

SISTEMÁTICA E IMPLICACIONES
FILOGENÉTICAS Y
PALEOBIOGEOGRÁFICAS DEL
SAURÓPODO *GALVESAUROS HERREROI*
(FORMACIÓN VILLAR DEL ARZOBISPO,
GALVE, ESPAÑA)

Por:
José Luis Barco Rodríguez

Febrero 2009



Tesis Doctoral

dirigida por:

Gloria Cuenca Bescós

José Ignacio Canudo

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS DE LA TIERRA.
UNIVERSIDAD DE ZARAGOZA.

Memoria presentada por D. José Luis Barco Rodríguez para optar al grado de Doctor en Ciencias (Geológicas) por la Universidad de Zaragoza, bajo la dirección de los doctores:

JOSÉ IGNACIO CANUDO SANAGUSTÍN, profesor titular del Área de Paleontología del Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza

GLORIA CUENCA BESCÓS, profesora titular del Área de Paleontología del Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza

A Eva y Carla

Aquellos que sienten simpatía por el amo y frialdad de corazón por el esclavo no parecen ponerse nunca en lugar de este último; ¡que sombrías perspectivas, sin la menor esperanza de cambio! Imagínese a usted mismo ante la posibilidad de que su mujer y sus hijos sean arrancados de su lado y vendidos al mejor postor. ¡Y tales actos son perpetrados y justificados por hombre que dicen profesar amor al prójimo tanto como a sí mismos[...]! Le enciende a uno la sangre, pero también le encoge el corazón, pensar que los ingleses y nuestros descendientes americanos, con su orgulloso grito de libertad, hemos sido y somos tan culpables.

Si la miseria de nuestros pobres no es causada por las leyes de la naturaleza, sino por nuestras instituciones, cuan grande es nuestro pecado.

CHARLES DARWIN. Viaje del Beagle.

Si la historia no fuese tan enloquecedoramente retorcida, no estaríamos aquí para gozar de ella. Lo óptimo [la optimalidad superfuncional] no contiene el germen del cambio.

STEPHEN GAY GOULD.

AGRADECIMIENTOS:

Cerca ya del fin, del objetivo, echar la vista atrás y observar con deleite el camino recorrido es una sana costumbre que llena al caminante de satisfacción. Y no solo porque engrandece la recompensa. También para recordar a quienes lo han acompañado en el viaje o a quienes simplemente han contribuido desde las lindes a que el recorrido y la carga fueran más livianos. Y sobre todo, a que hoy esa carga, no sea carga sino bagaje. Gracias a todos.

Los trabajos de excavación y preparación de *Galvesaurus* realizados a partir de 2000 han sido financiados por la Dirección General de Patrimonio Cultural del Gobierno de Aragón. También ha sido subvencionado por el Ministerio de Educación y Ciencia, por los fondos Feder (CGL2007-62469) y por el departamento de Ciencia, Tecnología y Universidad del Gobierno de Aragón (Grupos Consolidados 2005- 2008).

El autor ha disfrutado de una Ayuda a la Investigación del Instituto de Estudios Turolenses y fue becario en 1999 de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel.

Paleoymás ha financiado también parte de esta investigación a través de su Programa de Formación.

Los miembros, del Área y Museo de Paleontología de la Universidad de Zaragoza me acogieron con cariño desde el principio. No cito a ninguno de los más de 30 investigadores que ya somos, porque temo dejarme a alguien.

Al Grupo Aragosaurus de Investigación en Paleontología de Vertebrados Mesozoicos y Pleistocenos (cuya ventana al mundo más vistosa es la web www.aragosaurus.com) por los buenos ratos de ciencia y no tan de ciencia. Es una suerte estar rodeado de gente con tanto entusiasmo, gusto por su trabajo y en general, buen hacer.

A quienes dirigen todo esto. El Grupo Aragosaurus y también de esta Tesis Doctoral. Ellos son, por orden de aparición, Gloria Cuenca y José Ignacio Canudo. Ambos, maestros, amigos y currantes natos, son de los que ha acompañado durante todo el trayecto. Les agradezco para empezar que me acogieran en su Grupo de Investigación y el apoyo inicial en esta y otras actividades relacionadas que han permitido que la Tesis llegue a buen puerto. Gloria me animo a meterme en esto y a publicar un pequeño trabajo de investigación siendo aun estudiante, además de estar ahí siempre con acertadas sugerencias y comentarios. Iñaki me ha guiado sabiamente y sobre todo nunca se ha dejado doblegar por las dificultades. Todavía me sigo sorprendiendo su capacidad de convertir un problema en una oportunidad.

Mención especial a Paleoymás en pleno y a Cristóbal Rubio y Javier Rubio en particular. Con ellos disfruto la aventura en que se convierte día a día dirigir un proyecto tan apasionante como exigente y en el que, a pesar de celebrar este año su décimo aniversario, trabajamos con la misma ilusión que en sus inicios. Además quiero agradecer especialmente el apoyo y cobertura recibida desde Paleoymás en estos últimos días, los cuales han sido clave para rematar la faena y que, aunque hago extensivo a todos los miembros del equipo, personalizo en Alfredo, Raxa, Dani y Helena.

Además de algunos de los miembros de Paleoymás mencionados, donde también se ha preparado con maestría una parte del material, en las campañas de excavación de 2000 y 2001 han participado Ome, Rafa y Luismi.

Los dibujos y gráficos que se incluyen en esta Tesis Doctoral han sido realizados por el autor, por Olga López y Javier Rubio (Paleoymás) y por Oscar San Isidro. Otras figuras han sido tomadas de las publicaciones científicas originales que se citan en el texto. El diseño de la portada ha sido elaborado por Eva Barcelona. Las fotografías proceden del archivo de *Aragosaurus*, del archivo de Paleoymás.

Margarita Belinchón, directora del museo de ciencias de Valencia, dio toda clase de facilidades para revisar el material de *Losillasaurus giganteus*, allí depositado, además de poner a nuestra disposición todas las instalaciones del museo.

El Museo Paleontológico de Galve dio también todas las facilidades para visitar el material de *Galvesaurus* allí depositado. José María Herrero siempre estuvo atento a la evolución de las investigaciones. Juan José y su familia, propietarios de los terrenos donde se ubica el yacimiento de Cuesta Lonsal, accedieron de buen grado a que realizásemos los trabajos de excavación.

Las discusiones con Leonardo Salgado sobre la laminación de las vértebras y algunos planteamientos filogenéticos han sido enriquecedoras a la hora de realizar esta Tesis Doctoral. El Doctor Jerald Harris del Departamento de ciencias del Dixie State College me ayudo con la interpretación de algunos caracteres y me proporcionó algunas referencias. Ian Allison y Neil Clark, de la Glasgow University me introdujeron en el mundo de los dinosaurios durante mi estancia como estudiante en Escocia.

A mis amigos de siempre y su sentido del humor. Y a la próxima generación, los que ya están y los que están llegando.

Mis padres han fomentado siempre que decidiera mi recorrido y han enfocado en ello sus desvelos y esfuerzos. Un pedazo de esta tesis es suyo. Con Raúl, mi hermano he compartido muchísimos momentos felices, que se hacen extensivos a su familia.

Pero si hay alguien que ha recorrido sin desfallecer y a mi lado el camino de esta tesis es Eva, mi mujer. Con ella cerca todo es más fácil y además mejora el resultado. Esta tesis no es ninguna excepción. Sin su apoyo total y sacrificio, especialmente en el tramo final, esto hubiese sido más difícil y menos grato. Aunque para grato, nada comparable a la risa y al cariño de Carla, nuestra hija. Ella sí que es la alegría de vivir y verla al final de cada jornada era un premio que dejaba pequeño al trabajo duro.

Finalmente quiero agradecer a los Doctores Eladio Liñán (Universidad de Zaragoza), Xabier Pereda Suberbiola (Universidad del País Vasco), Leonardo Salgado (Universidad Nacional del Comahue), José Ignacio Ruiz-Omeñaca (Museo Jurásico de Asturias) y Angel Galobart (Institut Català de Paleontología) su amable disposición para formar parte del tribunal de esta Tesis Doctoral.

Sistemática e implicaciones filogenéticas y paleobiogeográficas del saurópodo *Galvesaurus herreroi* (Formación Villar del Arzobispo, Galve, España).

