedel (2003), proponen la utilización de estos mismos términos pero en base a los siguientes criterios:

FOSAS: excavaciones laterales de contorno amplio pero totalmente exteriores, sin presentar ninguna lámina ósea que los encierre.

CÁMARAS: cavidades neumáticas parcialmente ocultas por márgenes de hueso que forman un foramen. Este foramen, para no confundir cámaras con fosas parcialmente ocultas, no debe ser mayor que la mitad del diámetro de la cámara a la que oculta. Su forma es redondeada, su diámetro es de entre 5 y 150 mm y se encuentra entre paredes de hueso de entre 2 y 10 mm. Las cámaras suelen presentar patrones de bifurcación que comunican cámaras entre si e incluso con otras cavidades laterales.

CELDILLAS: son cavidades neumáticas más pequeñas (entre 2 y 20 mm de diámetro) con paredes más angulosas y de menor grosor (entre 3 y algo menos de 1mm). Las numerosas y angulosas camellas producen un patrón en panal de abeja.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

SAURISCHIA Seeley, 1888.
 SAUROPODOMORPHA Huene, 1932.
 SAUROPODA Marsh, 1874.
 EUSAUROPODA Upchurch, 1995.
 NEOSAUROPODA Bonaparte, 1986.
 NEOSAUROPODA indet.
 Figura 3c. Láminas 1 y 2.

Material y métodos

Los materiales descritos en este trabajo son una vértebra dorsal media (CLH-16), y dos espinas dorsales posteriores (CL-62 y CL-JMH). CLH-16 y CL-JMH están depositados en el Museo Paleontológico de Galve (colección Herrero), y CL-2 está depositada en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza.

Descripción de CLH-16

La única vértebra dorsal conservada es CLH-16, que fue brevemente descrita por Pérez-Oñate *et al.* (1994). No está conservada en su totalidad, al encontrarse parcialmente erosionado el centro vertebral, ambas diapófisis y ambas prezigapófisis, además

de las láminas que conectan con estas dos regiones homólogas (diapófisis y prezigapófisis). Se trata de una vértebra dorsal media cuyo aspecto general viene marcado por una pronunciada expansión lateromedial, tanto del centro vertebral, más expandido en sentido lateromedial que dorsoventral, como del arco neural, cuya expansión lateromedial es casi siempre mayor que la del centro (a excepción de la zona de unión de éste con las láminas centrodiafociales y la parte más distal de la espina), estimándose un índice 2:1 en la zona de los procesos transversos si sus extremos (diapófisis) no estuviesen erosionados (Lámina 1). El arco neural presenta también un importante desarrollo dorsoventral, con un índice ligeramente superior a 3:1 con respecto al centro vertebral. Otro aspecto de gran interés en CLH-16 es su escaso desarrollo anteroposterior. A pesar de que la cara articular anterior no se conserve, sí que está presente la zona de unión entre el centro vertebral y la lámina centrodiafocial anterior, situada en las cercanías del margen dorsal de la cara articular anterior (sin incluir el cóndilo cuando está presente) en los saurópodos. Esto permite deducir que el registro anteroposterior del centro vertebral en su zona dorsal está casi completo, o al menos lo suficiente como para estimar que su índice de alargamiento (IA) –traducido del término “Elongation index” (EI); Upchurch, 1993– es mucho menor que 1 (del orden de 0,5). El arco neural presenta también una pequeña expansión anteroposterior.

La erosión del centro vertebral, además de a la cara anterior, afecta también a una parte de la zona ventral y a las caras laterales (Lámina 1). La cara articular posterior, que aunque completa, está ligeramente fracturada y desplazada en su parte lateral izquierda, es claramente cóncava y presenta una forma elipsoide. En ella se observa, además de la anteriormente mencionada mayor expansión del centro vertebral en sentido lateromedial que dorsoventral, que presenta una forma general aplanada en su zona dorsal que se torna más curvada en la zona ventral. De la cara ventral sólo se ha conservado la zona más cercana a la cara articular posterior y únicamente permite deducir que en sentido anteroposterior se arquea hacia dorsal, sin poder reconocer si su forma en sentido lateromedial es plana o arqueada. A pesar de no estar completa, en la cara lateral izquierda se observa la presencia de un pleurocelo pequeño en su dimensión dorsoventral y posiblemente, debido a la longitud estimada del cuerpo, también en la anteroposterior. La terminación posterior de este pleurocelo, que es la única que se conserva, es lanceolada. El último aspecto resaltable del centro vertebral de CLH-16 es su marcada neumaticidad, la cual se observa con gran claridad precisamente gracias a la erosión por la que se ve afectado. El centro vertebral es prácticamente hueco y en su interior no se observan láminas óseas que delimiten celdillas ni cámaras, únicamente una lámina ósea de unos 4-5 mm de grosor situada en medio del centro separando las cavidades neumáticas derecha e izquierda. Esta lámina no ocupa toda la extensión anterodorsal, pero es imposible determinar si esto se debe a que las cavidades izquierda y derecha se comunicaban o más bien a que esté incompleta. Se observan algunas pequeñas láminas y ligeros huecos en las zonas internas de la cara articular posterior, lo que podría corresponder con pequeñas cavidades terminales, permitiendo definir a CLH-16, en función de su neumaticidad, como una vértebra camerada. Junto al pleurocelo derecho se observa otra pequeña lámina que podría aislar la comunicación directa de estas cavidades con el exterior, situándose una cavidad intermedia de menor tamaño entre ellas y el pleurocelo. Las paredes óseas que separan a las cavidades neumáticas del centro vertebral con el exterior presentan un grosor siempre menor de 1 cm.

Pese a la escasez de proyección anteroposterior que presenta el arco neural de CLH-16, al igual que su centro vertebral, la complejidad que le confieren sus láminas y los huecos o cavidades que quedan entre ellas es relativamente alta.

Láminas centrales. El centro vertebral está conectado con las diapófisis por las dos láminas centrodiapofisiales anterior y posterior (ACDL y PCDL), las cuales presentan un gran desarrollo lateromedial, más marcado en la posterior (PCDL) y especialmente pronunciado con respecto a otros saurópodos en la base del arco neural. Son estas láminas las únicas responsables de la expansión lateromedial que presenta CLH-16, ya que entre ellas sólo se sitúa una cavidad neumática de gran profundidad que llega prácticamente hasta el centro del arco neural y que va estrechándose ligeramente hacia medial (Lámina 1). Ésto significa que ambas láminas centrodiapofisiales van aproximándose en esta dirección medial formando una estructura en cruz (X) en la base del arco neural. En el interior de esta cavidad se observa una pequeña lámina. Estas láminas centrodiapofisiales son a su vez las únicas estructuras que unen el centro vertebral con el arco neural, ya que el resto de láminas que a continuación se describirán como centrales, por su similitud a las descritas por Wilson (1999), no conectan propiamente con el centro vertebral, sino con las láminas centrodiapofisiales. En vista lateral estas láminas son asimétricas, ya que presentan un distinto grado de inclinación en su proyección hacia la zona central del arco neural, casi vertical en la ACDL (la cual en el lado izquierdo incluso cambia su orientación hacia anterior), lo que motiva que el proceso transversal se sitúe en una posición ligeramente anterior en el arco neural.

Las láminas centropostzigapofisiales (CPOL) parten en CLH-16 desde la lámina PCDL, a la altura de la zona dorsal del canal neural, orientándose hacia dorsal y ligeramente medial para conectar con el hiposfeno en su zona ventrolateral (Lámina 1). Tanto las láminas como el hiposfeno están ligeramente erosionados en este punto, lo que impide conocer su verdadera forma, si bien observando la orientación de la zona preservada hacia lateral y posterior, se puede deducir que adopta una forma de trapecio ensanchándose hacia ventral. Entre las láminas CPOL se observa una depresión, mucho más marcada justo debajo del hiposfeno, debido a su mayor proyección hacia posterior en su punto de unión con el hiposfeno, y que se reduce hasta desaparecer hacia ventral, al reducir las CPOL su proyección posterior. El hiposfeno, al igual que en las dorsales medias posteriores de un gran número de saurópodos, se sitúa entre ambas postzigapófisis con el fin de reforzar estas articulaciones intervertebrales, y puesto que se considera a esta estructura como parte de las postzigapófisis, también se considera como lámina centropostzigapofisial a la que lo conecta con el centro. Las postzigapófisis de CLH-16, una de las cuales (la izquierda) está parcialmente erosionada en su margen posterior, se orientan ventrolateralmente.

Las láminas centroprezigapofisiales (CPRL), igualmente no parten desde el centro vertebral propiamente dicho, si no que lo hacen desde la lámina ACDL, a la altura de la zona dorsal del canal neural. Desde ese punto ascienden orientándose hacia anterior y lateral para conectar con lo que debieron ser las prezigapófisis, actualmente erosionadas (Lámina 1). Una de las peculiaridades que presenta CLH-16, es que desde la lámina CPRL derecha (en la izquierda no se conserva) se inicia un proceso que se proyecta en sentido lateral entre 3,8 cm, en la parte inferior, y 5 cm, en la superior, al final del cual se sitúa la parapófisis. A diferencia del resto de saurópodos, en los que a partir de las dorsales medias las parapófisis ascienden al arco neural interceptando a la lámina ACDL y dividiéndola en dos: ACPL y PDDL (Wilson, 1999), la parapófisis en

esta vértebra no está conectada ni al centro vertebral ni al proceso transversal medianamente ninguna lámina y se encuentra fuera de lo que podríamos denominar el complejo de láminas centro-diapo-parapofisiales presente en otros saurópodos. La que si está presente es la lámina prezigoparapofisial (PRPL), pero no actúa como refuerzo lateral del complejo antes citado, sino que únicamente refuerza a la parapófisis desde su zona dorsal. Lo que parece mostrarse en CLH-16 es que en el saurópodo de Cuesta Lonsal, la parapófisis en lugar de remontar el arco neural por la lámina centrodiapofisial anterior, lo hace por la lámina centroprezigapofisial siendo ésta la que se divide en dos láminas: ACPL y PPDL, convirtiéndose en el único punto de sustento para la parapófisis y no existiendo en este saurópodo la lámina paradiapofisial.

La parapófisis presenta una forma entre elipsoidal y rectangular, con su extensión dorsoventral (5 cm) mucho mayor que la anteroposterior (2 cm) y se sitúa en CLH-16 a una altura similar a la de las prezigapófisis y ligeramente inferior a la estimada para las diapófisis (actualmente erosionadas). Las parapófisis se sitúan en una posición muy medial con respecto a las diapófisis, lo que podría indicar un “capitulum” para las costillas dorsales muy largo.

Láminas zigapofisiales. Entre las, ahora erosionadas, prezigapófisis discurre subhorizontalmente la lámina intraprezigapofisial (TPRL), bastante elongada como consecuencia de la pronunciada separación de estas estructuras articulares (Lámina 1). La zona dorsal de esta lámina presenta una importante superficie de exposición como consecuencia de la ausencia del hipantro. La zona más medial de la lámina TPRL está conectada con la zona dorsal del canal neural por un reborde bastante marcado, el cual al llegar el canal, se bifurca para rodear su mitad superior. CLH-16 presenta además unas láminas accesorias que unen la zona central de la lámina TPRL con la parte media de la lámina CPRL. Estas láminas, junto a una poco pronunciada proyección anterior de las prezigapófisis y por tanto de las láminas CPRL, motivan que lo que en otros saurópodos es una profunda cavidad bajo la lámina TPRL (ej: *Cetiosaurus oxionensis* Philips 1871 (Upchurch y Martin, 2002); *Haplocantosaururus priscus* Hatcher 1903 (Hatcher, 1903: plate I); *Camarasaurus grandis* Marsh 1877 (Ostrom y McIntosh, 1966: pl. 24-26); *Brachiosaurus brancai* Janensch 1914 [Janensch, 1950, fig 57]), en CLH-16 sea únicamente una ligera depresión.

