

¿Saurópodos asiáticos en el Barremiense inferior (Cretácico Inferior) de España?

José Ignacio CANUDO¹, José Ignacio RUIZ-OMENACA^{1,2} José Luis BARCO^{1,2}
y Rafael ROYO TORRES^{1,3}

Abstract. ASIAN SAUROPODS IN THE LOWER BARREMIAN (LOWER CRETACEOUS) OF SPAIN? We describe here three sauropod teeth from the Lower Cretaceous (lower Barremian) of La Cantalera (Josa, Teruel, Spain). The teeth are spoon-shaped with a lingual cingulum-like structure. The general morphology is closer to Camarasauridae, but the presence of cingular structure indicates a different group, more derived than this family. The problematic genus *Euhelopus* from the Upper Jurassic or Lower Cretaceous of China and some isolated teeth from the Lower Cretaceous of China, Russia and Mongolia are the only sauropods with similar teeth. We suggest the presence of a sauropod group in Asian and European Lower Cretaceous. This group is included in the family Euhelopodidae and the Titanosauriformes clade. This European - Asian Lower Cretaceous geographic connection has been previously observed with mammals and ornithomimid dinosaurs.

Resumen. Se describen tres dientes de dinosaurios saurópodos recogidos en el Cretácico Inferior (Barremiense inferior) del yacimiento de La Cantalera (Josa, Teruel, España). Los dientes tienen forma de cuchara con una estructura cingular en el lado lingual. La morfología general es parecida a las de Camarasauridae, pero la presencia de la estructura cingular nos indica un grupo más derivado que esta familia. El problemático género *Euhelopus* del Jurásico superior o Cretácico inferior de China y algunos dientes aislados del Cretácico inferior de China, Rusia y Mongolia son los únicos saurópodos con esta estructura cingular. Se sugiere que había un grupo de saurópodos distribuidos por Asia y Europa en el Cretácico inferior. Este grupo se incluye en la familia Euhelopodidae y en el clado Titanosauriformes. La presencia de estos saurópodos en Europa sugiere una conexión geográfica entre los dos continentes durante el Cretácico Inferior, también observada con mamíferos y dinosaurios ornitópodos.

Key words: Dinosauria. Sauropoda. Titanosauriformes. Lower Cretaceous. Lower Barremian. Spain.

Palabras clave: Dinosauria. Sauropoda. Titanosauriformes. Cretácico Inferior. Barremiense inferior. España.

Introducción

En el Cretácico inferior se diferencian dos grandes unidades paleobiogeográficas continentales basadas en su contenido de tetrápodos: Gondwana, en el hemisferio sur, con significativos elementos comunes entre África y América del Sur (Calvo y Salgado, 1996); y Laurasia en el hemisferio norte constituida por Asia, Europa y América del Norte (Le Loeuff, 1997; Norman, 1998). Los taxones comunes entre Asia y Europa pertenecen a diversos grupos de tetrápodos, desde grandes dinosaurios como *Iguanodon*

bernissartensis (Ornithomimidae) presente en Europa y en Mongolia (Norman, 1998), hasta pequeños mamíferos, como *Gobiconodon* "le voyageur" (Sigogneau-Russell, 1991), un anfiléstido ("Triconodontidae") presente en el Barremiense superior de España (Cuenca-Bescós y Canudo, 1999) y Mongolia (Kielan-Jaworowska y Dashezeveg, 1998). En este trabajo se describen nuevos restos de un grupo de dinosaurios saurópodos situados en posición sistemática incierta, cuyos restos aislados se han encontrado tanto en el Cretácico inferior de Asia como de Europa. Los restos corresponden a dientes aislados recogidos en niveles del Barremiense Inferior de La Cantalera (Teruel, España).

Los dientes aislados de saurópodos se suelen utilizar en sistemática a nivel familiar, pero en la actualidad son poco usados en la determinación genérica o específica. Sin embargo, se han descrito numerosos géneros basados únicamente en dientes aislados, que se suelen considerar "*nomina dubia*"

¹Museo Paleontológico y Área de Paleontología. Facultad de Ciencias. Universidad de Zaragoza. 50009 Zaragoza. España. jicanudo@posta.unizar.es / jgruiz@posta.unizar.es

²Paleomás. Nuestra Señora del Salz, 4, local, 50017 Zaragoza. España. jlbarco@posta.unizar.es

³Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel. Edificio Dinópolis, 44002 Teruel. España. Dinopolis@navegalia.com

(véase McIntosh, 1990). Hay una evidente dificultad para relacionar dientes aislados con restos esqueléticos debido a la escasez de ejemplares completos. Esta carencia de información dificulta, pero no impide, que los dientes de saurópodos hayan sido usados en determinaciones genéricas. Tradicionalmente los dientes de saurópodos se han separado en dos grupos morfológicos: “en forma de cuchara”, como en *Camarasaurus* Cope y “en forma de lápiz”, como en *Diplodocus* Marsh (McIntosh, 1990). Sin embargo esta simplificación no abarca la complejidad morfológica que presentan los dientes y así Calvo (1994) diferencia cuatro morfologías distintas, cada una adaptada a una estrategia diferente de masticación.

El objetivo de este trabajo es estudiar los dientes encontrados en el yacimiento de La Cantalera y discutir, en general, la morfología de los dientes “en forma de cuchara” que tienen algunos saurópodos en el Cretácico inferior y sus posibles implicancias paleobiogeográficas

Marco geológico

El yacimiento de La Cantalera se encuentra en la parte central del Sistema Ibérico, cerca de la pequeña localidad de Josa (Teruel, España) (figura 1). Se puede acceder desde la carretera local que une las localidades de Cortes de Aragón y Josa. Antes de llegar a esta localidad es necesario tomar un camino en dirección al río La Cantalera, que finaliza en el yacimiento.

Geológicamente se encuentra en la cubeta sedimentaria de Oliete, que engloba a las sedimentitas del Cretácico Inferior (Barremiense inferior al Albiense) del norte de la provincia de Teruel. El yacimiento se encuentra en unas arcillas grises del Miembro Cabezo Gordo de la Formación Margas y Calizas de Blesa (en sentido de Canerot *et al.*, 1982). La presencia de la carofita *Atopochara trivolvis triquetra* Grambast en La Cantalera (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 1997) permite datar este yacimiento como Barremiense inferior (Martín-Closas, 2000). La Cantalera es excepcionalmente rica en restos desarticulados de vertebrados (tabla 1), en particular dientes mudados de ornitópodos. Esta abundancia, junto al estudio de los coprolitos y la sedimentología del yacimiento, permite interpretar a La Cantalera como un depósito de lago somero con abundantes carofitas, que constituía un lugar de alimentación de dinosaurios ornitópodos (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 1997).

Los dientes de saurópodos son un componente minoritario en La Cantalera. Se han recogido más de 250 dientes de dinosaurios, de los que únicamente dos dientes y fragmentos de un tercero son de saurópodo.