Agradecimientos

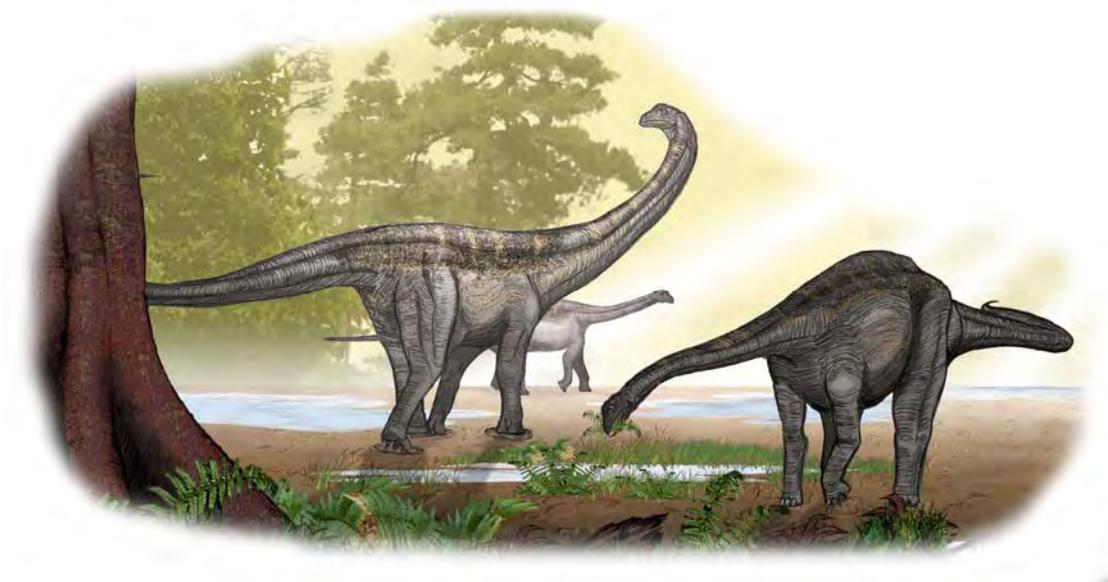
1. INTRODUCCION	1
1.1. Objetivos	3
1.2. Métodos	5
1.2.1. Trabajo de campo	5
1.2.2. Trabajo de laboratorio	7
1.2.3. Trabajo de gabinete	9
2. SITUACIÓN GEOGRAFICA Y GEOLOGICA	12
2.1. Situación Geográfica	14
2.2. Situación Geológica	25
2.2.1. El sinclinal de Galve	15
2.2.2. La Fm. Calizas, Areniscas y Arcillas de Villar del Arzobispo	16
2.3. El yacimiento de Cuesta Lonsal-1	18
2.3.1. Tafonomía y formación del yacimiento	18
3. ANTECEDENTES	21
3.1. Dinosaurios de la Formación Villar del Arzobispo.	23
3.2. Otros dinosaurios del Tránsito Jurásico-Cretácico en Iberia	31
3.3. El registro fósil de Galve	37
3.3.1. Los dinosaurios de Galve	37
3.3.2. Otros fósiles de Galve	40
3.3.3. Historia de las investigaciones en Galve	43
3.3.4. Historia de las actuaciones en el yacimiento de Cuesta Lonsal-1 y de las investigaciones sobre <i>Galvesaurus</i> .	44
3.4. Laminación vertebral	50
3.4.1. Partes de una vértebra ¿Qué es una lámina vertebral?	50
3.4.2. Terminología	51
4. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA	59
4.1. Introducción	61
4.2. Vértebras Cervicales	67
4.2.1. Descripción	67
4.2.2. Discusión y comparación del registro vertebral cervical	77
4.3. Vértebras Dorsales	90
4.3.1. Descripción	90
4.3.2. Discusión y comparación del registro vertebral dorsal	104
4.4. Sacro	126
4.4.1. Descripción	126
4.4.2. Discusión y comparación del sacro	133
4.5. Vértebras Caudales	142
4.5.1. Descripción	142

4.5.2. Discusión y comparación del registro vertebral caudal	151
4.6. Escápula	165
4.6.1. Descripción	165
4.6.2. Discusión y comparación de la escápula	168
4.7. Húmero	175
4.7.1. Descripción	175
4.7.2. Discusión y comparación del húmero	179
4.8. Placa Esternal	190
4.8.1. Descripción	190
4.8.2. Discusión y comparación de la placa esternal	190
4.9. Isquion	194
4.9.1. Descripción	194
4.9.2. Discusión y comparación del isquion	198
5. ANÁLISIS FILOGENÉTICO	209
5.1. Una perspectiva general sobre la filogenia de los saurópodos	211
5.1.1. Introducción	211
5.1.2. Sinapomorfías del clado Sauropoda	212
5.1.3. Análisis cladísticos más recientes	214
5.2. Hipótesis Filogenética	219
5.2.1. Antecedentes a esta hipótesis	219
5.2.2. Taxones utilizados en el estudio filogenético	219
5.2.3. La matriz de caracteres	221
5.2.4. Materiales y métodos del análisis cladístico	240
5.2.5. Resultados	240
5.3. Posición filogenética de <i>Galvesaurus</i> y sus implicaciones	252
5.3.1. Análisis de los resultados	252
5.3.2. El clado Turiasauria	268
6. PALEOBIOGEOGRAFÍA	275
6.1. Introducción	277
6.2. El reemplazo de las faunas de saurópodos y otros dinosaurios a comienzos del Cretácico	278
6.3. Los dinosaurios de la Península Ibérica en el tránsito Jurásico – Cretácico	280
6.4. Conclusiones paleobiogeográficas	289
7. CONCLUSIONES	293
BIBLIOGRAFÍA	297
ANEXOS	321
A.1 Caracteres utilizados en el estudio Cladístico	323
A.2 Matriz de caracteres	343
A.3 Sinapomorfías	355

introducción

1.1 Objetivos.....3

1.2 Métodos.....5



capítulo 01

Los dinosaurios saurópodos son un grupo de grandes vertebrados cuyo principal interés radica en ser los seres vivos conocidos de mayor tamaño que han poblado el medio terrestre. A pesar de las potenciales limitaciones biomecánicas que suponen su tamaño extremo (Wilson, 2002), se conocen desde el Triásico Superior y fueron los fitófagos dominantes en el Jurásico Superior y el Cretácico Inferior, momento en que alcanzaron su mayor dispersión y diversidad, descendiendo ésta última a lo largo del Cretácico Superior para extinguirse en el límite Cretácico - Terciario. Esta distribución (se conocen sus restos en todos los continentes excepto en la Antártida) y diversidad confiere a los saurópodos un gran valor tanto a nivel cladístico como paleogeográfico.

El tamaño es a su vez una de las grandes dificultades para su estudio, ya que no es fácil encontrar especímenes completos y gran parte de los trabajos están basados en restos fragmentarios. Pero tras las dificultades iniciales de finales del siglo XIX y principios del XX, los estudios han ido 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 (Salgado *et al.*, 1997; Upchurch, 1998; Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004; Harris, 2006). Sin embargo, el conocimiento sobre los saurópodos, su evolución, su filogenia y su distribución paleogeográfica y biocronológica presentan aun numerosos interrogantes en lo que nuevos hallazgos, como el de *Galvesaurus*, e investigaciones contribuirán a despejar.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 OBJETIVOS GENERALES

El principal objetivo de esta Tesis Doctoral es el estudio, descripción, comparación y clasificación sistemática de los restos del dinosaurio saurópodo (Dinosauria, Saurischia) *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós y Ruiz-Omeñaca 2005, procedente del yacimiento de Cuesta Lonsal-1 situado en la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense, Jurásico-Cretácico) en Galve, Teruel.

El segundo objetivo general es contextualizar temporal y espacialmente los resultados arrojados de estudio sistemático con el fin de conocer las implicaciones que *Galvesaurus* tiene en la filogenia de los saurópodos, en especial en los que protagonizan el relevo de faunas ampliamente documentado para este grupo desde finales del Jurásico hasta comienzos del Cretácico Inferior, y el papel que jugaron tanto *Galvesaurus* como

la Placa Ibérica en la evolución de las faunas de dinosaurios en ese momento de la historia geológica.