La completa ausencia de las prezigapófisis y las diapófisis motiva a su vez la ausencia de las láminas prezigodiapofisiales (PRDL), por lo que no es posible describirlas.

Las láminas postzigodiapofisiales (PODL) tampoco están completas, aunque se puede observar que presentan una ligera inclinación con respecto a la horizontal (imposible de concretar debido a su deformación). Otra de las peculiaridades de CLH-16 es la existencia de una lámina accesoria situada bajo la parte media de la lámina PODL (sólo conservada en el lado izquierdo), que discurre desde ese punto en dirección ventromedial hasta perderse en la lámina PCDL. La zona dorsal de las postzigapófisis posee una forma triangular. Este triángulo es lateromedialmente mucho más expandido y su exposición es mucho mayor en vista posterior.

Láminas espinales. Ambas postzigapófisis están separadas por una fosa en la que se origina la espina neural (Lámina 1). La parte más lateral de las postzigapófisis está conectada con la espina neural por medio de una única lámina espinopostzigapofisial (SPOL), no existiendo en este saurópodo la diferenciación entre lámina espinopostzigapofisial medial y lateral. En el tercio inferior de la espina, la lámina SPOL conecta con la lámina espinodiapofisial (SPDL) para formar lo que Wilson (1999) denomina

una lámina compuesta (SPDL+ lat SPOL, que en el caso de Cuesta Lonsal podría llamarse SPDL+SPOL), la cual discurre por el extremo más posterior del margen lateral de la espina, proyectándose hacia lateral. La SPDL está incompleta (habiéndose perdido el margen lateral y por supuesto la zona de conexión con la erosionada diapófisis), pese a lo cual se puede observar una gran expansión lateroventral en la zona de los procesos transversos que se reduce de forma pronunciada hasta el punto de contacto con la lámina SPOL. A partir de ese punto la lámina compuesta, también erosionada en sus márgenes laterales, muestra un mínimo resalte lateromedial con respecto al margen lateral de la espina. Entre las dos láminas espinopostzigapofisiales, y apenas superando la proyección posterior de estas en 1 cm, puede observarse el margen posterior de la espina, cuya superficie está completamente cubierta por rugosidades elongadas en dirección dorsoventral (presumiblemente para la inserción de los músculos y ligamentos intervertebrales). No se observa ninguna evidencia de la existencia de lámina postespinal (POSL) en CLH-16.

En el margen anterior la espina neural se encuentra reforzada por las láminas espinoprezigapofisiales (SPRL), las cuales están incompletas en la zona de unión con las prezigapófisis al encontrarse éstas erosionadas. Estas láminas parten del extremo dorsal de la espina, en la zona más anterior de su margen lateral, donde apenas resaltan, y discurren con una ligera orientación lateromedial hasta la mitad de la espina. A partir de ese punto su proyección lateromedial se hace más pronunciada (tanto en vista lateral como en anterior presenta una forma parabólica). Estas láminas sí conservan intacto su reborde óseo, el cual se muestra engrosado con respecto al resto de la lámina. Entre ambas láminas SPRL se encuentra el margen anterior de la espina neural, también surcado en su totalidad por rugosidades y no superando la proyección anterior de las láminas más que en la zona más distal de la espina. No existe tampoco evidencia de lámina prespinal (PRSL) en esta vértebra.

Entre las láminas SPRL, SPDL (y la lámina compuesta de la que forma parte en la zona más distal de la espina) y PRDL se sitúa una profunda cavidad neumática, separada en la zona más interna por un reborde óseo entre la lámina SPRL y SPDL.

La espina neural parece estar ligeramente erosionada en su parte distal, si bien la morfología de las láminas indican que el registro ausente es mínimo. Esto permite deducir que la espina de CLH-16 no presenta procesos colgantes sino que presenta una terminación neta (lo que podría indicar en este caso que su posición es más anterior que CL-62). Se proyecta en dirección vertical con una ligera inclinación hacia posterior. Un corte transversal en la base de la espina muestra que la espina de CLH-16 se compone de un núcleo óseo anteroposteriormente elongado (su expansión en esta dirección es mucho mayor que en dirección lateromedial), al que se le unen las láminas SPRL, proyectadas en dirección lateroanterior y las láminas compuestas proyectadas hacia lateral y lateroposterior en la base, las cuales se unen más hacia dorsal para formar la lámina compuesta (SPOL + SPDL).

Descripción de CL-62

CL-62 corresponde a una espina neural de una vértebra dorsal, con claras evidencias de haber sido fracturada antes de la fosilización. Fue encontrada en el yacimiento sin asociación aparente a ningún otro resto y pese a no estar completa, permite

reconocer una serie de rasgos interesantes. Están presentes láminas que recorren la espina en dirección dorsoventral por los márgenes laterales, las cuales se presentan erosionadas o rotas y no permiten observar la expansión lateromedial en toda su magnitud. Sin embargo dado el mínimo grosor que presentan en las zonas de rotura es posible deducir que el registro ausente no es demasiado significativo, lo que permite afirmar que el desarrollo anteroposterior de CL-62 es muchísimo mayor que su desarrollo lateromedial en toda su longitud, a excepción del margen distal de la espina, donde se presenta un significativo engrosamiento (Lámina 2 B, C y D).

De las láminas que discurren por el margen lateral de la espina, la más pronunciada, se bifurca en dos a medida que se aproxima a la base. Esta morfología únicamente ha sido descrita en las vértebras dorsales, nunca en caudales ni cervicales, de los saurópodos (Wilson, 1999), permitiendo identificar a CL-62 como espina dorsal. Se trata de las láminas espinodiapofisial (SPDL) y espinopostzigapofisial lateral (lat. SPOL) las cuales se unen en un punto determinado de la espina neural de las vértebras dorsales para formar una lámina compuesta (SPDL+ SPOL) que discurre por la mitad más posterior del margen lateral de la espina (Lámina 2). Las láminas espinopostzigapofisiales laterales se dirigen a partir de ese punto en dirección ventral, posterior y, en contra de lo que cabría esperar, medial, lo que permite deducir que las postzigapofisis se encontrarían sumamente juntas en esta vértebra. Entre las dos láminas espinopostzigapofisiales laterales (una a cada lado de la espina) se observa un pronunciado margen que discurre en dirección dorsoventral que corresponde con el margen posterior de la espina, sin que se pueda considerar en ningún momento como lámina postespinal (POSL). Se observan en esta zona numerosas rugosidades, seguramente por servir esta zona de la espina para la inserción de ligamentos interespinales (Wilson, 1999). El margen anterior de la espina consiste en un ligero engrosamiento con respecto a la parte central que también presenta rugosidades para inserciones de ligamentos. Pese a la presencia de estas inserciones no se considera a este margen como la lámina prespinal (PRSL), sino simplemente como reborde anterior de la espina. Cercano a este engrosamiento preespinal y aun en el margen lateral se observan pequeños rebordes que no ocupan toda la extensión dorsoventral de la espina y por tanto no pueden ser considerados láminas.

El engrosamiento anteriormente mencionado en el extremo distal de la espina CL-62 se observa con mayor claridad en lado derecho, ya que en el izquierdo se encuentra parcialmente erosionado. Aunque los márgenes anterior y posterior de la espina se engrosan considerablemente, apreciándose en mayor medida en el anterior, este ensanchamiento es más marcado en la zona inmediatamente superior a la lámina compuesta (SPDL + SPOL), en la que se observa tanto en vista ventral como dorsal una morfología triangular que queda suspendida a los lados de la espina. Sería lo que algunos autores han denominado “procesos triangulares colgantes” (traducido del original, Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002; Lámina 2 A). A partir de esta zona de máximo ensanchamiento, la espina se estrecha gradualmente hacia la parte anterior, hasta alcanzar la anchura del margen anterior de la espina en ese punto, mientras que hacia la parte posterior se estrecha de forma abrupta hasta alcanzar la misma expansión que el margen posterior. La superficie bajo estos procesos triangulares, orientada lateroventralmente, también finaliza de forma gradual hacia la zona anterior, mientras que hacia posterior lo hace de forma abrupta al contactar con la lámina compuesta (SPDL + lat SPOL). A partir de este máximo engrosamiento descrito, la terminación de la espina adquiere una morfología lateral, anterior y posterior, redondeada.

Toda la zona terminal de la espina presenta rugosidades, destinadas a inserciones de ligamentos y posiblemente también musculares, no sólo a partir de la zona donde se produce el ensanchamiento, si no que también se observan a modo de estrías por debajo de este nivel en la zona anterior, concretamente desde que el margen anterior de la espina comienza a engrosarse hasta que alcanza su máxima amplitud lateromedial.

CL-JMH (espina neural de vértebra dorsal). Mediante revisiones de parte del material perteneciente a la mencionada colección Herrero, se ha podido observar la existencia de otra espina dorsal que por el momento identificamos como CL-JMH y de la que se han podido realizar algunas observaciones.

Pese a estar peor conservada y ser más corta que CL-62, se puede observar que la morfología de CL-JMH es casi idéntica a la de aquella, lo que permite identificarla también como la parte distal de la espina de una vértebra dorsal media o posterior, posiblemente perteneciente al mismo individuo y que, debido a su conservación, es imposible reconocer si se fragmentó antes o después de la fosilización.

Al ser más corta que CL-62, no se observa la zona de unión entre las láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial lateral (SPDL + lat SPOL), posiblemente debido a que ésta se situase en posición más proximal, más que a su ausencia en CL-JMH. En cuanto a la expansión lateromedial de ésta parece ser similar a la de CL-62 (ya que a pesar de estar igualmente rotas, el registro ausente no parece demasiado significativo) y por tanto bastante inferior a la expansión anteroposterior (de un orden de 2,5 veces aprox.). Otros caracteres destacables son: la presencia de un marcado extremo anterior y posterior, con rugosidades para inserciones de ligamentos, y los mismos procesos triangulares colgantes que CL-62, con un estrechamiento gradual de esa zona de la espina hacia anterior y un estrechamiento mucho más pronunciado hacia posterior.

Discusión

Los restos fósiles extraídos del yacimiento de Cuesta Lonsal se caracterizan por su gran tamaño, lo cual los sitúa en el clado Dinosauria, especialmente al haber sido recuperados en sedimentos continentales mesozoicos. Dentro de los dinosaurios sin embargo, el tamaño ya no es tan significativo, y aunque los saurópodos son los que alcanzan mayor talla, es necesario revisar las sinapomorfías del grupo. Por ello se indican a continuación los caracteres más significativos presentes, no sólo en la vértebra dorsal estudiada en este trabajo, si no en la totalidad del material extraído del yacimiento, que confirman esta asignación taxonómica:

- Mayor expansión anteroposterior de las vértebras cervicales respecto a las dorsales. Este carácter permite incluirlo en los reptiles diápsidos (Benton, 1990).
- Presencia de vértebras no notocordales. Carácter que lo incluye en el clado Archosauomorpha (Benton, 1990).
- Ausencia de intercentros vertebrales. Que permite asignarlo a un taxón sin nombre, situado en un nodo superior a Archosauria (Benton, 1990).
- Presencia de una cresta deltopectoral poco pronunciada, pero que recorre entre un tercio y una mitad del húmero y que permite incluirlo en Dinosauria (Benton, 1990).
- Presencia de la articulación hiposfeno-hipantro en las vértebras dorsales. Lo que permite incluirlo en Saurischia (Benton, 1990).