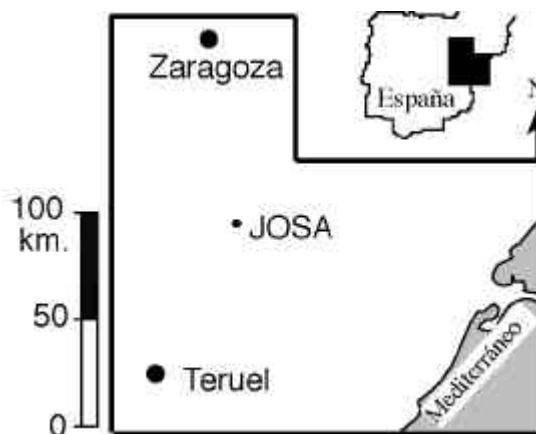


Figura 1. Situación geográfica del yacimiento de La Cantalera, Josa, Teruel, España./ Map of La Cantalera locality, Josa, Teruel, Spain.

Sistemática

Clase DINOSAURIA Owen, 1842

Orden SAURISCHIA Seeley, 1888

Infraorden SAUROPODA Marsh, 1878

TITANOSAURIFORMES Salgado, Coria y Calvo, 1997

Familia EUHELOPODIDAE Romer, 1956

Euhelopodidae indet.

Material. El material estudiado se encuentra depositado en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza (MPZ), con las siglas MPZ 97/464, MPZ 97/465 y MPZ 01/206. Sus medidas se encuentran en la tabla 2. MPZ 97/464 es un diente que conserva completa la corona (figura 2), con excepción de un fragmento de esmalte en la parte labial del ápice. El diente está fracturado coincidiendo con el cuello que separa la raíz de la corona, conservando únicamente un fragmento de la raíz. MPZ 97/465 es un fragmento lingual de corona. MPZ 01/206 es un diente completo.

Descripción. MPZ 97/464 es un diente funcional maxilar izquierdo. Tiene una forma general de cuchara, lo que se observa en la relación entre la máxima anchura y la anchura labiolingual medida en la base de la corona (< 0,91). En vista lingual (figura 2.B) la corona tiene dos partes diferenciadas: el ápice y la base de la corona separadas por cúspides cingulares. Toda la corona presenta esmalte, que está diferenciado en el ápice; donde el lado labial tiene un mayor desarrollo que el lingual. El esmalte del ápice es liso y el de la base de la corona está ornamentado. En la cara lingual la ornamentación está más desarrollada en la parte central del diente, donde se encuentran pequeños tubérculos alineados mesiodistalmente con un patrón anastomosado. En los bordes mesial y distal también hay una ornamentación similar, pero de menor tamaño y con la

Tabla 1. Lista faunística de los vertebrados de la Cantalera. De Ruiz-Omeñaca *et al.*, 1997; Ruiz-Omeñaca, 2000, y este trabajo (*) / *Faunal list of La Cantalera. From Ruiz-Omeñaca et al., 1997; Ruiz-Omeñaca, 2000 and this paper. (*)*

Peces óseos:	Subclase Actinopterygii: Actinopterygii indet. (*)
Ranas:	Orden Anura: Anura indet. (*)
Tortugas:	Orden Chelonia: Chelonii indet.
Lagartos:	Orden Sauria: Suborden Lacertilia: Lacertilia indet. (*)
Cocodrilos:	Orden Crocodylia Familia Atoposauridae: Atoposauridae indet. Familia Bernissartiidae: Bernissartiidae indet. Familia Goniopholidae: Goniopholidae indet.
Reptiles voladores:	Orden Pterosauria: Pterosauria indet. (*)
Dinosaurios:	Orden Ornithischia: Suborden Ornithopoda: Ornithopoda indet. Hadrosauria? indet. Familia Hypsilophodontidae: Hypsilophodontidae indet. Familia Iguanodontidae: Iguanodontidae indet. Iguanodon sp. Suborden Thyreophora: Thyreophora indet. (*) Familia Nodosauridae: Nodosauridae indet. (*) Orden Saurischia: Infraorden Sauropoda: Euhelopodidae indet. (*) Infraorden Theropoda: Theropoda indet. Spinosauroidae: Baryonychidae indet. Coelurosauria: Coelurosauria indet. (*) Dromaeosauridae indet. (*) Aves: Aves? indet. (*)

Mamíferos: Infraclase Altheria: Orden Multituberculata: Multituberculata indet. (*)

Otros restos:

- Fragmentos de cáscara de huevo de tortugas, cocodrilos y dinosaurios indeterminados. Algunos fragmentos pueden pertenecer a huevos de dinosaurios terópodos (Elongatoolitidae indet.)

- Coprolitos, al menos de seis tipos morfológicos, alguno podría ser de Ornithopoda.

orientación menos evidente. En la cara labial la ornamentación se distribuye de manera similar (figura 2.D).

El lado labial es convexo (figura 2.D), y cerca de los bordes mesial y distal se encuentran dos surcos longitudinales que discurren paralelos a ambos bordes. Están más marcados hacia la base de la corona que hacia el ápice, donde terminan difuminándose. El lado lingual es más complejo (figura 2.B). El ápice es cóncavo con una típica morfología en cuchara. En la parte central discurre una suave cresta que termina en el extremo del ápice, y que delimita los dos surcos longitudinales (mesial y distal). Esta cresta se curva discurrendo paralela al resto de la corona. La base de la corona es convexa, aunque menos que en el

lado labial. En consecuencia la sección de la base de la corona es elíptica con el desarrollo de un contorno más afilado en los extremos mesial y distal, formando unas suaves carenas (figuras 2.F y 3.F). En la base de la corona, la cresta central se une a otras dos crestas puntiagudas, desarrolladas en los bordes mesial y distal del diente. En conjunto, estas tres crestas tienen una morfología de tridente, que forma una incipiente estructura cingular (figuras 2.B y 3.B). Los extremos de las crestas mesial y distal acaban en sendas cúspides cingulares, estando más desarrollada la distal (figuras 2.B y 3.B).