1.1.2 OBJETIVOS CONCRETOS

La consecución de los objetivos generales se lleva a cabo a través de distintas fases y unidades de trabajo encaminadas al cumplimiento de objetivos más concretos enfocados al objetivo principal. Estos son:

- Descripción exhaustiva de los materiales pertenecientes a *Galvesaurus* a través de su estudio y observación directa.
- Comparación de los restos fósiles de *Galvesaurus* con los de los grupos de saurópodos más importantes y filogenéticamente estables con el fin de aproximarse lo máximo posible a establecer sus relaciones filogenéticas y su situación en el cladograma.
- Estas comparaciones se harán extensivas, con especial énfasis, a los saurópodos más próximos en el registro geológico (por tanto en el tiempo y en el espacio) con el fin de comparar las similitudes y diferencias con ellos y de aclarar las relaciones filogenéticas entre los saurópodos que se han hallado en el mismo contexto espacio-temporal.
- Elaborar la matriz de caracteres para *Galvesaurus* en base a las hipótesis cladísticas consideradas más adecuadas por su estabilidad e idoneidad de los caracteres utilizados y realizar con ella un estudio cladístico que permita generar la hipótesis filogenética más parsimoniosa.
- Analizar los resultados e implicaciones que el estudio y descripción de *Galvesaurus* aporta a la filogenia de los saurópodos y a su evolución.
- Interpretar los resultados filogenéticos y las implicaciones evolutivas de *Galvesaurus* en el contexto de los dinosaurios ibéricos de finales del Jurásico y del Cretácico inferior, su relación con los de la misma edad en otras partes del mundo, especialmente en la Formación Morrison de Estados Unidos.
- Elaborar una hipótesis paleobiogeográfica, o adaptar las ya existentes, que permita encajar la presencia de *Galvesaurus* en el contexto de las faunas jurásico-cretácicas de Iberia.

1.2 MÉTODOS:

1.2.1 TRABAJO DE CAMPO

El trabajo de campo realizado durante la realización de esta Tesis Doctoral se puede dividir en dos tipos: el correspondiente a la localización y excavación de los restos y el estudio del contexto geológico del yacimiento.

Prospección paleontológica

Como se detalla en el capítulo de antecedentes, el yacimiento de Cuesta Lonsal-1 fue descubierto y excavado por primera vez en la década de 1980, realizándose otra actuación en 1993. Por ello, uno de los primeros trabajos relacionados con esta Tesis Doctoral, que comienza en 1998, es la de reconocer el yacimiento, identificar posibles nuevos restos y sobre todo encontrar indicios que pudiesen indicar más información sobre los materiales extraídos a finales de los 80 del pasado siglo.

Por ello se realizó una exhaustiva prospección (figura 1.1b) que permitió localizar algunos restos aislados y fragmentarios y reconocer los puntos en donde había nuevos restos para poder continuar así con las labores de excavación. En ella se encontró diversos restos aislados sobre el estrato de areniscas (ver capítulo 2) que suponían la posibilidad de hallar nuevos restos en caso de acometer una excavación.

Excavación paleontológica

El yacimiento de Cuesta Lonsal-1 se encuentra sobre estratos que buzan fuertemente (figura 1.1a) y que inicialmente solo afloraban entre 1 y 2 metros. En esta zona del yacimiento se realizaron tres extracciones. La primera, previa al comienzo de este trabajo, fue la que dirigió la profesora Gloria Cuenca-Bescós en 1993, y en ella se extrajo la vértebra cervical (MPZ/2003/884).

Durante la siguiente campaña, realizada en 2000, se extrajeron varios restos fragmentarios y se localizaron nuevos restos, lo que permitió constatar el potencial del yacimiento y motivó la elaboración de una nueva campaña en 2001.

En la excavación de los restos de *Galvesaurus* se usaron las técnicas habituales en Paleontología de vertebrados, en este caso adaptadas a la dificultad del yacimiento. En primer lugar se realizó la extracción de los que fósiles que afloraban en superficie, para posteriormente retirar los estratos suprayacentes al nivel fosilífero, mediante la utilización de una excavadora (figura 1.1c).



Figura 1.1:
Diversos momentos del trabajo de campo en el yacimiento Cuesta Lonsal-1. Excavación de 2000 (a); prospección en 1999 (b); retirada del estrato situado sobre el nivel fosilífero en la campaña de 2001 (c); delimitación previa a la extracción del sacro en 2001 (d).

Posteriormente se realizó un cuadrículado y se fueron retirando los sedimentos adyacentes al nivel con fósiles, de naturaleza arcillosa, utilizando punzones y otros útiles mecánicos de excavación. Localizados los restos, se realizó una limpieza alrededor de ellos también con la ayuda de medios mecánicos con el fin de delimitarlos y conocer su verdadera dimensión. Para extraer el material fósil se realizaron surcos alrededor de cada uno de los elementos, siendo necesaria la utilización de sierras radiales, debido a que la base del nivel fosilífero se situaba sobre un estrato de arenisca.

Habiendo profundizado lo suficiente alrededor del fósil, se procedió a cubrirlo con escayola (consolidándolo y cubriéndolo previamente con papel de celulosa y papel de aluminio), para la realización de una momia o cama rígida. Finalmente se practicaron nuevos surcos bajo la momia y hacia la zona interior del conjunto antes de, mediante grandes cinceles, desprenderlo del estrato de areniscas. El último paso consiste en girar la momia antes de su transporte.

Tras la localización y extracción de los fósiles, se realizaron varias salidas de campo encaminadas a la ubicación del yacimiento en su contexto geológico. En ellas se situó el yacimiento en su punto exacto dentro de la columna estratigráfica que representa los sedimentos Jurásico-Cretácicos y del Cretácico inferior de Galve (ver tabla 3.2)

1.2.2 TRABAJO DE LABORATORIO

Limpieza y consolidación de materiales

Una vez extraídos los materiales del yacimiento fueron trasladados al laboratorio donde se limpiaron, consolidaron y prepararon para su estudio. El proceso y las fases de preparación queda perfectamente ilustrado en la espina dorsal GAL00/CL/62, que sirve de ejemplo para ilustrar el proceso.

- retirada de la cama rígida o momia: tras la retirada de las protecciones de las que se dota al conjunto previamente a su transporte, se procede al vaciado de la momia. Para ello se van retirando los fragmentos de roca que en este momento cubre al material paleontológico, utilizando para ello medios mecánicos, que permitan abrir hueco para eliminar los restos de roca. Una vez retirados el material ya está listo para ser extraído de la momia.

- limpieza de las grietas: A medida que se iba extrayendo el material se observaba que estaba fragmentado y que en las roturas se alojaban numerosas raíces y restos de sedimento, presentando además otras fracturas potenciales que eran puntos

débiles de GAL00/CL/62. Por ello se procedió una separación de todos los fragmentos en los que también se distinguían raíces y a su limpieza.

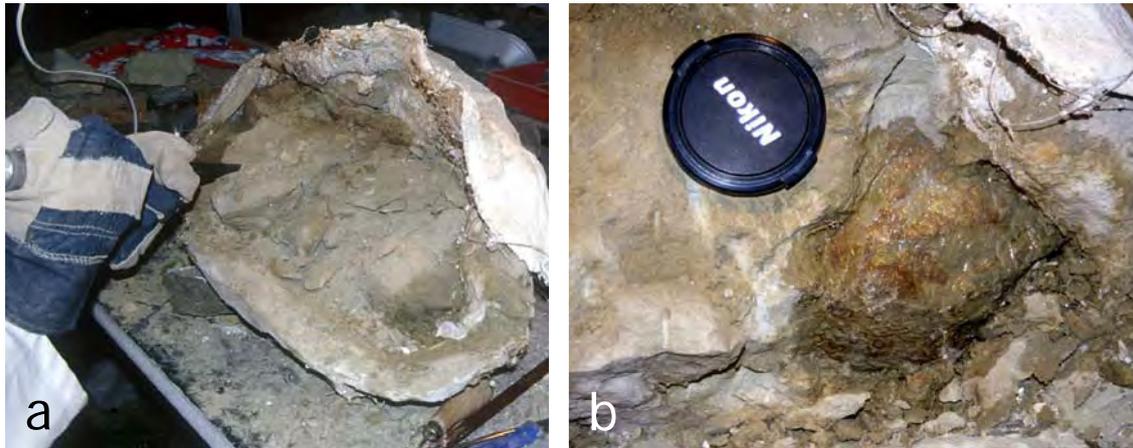


Figura 1.2:
Retirando el sedimento de la cama rígida (a) y un detalle de la espina GAL00/CL/62 (b)

- limpieza del sedimento: este proceso se realizó fragmento a fragmento, utilizando para ello métodos mecánicos, como percutores de aire comprimido y diversos elementos punzantes. De esta manera se retiró todo el sedimento alrededor del hueso y de las grietas.