- Presencia de un largo cuello (deducida en este caso de la relativa gran expansión anteroposterior de una de las cervicales conservadas). Esto permite incluirlo en el clado Sauropodomorpha (Benton, 1990).
- Cresta deltopectoral del húmero reducida a una pequeña cresta. Incluyéndolo en el clado Sauropoda Marsh 1878 (Wilson, 2002).

Posición anatómica de CLH-16 y CL-62 en la serie dorsal

Uno de los principales problemas que presentan las vértebras dorsales aisladas en los saurópodos es conocer su posición anatómica en la serie dorsal, especialmente al tener en cuenta la gran variación de caracteres que se producen en dicha serie y las diferencias que estos suponen entre las dorsales anteriores medias y posteriores.

Existen caracteres en CLH-16 que indican una posición anterior en la serie como son la ausencia de procesos colgantes, los cuales no existen como tales en las vértebras dorsales anteriores (i.e. Ostrom y McIntosh, 1966: lam. 24; McIntosh, 1990: fig 16.5; Bonaparte, 1999: fig 26 y 31; Wilson, 2002); la gran separación entre las zigapófisis y la gran expansión lateromedial del arco neural, siendo también ambos caracteres indicativos de las vértebras dorsales más anteriores (ver por ejemplo Ostrom y McIntosh, 1966: lam. 24; McIntosh, 1990: fig 16.5; Wilson, 1999: fig 3; Bonaparte, 1999: fig 29). Por el contrario, la existencia de hiposfeno (Wilson, 1999; Wilson, 2002), la situación relativamente alta en el arco neural de la parapófisis dorsal (Wilson, 1999), y el pequeño índice de alargamiento (Upchurch, 1993, 1998; Bonaparte, 1999; Wilson, 1999), sería indicativo de una dorsal media o posterior. Sin embargo si consideramos que CLH-16 pertenece a un organismo cuyos elementos vertebrales son todos muy expandidos lateromedialmente y poco expandidos anteroposteriormente, estos rasgos ya no son indicativos de una posición en la serie, especialmente si se observa que en saurópodos como *Haplocantosaurus priscus* Hatcher 1903 (Hatcher, 1903), el índice de expansión anteroposterior es pequeño y permanece constante desde la 5ª dorsal hasta la 14ª, y que la expansión lateromedial (y la separación de las prezigapófisis) es perfectamente asumible para una dorsal media de un organismo con vértebras “anchas”. Otro carácter destacable es que esta vértebra posee hiposfeno pero no hipantro, por lo que podría ser la primera vértebra de la serie dorsal que presenta esta articulación: posee hiposfeno para articular con el hipantro de la vértebra posterior a ella, pero no posee hipantro porque la vértebra anterior a ella no tiene hiposfeno con el que articular. Esto unido a que los procesos colgantes no están todavía marcados y que la parapófisis se sitúa alta en el arco, pero aún no alcanza el nivel de las prezigapófisis, es perfectamente compatible con una posición media. Así pues CLH-16 es una vértebra dorsal media de posición relativamente anterior (5ª a 7ª). La presencia de procesos colgantes en CL-62 no presenta dudas, y la sitúa en una posición más posterior en la serie que CLH-16.

Comparación del saurópodo de Cuesta Lonsal con otros géneros de saurópodos

En 1994, Pérez-Oñate *et al.* realizaron un estudio de CLH-16 en el que clasificaron a este saurópodo como Camarasauridae indet., en base únicamente a la existencia de pleurocelos en el centro vertebral y las láminas de la espina en forma de X. Pero

la presencia de pleurocelos es muy frecuente en los distintos géneros de saurópodos y la morfología de la espina de CLH-16 es claramente distinta a la de *Camarasaurus*. Un posterior estudio de este material descartó su pertenencia a dicha familia debido a la ausencia de espina bífida en las cervicales, una de las características más evidentes de *Camarasaurus*, clasificando al saurópodo de Cuesta Lonsal como Sauropoda indet. (Barco, 1999).

Pero el registro vertebral dorsal del saurópodo de Cuesta Lonsal presenta numerosos caracteres diagnósticos, algunos de los cuales permiten compararlo con la mayoría de saurópodos conocidos y significativos, no sólo del Jurásico Superior, sino también de otros momentos de la historia evolutiva del clado, y matizar así algo más su clasificación taxonómica.

Se ha comparando la vértebra dorsal CLH-16 con las descripciones y figuraciones de las vértebras dorsales de *Shunosaurus lii* Dong, Zhou y Zhang 1983 (Wilson 2002), *Barapasaurus tagorei* Jain, Kuttu, Roy-Chowdhury y Chatterjee 1975 (Jain *et al.*, 1975), *Patagosaurus fariasi* Bonaparte 1979 (Bonaparte, 1986), *Omeisaurus maoianus* Tang, Jin, Kang y Zhang (Feng *et al.*, 2002), *Mamenchisaurus sinocanadorum* Russell y Zheng 1993 (Russell y Zheng, 1993), *Cetiosaurus oxionensis* Philips 1871 (Upchurch y Martin, 2002), *Jobaria tiguidensis* Sereno, Beck, Duthiel, Larsson, Lyon, Moussa, Sadleir, Sidor, Varrichio, Wilson y Wilson 1999 (Sereno *et al.*, 1999), *Haplocantosaurius priscus* (Hatcher, 1903; Bonaparte, 1999), *Rebbachisaurus garasbae* Lavocat 1954 (Lavocat, 1954), *Rayososaurus tessonei* Calvo y Salgado 1995 (Calvo y Salgado, 1995), *Losillasaurus giganteus* Casanovas, Santafé y Sanz 2001 (Casanovas *et al.*, 2001), *Amargasaurus cazau* Salgado y Bonaparte 1991 (Salgado y Bonaparte, 1991), *Dicraeosaurus hansemanni* Janensch 1914 (Janensch, 1929; Bonaparte, 1999), *Apatosaurus louisiae* Holland 1915 (Gilmore, 1936; Bonaparte, 1999; Wilson 2002), *Barosaurus lentus* Marsh 1890 (Lull, 1919), *Diplodocus carnegie* Hatcher 1901 (Osborn, 1899; Curtice *et al.*, 1996; Bonaparte, 1999; Wilson, 2002), *Camarasaurus grandis* Osborn y Mook, 1921 (Ostrom y McIntosh, 1966; Bonaparte, 1999), *Brachiosaurus brancai* Janensch 1914 (Janensch, 1929; Bonaparte, 1999), *Euhelopus zdanskyi* Wiman 1929 (Young, 1935), *Andesaurus delgadoi* Calvo y Bonaparte 1991 (Salgado *et al.*, 1997), *Phuwiangosaurus sirindhornae* Martin, Buffetaut y Suteethorn 1994 (Martin *et al.*, 1999), *Malawisaurus dixeyi* Haughton 1928 (Jacobs *et al.*, 1993), *Isisaurus colberti* (Jain y Bandyopadhyay 1997) (Wilson y Upchurch 2003), *Opisthocoelicaudia skarzynskii* Borsuk-Bialynickan 1977 (Salgado *et al.*, 1997), *Neuquensaurus australis* Lydekker 1893 (Salgado *et al.*, 1997) y *Saltasaurus* Bonaparte y Powell 1980 (Salgado *et al.*, 1997).

El aspecto general de las vértebras dorsales medias, expandido lateromedialmente y con el arco neural alto en relación con el centro vertebral, está presente en algunos saurópodos como *Camarasaurus* y algunos titanosaurios como *Janenschia*, *Saltasaurus* y *Opisthocoelicaudia*, si bien la expansión ventrodorsal de la espina en estos últimos no es tan marcada como en CLH-16 (figura 3). También con altas espinas y relativamente expandidos lateromedialmente, especialmente en el centro vertebral, son algunos braquiosáuridos, aunque este aspecto no se presenta tan marcado en el arco neural. Los diplodocoideos son más esbeltos en general, y sus espinas son relativamente altas pero su expansión lateromedial no es muy marcada, al igual que algunos saurópodos basales como *Omeisaurus*, *Cetiosaurus* y *Patagosaurus*.

El centro vertebral de CLH-16 presenta una estructura camerada y con un profundo pleurocelo. Esta condición está también ampliamente distribuida y se presenta en la

mayoría de los diplodocoideos (a excepción de los dicraeosáuridos), en los rebaquisáuridos, en *Haplocantosaurius* y en *Camarasaurus*. Algunos saurópodos más primitivos como *Cetiosaurus* y *Patagosaurus* presentan pleurocelos pero sin evidencias de neumaticidad. En el otro extremo nos encontramos a los Titanosauriformes, cuya neumaticidad es más derivada y presentan además de cámaras, claras evidencias de tejido cancelar siendo incluso este tejido el único componente estructural de las vértebras.

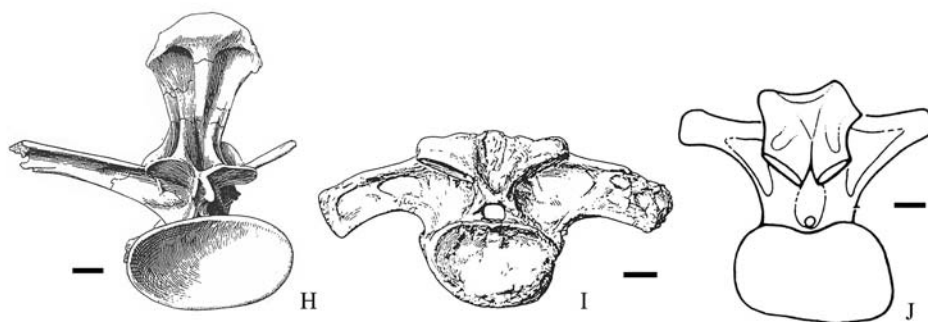
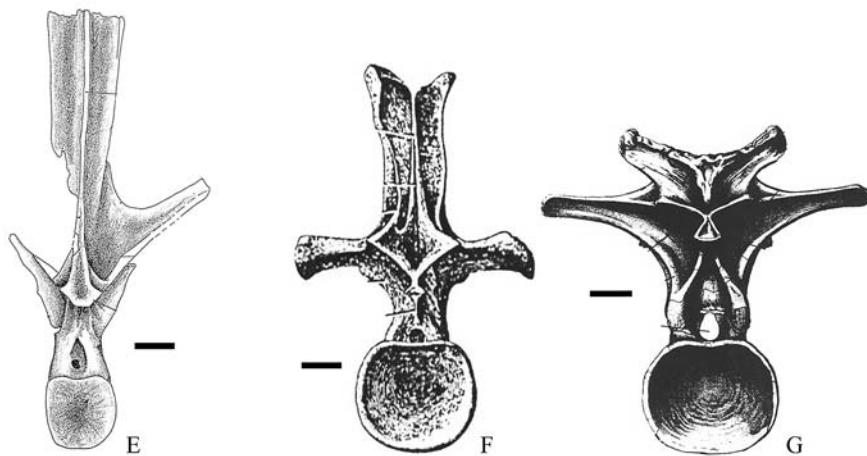
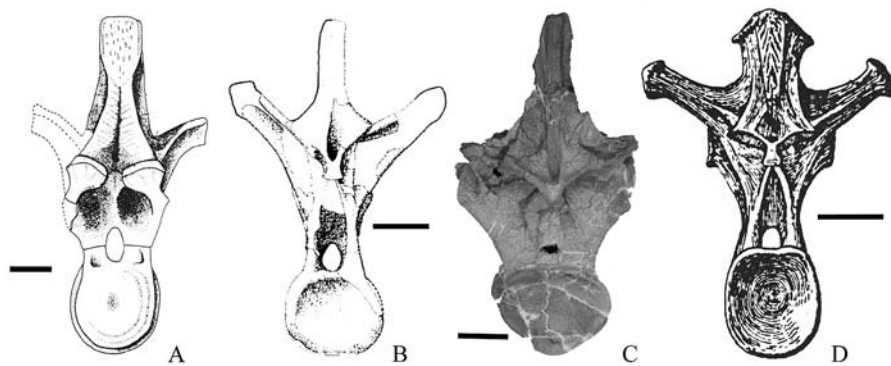
En el arco neural la mayoría de los caracteres presentes en su base, incluyendo el complejo de láminas que unen prezigapófisis, parapófisis y diapófisis, son distintivos y únicos en CLH-16, por lo que se han considerado posibles autapomorfías, según se describe más adelante. Pese a ello se pueden encontrar sin embargo otros caracteres comparables con otros saurópodos como por ejemplo la presencia de la articulación hiposfeno-hipantro, considerado un carácter primitivo presente en todos los saurópodos, que desaparece, como consecuencia de una readaptación, en los rebaquisáuridos y en los titanosáuridos.