Los bordes mesial y distal de la corona son afilados y presentan facetas de desgaste, en las que el esmalte ha desaparecido y se observa la dentina. Estas

Tabla 2. Medidas en milímetros de la corona de los dientes MPZ 97/464, MPZ 97/465 y MPZ 01/206 del saurópodo de la Cantalera (Barremiense inferior, Josa, Teruel). *: Medido en la base de la corona. **: Estimado. Las diferencias en la medida del MPZ 97/464 respecto a Ruiz-Omeñaca *et al.* (1997) se deben a que únicamente se ha medido la corona del diente. / *Crown measurements (in mm) of the La Cantalera sauropod, Lower Barremian, Josa, Teruel, Spain. The measured teeth are MPZ 97/464, MPZ 97/465 and MPZ 01/206. *: Measured at the crown base. **: Estimated. Differences in the measurements of MPZ 97/464 with those in Ruiz-Omeñaca et al. (1997) are due to the fact that only the tooth crown was measured.*

Corona Sigla	Altura máxima	Anchura máxima	Anchura labiolingual *	Longitud Mesiodistal *	Altura del ápice	Relación 4/2
MPZ 97/464	21,89	>11,50	7,40	10,43	14,42	< 0,91
MPZ 97/465	44,54 **	23,40 **	15,06 **	21,22 **	-	-
MPZ 01/206	12,30	7,40	5,05	6,78	11,39	0,92

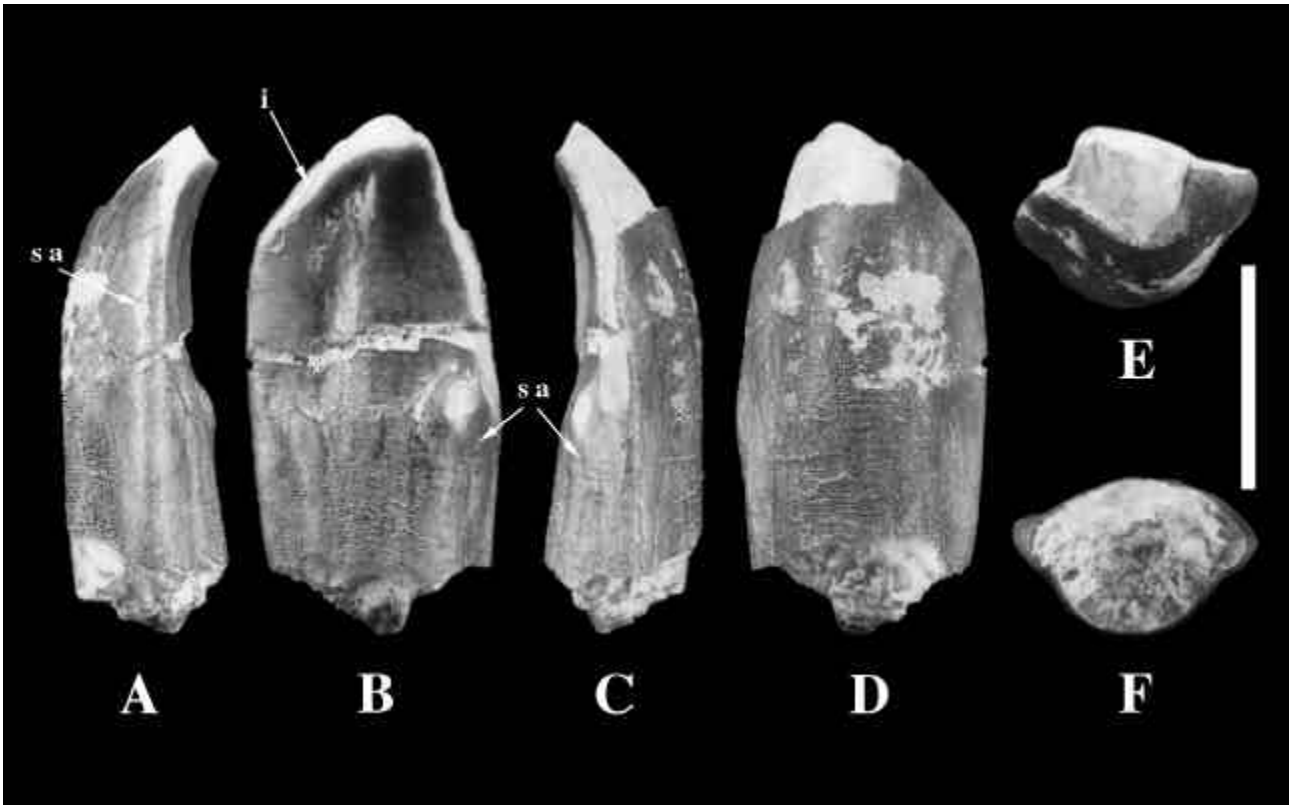


Figura 2. MPZ 97/464. Diente maxilar izquierdo del saurópodo de La Cantalera en vistas mesial (A), lingual (B), distal (C), labial (D), apical (E) y adapical (F). Las flechas señalan la incisión (i) y las superficies de atrición (sa). En E y F el lado labial está situado hacia abajo. Escala = 10 mm. / MPZ 97/464. Left upper tooth of the La Cantalera sauropod. Mesial (A), lingual (B), distal (C), labial (D), apical (E) and adapical (F) views. The arrows show the incision (i) and the attritional surfaces (sa). The labial side is at the bottom in E and F. Scale bar = 10 mm.

facetas de desgaste forman una V. La faceta distal está más desarrollada llegando hasta la cúspide cingular distal (figuras 2.C y 3.C). La faceta mesial está menos desarrollada y va disminuyendo progresivamente hasta desaparecer en la parte más ancha de la corona (figuras 2.A y 3.A). La faceta distal es ligeramente más ancha en su parte basal. La cúspide cingular distal presenta una faceta de desgaste elíptica, alargada mesiodistalmente. Ambas facetas de desgaste están inclinadas hacia el lado lingual, variando su ángulo respecto al eje apical / adapical. El mayor ángulo medido es en el ápice, donde alcanza los 50°.

La dentina y el esmalte del ápice tienen un desgaste bastante uniforme. La separación del esmalte con la dentina en la faceta de desgaste mesial presenta una unión abrupta en el lado labial, que puede interpretarse como micro-roturas. Éstas son aún más patentes en la faceta de desgaste distal, donde además la dentina presenta una incisión que discurre paralela a la longitud mesiodistal de la faceta de desgaste (figura 2.B). El diente MPZ 97/464 presenta dos superficies de atrición. Una está situada en posición disto-lingual, inmediatamente en contacto con la faceta de desgaste (figuras 2.B y 2.C). La otra se encuentra en posición mesio-labial, también en contacto con la faceta de desgaste (figura 2.A).

MPZ 97/465 es un fragmento lingual de corona de un diente de mayor tamaño que MPZ 97/464 (tabla 2), teniendo en cuenta la sección conservada. Se observa una superficie de atrición donde aflora la dentina (figura 4). Por comparación con MPZ 97/464 se puede conocer que esta superficie coincide con una cúspide cingular totalmente desgastada. MPZ 97/465 posee una ornamentación de tubérculos anastomosados similar a MPZ 97/464, pero de mayor desarrollo (figura 4). Estos tubérculos tienen una ligera orientación mesiodistal. En el área donde termina esa ornamentación se desarrolla el inicio de unas suaves crestas que interpretamos se dispondrían en una dirección apical - adapical.