- consolidación definitiva: también se realizó fragmento a fragmento y consistió en la aplicación sobre la superficie del hueso de un consolidante (Paraloid B-72) disuelto en acetona y otros disolventes orgánicos (en función del tamaño de la pieza). Los fragmentos finalmente se adhirieron utilizando para ello resinas epoxídicas, las cuales se usaron también para rellenar grietas que presentaban indicios de fragilidad futura.



Figura 1.3:
Secuencia de preparación de GAL00/CL/62. De izquierda a derecha hallazgo en el yacimiento; delimitación en el yacimiento; una vez extraída de la cama rígida; y una vez preparada.

Todos estos trabajos han sido cuidadosamente documentados realizándose fichas de laboratorio que indican todos y cada uno de los detalles de estas actuaciones tanto de forma gráfica como escrita.

1.3.3 TRABAJO DE GABINETE

El trabajo de gabinete se desarrolló en diferentes fases.

- recopilación bibliográfica: se realizó una revisión y recopilación bibliográfica del suborden Sauropoda, con especial énfasis en los géneros del Jurásico Superior y del Cretácico Inferior. La gran mayoría de los artículos provienen de los propios fondos bibliográficos del Grupo Aragosaurus de la Universidad de Zaragoza y de una donación del paleontólogo francés René Lavocat.

- toma de fotografías: tras la limpieza y consolidación se fotografió todos los detalles del material a estudiar. Tras digitalizar las fotografías y realizar un posterior tratamiento con el ordenador se obtuvo los detalles necesarios, lo que permite tomar o contrastar medidas sin tener que manejar continuamente a la pieza fósil, lo cual es bastante incomodo por su peso, además de arriesgado y desaconsejable por su fragilidad.

- estudio biométrico y descripción morfológica: se han descrito los principales caracteres morfológicos de los distintos huesos conservados de *Galvesaurus* y se han medido los principales parámetros utilizados en la caracterización de los dinosaurios saurópodos.

- elaboración de la matriz de caracteres: una vez conocidos los caracteres presentes y ausentes en los restos de *Galvesaurus* se procedió a elaborar la matriz de caracteres. Un paso previo a ello fue el análisis y revisión de las hipótesis filogenéticas más modernas con el fin de elegir la que se debía aplicar al estudio de *Galvesaurus*. Finalmente como se explica ampliamente en el capítulo relativo al estudio filogenético se eligió la hipótesis de Harris (2006), quien integra las dos tendencias que representan los trabajos de Wilson (2002) y Upchurch *et al.* (2004).

- Estudio cladístico: mediante la aplicación informática PAUP 4.0 (Swofford, 2001) se ha generado el cladograma y el listado de caracteres que definen a cada uno de los clados (anexo 3).

- estudio y comparación sistemática: tras conocer el cladograma resultante y los caracteres primitivos y derivados que agrupaban a los diferentes clados de dinosaurios se realizó una comparación de cada uno de los elementos anatómicos de *Galvesaurus*

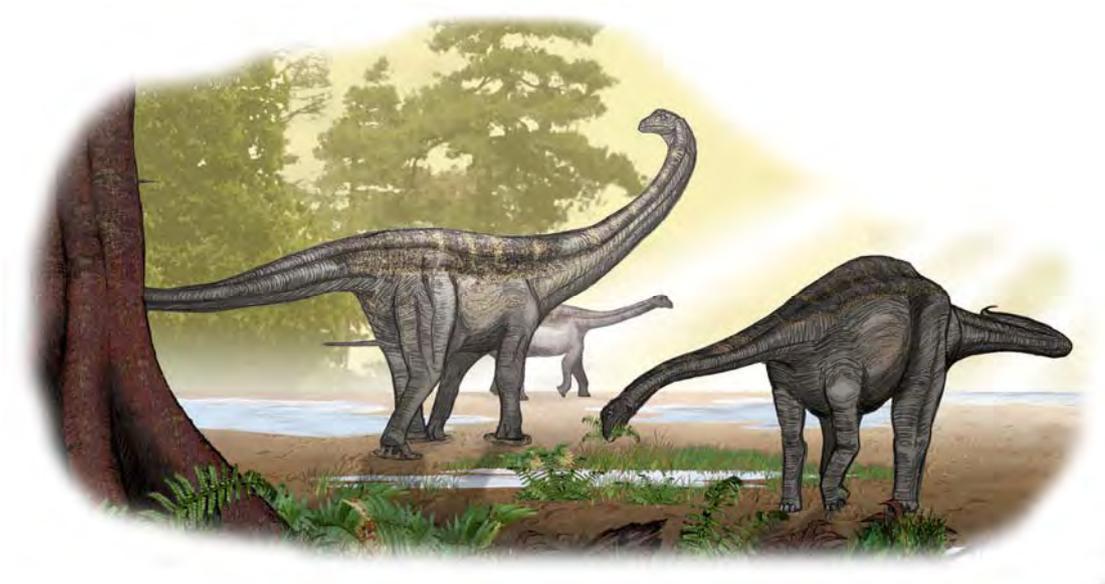
comparándolos con los taxones predominantes: saurópodos basales, eusaurópodos no neosaurópodos (con especial hincapié en los saurópodos de este clado presente en la formación Villar del Arzobispo), diplodocoideos, macronarios basales (no titanosauriformes), titanosauriformes y titanosaurios. Se ha hecho mucho énfasis en realizar una comparación del conjunto de caracteres presentes en cada clado más que en ya que se ha considerado más significativa la asociación de caracteres que, el análisis de caracteres aislados.

-



situación geográfica y geológica

<i>2.1 Situación geográfica.....</i>	<i>13</i>
<i>2.2 Situación geológica.....</i>	<i>14</i>
<i>2.3 El yacimiento de Cuesta Lonsal-1.....</i>	<i>17</i>



capítulo02

2.1 SITUACIÓN GEOGRÁFICA

Los restos fósiles estudiados en este trabajo proceden del yacimiento de Cuesta Lonsal-1, situado en el paraje del mismo nombre, a 500 metros al E-SE de la localidad de Galve (figura 2.1) y a unos 1.270 metros de altura sobre el nivel del mar. Se ubica 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 geográficamente en la Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica Central. Administrativamente se ubica en la provincia de Teruel y forma parte de la comarca del mismo nombre (Teruel). A su vez se incluye en otra zona más amplia, que recibe el nombre de Maestrazgo, y que comprende gran parte de la

zona nororiental de la provincia e incluso el noreste de la provincia de Castellón.

Distancia unos 60 Km. de Teruel y unos 120 Km. de Zaragoza. Se accede al municipio por un desvío situado en la carretera N-420, la cual une Teruel con la carretera N-211 (Guadalajara - Fraga) en un punto cercano al municipio de Montalbán. Desde Zaragoza debemos tomar la carretera N-232 en dirección a Alcañiz y tras recorrer unos 20 Km. encontramos el desvío de la A-222 que, a través de Belchite, nos conduce hasta la N-420. El acceso a Galve se encuentra tras atravesar Utrillas, Escucha y el Puerto del Esquinazo.