Los procesos transversos se orientan horizontalmente, y aunque este es un carácter con una distribución muy diversa, el saurópodo de Cuesta Lonsal es según este carácter semejante a *Mamenchisaurus*, *Brachiosaurus*, *Camarasaurus*, la mayoría de los diplodocoideos (excepto los rebaquisáuridos y los dicraeosáuridos), a algunos titanosáuridos (como *Opisthocoelicaudia*, *Andesaurus* o *Malawisaurus*) entre otros, y a algunos saurópodos más primitivos como *Barapasaurus* y *Jobaria*. Entre los que poseen un proceso transversal orientado en sentido fuertemente dorsolateral se encuentran *Shunosaurus*, *Cetiosaurus*, *Patagosaurus*, *Losillasaurus*, *Haplocantosaurius*, algunos diplodocoideos y algunos titanosáuridos.

La espina más expandida anteroposteriormente que lateromedialmente es un carácter que aparece principalmente en los saurópodos más primitivos, como *Shunosaurus*, *Omeisaurus*, *Patagosaurus*, *Cetiosaurus*, *Jobaria*, etc., cambiando esta tendencia para la mayoría de los Diplodocoidea y Macronaria. Los dicraeosáuridos incluso presentan una forma excepcionalmente expandida lateroventralmente en la zona distal de las espinas dorsales posteriores. Un carácter espinal de diversa distribución en los saurópodos es la espina bífida o simple. Al igual que en CLH-16, esta espina es simple en los saurópodos más primitivos (como *Cetiosaurus*, *Patagosaurus*, *Jobaria*, etc.) y en los Macronaria a excepción de *Camarasaurus*, *Euhelopus*, *Phuwiangosaurus* y *Opisthocoelicaudia*. Dentro de los clasificados como diplodocoideos sólo es simple en *Haplocantosaurius*, *Losillasaurus* y los rebaquisáuridos.

Figura 3. Dorsales medias de saurópodos en vista anterior: *Cetiosaurus oxionensis* (A), *Patagosaurus fariasi* (B), Saurópodo de Cuesta Lonsal (C), *Haplocantosaurius priscus* (D), *Rebbachisaurus tesonei* (E), *Apatosaurus louisiae* (F), *Camarasaurus grandis* (G), *Brachiosaurus brancai* (H), *Janenschia* (I) y *Opisthocoelicaudia skarzynskii* (J). Tomados respectivamente de Upchurch y Martin (2002), Bonaparte (1986), este trabajo, Hatcher (1903), Bonaparte (1999), Wilson (1999), Osborn y Mook (1921), Janensch (1929), Bonaparte *et al.* (2000) y Salgado *et al.* (1997). Escala 10 cm.

Figure 3. Sauropod middle dorsal vertebra in anterior view: *Cetiosaurus oxionensis* (A), *Patagosaurus fariasi* (B), sauropod of Cuesta Lonsal outcrop (C), *Haplocantosaurius priscus* (D), *Rebbachisaurus tesonei* (E), *Apatosaurus louisiae* (F), *Camarasaurus grandis* (G), *Brachiosaurus brancai* (H), *Janenschia* (I) y *Opisthocoelicaudia skarzynskii* (J). Respectively from Upchurch y Martin (2002), Bonaparte (1986), this paper, Hatcher (1903), Bonaparte (1999), Wilson (1999), Osborn y Mook (1921), Janensch (1929), Bonaparte *et al.* (2000) y Salgado *et al.* (1997). Scale 10 cm.



Finalmente la ausencia de láminas pre y postespinales y la presencia de procesos triangulares colgantes asemejaría a CLH-16 con *Jobaria*, *Haplocantosaurus*, *Losillasaurus*, *Camarasaurus*, *Brachiosaurus* y *Euhelopus*, alejándolo definitivamente de los diplodocoideos distintos de *Losillasaurus* y *Haplocantosaurus* y de la mayoría de los titanosáuridos. Esto último se confirma al presentar la mayoría de los titanosáuridos una espina inclinada hacia atrás a diferencia de CLH-16, lo cual también lo diferenciaría en esta ocasión de *Euhelopus*.

De todos los géneros de saurópodos mencionados existe uno especialmente cercano en el tiempo y en el espacio al encontrado en el yacimiento de Cuesta Lonsal, por esta razón se hace una comparación más detallada. Se trata de *Losillasaurus giganteus*, el cual ha sido hallado en Valencia, también en sedimentos de la Fm. Villar del Arzobispo y se halla depositado en el museo de Ciencias Naturales de Valencia.

Las vértebras dorsales medias de ambos saurópodos, CLH-16 y LO-11 respectivamente, muestran marcadas diferencias. La relación entre la altura del centro y del arco neural es claramente superior en LO-11. El centro vertebral es mucho más expandido dorsoventralmente, comparativamente más alargado y no presenta apenas neumaticidad, mientras que el centro vertebral CLH-16 es prácticamente hueco, muy corto y mucho más expandido lateromedialmente. Los pleurocelos de LO-11 parecen ser ligeramente más grandes y sus pedicelos neurales son claramente alargados anteroposteriormente, lo que implica un gran desarrollo de las láminas CPRL y CPOL (convirtiéndolas, como en la mayoría de los saurópodos, en responsables del sustento del arco neural), y un desarrollo menor de las láminas centrodiapofisiales. Lo contrario que ocurre en CLH-16 en el que la unión del arco neural con el centro es exclusiva de las láminas centrodiapofisiales mientras que las láminas centrozigapofisiales están muy reducidas. *Losillasaurus* desarrolla, también al igual que la mayoría de los saurópodos y a diferencia del de Cuesta Lonsal, el complejo de láminas entre prezigapófisis, diapófisis y parapófisis (PPDL, ACPL y PCPL). La parapófisis se sitúa ligeramente más arriba que la prezigapófisis, lo cual puede deberse a su deformación fosildiagenética. Las espinas más posteriores de ambos dinosaurios presentan ciertas semejanzas, como la presencia de procesos triangulares colgantes, una mayor expansión anteroposterior que lateromedial y la ausencia de láminas pre y postespinales, siendo ésta última característica la única que se mantiene para ambos en las espinas dorsales medias. Por el contrario la espina dorsal media de LO-11 se diferencian de CLH-16 en que es más expandida lateromedial que anteroposteriormente, presenta unos procesos triangulares colgantes mucho más marcados y unas prominentes láminas SPDL, las cuales conectan la diapófisis con el extremo más lateral del proceso triangular. Esta lámina a diferencia de lo que ocurre en CLH-16 y en otros muchos saurópodos, no llega a conectar con la lámina latS-POL para formar una lámina compuesta propiamente dicha, si no que más bien esta última va haciéndose mucho menos prominente hasta desaparecer al llegar a la altura de la SPDL (se podría decir que es "absorbida" por la SPDL). Pese a esta diferencia de morfología, a efectos cladísticos se considera la presencia de la lámina compuesta latS-POL+SPDL en *Losillasaurus*. Otra diferencia es que la mencionada lámina compuesta recorre la espina hasta su parte dorsal a través de la zona media de la espina en LO-11, mientras que uno de los caracteres autapomórficos de CLH-16 es que realiza este recorrido por la parte anterior de la espina. Las diapófisis de la dorsal media de CLH-16, aunque erosionadas, parecen situarse en posición más ventral que en LO-11 a juzgar por la proyección de las láminas SPDL. En la zona anterior de las espinas dorsales medias

las diferencias son menos marcadas, a excepción de la menor separación entre las láminas SPRL en LO-11, lo cual es lógico debido a la menor expansión general de su arco neural en particular y la totalidad de la vértebra en general.

Por tanto, existen suficientes diferencias en los caracteres de LO-11 y CLH-16 como para afirmar que pertenecen a saurópodos distintos y, por tanto, *Losillasaurus giganteus* y el saurópodo de Cuesta Lonsal son diferentes taxones.

El saurópodo de Cuesta Lonsal es un taxón sin describir

El saurópodo del yacimiento de Cuesta Lonsal presenta además caracteres autapomórficos en las vértebras dorsales:

1. Índice de alargamiento (IA) aproximado de 0,5. Normalmente los saurópodos presentan valores alrededor (superiores o inferiores) de la unidad, como límite entre las vértebras dorsales “cortas” y “largas”. Esto implica que estas vértebras del saurópodo de Cuesta Lonsal son casi el doble de cortas de las que presentan valores de IA ligeramente inferiores a 1.
2. El único contacto en las dorsales medias entre al centro y el arco neural son las láminas centrodiapofisiales (anterior y posterior), motivando que la forma de la unión de los pedicelos no sea alargada sino en forma de aspas de cruz, y que las láminas centropre y centropostzigapofisiales no se originen en el centro vertebral ni en una zona próxima, si no en una zona muy dorsal de las láminas centrodiapofisiales.
3. La parapófisis asciende al arco neural por la lámina CPRL, en la cual se sitúa la parapófisis en las vértebras dorsales medias, no por la ACDL.
4. Presenta láminas accesorias que conectan la lámina TPRL con la CPRL.
5. Presenta una lámina accesorio bajo la parte media de cada una de las PODL.
6. La lámina compuesta latSPOL+SPDL discurre junto al margen anterior de la espina desde el momento en que ambas láminas se unen hasta que termina en la zona más dorsal de la espina.
7. La terminación de la lámina SPRL en la espina se proyecta por completo hacia la zona lateral, en lugar de hacerlo hacia la zona anterior o lateroanterior.
8. Entre las láminas SPRL y SPDL existe una profunda cavidad que presenta una corta lámina accesorio la cual conecta ambas en su parte media.

El hecho de que se observen caracteres autapomórficos en el registro vertebral dorsal del saurópodo de Cuesta Lonsal, el cual es a su vez distinto al de todos los saurópodos conocidos, indica que se trata de un taxón aún sin nombrar. El estudio del resto del material extraído completará los conocimientos sobre este saurópodo y permitirá una completa y definitiva descripción del taxón.

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA

Las recientes clasificaciones de saurópodos se basan en la sistemática filogenética o cladística (Calvo y Salgado, 1995; Upchurch, 1995, 1998; Salgado *et al.*, 1997; Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002). Este método consiste en la comparación

de los caracteres, mediante la asignación de un estado primitivo o derivado (en ocasiones existen para un mismo carácter más de dos estados, por lo que se denominan caracteres multiestado), de un número significativo de taxones del clado a estudiar. Los distintos estados se comparan mediante métodos estadísticos estableciendo así las relaciones filogenéticas más parsimoniosas (figura 4).