MPZ 01/206 es un diente maxilar izquierdo o mandibular derecho. Tiene una forma general en cuchara, con una cresta marcada en el extremo apical en vista lingual (figura 5.B). La corona y la raíz están separadas por un cuello visible sólo en vista labial (figura 5.D). El esmalte es fino y sin ornamentación. Este diente es más asimétrico que MPZ 97/464; en el borde mesial, la parte más ancha de la corona corresponde a la parte media del ápice; sin embargo en el borde distal la parte más ancha está cerca del cuello del diente (figuras 5.B, D). Otra significativa diferencia es que MPZ 01/206 está más aplastado labio-lin-

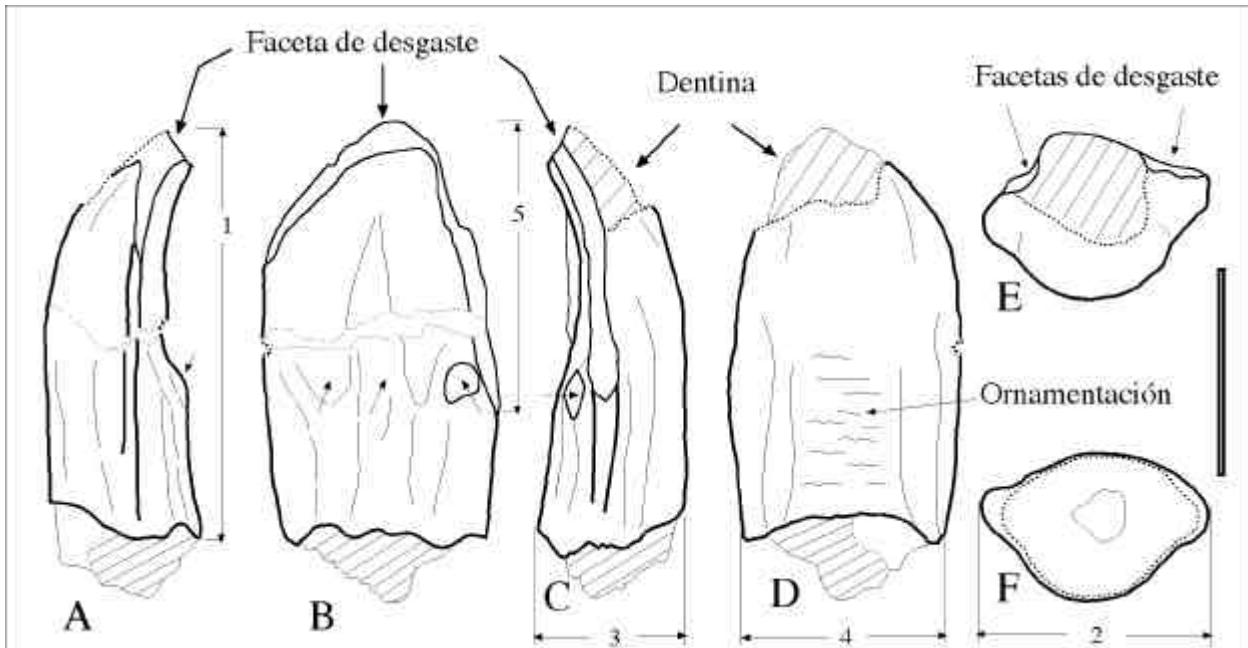


Figura 3. Esquema del diente MPZ 97/464. Las flechas señalan las cúspides cingulares. Vistas mesial (A), lingual (B), distal (C), labial (D), apical (E) y adapical (F). Las áreas rayadas son roturas del. 1: Altura máxima. 2: Anchura máxima. 3: Anchura labiolingual en la base de la corona. 4: Longitud mesiodistal en la base de la corona. 5: Altura del ápice. Las flechas indican las tres cúspides cingulares. Escala = 10 mm / Left upper tooth of the *La Cantalera sauropod* (MPZ 97/464). Mesial (A), lingual (B), distal (C), labial (D), apical (E) and adapical (F) views. Measurements on the tooth are 1: maximum height, 2: maximum width, 3: labio-lingual width at the crown bottom, 4: mesiodistal length at the crown bottom, 5: Apical height. Arrows point to the three-cingular cusps. Scale bar = 10 mm. Broken areas are hatched.

gualmente, siendo los bordes mesial y distal mucho más afilados (figuras 5.A, C). El esmalte fino dificulta diferenciarlo de la dentina, dando un aspecto uniforme al diente. La raíz no está totalmente formada (figura 5.F). MPZ 01/206 presenta una casi imperceptible y pequeña superficie de atrición en posición disto-lingual (figura 5B), y carece de facetas de desgaste.

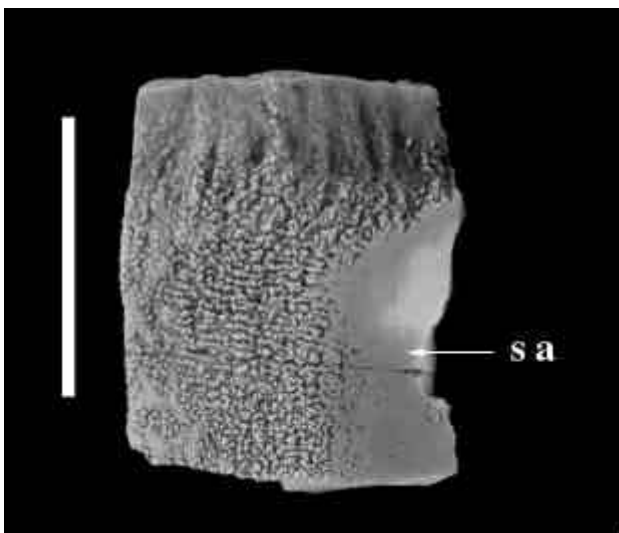


Figura 4. Vista lingual del fragmento de diente MPZ 97/465. Se observa la ornamentación y un área donde ésta ha desaparecido por estar situada una superficie de atrición (sa). Escala = 10 mm. / Lingual view of the tooth fragment MPZ 97/465. Detail of the ornamented surface and the effect of the attritional action on it. Scale bar = 10 mm.

Discusión. La asignación taxonómica de los dientes de saurópodo de La Cantalera está basada en el diente MPZ 97/464. Consideramos que el fragmento MPZ 97/465, con similares ornamentación, cúspide cingular y superficies de atrición pertenece al mismo taxón. MPZ 01/206 presenta una morfología general similar a MPZ 97/465, pero sin el desarrollo tan marcado de los caracteres morfológicos, por lo que se ha interpretado como un diente germinal del mismo taxón (Ruiz-Omeñaca *et al.*, en prensa).