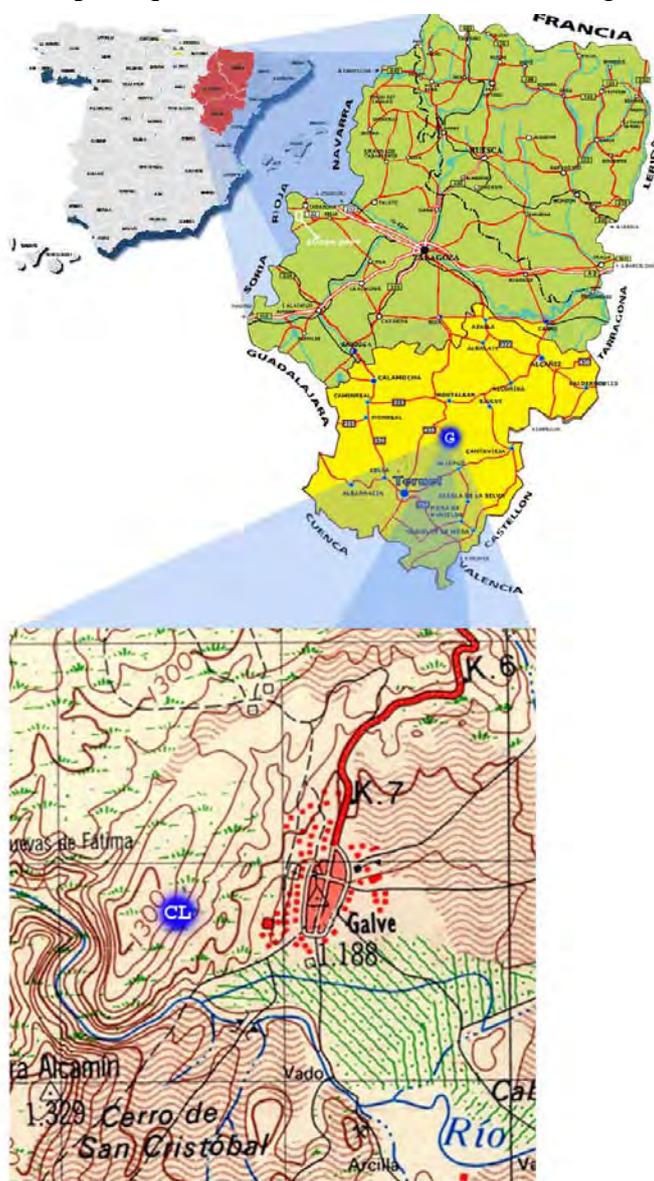


Figura 2.1.1:
Situación Geográfica del yacimiento de Cuesta Lonsal-1 (Galve, Teruel)

2.2 SITUACIÓN GEOLÓGICA

2.2.1 EL SINCLINAL DE GALVE

En el término municipal de Galve aflora un amplio y bien expuesto sinclinal que afecta a una sucesión de sedimentos marinos y continentales de casi 1.000 metros de espesor correspondientes al Jurásico Superior terminal y al Cretácico Inferior (Titónico-Aptiense inferior) (Díaz-Molina *et al.*, 1984; Soria *et al.*, 1995; Canudo *et al.* 1996; Soria, 1997; Canudo *et al.*, 1997; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004). Estos afloramientos se encuentran en el noroeste de la Cuenca del Maestrazgo y han sido incluidos en la denominada subcuenca de Galve (Salas *et al.*, 2001).

En un estudio detallado del sinclinal de Galve, Díaz-Molina y Yébenes (1987) distinguen cinco unidades estratigráficas (denominadas 2 a 6), bien caracterizadas por sus facies y contenido fósil distintos (Díaz-Molina *et al.*, 1984; Soria *et al.*, 1995; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004) y que coinciden a grosso modo con las formaciones presentes en el sinclinal de Galve (Canudo *et al.*, 1997). A su vez estos materiales se incluyen en dos de las supersecuencias definidas por Salas (1987) y Salas *et al.* (1991), concretamente de la Supersecuencia del Jurásico Superior (de la que solo 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.* 1996; Canudo *et al.*, 1997; Soria, 1997).

La secuencia Titónico-Berriasiense está constituida por la Formación. Higuieruelas y la Formación. Villar del Arzobispo (Canudo *et al.*, 1996). La Formación Higuieruelas está constituida por calizas masivas y

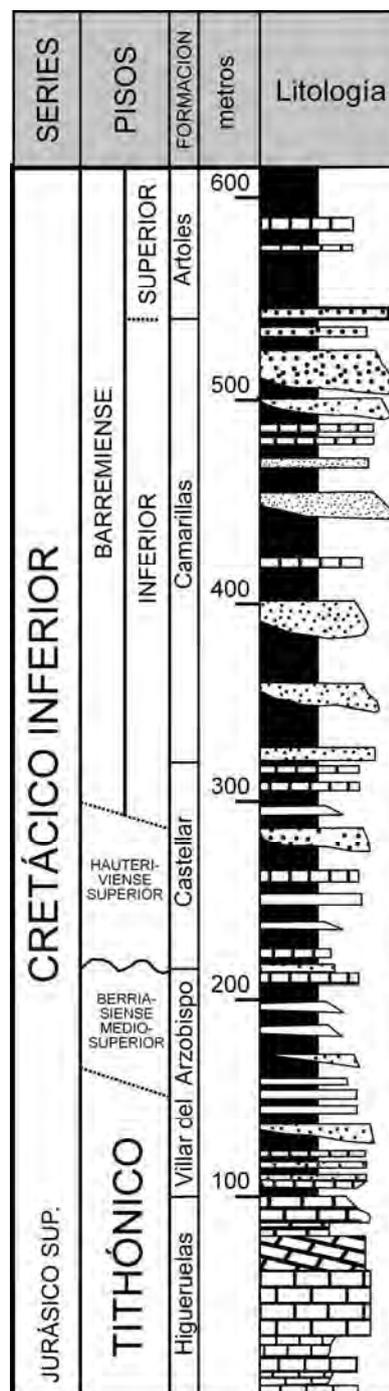


Figura 2.2.1: Columna estratigráfica del Jurásico Superior terminal y del Cretácico Inferior en el sinclinal de Galve (modificada de Canudo *et al.*, 1996)

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 (Canudo *et al.* 1997; Cuenca *et al.* 1997).

2.2.2 LA FORMACIÓN CALIZAS, ARENISCAS, Y ARCILLAS DE VILLAR DEL ARZOBISPO

La Formación Villar del Arzobispo, conocida en la literatura local como facies *Purbeck*, está representada en Galve por niveles carbonatados y siliciclásticos (que incluyen calizas areniscas y arcillas) ordenados en ciclos de somerización (Díaz-Molina *et al.*, 1984). Los carbonatos presentan diferentes facies desde oolíticas hasta *grainstones* bioclásticos depositados en una bahía parcialmente cerrada (Pérez-Lorente *et al.*, 1997). Las facies arenosas se relacionan con el complejo de delta desarrollado en esta bahía. La presencia de niveles de areniscas con estratificación cruzada indica la existencia de episodios dominados por la influencia fluvial sobre estos depósitos de delta, pudiendo observarse pruebas de exposición aérea (Díaz-Molina *et al.*, 1984; Soria *et al.*, 1995). Han sido identificadas como facies submareales, intermareales y supramareales y que representan la transición desde los medios marinos someros de la Formación Higuieruelas, hacia medios más continentales (Aurell, 1990; Barco, 1999).

La interpretación paleoambiental de episodios marinos costeros que marcan el límite entre las unidades marinas y continentales en el área de Galve (Soria *et al.*, 1995), también está apoyada con la presencia de fauna de vertebrados continentales e icnitas de dinosaurios en la parte media y superior de la formación. El límite superior de la Formación Villar del Arzobispo en Galve se encuentra truncado por una discordancia angular de bajo ángulo, sobre la que se depositaron las arcillas rojas continentales de la base de la Formación Castellar (Pérez-Lorente *et al.*, 1997). Esta formación junto a la Formación Camarillas son conocidas localmente como facies *Weald* y representan las facies continentales del Cretácico Inferior (Hauteriviense superior-Barremiense inferior) en la subcuenca de Galve (figura 2.2.1). Los yacimientos con vertebrados de Galve se encuentran a lo largo de estas tres formaciones (Díaz-Molina *et al.*, 1984; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004).