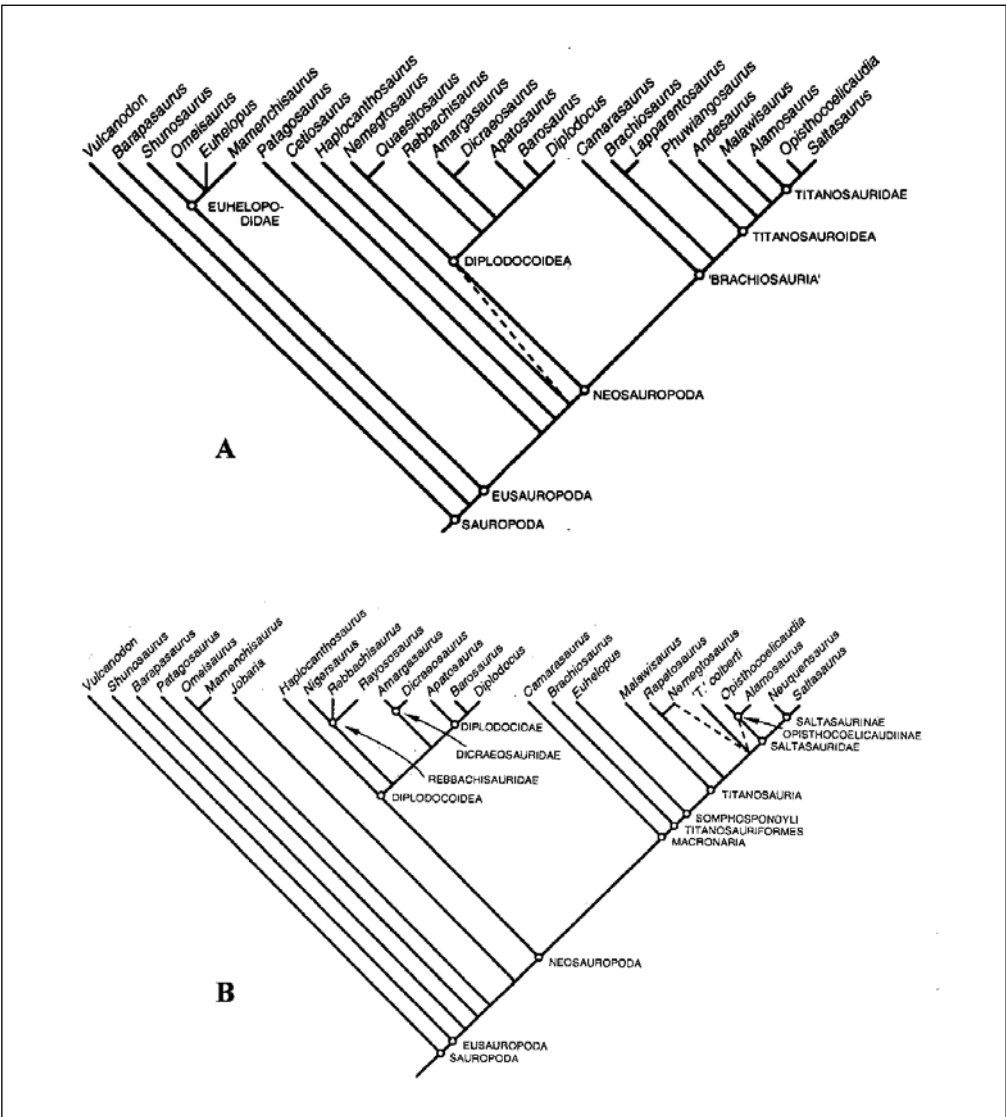


Figura 4. Árboles filogenéticos del clado Sauropoda según Upchurch (1998) (A) y Wilson (2002) (B).
 Figure 4. Phylogenetical Sauropoda trees according to Upchurch (1998) (A) and Wilson (2002) (B).

Relaciones filogenéticas del saurópodo de Cuesta Lonsal

Los resultados de los análisis cladísticos realizados hasta la fecha (pese a rondar el 40-50% de datos ausentes) se han demostrado útiles para el clado Sauropoda (Upchurch, 1998). Por ello, aunque el registro estudiado hasta el momento del dinosaurio de Cuesta Lonsal es reducido, se ha considerado necesario la realización de un cladograma que clarifique su posición sistemática, la cual se completará a medida que se vayan estudiando nuevos materiales.

El análisis que se ha tomado como base es el publicado por Wilson (2002), el más moderno y completo de los realizados hasta el momento para el clado Sauropoda. Se trata de un análisis a nivel genérico en el que se utilizan 234 caracteres, varios de ellos incorporados de las más recientes clasificaciones (Calvo y Salgado, 1995; Upchurch, 1995, 1998; Salgado *et al.* 1997; Wilson y Sereno, 1998). No se han modificado los caracteres, ni se han reasignado estados para ninguno de los géneros. Para el saurópodo de Cuesta Lonsal se han utilizado la totalidad de los caracteres disponibles no sólo para el esqueleto axial dorsal, sino también para el cervical y el caudal, asignándose un total de 34 caracteres (ver tabla 5) de los 72 que Wilson propone para la totalidad de esqueleto axial (tabla 4).

	Cranial	Axial	Apendicular	Total
ausencias	100%	53%	100%	85%
clasificación	19°	22°	27°	27°

Tabla 4. Porcentaje (%) de caracteres ausentes para el saurópodo de Cuesta Lonsal del total de los incluidos en el análisis filogenético y posición que ocupa en la "clasificación de ausencias" entre todos los saurópodos de este estudio (datos tomados de Wilson, 2002, tabla 8).

Table 4. Percentage (%) of absent characters in the Cuesta Lonsal sauropod from all those included in the phylogenetical analysis and ranking within all sauropods studied in this paper (data from Wilson, 2002, table 8).

De los caracteres utilizados por Wilson (2002), solamente han sido conflictivos para el dinosaurios de Cuesta Lonsal los números 96, 97 y 98. Estos describen las láminas que unen la parapófisis con otras regiones homólogas de las vértebras dorsales, como centro vertebral, diapófisis y prezigapófisis (el anteriormente denominado complejo de láminas centro-diapo-parapofisiales). Estos caracteres no son aplicables en el caso del saurópodo de Cuesta Lonsal, ya que el ascenso de la parapófisis hacia el arco neural presenta un desarrollo diferente al del resto de los saurópodos (Wilson, 1999), por lo que por el momento y a falta de un estudio más exhaustivo y la inclusión de un nuevo carácter se ha asignado el estado "inaplicable" (9). Otro carácter que resulta conflictivo es el carácter 92, cuyo estado derivado, hace referencia a la mayor expansión anteroposterior que lateromedial de la espina neural y es asignado a todos los géneros de saurópodo incluidos en el análisis de Wilson (2002), lo cual parece incorrecto para algunos de los saurópodos más primitivos. Sin embargo en el análisis realizado se ha mantenido la tabla de valores de Wilson para mantener la unidad en el estudio.

				1		1		1		1		1		1
7	8		9	0		1		2		3		3		3
7	0		0	0		0		0		0		0		5
0	1	?	?	0	1	9	?	0	0	1	0	0	9	?

Tabla 5. Estados asignados en el presente estudio cladístico al saurópodo de Cuesta Lonsal. Sólo se muestran los estados para los caracteres 77 a 135 (Wilson, 2002), ya que para el resto se aplica ?.

Table 5. Assigned states to Cuesta Lonsal sauropod in this cladistic study. Only states for 77 to 135 (Wilson 2002) are showed because the state of all the others characters is ?.

Al añadir el nuevo género de Cuesta Lonsal, se totalizan 30 clados analizados: 28 géneros de saurópodos utilizados como grupos internos, y los clados Theropoda y Prosauropoda utilizados como grupos externos. El cladograma ha sido resuelto mediante análisis parsimonioso utilizando para ello la aplicación PAUP 4.0 (Swofford, 2000).

Como resultado del análisis se han originado 8 árboles filogenéticos igual de parsimoniosos (figura 5), que presentan un índice de consistencia de 0,647 y una longitud de 451 pasos. En ellos se presentan alternancias en la posición sistemática de algunos taxones. 6 géneros, entre los que se incluyen los dos que forman el taxón Omeisauridae Wilson 2002, se mantienen invariablemente como grupos externos del clado Neosauropoda+*Jobaria* (Wilson, 2002). El clado Macronaria se mantiene también invariable al igual que lo hace internamente el clado Diplodocidae+Dicraeosauridae.

Las variaciones se producen en las posiciones del saurópodo de Cuesta Lonsal y los géneros *Jobaria*, *Haplocantosaurus*, *Nigersaurus*, *Rebbachisaurus* y *Rayososaurus*:

1. En tres de ellos (figura 5 A, B y C) el saurópodo de Cuesta Lonsal se agrupa directamente con *Jobaria* y las únicas variaciones son relaciones filogenéticas en el grupo interno Rebbachisauridae Bonaparte 1997. Esta opción implicaría que, con respecto al análisis de Wilson (2002), fuese necesario redefinir el clado *Jobaria*+Neosauropoda y que el saurópodo de Cuesta Lonsal no fuese incluido dentro de Neosauropoda.
2. En otras tres (figura 5 D, E y F) el saurópodo de Cuesta Lonsal se sitúa como grupo hermano de los rebaquisáuridos, repitiéndose en este grupo interno las mismas variaciones que en los tres árboles anteriores. En esta ocasión el saurópodo de Cuesta Lonsal sí estaría incluido en Neosauropoda Bonaparte 1986 e incluso en Diplodocoidea, si bien sería necesario redefinir este último clado.
3. En los dos últimos árboles (figura 5 G y H), el saurópodo de Cuesta Lonsal estaría incluido en el clado Rebbachisauridae.

Es reseñable que el género *Haplocantosaurus* se mantiene estable en todos los árboles, ya que no varía su posición sistemática con respecto al nodo Diplodocoidea.

Las implicaciones de este análisis son que, si bien los dos clados principales de Neosauropoda (excluyendo a los rebaquisáuridos, o redefiniendo al clado Diplodocoidea) se mantienen estables, la inclusión en el análisis del saurópodo de Cuesta Lonsal, no sólo no resuelve, si no que aviva la problemática que, como ya apuntó Wilson (2002), rodea al origen de los neosaurópodos, en la que también estaban involucrados los géneros *Jobaria*, *Haplocantosaurus*, *Rayososaurus* y *Rebbachisaurus*, haciendo de ésta una de las áreas más débiles del árbol filogenético.