La orientación de los dientes aislados de los saurópodos suele ser complicada, sin embargo utilizando la morfología general y las superficies de desgaste se pueden orientar, en algunos casos, los dientes, como en MPZ 97/464. Los dientes “en forma de cuchara” se curvan hacia el lado distal por lo que las caras lingual y labial son fáciles de identificar (figura 2). El diente es asimétrico respecto a un plano antero-posterior, por lo que consideramos que es un diente lateral (maxilar o mandibular), en vista labial se observa como el ápice se inclina ligeramente hacia un lado (figura 2) que consideramos el distal. De esta forma MPZ 97/464 sería un diente maxilar izquierdo o mandibular derecho. Para poder precisar más, vamos a utilizar las facetas de desgaste. Las facetas en MPZ 97/464 se pueden explicar por el contacto de diente con diente (Calvo, 1994). En los Camarasauromorpha los dientes maxilares tocan el lado labial de los mandibulares, por lo que la faceta de desgaste en los dientes superiores se encuentra inclinada hacia

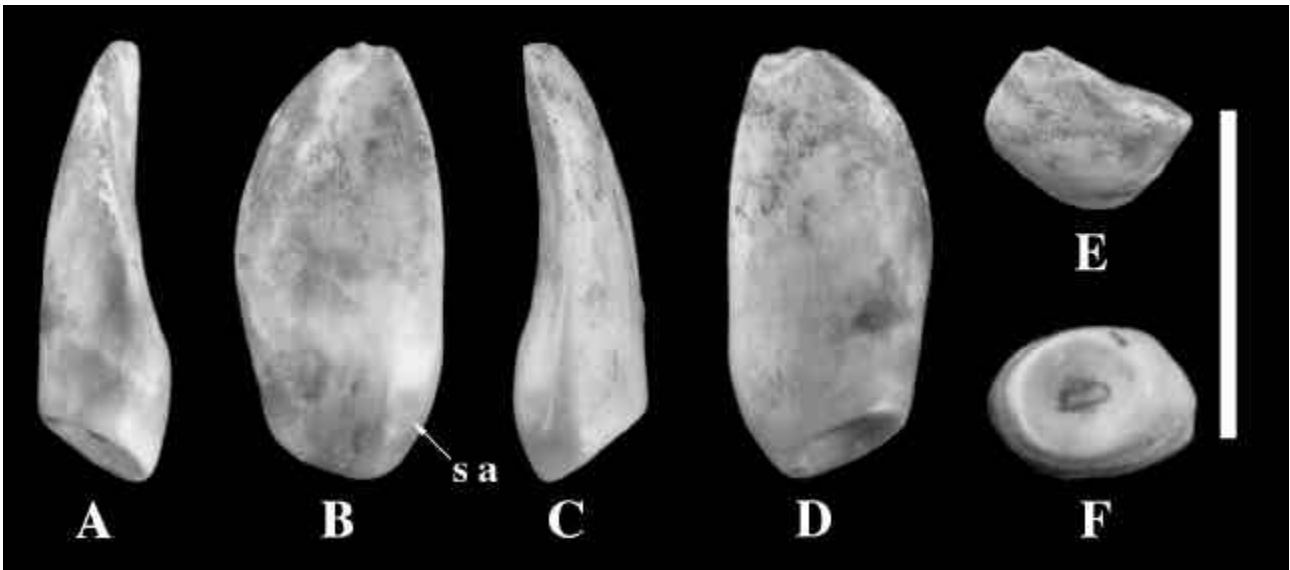


Figura 5. MPZ 01/206. Germen dental del saurópodo de La Cantalera en vistas mesial (A), lingual (B), distal (C), labial (D), apical (E) y adapical (F). sa: superficie de atrición. En E y F el lado labial queda hacia abajo. Escala = 10 mm / *Germinal tooth of La Cantalera sauropod (MPZ 01/206) in mesial (A), lingual (B), distal (C), labial (D), apical (E) and adapical (F) views. sa: attritional surface. Scale bar = 10 mm.*

el lado lingual. Por el contrario los dientes mandibulares tienen las facetas de desgaste inclinadas hacia el lado labial (ver Calvo, 1994). Dado que en MPZ 97/464 la faceta de desgaste está inclinada lingualmente, lo hemos interpretado como un diente maxilar izquierdo.

La presencia y posición de las superficies de atrición implica que los dientes del saurópodo de La Cantalera estaban imbricados. Utilizando como modelo el cráneo de *Camarasaurus lentus* (Marsh) figurado en Wilson y Sereno (1998) se trató de situar las superficies de atrición. Así, los dientes del premaxilar en *Camarasaurus* están en contacto unos con otros en sus bordes mesial y distal; sin embargo los dientes maxilares y mandibulares están imbricados. Este contacto da lugar a superficies de atrición en posición mesio-labial y disto-lingual en los dientes maxilares y mandibulares (figura 2). Las superficies de atrición indican que los dientes estaban en contacto, y marcan el punto hasta donde se producía la oclusión. Las facetas de desgaste en “forma de V” del diente MPZ 97/464 indican que tenía una oclusión interdigitada (Wilson y Sereno, 1998), lo que es coherente con el modelo de “saurópodo de oclusión completa” propuesto por Calvo (1994) para saurópodos como *Camarasaurus lentus*. El saurópodo de La Cantalera se diferencia de *Camarasaurus* por el mayor desarrollo de las facetas de desgaste, que sugieren una oclusión más profunda en el primero.

El material MPZ 97/464 indica que el saurópodo de La Cantalera tenía dos movimientos durante el proceso de masticación. El primero está marcado por la oclusión de los dientes en un movimiento vertical de cerrar y abrir la boca, y se puede observar en las facetas de desgaste situadas en la parte superior del

diente y que discurren paralelas a los bordes mesial y distal. El segundo se puede deducir a partir de la diferenciación del esmalte en el ápice, con mayor desarrollo sobre el lado labial. Este diferenciación se puede explicar a partir de una mandíbula con un cierto movimiento lateromedial. Este patrón sería parecido al propuesto por Calvo (1994) para la masticación de *Camarasaurus*, y es típico de saurópodos con un cierto procesamiento oral de los alimentos. Además, MPZ 97/464 presenta una incisión (figura 2.B), posiblemente resultado del roce con un alimento duro, que indica un cierto procesamiento del alimento antes de su ingestión.

Por lo antes mencionado, se considera a MPZ 97/464 como un diente funcional desprendido de un maxilar, ya que tiene una clara rotura que afecta tanto a la corona como a la raíz (figura 2.D). Este diente no presenta ningún signo de reabsorción típico de los dientes de reemplazo tan abundantes en La Cantalera (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 1997). Además las facetas de desgaste están bien desarrolladas, pero sin llegar al estadio 6 de White (1958) que sería el previo al desprendimiento del diente.