La edad de la parte superior de la Formación Higuieruelas y parte de la Formación Villar del Arzobispo está marcada por la presencia del foraminífero bentónico de pared aglutinada *Anchispirocyclina lusitanica* Egger 1902 (en Hardenbol *et al.*, 1998), el cual

presenta una distribución desde el Titónico medio al Berriasiense inferior (Hardenbol *et al.*, 1998). Por correlación con niveles del Maestrazgo (Bádenas *et al.*, 2004), en Galve esta formación podría llegar hasta el Berriasiense medio, pero estaría pendiente de confirmar. Los restos de dinosaurios encontrados en la Formación Villar del Arzobispo en Galve pertenecen a saurópodos, terópodos y ornitópodos (Cuenca-Bescós *et al.*, 1997; Pérez-Lorente *et al.*, 1997; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004; Canudo *et al.*, 2005). La mayoría son restos fragmentarios o icnitas por lo que su identificación no es posible a bajos niveles taxonómicos. El resto más completo encontrado hasta el momento es precisamente el saurópodo *Galvesaurus*.

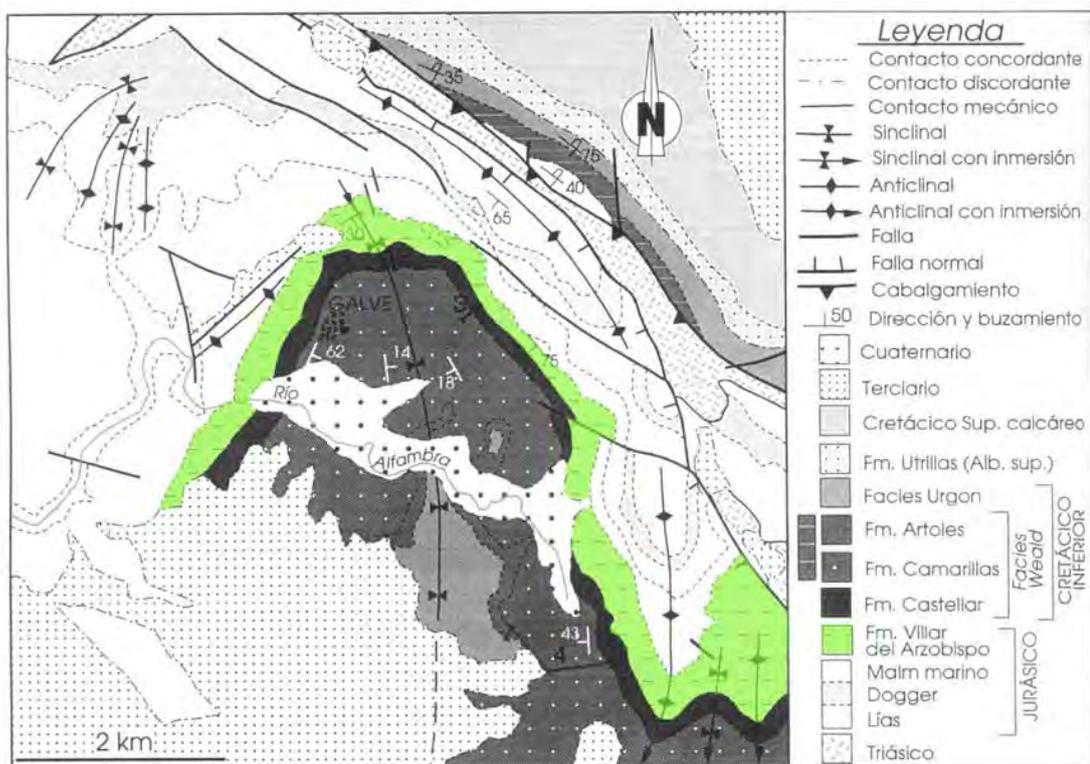


Figura 2.2.2: Esquema geológico del sinclinal de Galve mostrando el afloramiento de la Formación Villar del Arzobispo (modificado de Soria, 1997).

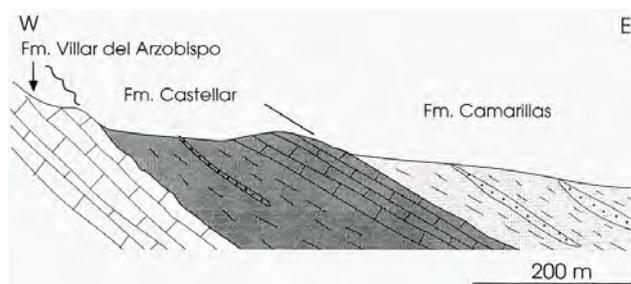


Figura 2.2.3: Corte geológico de la secuencia Jurásico Superior - Cretácico Inferior similar al que se puede observar en el sinclinal de Galve (tomado de Soria, 1997).

2.3 EL YACIMIENTO DE CUESTA LONSAL-1

El yacimiento de Cuesta Lonsal-1 se sitúa en la parte baja de la Formación Villar del Arzobispo, solo unos metros por encima del límite con la Formación Higuieruelas. Por ello y puesto que la Formación Villar del Arzobispo está datada como Titónico Berriasiense, se le atribuye una edad de Titónico. En su momento Cuesta Lonsal-1 representó el primer yacimiento con saurópodos encontrado en el Jurásico de España (Pérez-Oñate *et al.*, 1994; Cuenca *et al.*, 1997).

El punto exacto donde se encontraron los restos de *Galvesaurus* se sitúa en un nivel de arcillas y margas verdes intercaladas entre areniscas blancas. El depósito ha sido interpretado como un medio intermareal (Cuenca *et al.*, 1997; Barco, 1999).

Tafonomía

La compleja historia de extracción de los fósiles de los huesos de *Galvesaurus* por parte de aficionados y de actuaciones de distintos paleontólogos (ver capítulo 3.2) impide conocer datos tafonómicos como puede ser la posición de los huesos en el yacimiento. Además, entre los objetivos propuestos para esta Tesis Doctoral no estaba el de abordar los procesos fosildiagenéticos. Por estas razones, este apartado pretende ser una mera aproximación tafonómica a los procesos biostratinómicos que sufrió la carcasa antes de ser enterrada obtenidos a partir de los datos recogidos durante las campañas de excavación de la década del 2000.

Los huesos de *Galvesaurus* se encontraron muy dispersos y sin conexión anatómica. Algunos fragmentos de huesos fueron hallados completamente aislados como es el caso de la espina dorsal GAL00/CL/62 (figuras 1.3 y 4.3.4), la cual está fragmentada y fue encontrada muy alejada de ningún otro resto. Esto indica que la espina fue separada de su correspondiente vértebra antes de fosilizar.

La mayor parte de los restos encontrados se encuentran en el mencionado estrato margoarcilloso que constituye la matriz en la que éstos se han conservado. Sin embargo todos ellos presentan una parte, la situada hacia la base del yacimiento enterrada en el estrato arenoso infrayacente. Este nivel de areniscas presenta en muchas zonas una patina rojiza de óxido de hierro, la cual también se puede observar en alguno de los restos de *Galvesaurus*.

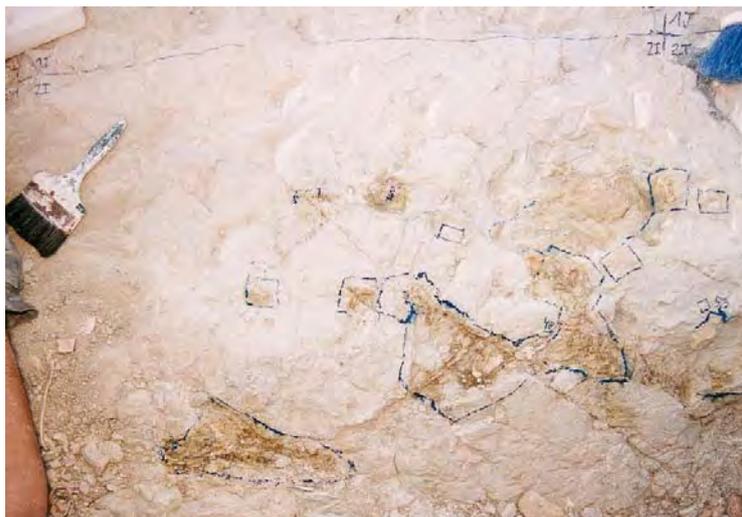


Figura 2.3.1:
Restos de la vértebra cervical GAL00/CL/48 tras retirar el estrato arcilloso.