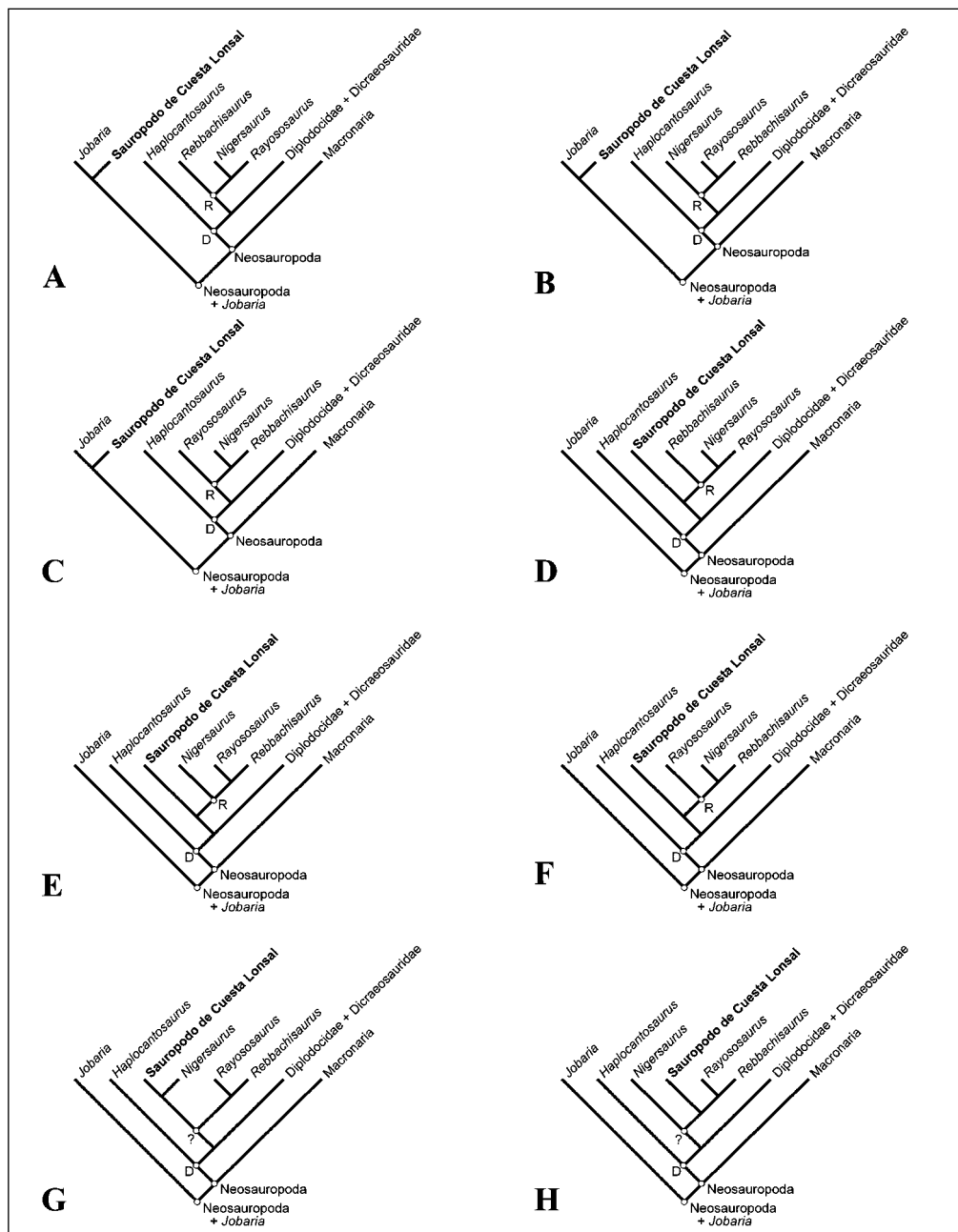


Figura 5. Ocho árboles igual de parsimoniosos resultantes de incluir al saurópodo de Cuesta Lonsal en el cladograma de Wilson (2002). D: Diplodocoidea; R: Rebbachisauridae; ?: clado sin definir.

Figure 5. Eight equally parsimonious trees after inclusion of Cuesta Lonsal sauropod on Wilson (2002) cladogram. D: Diplodocoidea; R: Rebbachisauridae; ?: clade not defined.

La inconsistencia presente en las relaciones de los géneros basales de Neosauropoda se confirma al procesar el árbol estrictamente consensuado (figura 6 A), en el que se observa una politomía de los seis géneros mencionados, situándose éstos en el nodo actualmente denominado Neosauropoda+*Jobaria*, y desapareciendo así los nodos Rebbachisauridae y el nodo Diplodocoidea como tal, sustituyéndose por el nodo Diplodocidae + Dicraeosauridae. El árbol consensuado al 50% (figura 6 B) modifica ligeramente la situación, considerando a *Jobaria* como grupo hermano de Neosauropoda, y a *Haplocantosaurus* y al saurópodo de Cuesta Lonsal como grupos hermanos de los rebaquisáuridos siendo este último más derivado.

A modo de prueba se ha realizado una reasignación preliminar de los estados del carácter 92 y los resultados, expuestos más a modo de hipótesis que de conclusión, confirmarían la inconsistencia de los saurópodos basales, ya que en el árbol estrictamente consensuado, de un total de 23 árboles más parsimoniosos, se añadirían los géneros *Barapasaurus* y *Patagosaurus* a la politomía anteriormente observada, extendiendo la inconsistencia a la base de Eusauropoda, y mostrando que, bien por falta de registro o por otra causa desconocida, el conocimiento de relaciones filogenéticas y la evolución de los saurópodos a lo largo del Jurásico es todavía muy incompleto.

Análisis de las sinapomorfías

Como se ha visto el análisis cladístico del saurópodo de Cuesta Lonsal se sitúa en el actual nodo *Jobaria* + Neosauropoda, pero presenta un cierto grado de indefinición que se va a intentar clarificar con una revisión de las sinapomorfías permitiendo así, afinar un poco más su posición sistemática.

Wilson (2002) no establece ninguna sinapomorfía aplicable a las vértebras dorsales para los clados Sauropoda y Eusauropoda, sin embargo la presencia de la lámina SPDL y de lámina compuesta SPDL+latSPOL permite incluir al saurópodo de Cuesta Lonsal entre los saurópodos más derivados que *Shunosaurus* (*Barapasaurus* + (*Patagosaurus* + ([Omeisauridae] + [*Jobaria* + Neosauropoda])))). En este punto es necesario aclarar que la mayor expansión anteroposterior que lateromedial de la espina en el saurópodo de Cuesta Lonsal, debería excluirlo incluso de Eusauropoda, pero ya se ha discutido anteriormente que en este trabajo se considera equivocada la asignación, y por tanto el significado taxonómico de ese carácter (C92; Wilson, 2002). No se encuentran sinapomorfías asociadas a las vértebras dorsales hasta el clado *Jobaria* + Neosauropoda. Se trata de la presencia de procesos triangulares colgantes en la espina, cuya presencia en CLH-16 la incluiría en este clado, aunque no existen de momento evidencias para incluirlo en Neosauropoda.

En este punto se establecen dos grandes clados: Macronaria y Diplodocoidea. Se desconoce la opistocelia de las dorsales posteriores (lo cual lo incluiría en Macronaria), pero de momento lo que queda claro es su exclusión del clado Titanosauriformes, ya que CLH-16 no presenta tejido esponjiforme (carácter considerado sinapomórfico de éste clado), confirmando así el análisis cladístico anterior.

En cuanto a su inclusión en Diplodocoidea no se puede descartar del todo ya que no está aún claro si las costillas cervicales son más cortas que el centro cervical, lo cual podría ser posible, pero lo que sí está claro es que no pertenece al grupo más

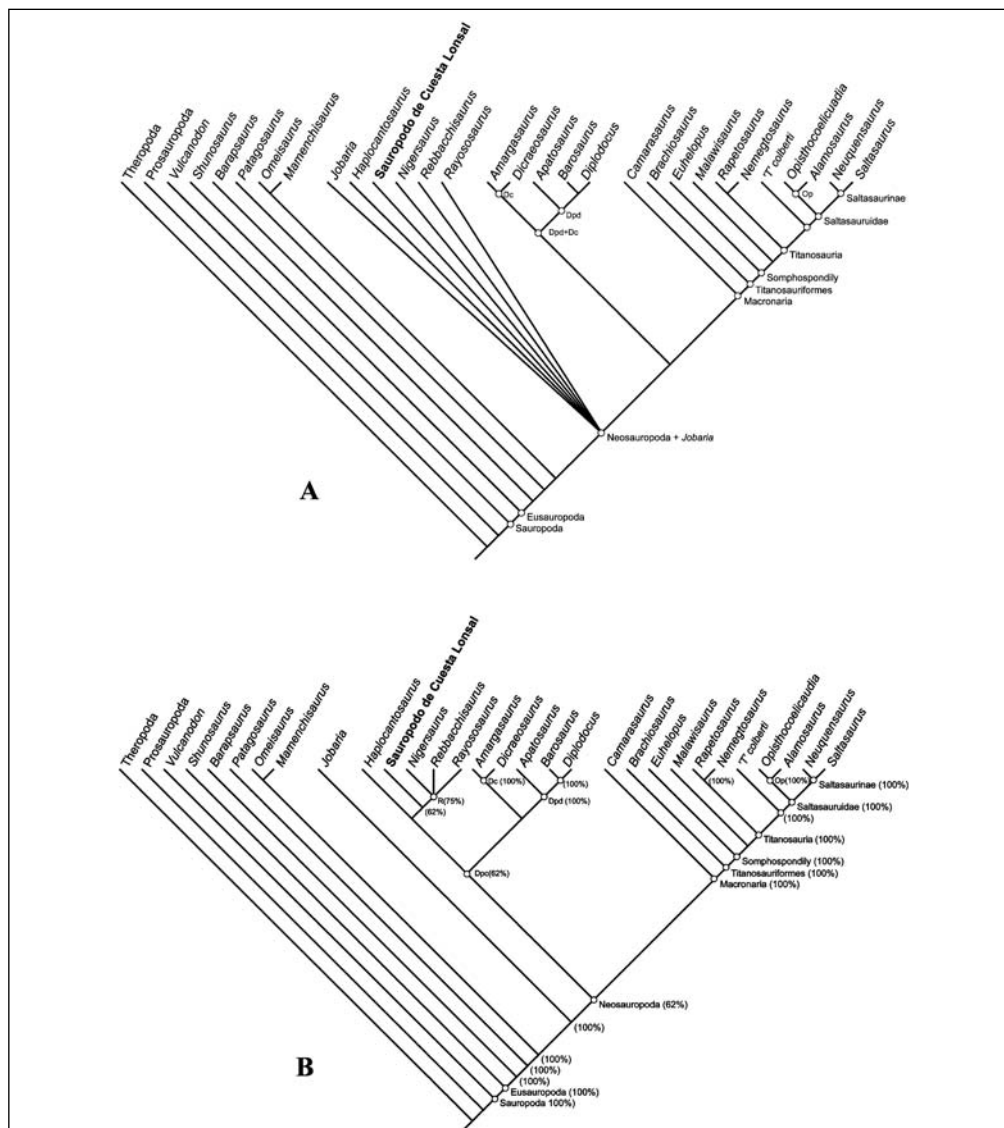


Figura 6: Cladogramas resultantes de incluir el saurópodo de Cuesta Lonsal en el análisis filogenético de Wilson (2002): estrictamente consensuado (A); consensuado al 50% (B, los números entre paréntesis indican la frecuencia de aparición de estos nodos en cada uno de los árboles más parsimoniosos). Nodo R: Rebbachisauridae. Nodo Dc: Dicraeosauridae. Nodo Dpd: Diplodocidae. Nodo Dpd+Dc: Diplodocidae+Dicraeosauridae. Nodo Op: Opisthocoelicaudiinae.

Figure 6: Resulting tree after inclusion of Cuesta Lonsal Sauropod on Wilson (2002) phylogenetical analysis: strict consensus tree (A); 50% majority-rule consensus tree (B, numbers in parenthesis shows the frequency of each node in the most parsimonious trees). Node R: Rebbachisauridae. Node Dc: Dicraeosauridae. Node Dpd: Diplodocidae. Node Dpd+Dc: Diplodocidae+Dicraeosauridae. Node Op: Opisthocoelicaudiinae.

derivado (*Rebbachisaurus* + [Diplodocidae + Dicraeosaurida]), al mantener los procesos triangulares colgantes, que este grupo ha perdido.

La ausencia de la espina neural en forma de pétalo lo excluiría de Dicraeosauridae Huene 1927 y, lo que es más importante, de Rebbachisauridae. La exclusión de (Diplodocidae + Dicraeosauridae) estaría confirmada por la ausencia de procesos transversos alados en las vértebras caudales y por la ausencia de espina neural bifida en las vértebras presacras.