Los dientes imbricados en la mandíbula y el maxilar con forma de cuchara, con una sección transversal en forma de media luna o al menos con “forma de D” en la mitad distal, el esmalte rugoso y las facetas de desgaste “en forma de V” son caracteres que comparten los eusaurópodos (Wilson y Sereno, 1998). El saurópodo de La Cantalera se diferencia de grupos derivados de eusaurópodos como los diplodocoideos, braquiosáuridos y titanosaurios, en que éstos han desarrollado coronas subcilíndricas o “en forma de cono”, carecen de imbricación en los dientes y pueden tener facetas de desgaste elípticas (McIntosh,

1990; Calvo, 1994; Wilson y Sereno, 1998). La forma general, la ornamentación y la presencia de una estructura cingular en los dientes del saurópodo de La Cantalera los relaciona a los identificados como *Camarasauridae* indet. Forma A, del Barremiense inferior de Galve (Sanz *et al.*, 1987). En una determinación preliminar consideramos al saurópodo de La Cantalera como *Camarasauridae* indet. (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 1997). La inclusión en esta familia parecía adecuada, ya que comparte con los dientes de *Camarasaurus* del Jurásico superior de Estados Unidos la forma general de cuchara (ver figuras en Ostrom y McIntosh, 1966) y la presencia de dos surcos longitudinales en posición mesial y distal (Russell y Zheng, 1993). Sin embargo, ¿es correcto considerar a todos los saurópodos del Cretácico inferior con dientes “en forma de cuchara” como *camarasauridos*?

Los dientes de saurópodos con forma de cuchara en el Cretácico

A partir de la división clásica en dientes “en forma de cuchara” y “en forma de lápiz” se han propuesto grandes grupos sistemáticos, mecanismos de alimentación e incluso dietas (ver discusión en Calvo, 1994). Los dientes “en forma de cuchara” del techo del Jurásico y del Cretácico se han atribuido generalmente a la familia *Camarasauridae*, y como hemos visto anteriormente, éste ha sido el criterio que se ha utilizado en el estudio de dientes aislados en el Barremiense de la Cordillera Ibérica (Sanz *et al.*, 1987; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 1997).

El carácter diente “en forma de cuchara” se encuentra en saurópodos de distintas familias. Además de en los *camarasauridos*, es bastante común en saurópodos primitivos, como *Mamenchisaurus sinocanadorum* Russell y Zeng del Jurásico superior de China, y también se presenta en saurópodos del Cretácico inferior, como *Jobaria tiguidensis* Sereno *et al.* del Neocomiense de Níger. El género *Jobaria* es un eusaurópodo primitivo bien diferenciado de los saurópodos más derivados, como los *camarasauridos*. Sus dientes son significativamente primitivos ya que poseen denticulos marginales y la corona está distintivamente expandida respecto a la raíz (Wilson y Sereno, 1998; Sereno *et al.*, 1999), caracteres que los separan de los dientes de los *camarasauridos*. Más interés en nuestra discusión presenta *Euhelopus zdanskyi* (Wiman) del Jurásico más alto-Cretácico inferior de China (la discusión sobre su edad puede consultarse en Dong, 1995 y Lucas y Estep, 1998). Este género ha sido considerado como un *camarasaurido* por tener dientes espatulados o “en forma de cuchara”, entre otros caracteres (Mateer y McIntosh, 1983), sin embargo modernas revisiones

sistemáticas lo separan de esta familia (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch, 1998). Por tanto, habría saurópodos con dientes “en forma de cuchara” en el Cretácico inferior que claramente no son *camarasauridos*, pero ¿hay *camarasauridos* en el Cretácico inferior?

Como hemos visto con *Euhelopus*, en las revisiones modernas han ido desapareciendo los géneros del Cretácico inferior atribuidos a *Camarasauridae* (Wilson y Sereno, 1998; Upchurch, 1998), quedando únicamente *Aragosaurus ischiaticus* Sanz *et al.* del Hauteriviense superior de Teruel (Calvo, 1994; Upchurch, 1998). Sin embargo la presencia de una comba lateral en el extremo proximal del fémur excluiría a *Aragosaurus* de esta familia (Canudo *et al.*, 2001), por lo cual no hay, hasta el momento, taxones válidos atribuidos a *Camarasauridae* en el Cretácico inferior. Sin embargo, existen ciertas evidencias de posibles “*camarasauridos*” en tales niveles, un ejemplo es un diente que podría pertenecer a un *camarasaurido* y que es el holotipo de “*Oplosaurus armatus*” Gervais de la Formación Wessex (Barremiense) del Reino Unido (Naish y Martill, 2001). Aunque tentativamente se ha relacionado con los braquiósauridos (McIntosh, 1990), se diferencia de ellos por carecer de una morfología comprimida “en forma de cono” (Calvo, 1994). Su forma de cuchara es similar a la de *Camarasaurus*, del que se diferencia únicamente por tener la ornamentación del esmalte menos desarrollada. En definitiva, en el Cretácico inferior además de *camarasauridos* hay otros saurópodos con dientes “en forma de cuchara”, lo que supone una revisión de la asignación a esta familia del saurópodo de La Cantalera.

¿Dinosaurios asiáticos en el Barremiense de España?

La siguiente cuestión que nos planteamos es ¿podemos diferenciar los dientes “en forma de cuchara” de La Cantalera de los de *Camarasauridae* del Jurásico superior? Los dientes del género *Camarasaurus* se caracterizan por tener la corona espatulada (“en forma de cuchara”), el esmalte rugoso y la ornamentación formada por estrias longitudinales (White, 1958). Los dientes del saurópodo de La Cantalera se parecen a los de *Camarasaurus*, pero tienen dos diferencias significativas: la ornamentación del esmalte está menos marcada, y posee una estructura cingular lingual. La primera entraría perfectamente en una variabilidad familiar, incluso ontogenética. Sin embargo las cúspides cingulares son una novedad evolutiva que en estos saurópodos podría ser significativa para caracterizar un grupo cercano, pero diferenciado de los *camarasauridos*. Dientes de saurópodos con cúspides cingulares,

además de los de La Cantalera y los de Galve (Sanz *et al.*, 1987), se han descrito en el Cretácico inferior de Asia. Los dientes del género *Euhelopus* se caracterizan por la presencia de cúspides cingulares (Wiman, 1929; Martin-Rolland, 1999; Starkov, 1999), asimismo los dientes de *Asiatosaurus mongoliensis* Osborn (Aptiense-Albiense de Mongolia) presentan una ornamentación, una estructura cingular, y unas facetas de desgaste (Osborn, 1924) similares a las del saurópodo de La Cantalera. La posición sistemática de *Euhelopus* y de otros saurópodos relacionados con éste, es problemática. El género *Euhelopus*, ha sido utilizado en las últimas propuestas filogenéticas con resultados contradictorios. Para Wilson y Sereno (1998) es el grupo hermano de Titanosauria, sin embargo para otros investigadores es un representante de un grupo de saurópodos exclusivamente asiáticos bien representados en el Jurásico. Esta segunda hipótesis queda reflejada en Upchurch (1998), quien sitúa a *Euhelopus* con saurópodos primitivos, como *Mamenchisaurus* Young y totalmente separado de Titanosauria. Si se restringe el análisis únicamente a los dientes, parece difícil situar a *Euhelopus* en cualquiera de estos dos grupos. Los saurópodos como *Mamenchisaurus* presentan unos dientes primitivos ya que poseen dentículos marginales y una corona más ancha labiolingualmente (Russell y Zheng, 1993) que *Euhelopus*. Los titanosaurios tienen dientes cilíndricos, aunque los más primitivos como *Malawisaurus dixeyi* (Haughton) tienen la punta ligeramente espatulada (Jacobs *et al.*, 1993). Únicamente con los dientes es difícil dar como buena cualquiera de las dos interpretaciones filogenéticas y parece que *Euhelopus* no encaja bien con ninguna de las dos hipótesis filogenéticas.