Así mismo se han hallado en el yacimiento dos dientes sin raíz y sin evidencias de fractura, lo que indica que dicha raíz había sido reabsorbida y que se trata de dientes mudados. Los dientes pertenecen a un terópodo indeterminado de tamaño medio y a un cocodrilo (Barco y Ruiz-Omeñaca, 2001a) (figura 2.3.2).

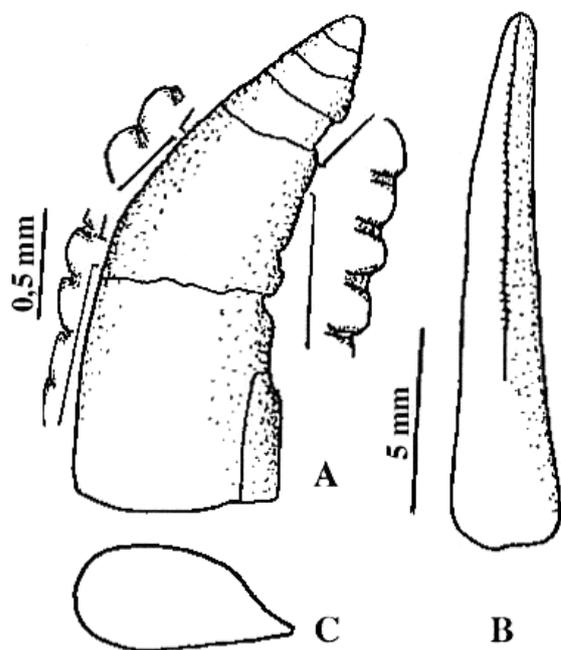


Figura 2.3.2:
Croquis de un diente de terópodo indeterminado procedente del yacimiento de Cuesta Lonsal (tomado de Barco y Ruiz-Omeñaca, 2001).

El hallazgo de dientes asociados a carcasas de dinosaurios herbívoros suele interpretarse como evidencias de la acción de carroñeo por parte de los individuos que pierden los dientes, como consecuencia de una muda, como es el caso o incluso de que éstos puedan romperse durante la ingestión. Matthew (1908) menciona que algunos de los huesos del saurópodo *Apatosaurus* excavado por Cope en el famoso yacimiento de Como Bluff en la formación Morrison (Estados Unidos) presentan marcas de mordiscos que atribuyó a *Allosaurus fragilis* Marsh 1877, el terópodo más abundante en el yacimiento. Pero lo más interesante es que algunos de los dientes aislados de *Allosaurus* se encontraron asociados a los restos de *Apatosaurus*. Matthew concluyó que el terópodo se había alimentado de los

restos del saurópodo y durante la ingesta perdió algunos de los dientes (Matthew, 1908).

Así mismo en el yacimiento del Cretácico Inferior de Tailandia de donde provienen los restos parcialmente articulados del saurópodo *Phuwiangosaurus* se han encontrado al menos 10 dientes de un gran carnívoro entre algunos de los huesos que están desarticulados (Buffetaut y Suteethorn, 1989). Aunque los huesos de *Phuwiangosaurus* carecen de marcas de dientes en este caso, la gran mayoría de ellos se encontraron junto a la parte posterior de la carcasa y más concretamente en la zona de la pelvis. Buffetaut y Suteethorn (1989) interpretan que los grandes terópodos pudieron comenzar a alimentarse de sus presas en la región pélvica, especialmente en la región anal, desde donde podrían acceder fácilmente a sus órganos internos, tal y como hacen aves y mamíferos carnívoros en la actualidad.

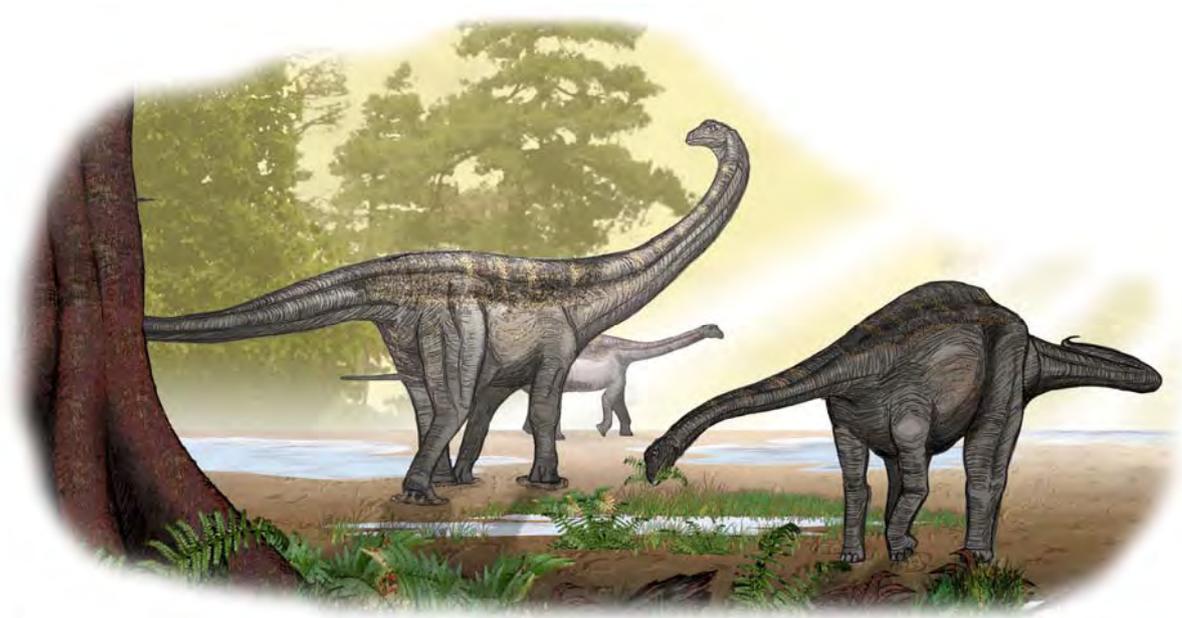
Algo semejante pudo ocurrir con la carcasa de *Galvesaurus*. La patina de óxido y el hecho de que los huesos se encuentren cubiertos de dos tipos de matriz parece indicar una exposición subaérea entre dos episodios sedimentarios muy cercanos en el tiempo. Uno más energético sobre el que, una vez concluido, se depositaron los restos de *Galvesaurus*, lo que hizo que se enterraran parcialmente en él y otro menos energético que cubrió por completo los huesos o fragmentos de huesos que se preservaron sobre el yacimiento. Lo que ocurrió entre la muerte del organismo y su enterramiento definitivo puede ser deducido de la dispersión y fragmentación de los huesos y de la presencia en el yacimiento de Cuesta Lonsal-1 de dientes mudados de organismos carnívoros, quienes pudieron ser los responsables de dicha dispersión mientras se alimentaban de los restos de *Galvesaurus* (figura 2.3.3).



Figura 2.3.3:
 Reconstrucción de una escena de carroñeo semejante a la que pudo sufrir *Galvesaurus*. Tomado de Gillette (1994). Ilustración de Mark Hallet.

antecedentes

<i>3.1 Dinosaurios de la Formación Villar del Arzobispo.....</i>	<i>23</i>
<i>3.2 Otros dinosaurios del tránsito Jurásico- Cretácico en Iberia.....</i>	<i>31</i>
<i>3.3 El registro fósil de Galve.....</i>	<i>37</i>
<i>3.4 Laminación vertebral.....</i>	<i>50</i>



capítulo 03

3.1 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 más ricas en registro fósil de dinosaurios de la Cordillera Ibérica. Así lo demuestran los numerosos restos que ya han sido hallados en esta formación. Hasta el momento se han publicado hallazgos en 53 yacimientos situados en 21 municipios de las provincias de Teruel y Valencia, por las que se extiende la Formación Calizas, Areniscas y Arcillas de Villar del Arzobispo. En cada yacimiento se han encontrado además la presencia de distintos taxones, lo que permite concluir que se han hallado restos de al menos 72 dinosaurios distintos pertenecientes al menos a 23 taxones de dinosaurios saurópodos, terópodos, ornitópodos y tireóforos.

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, 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 solo 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 Benicatazara, cuya situación estratigráfica podría seguir siendo el *Weald*. Lapparent (1966) también identificó como *Purbeck* los yacimientos descritos por Royo y Gómez (1927a, b, c) 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.