Upchurch (1998) observó algunas sinapomorfías que pueden aportar datos a esta revisión. La presencia de una excavación en la cara dorsal de las parapófisis de las vértebras cervicales, permitiría incluir al saurópodo de Cuesta Lonsal en el clado Neosauropoda, al igual que la ausencia de láminas pre y postespinales permiten descartar su presencia en el clado (Rebbachisauridae + [Dicraeosauridae + Diplodocidae]).

Por todo ello, la revisión de las sinapomorfías permite corroborar la inclusión del saurópodo de Cuesta Lonsal en el clado Neosauropoda, como ya demuestra el análisis cladístico, si bien sugiere una exclusión del clado Rebbachisauridae en base a la ausencia de espinas en forma de pétalo y a la presencia de procesos colgantes en la espina. Esto permitiría incluir al saurópodo de Cuesta Lonsal en un posible nuevo clado de diplodocoideos (*Haplocantosaur* + saurópodo de Cuesta Lonsal + Rebbachisauridae) o bien como un neosaurópodo basal. Puesto que las relaciones filogenéticas de los neosaurópodos basales con los diplodócidos basales y los rebauisauridos necesitan revisión se ha preferido considerar al saurópodo de Cuesta Lonsal como Neosauropoda indet., aunque no hay que descartar que perteneciese a un nuevo clado de diplodocoideos aún sin describir.

CONCLUSIONES

En el yacimiento de Cuesta Lonsal (Galve, Teruel), formado en las facies de transición de la Formación Villar del Arzobispo, han sido recuperados los restos de un saurópodo sin describir. Se ha estudiado una vértebra dorsal media (CLH-16) y dos espinas dorsales posteriores (CL-62 y CL-JMH), utilizándose puntualmente para su comparación y para el análisis cladístico, caracteres de otros elementos anatómicos. El registro estudiado se ha comparado con los géneros de saurópodos más completos y conocidos, identificando la presencia de ocho autapomorfías: índice de alargamiento (IA) aproximado de 0,5; único contacto entre al centro y el arco neural en las dorsales medias son las láminas centrodiapofisiales (anterior y posterior); la parapófisis asciende al arco neural por la lámina CPRL, en la cual se sitúa la parapófisis en las vértebras dorsales medias; presenta láminas accesorias que conectan la lámina TPRL con la CPRL; presencia de una lámina accesorio bajo la parte media de cada una de las PODL; la lámina compuesta latSPOL+SPDL discurre junto al margen anterior de la espina; la terminación de la lámina SPRL en la espina se proyecta por completo hacia la zona lateral; y entre las láminas SPRL y SPDL existe una profunda cavidad que presenta una corta lámina accesorio. Con el fin de clarificar su posición taxonómica se ha realizado un análisis filogenético, y una revisión de las sinapomorfías que definen a los actuales clados de saurópodos, lo que ha permitido caracterizar al dinosaurio de Cuesta Lonsal como un nuevo taxón de Neosauropoda pendiente de describir y en espera de la preparación del resto del material.

AGRADECIMIENTOS

Muchos y extensos son los agradecimientos que merecen tanto personas como instituciones que de una u otra manera han estado implicadas en la gestación de este trabajo (el cual, como se indica al principio se trata del extracto de una Tesis de Licenciatura), los cuales me limito únicamente a reiterar ya que se pueden leer con detalle en el trabajo inicial (Barco, 2003).

Haré sin embargo hincapié en: Eva y mi familia, por su apoyo; el Grupo de Investigación Aragosaurus de la Universidad de Zaragoza, por su colaboración y su amistad; Paleoymás S.L.L., por su ayuda y por subvencionar parte de mis investigaciones; a José María Herrero, por acogernos en su casa, en el más amplio sentido de la palabra; a Margarita Belinchón, directora del Museo de Ciencias Naturales de Valencia, por las facilidades ofrecidas a la hora de visitar el holotipo de *Losillasaurus giganteus*; y finalmente al Gobierno de Aragón dirección General de Patrimonio Cultural y proyecto “Multidisciplinar Jurásico-Cretácico”, Financiación de Grupos Emergentes, 2003-2004), Instituto de Estudios Turolenses y Ministerio de Ciencia y Tecnología-DGI/FEDER (proyecto PIVECI, GL2004-03393), por su colaboración económica.

BIBLIOGRAFÍA

- Abella, J. y Suñer, M. 2004. Un nuevo diente aislado de terópodo del yacimiento de El Chopo (Alpuente, Los Serranos, Valencia). *Resúmenes del II Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología. Macastre del 23 al 25 de Abril de 2004*: 87-88.
- Alcalá, L. y Martín, C. 1995. Huellas de dinosaurios en el Jurásico Superior de Ababuj (Teruel). *Geogaceta*, **17**: 19-22.
- Alcalá, L., Cobos, A. y Royo-Torres, R. 2003. Icnitas de Dinosaurios en El Castellar, Teruel. *Resúmenes de las XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*: 28-29.
- Aurell, 1990. El Jurásico Superior de la Cordillera Ibérica Central (provincias de Zaragoza y Teruel), análisis de Cuenca. *Tesis (inédita)*. Universidad de Zaragoza, 509 p.
- Barco, J.L. 1999. Two proximal cervical vertebrae of Sauropoda (Saurischia) in the Thitonian-Berriasian (Jurassic-Cretaceous transition) from Galve (Teruel, Spain). *Abstracts of the Fourth European Workshop on Vertebrate Palaeontology*, Albarracín, 9-12 June, 1999: 20-21.
- Barco, J.L., Canudo, J.I., Cuenca-Bescós, G. y Ruiz-Omeñaca, J.I. 2004. Historia de los descubrimientos en Galve. En: *Guía del Parque Paleontológico de Galve* (coord. J.L. Barco), 44-47. Ayuntamiento de Galve y Paleoymás. Zaragoza.

- Barco, J.L. y Ruiz-Omeñaca, J.I. 2001a. Primeros dientes de terópodo (Dinosauria, Saurischia) en la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense): yacimientos Cuesta Lonsal y Las Cerradicas 2 (Galve, Teruel). En: *XVII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Los fósiles y la Paleogeografía* (G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene y B. Azanza, edit) *Publicaciones del Seminario de Zaragoza (SEPAZ)*, **5**: 239-246.
- Barco, J.L. y Ruiz-Omeñaca, J.I. 2001b. Primeros restos postcraneales de terópodo (Dinosauria, Saurischia) en la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense): Un centro vertebral caudal del yacimiento Carretera (Galve, Teruel). En: *XVII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Los Fósiles y la Paleogeografía* (G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene y B. Azanza, edit) *Publicaciones del Seminario de Zaragoza (SEPAZ)*, **5**: 247-254
- Benton, M. J. 1990. Origin and Interrelationships of Dinosaurs. In: Weishampel, D. B., Dodson, P. y Osmólska, H. (Eds.): *The Dinosauria*, University of California Press: 11-30.
- Blanco, M., Caro, S., Pérez-Lorente, F., Requeta, L. E. y Romero, M. 2000. Un nuevo yacimiento jurásico con icnitas saurópodos en la Cordillera Ibérica. Galve (Teruel). *Geogaceta*, **28**: 23-26.
- Bonaparte, J. F. 1986. Los dinosaurios (Carnosaurios, Allosauriidos, Sauropodos, Cétiosauriidos) del Jurásico medio de Cerro Cóndor (Chubut, Argentina). *Annales de Paléontologie*, **72** (3): 325-386.
- Bonaparte, J. F. 1999. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana*, **36** (2): 115-187.
- Bonaparte, J.F., Heinrich W.D. y Wild, R. 2000. Review of *Janenschia* Wild, with the description of a new sauropod from Tendaguru beds of Tanzania and discussion on the systematic value of procoelus caudal vertebrae in the sauropoda. *Paleontographica Abt. A.*, **256**: 25-76.
- Britt, B. B. 1993. *Pneumatic postcranial bones in dinosaurs and other archosaurs*. Ph. D. dissertation. University of Calgary, Alberta. 383 p.
- Britt, B. B. 1997. Postcranial Pneumaticity. In: *Encyclopedia of Dinosaurs*. P.J. Currie y K. Padian (Eds.). Academic Press, 590-593. London.
- Buscalioni, A. D. y Sanz, J. L. 1987. Lista faunística de los Vertebrados del Cretácico inferior del área de Galve (Teruel, España). *Estudios geológicos*, **Volumen extraordinario Galve-Tremp**: 65-67
- Calvo, J.O. y Salgado, L. 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov., a new sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. *Gaia*, **11**: 13-33.

- Canudo, J. I., Amo, O., Cuenca-Bescós, G., Meléndez, A., Ruiz-Omeñaca, J.I. y Soria, A.R. 1997. Los vertebrados del Tithónico-Barremiense de Galve (Teruel, España). *Cuadernos de Geología Ibérica*, **23**: 209-241.
- Canudo, J.I., Barco, J.L., y Ruiz-Omeñaca. 2004. A big theropod from the Jurassic-Cretaceous boundary (Tithonian-Berriasian, Villar del Arzobispo Formation) of Galve sub-basin (Teruel, Spain) *Abstracts of the 2nd meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists*, Brno, Chec Republic, 19-24 July 2004: 33.
- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V. y Santisteban-Bové, C. 1993. First dinosaur teeth from the Lower Cretaceous of Benicatzara (Aras de Alpuente, Valencia). *Revue de Paléobiologie*, **Vol. spec. 7**: 37-44.
- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V. y Santisteban-Bové, C. 1995a. Presencia por primera vez en España de dinosaurios Estegosaurios (Cretácico inferior de la aldea de Losilla, Valencia). *Revista Española de Paleontología*, **10** (1): 83-89.
- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V. y Santisteban-Bové, C. 1995b. *Dacentrurus armatus* (Stegosauria, Dinosauria) del Cretácico inferior de los Serranos (Valencia, España). *Revista Española de Paleontología*, **10** (2): 273-283.
- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V., Santisteban-Bové, C. y Pereda-Suberbiola, X. 1995c. Nuevo material de estegosaurios en el Cretácico inferior de Valencia (Aras de Alpuente, localidad de Losilla I). *Paleontología y evolución*, **28-29**: 269-274.
- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V., Santisteban-Bové, C. y Pereda-Suberbiola, X. 1999. Estegosaurios (Dinosauria) del Jurásico Superior-Cretácico Inferior de la Comarca de los Serranos (Valencia, España). *Revista Española de Paleontología*, **Nº extr. Homenaje al Prof. J. Truyols**: 57-63.
- Casanovas, M.L., Santafé, J. V. y Sanz, J.L. 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.
- Cuenca-Bescós, G., Canudo, J.I., y Ruiz-Omeñaca, J.I. 1997. Dinosaurios del tránsito Jurásico Cretácico en Aragón. En: *Vida y ambientes del Jurásico*. J.A. Gámez y E. Liñán (Eds.). Institución Fernando el Católico, 193-221. Zaragoza.
- Curtice, B.D. Stadtman, K.L. y Curtice, L.J. 1996. A reassessment of *Ultrasaurus macintoshi* (Jensen, 1985). The Continental Jurassic, *Museum of Northern Arizona Bull.*, **60**: 87-96.
- Díaz Molina, M., Yébenes, A., Goy, A. y Sanz, J.L. 1984. Landscapes inhabited by Upper Jurassic-Lower Cretaceous archosaurs (Galve, Teruel, Spain). In: *third symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers*. (Eds. W. Reif and F. Westphal). Attento Verlag, Tübingen University Press, 67-72. Tübingen.