Osborn (1924) describió *Asiatosaurus* con dos dientes aislados (holotipo y paratipo) y como con otros saurópodos definidos con dientes aislados, McIntosh (1990) consideró a *Asiatosaurus* como un “*nomen dubium*”. Sin embargo, Calvo (1996) afirma que es un taxón válido que se debe incluir en Titanosauriformes; así Calvo (1994) lo incluye en saurópodos con dientes con forma de “cono comprimido-cinzel” como *Brachiosaurus*. Sin embargo, *Asiatosaurus* tiene facetas de desgaste en “forma de V” (ver figuras en Osborn, 1924), lo que implica una oclusión interdigitada similar a la de los dientes con forma de cuchara. Además, la presencia de cúspides cingulares relaciona a estos dientes con los del saurópodo de La Cantalera y los de *Euhelopus*. Dientes aislados de morfología similar a *Asiatosaurus* y *Euhelopus*, algunos definidos como *Chiayusaurus*, un sinónimo de *Asiatosaurus* según Calvo (1996), han aparecido también en el Cretácico Inferior de China y Rusia (McIntosh, 1990; Starkov, 1999), lo que sugiere que este grupo de saurópodos

estaba bien distribuido por Asia ya para el Cretácico más bajo.

De acuerdo con Salgado *et al.* (1997) los camarasáuridos son incluidos en el clado Camarasauromorpha, y además proponen otro clado, Titanosauriformes, con *Brachiosaurus* como el taxon más basal. Entre las novedades evolutivas que plantean Salgado *et al.* (1997) no hay ninguna relacionada con los dientes. Hasta el momento no se ha descrito ningún género de Titanosauriformes con dientes “en forma de cuchara”, y los Titanosauriformes conocidos más primitivos tienen dientes “en forma de cono” como *Brachiosaurus* o *Aragosaurus* (Calvo, 1994; Sanz *et al.*, 1987; Canudo *et al.*, 2001). Sin embargo, no hay que descartar que otros Titanosauriformes puedan tener dientes “en forma de cuchara”. Un argumento para considerar que algunos Titanosauriformes podrían tener dientes con esta morfología, lo encontramos en el titanosaurio primitivo *Malawisaurus* del Cretácico inferior de Malawi. Este saurópodo tiene los dientes alargados como los de los titanosáuridos, pero el ápice se mantiene “en forma de cuchara” (Jacobs *et al.*, 1993). Esta morfología podría indicar un estado intermedio entre los dientes “en forma de cuchara” y los cilíndricos derivados de los titanosáuridos del Cretácico superior.

Wilson (1999, pág. 93) considera como una autapomorfía de *Euhelopus* la presencia de dientes con cúspides cingulares linguales bien desarrolladas (“*well developed crown buttresses on lingual crown surface*”). Asignamos los dientes del saurópodo de La Cantalera a Euhelopodidae indet., y consideramos la presencia de cúspides cingulares como una autapomorfía de Euhelopodidae, familia compuesta por *Euhelopus*, *Asiatosaurus* (= *Chiayusaurus*) y el saurópodo de La Cantalera. Muy recientemente se ha descrito un nuevo euhelopódido en el Cretácico Inferior de Korea, *Pukyongosaurus* Dong *et al.*, pero del que no se conocen los dientes (Dong *et al.*, 2001). No obstante, esto indica que los euhelopódidos estaban distribuidos por una zona muy amplia ya para el Cretácico Temprano.

Otros saurópodos que han sido considerados euhelopódidos (véanse Upchurch, 1995, Martin-Rolland, 1999) tienen dientes más primitivos que los Euhelopodidae antes mencionados. En los primeros, los dientes están más expandidos mesiodistalmente, sin cúspides cingulares, y a veces presentan los bordes denticulados. Estos saurópodos no pertenecen, desde nuestro punto de vista, a Euhelopodidae. La sinonimia de Euhelopodinae Romer con Mamenchisaurinae Young y Chao o con Shunosaurinae McIntosh parece poco acertada ya que Euhelopodidae sería una familia de Titanosauriformes, mientras que Mamenchisaurinae (*Mamenchisaurus* Young, *Omeisaurus* Young, *Zigongosaurus* Hou, Chao

y Chu), Shunosaurinae (*Datousaurus* Dong y Tang, *Shunosaurus* Dong, Zhou y Zhang) y otros saurópodos chinos del Jurásico (*Bellusaurus* Dong, *Klamelisaurus* Zhao, *Tienschanosaurus* Young, *Zizhongosaurus* Dong, Zhou y Zhang) quedarían fuera del clado Titanosauriformes (Salgado *et al.*, 1997; Wilson y Sereno, 1998).

Conclusiones

La presencia de una estructura cingular lingual relaciona a los dientes del saurópodo de La Cantalera (Barremiense inferior de España) con algunos saurópodos del tránsito Jurásico-Cretácico y del Cretácico inferior de Asia. Su posición sistemática es problemática. A la espera de poder recuperar material postcranial, podemos asignar los dientes del saurópodo de La Cantalera a la familia Euhelopodidae, que incluimos en el clado Titanosauriformes. La hipótesis de trabajo que se deduce de esta observación es que para el Cretácico Temprano hay un grupo de saurópodos distribuidos por Europa y Asia que tienen una morfología dental semejante a la de los camarasáuridos del Jurásico Tardío, aunque más derivada que la de estos últimos. A Euhelopodidae podrían pertenecer *Asiatosaurus* (= *Chiayusaurus*), *Euhelopus* y el saurópodo de La Cantalera.

Agradecimientos

A Chema, Marcial y Javier, miembros de la Asociación Paleontológica Argentina (APA), por enseñarnos el yacimiento y entregar al Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza su material de La Cantalera. Las fotografías las ha realizado Z. Herrera del Servicio de fotografía paleontológica de la Universidad de Zaragoza. Las observaciones de G. Cuenca-Bescós (Universidad de Zaragoza) sobre las superficies de atrición y las facetas de desgaste han mejorado este trabajo. Agradecemos a L. Salgado y J. Calvo por haber corregido este trabajo, sus sugerencias sobre los Titanosauriformes basales han ayudado en fijar la posición sistemática del saurópodo de la Cantalera. Este estudio se encuentra encuadrado en el proyecto VECOBA financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología (BTE 2001-1746), la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel y el Departamento de Cultura y Turismo de la Diputación General de Aragón. La Caja de Ahorro de la Inmaculada ha subvencionado parte de este estudio. El Ayuntamiento de Josa, personalizado en el alcalde José Luis, la teniente de alcalde Mari y la secretaria María José nos han sido una ayuda imprescindible. Las asociaciones paleontológicas aragonesas APA y Sociedad de Amigos del Museo Paleontológico de Zaragoza colaboraron en la excavación.

Bibliografía

- Calvo, J. O. 1994. Jaw mechanics in sauropod dinosaurs. *Gaia* 10: 183-193.
- Calvo, J. O. 1996. Phylogenetic relationships of *Asiatosaurus mongoliensis* (Osborn, 1924), *Chiayusaurus lacustris* a junior synonym of *Asiatosaurus* (Sauropoda). *12^o Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados* (Santa Rosa, 1996): 45-46.
- Calvo, J. O. y Salgado, L. 1996. A land bridge connection between

- South America and Africa during Albian-Cenomanian times based on sauropod dinosaur evidences. *39^o Congresso Brasileiro de Geologia* (Bahía, 1996), *Actas*, 7: 392-393.
- Canerot, J., Cugny, P., Pardo, G., Salas, R. y Villena, J. 1982. Ibérica Central, Maestrazgo. En: A. García (coord.), *El Cretácico de España*. Universidad Complutense de Madrid, Madrid: 273-344.
- Canudo, J. I., Barco, J. L., Royo-Torres, R. y Ruiz-Omeñaca, J. I. 2001. Precisiones sobre la posición taxonómica de *Aragosaurus ischiaticus* (Dinosauria, Sauropoda). *17^o Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. "Los fósiles y la Paleogeografía"* (Albarracín, 2001), *Actas* 1: 263-270.
- Cuenca Bescós, G. y Canudo, J. I. 1999. A lower cretaceous traveller: *Gobiconodon*: ("Triconodont", Mammalia) from Vallipón (Upper Barremian, Teruel, Spain). *4^o European workshop on Vertebrate Palaeontology* (Albarracín, 1999), *Resúmenes*, 41.
- Dong, Z. 1995. The dinosaur complexes of China and their biochronology. En: A. Sun y Y. Wang (eds.), *Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Short Papers*, China Ocean Press, Beijing: 91-96.
- Dong, Z., Paik, I. S. y Kim, H. J. 2001. A preliminary report on a sauropod from the Hasandong Formation (Lower Cretaceous), Korea. En: T. Deng y Y. Wang (eds.): *Proceedings of the Eighth Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology*, China Ocean Press, Beijing: 41-53.
- 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: 523-534.
- Kielan-Jaworowska, Z. y Dashzeveg, D. 1998. Early Cretaceous amphilestid ("triconodont") mammals from Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 43: 413-438.
- Le Loeuff, J. 1997. Biogeography. En: P. J. Currie y K. Padian (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*, Academic Press, San Diego: 51-56.
- Lucas, S. y Estep, J. 1998. Vertebrate biostratigraphy and biochronology of the Cretaceous of China. En: S. G. Lucas, J. I. Kirkland y J. W. Ested (eds), *Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems. New Mexico Museum of Natural History and Science* 14: 1-20.
- Martín-Closas, C. 2000. *Els caròfits del Juràssic superior i el Cretaci inferior de la Península Ibèrica*. Institut d' Estudis Catalans, Barcelona, 304 pp.
- Martin-Rolland, V. 1999. Les Sauropodes chinois. *Revue de Paléobiologie* 18, 1: 281-315.
- Mateer, N.J. y McIntosh, J. S. 1983. A new reconstruction of the skull of *Euhelopus zdanskyi* (Saurischia: Sauropoda). *Bulletin of the Geological Institutions of the University of Uppsala* 11: 125-132.
- McIntosh, J.S. 1990. Sauropoda. En: D. B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley: 345-390.
- Naish, D y Martill, D. 2001. Saurischian dinosaurs 1: Sauropods. En: D.M. Martill y D. Naish (eds.), *Dinosaurs of the Isle of Wight*, The Paleontological Association, London: 185-241.
- Norman, D. B. 1998. On Asian ornithomids (Dinosauria: Ornithischia). 3. A new species of iguanodontid dinosaur. *Zoological Journal of the Linnean Society* 122: 291-348.
- Osborn, H. F. 1924. Sauropoda and Theropoda of the Lower Cretaceous of Mongolia. *American Museum Novitates* 128: 1-7.
- Ostrom, J. H. y McIntosh, J. S. 1966. *Marsh's dinosaurs. The collections from Como Bluff*. Yale University Press, New Haven, 388 pp.
- Ruiz-Omeñaca, J.I. 2000. Dientes de ornitópodos extraños en el Barremiense inferior (Cretácico inferior) de Teruel (Cordillera Ibérica, España). *5th European workshop on Vertebrate palaeontology* (Karlsruhe, 2000): 68-69.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Canudo, J.I. y Cuenca-Bescós, G. 1997. Primera evidencia de un área de alimentación de dinosaurios herbívoros en el Cretácico Inferior de España (Teruel). *Monografías de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Zaragoza* 10: 1-48.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Canudo, J.I., Barco, J.L. y Royo-Torres, R. en

- prensa. Un diente germinal de saurópodo del Barremiense inferior (Cretácico inferior) de La Cantalera (Josa, Teruel). *Actas 2º Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su entorno* (Salas de los Infantes, 2001).
- Russell, D.A. y Zheng, Z. 1993. A large mamenchisaurid from the Junggar Basin Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30: 2082-2095.
- Salgado, L., Coria, R.A. y Calvo, J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana* 34: 3-32.
- Sanz, J.L., Buscalioni, A.D., Casanovas, M.L. y Santafé, J. V. 1987. Dinosaurios del Cretácico Inferior de Galve (Teruel, España). *Estudios geológicos, volumen extraordinario Galve-Tremp*. 45-64.
- 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. y Wilson, J.A. 1999. Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. *Science* 286: 1342-1347.
- Sigogneau-Russell, D. 1991. *Les mammifères au temps des dinosaures*. Masson, Paris, 196 pp.
- Starkov, A. 1999. About the systematic position of Transbaikalian sauropods from the Early Cretaceous. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19 (supplement to number 3): 78A.
- Upchurch, P. 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B*, 349: 365-390.
- Upchurch, P. 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 124: 43-103.
- White, T. E. 1958. The braincase of *Camarasaurus lentus* (Marsh). *Journal of Paleontology* 32: 477-494.
- Wilson, J. A. 1999. *The evolution and phylogeny of sauropod dinosaurs*. Ph. D. Thesis, University of Chicago, 383 pp.
- Wilson, J. A. y Sereno, P. C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir 5 (supplement to Journal of Vertebrate Paleontology 18)*: 1-68.
- Wiman, J. C. 1929. Die Kreide-Dinosaurier aus Shantung. *Paleontologia Sinica* (Ser. C), 6: 1-67.

Recibido: 14 de enero de 2002.

Aceptado: 18 de julio de 2002.