- Díaz Molina, M. y Yébenes, A. 1987. La sedimentación litoral y continental durante el Cretácico inferior. Sinclinal de Galve, Teruel. *Estudios geológicos, Volumen extraordinario Galve-Tremp*: 3-21
- Feng, T., Xingsheng, J., Ximin, K. y Goujon, Z. 2001. *Omeisaurus maoianus*. A complete Sauropods from Jingyan, Sichuan. *Research Works of Natural Museum of Zhejiang*. Ocean Press. 128 p. Zhejiang.
- Gilmore, C.W. 1936. Osteology of *Apatosaurus* with special reference to specimens in the Carnegie Museum. *Memoirs of the Carnegie Museum*. **11**: 175-300.
- Hatcher, J.B. 1901. *Diplodocus* (Marsh): its osteology, taxonomy and probable habits, with a restoration of the skeleton. *Memoir of the Carnegie Museum*, **1**: 63 p.
- Hatcher, J.B. 1903. Osteology of *Haplocanthosaurus* with description of a new species, and remarks on the probable habits of the sauropoda, and the age and origin of the *Atlantosaurus* beds. Additional Remarks on *Diplodocus*. *Memoirs of the Carnegie Museum*, **1**: 1-75.
- Holland, W. J. 1906. The osteology of *Diplodocus* Marsh. *Memoirs of the Carnegie Museum*, **2**, 225-278.
- Jacobs, L. L., Winkler, D. A., Downs, W. R. y Gomani, E. M. 1993. New material of an Early Cretaceous Titanosaurid sauropod dinosaur from Malawi. *Palaeontology*, **36** (3): 523-534.
- Jain, S.L. y Bandyopadhyay, S. 1997. New titanosaurid (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous of Central India. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **17** (1): 114-136.
- Janensch, W. 1929. Material und Formengehalt der Sauropoden in der Ausbeute der Tendaguru-Expedition. *Palaeontographica*, **Suppl. 7** (2): 1-34.
- Janensch, W. 1950. Die Wirbelsäule von *Brachiosaurus brancai*. *Palaeontographica Suppl.*, **7** (3): 27-93.
- Lapparent, A.F. 1966. Nouveaux gisements de reptiles Mésozoïques en Espagne. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, **84**: 103-110.
- Lapparent, A. F., le Joncour, M., Mathieu, A. et Plus, B. 1965. Découverte en Espagne d'empreintes de pas de Reptiles mésozoïques. *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. Sec. Geol.*, **63**: 225-230.
- Lavocat, R. 1954. Sur les dinosauriens du continental intercalaire des Kem-Kem de la Daoura. *Congrès Géologique International. Comptes Rendus de la Dix-neuvième Session . Alger, 1952. Section XIII. Questions diverses de géologie générale. Troisième partie Paléontologie stratigraphique, quaternaire et pétrographie*, **15**: 65-68.

-
- Lull, R. S. 1919. The sauropod dinosaur *Barosaurus* Marsh. *Memoirs of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, **6**: 1-42.
- Martin, V., Suteethorn, V. y Buffetaut, E. 1999. Description of the type and referred material of *Phuwiangosaurus sirindhornae* Martin, Buffetaut & Suteethorn, 1994, a sauropod from the Lower Cretaceous of Thailand. *Oryctos*, **2**: 39-91.
- Mas, J.R., Alonso, A. y Meléndez, N. 1982. El Cretácico basal "Weald" de la cordillera Ibérica Suroccidental (NW de la provincia de Valencia y E de Cuenca). *Cuadernos de Geología Ibérica*, **8**: 309-335.
- McIntosh, J. S.: 1990. Sauropoda. In Weishampel, D. B., Dodson, P. y Osmólska, H. (Eds.): *The Dinosauria*. University of California Pres, 345-401. Berkeley, Los Angeles, Oxford.
- Osborn, H.F. 1899. Skeleton of Diplodocus. *Memoirs of the American Museum of Natural History*, **1**: 199-208.
- Osborn, H.F. y Mook, Ch. C. 1921. *Camarasaurus*, *Amphicoelias*, and other sauropods of Cope. *Memoirs of The American Museum of Natural History, New Series*, **3**: 247-287.
- Ostrom, J. H. y McIntosh, J. S. 1966. Marsh's dinosaurs. The collections from Como Bluff. Yale University Press. 388 p. New Haven and London.
- Pérez-Lorente, F., Cuenca-Bescós, G., Aurell, M., Canudo, J.I., Soria A.R. y Ruiz-Omeñaca, J.I. 1997. Las Cerradicas tracksite (Berriasian, Galve, Spain): Growing evidence for cuadrupedal ornithopods, *Ichnos*, **5**: 109-120.
- Pérez-Lorente, F. y Romero-Molina, M.M. 2001. Nuevas icnitas de dinosaurios terópodos y saurópodos en Galve y Miravete de la Sierra (Teruel, España). *Geogaceta*, **30**: 115-118.
- Pérez-Oñate, J., Cuenca-Bescós, G. y Sanz, J.L. 1994. Un nuevo saurópodo del Jurásico Superior de Galve (Teruel). *Comunicaciones de las X Jornadas de Paleontología*, 159-162.
- Royo y Gómez, J. 1925. Sobre los restos de reptiles wealdicos de Benageber (Valencia) y algunos moluscos cuaternarios de Castellón. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **25**: 252.
- Royo y Gómez, J. 1926. Notas geológicas sobre la provincia de Valencia. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **26**: 66-87.
- Royo y Gómez, J. 1927. Nuevos descubrimientos paleontológicos en la facies wealdica de Levante. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **27**: 113-114.
- Ruiz-Omeñaca, J. I., y Canudo, J. I. 2003 (publicado en 2004). Dinosaurios (Saurischia, Ornithischia) en el Barremiense (Cretácico Inferior) de la Península Ibérica. *Ciencias de La Tierra*, **26**: 269-312.

- Ruiz-Omeñaca, J.I., Canudo J.I., Aurell, M., Bádenas, B., Barco, J.L. Cuenca-Bescós, G. e Ipas, J. 2004 (publicado en 2005). Estado de las investigaciones sobre los vertebrados del Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Galve (Teruel). *Estudios geológicos*, 60: 179-202.
- Ruiz-Omeñaca, J. I. y Pereda-Suberbiola, X. 1999. Un documento inédito de Royo y Gómez sobre los dinosaurios del Levante. *Temas Geológico-Mineros ITGE. Actas XV Jornadas de Paleontología*. Octubre 1999. **26**: 111-112.
- Russell, D. A. & Zheng, Z. 1993. A large mamenchisaurid from the Junggar Basin Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **30**: 2082-2095.
- Salas, R., Barrachicha, A., Cabanes, R. y Querol, X. 1991. Los sistemas deposicionales del Malm y Cretácico inferior de las Catalánides y de la Cordillera Ibérica Oriental. *XI Congreso Español de Sedimentología. Libro guía de la excursión nº 4*, 125 p.
- Salgado, L. y Bonaparte, J.F. 1991. Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae, *Amargasaurus cazauí* gen. et sp. nov. de la Formación La Amarga, Neocomiano de la Provincia del Neuquen, Argentina. *Ameghiniana*, **28** (3-4): 333-346.
- Salgado, L., Coria, R. A. y Calvo, J. O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, **34** (1): 3-32.
- Santisteban, C. 1995. Los depósitos continentales con facies Weald de la cubeta de Aras de Alpuente. Comarca de los Serranos. Valencia. *Geogaceta*, **17**: 16-18.
- Santisteban, C. de, Gaete, R. y Galobart, A. 2002. Rastros de dinosaurios en el jurásico terminal (Facies Purbeck) de Corcolilla (Los Serranos, Valencia). *Resúmenes. Congreso Internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. Logroño 26-29 Noviembre 2002: 59.
- Santisteban, C. de, Galobart, A., Gaete, R. y Company, J. 2001. Implicaciones de la presencia de huellas de dinosaurios en el límite cartográfico entre las facies Purbeck y Weald de la Cuenca Ibérica suroccidental, en el entorno de Losilla (Valencia). *Geogaceta*, **30**: 171-174.
- Santisteban, C. y Suñer, M. 2002. Rastros de huellas de dinosaurios en carbonatos supramareales del Cretácico Superior, Cuenca ibérica suroccidental, Valencia, España. *Resúmenes. Congreso Internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. Logroño 26-29 Noviembre 2002: 60-61.
- Sereno, P.C., Beck, A.L., Dutheil, D.B., Larsson, H.C.E., Lyon, G.H., Moussa, B., Sadleir, R. W., Sidor, C. A., Varrichio, D. J., Wilson, G. P. & Wilson, J. A. 1999. Cretaceous sauropods from the Sahara and the Uneven Rate of Skeletal Evolution Among Dinosaurs. *Science*, **286**: 1342-1347.
- Soria A.R. 1997. La sedimentación en las cuencas marginales del surco ibérico durante el Cretácico Inferior y su control estratigráfico. Tesis Doctoral Universidad de Zaragoza, 363 p.

-
- Suñer, M., Santisteban, C. Galobart, A. 2003. Nuevos restos de Theropoda del Jurásico Superior de la Comarca de Los Serranos (Valencia). *Libro de resúmenes de las XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Morella, del 16 al 18 de Octubre de 2003. Adenda.
- Swofford, D.L. 2000. PAUP*. *Phylogenetic analisis using parsimony (*and other methods)*. Version 4. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Upchurch, P. 1993. The Anatomy, Phylogeny and Systematics of the Sauropod Dinosaurs. Tesis de la University of Cambridge, 483 p.
- Upchurch, P. 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* **349**: 365-390.
- Upchurch, P. 1998. The Phylogenetic Relationships of Sauropod Dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **124**: 43-103.
- Upchurch, P. y Martin, J. 2002. The Rutland Cetiosaurus: The anatomy and relationships of a middle Jurassic British Sauropod Dinosaur. *Palaeontology*, **45** (6): 1049-1074.
- Vilas, L., Mas, R. García, A., Arias, C., Alonso, A., Meléndez, N. y Rincón, R. 1982. Capitulo 8. Ibérica Suroccidental. En: *El Cretácico de España*. Editorial de la Universidad Complutense de Madrid.
- Wedel, M.J. 2003 Vertebral pneumaticity, air sacs, and the physiology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, **29** (2): 243-255.
- Wedel, M.J., Cifelli, R. y Sanders, K. 2000. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur Sauroposeidon. *Acta Paleontologica Polonica*, **45**: 343-388.
- Wilson, J. A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other sau-rischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19** (4): 639-653.
- Wilson, J. A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **136** (2): 215-275.
- Wilson, J. A. y Sereno, P. C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* **5**: i-vi, 1-68; *supplement to Journal of Vertebrate Paelontology*, **18**, Supl. 2: 1-68.
- Wilson, J. A. y Uchurch, P. 2003. A revision of *Titanosaurus* Lydekker (Dinosauria-Sauropoda), the first dinosaur genus with "gondwanan" distribution. *Journal of Systematic Palaeontology*, **1**, 3: 125-160.
- Young, C. C. 1935. Dinosaurian remains from Mengyin, Shantung. *Bulletin of the Geological Society of China*, **14**: 519-533.

Lámina 1

CLH-16 en vista dorsal (A), anterior (B), lateral izquierda (C), posterior (D), lateral derecha (E) y ventral (F).

Plate 1

CLH-16 in dorsal (A), anterior (B), left lateral (C), posterior (D), right lateral (E) and ventral view (F).



Lámina 2

Espina de vértebra dorsal posterior del saurópodo de Cuesta Lonsal (CL-62) en vista dorsal (A), posterior (B), lateral derecha (C), anterior (D) y ventral (E). Escala 5 cm.

Plate 2

Cuesta Lonsal sauropod posterior dorsal vertebral spine (CL-62) in dorsal (A), posterior (B), right lateral (C), anterior (D) and ventral view (E). Scale 5 cm.