Tireóforos

En los yacimientos de Riodeva en Teruel se han hallado varios restos pertenecientes al estegosaurio *Dacentrurus* (Cobos *et al.*, 2008), en concreto del yacimiento Barrihonda-El Húmero en el que se hallaron una vértebra cervical, dos ísquiones, dos pubis fusionados incompletos, tres vértebras caudales, un fémur, una tibia y una fíbula izquierdas fusionadas distalmente; y del yacimiento de El Romeral, en el que se han

recuperado dos centros vertebrales, uno cervical y otro dorsal. Ambos ha sido asignados a *Dacentrurus* sp. En Valencia han sido encontrados diversos restos del estegosáurido *Dacentrurus armatus* Owen 1875 en los yacimientos de Losilla y Losilla I, termino municipal de Aras de Olmos, y Cerrito del Olmo I y II, término municipal de Alpuente (Casanovas-Cladellas *et al.*, 1995a, b, c y 1999). La totalidad de los restos la componen una espina caudal, varias vértebras cervicales, dorsales y caudales, costillas, un fragmento de isquion, un sacro y un fémur. Posteriores estudios han asignado estos restos a Dinosauria indet. y Thyreophora indet. (Maidment *et al.*, 2008)

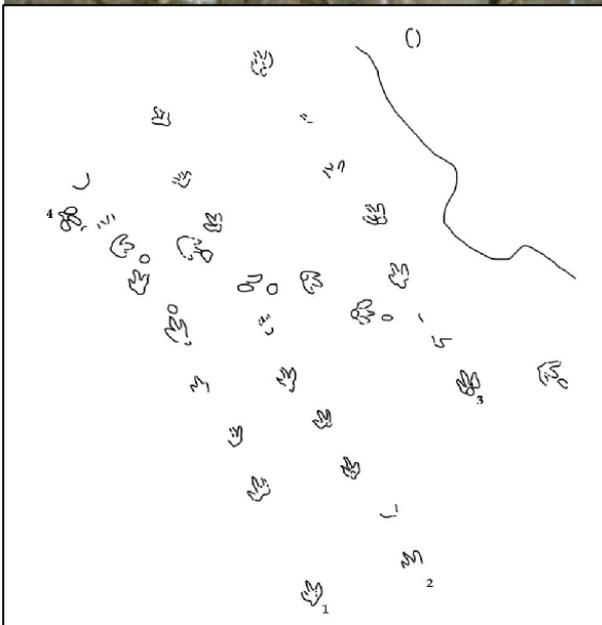


Figura 3.1:
El yacimiento de icnitas de Las Cerradicas en Galve (arriba). Croquis de los primeros restos cartografiados en Las Cerradicas (izquierda, tomado de Pérez-Lorente *et al.*, 1997).

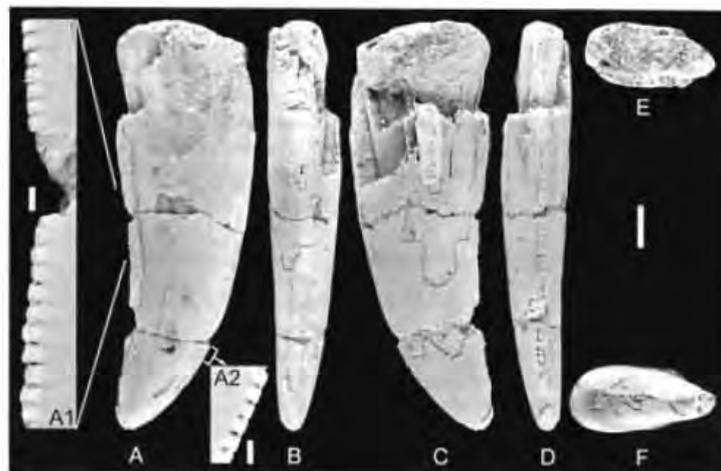
Ornitópodos

Los dinosaurios ornitópodos aparecen representados principalmente por restos indirectos: un rastro cuadrúpedo de un pequeño ornitópodo, presente en el yacimiento de icnitas de Las Cerradicas (figura 3.1), 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). Royo-Torres *et al.* (2006) mencionan la presencia de elementos aislados de ornitópodos en el yacimiento Barriohonda-El húmero en Riodeva (Teruel).

Terópodos

Además de ornitópodos, en Las Cerradicas también se han descrito 3 rastros paralelos y contemporáneos, atribuidos por los autores al desplazamiento gregario de dinosaurios terópodos, aunque no se puede descartar que se tratase de pequeños ornitópodos. También en Galve, en el yacimiento de El Cantalar, existen seis icnitas terópodos, agrupadas en un rastro con marca de cola. Se trata de un rastro anómalo posiblemente asociado a la marcha sobre sustrato espeso de fango arenoso muy blando, como ocurre en otras ocasiones en que se observa la marca de cola (Pérez-Lorente y Herrero Gascón, 2007). En la localidad de Ababuj se han localizado cinco icnitas tridáctilas aisladas (Alcalá y Martín, 1995), aunque no se especifica si son terópodos u ornitópodos. Tampoco está claro si son terópodos u ornitópodos las 3 icnitas que forman un rastro en el yacimiento de Camino el Brezal, en el municipio de El Castellar (Alcalá *et al.*, 2003). En ese mismo municipio se han hallado dos yacimientos más con icnitas terópodos, El Pozo y El Castellar. Otros dos yacimientos con icnitas terópodos se han encontrado en el municipio de Formiche Alto, Barranco de los Arcos y Camino de Cabra (Cobos *et al.*, 2005) y un tercero, Miravete 2, en Miravete (Pérez-Lorente y Romero-Molina, 2001)

Figura 3.2:
Diente de *Allosauroidea?*
indet. en vista lingual (a),
mesial (b), labial (c), distal (d),
basal (e) y apical (f). Escala 10
mm (a-f) 0 1 mm (A1, A2).
Tomado de Canudo *et al.*
(2006a).



En la provincia de Valencia, Lapparent *et al.* (1965) citan 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. Nuevos hallazgos en Alpuente han permitido constatar, en otros dos yacimientos distintos denominados El Hontonar y Cañada Paris, la presencia de icnitas terópodos en Alpuente (Santisteban *et al.*, 2007a).

Aunque se ha mencionado la presencia de restos directos de terópodos en el yacimiento Barriohonda-El húmero (Royo-Torres *et al.*, 2006), estos permanecen sin describir, por lo que los únicos restos directos de terópodo que se han descrito en la Formación Villar del Arzobispo en Teruel se encuentran igualmente en la localidad de Galve. Se trata de una vértebra caudal de un terópodo indeterminado procedente del yacimiento Carretera (Barco y Ruiz-Omeñaca, 2001b); y tres dientes aislados, uno localizado en el yacimiento de Cuesta Lonsal-1 y perteneciente a un terópodo indeterminado, otro muy fragmentario, asignado a un coelurosaurio indeterminado procedente del yacimiento de Las Cerradicas 2 (Barco y Ruiz-Omeñaca, 2001a) y un tercero de gran tamaño, procedente de los niveles de Collado de la Abeja. Éste último es, con sus 9,9 cm de longitud dorsoventral, el diente de terópodo más grande hallado en España. Se trata de un diente maxilar labiolingualmente comprimido, de 3,4 cm de longitud del eje más largo de la corona en su base (FABL), distalmente curvado y con el ápice medialmente inclinado. Presenta dentículos en ambas carenas y una densidad de los mismos de 1. Pudo pertenecer a un allosauroideo indeterminado con un cráneo de 1 metro de longitud y una longitud total de 9,5 metros (Canudo *et al.*, 2006a).

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 actualizaciones de la estratigrafía 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 y de un diente procedente de Benageber atribuido por Royo y Gómez (1927c) a *Megalosaurus* cf. *dunkeri*, aunque podría pertenecer a un dromaeosáurido indeterminado (Ruiz-Omeñaca y Pereda-Suberbiola, 1999). Los restos que sin duda se puede atribuir a la formación Villar del Arzobispo son dos dientes procedentes de los yacimientos de El Chopo y La Cañadilla en Alpuente (Abella y Suñer, 2002; Suñer *et al.*, 2005).

Saurópodos

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 seis 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 (*Galvesaurus* en el yacimiento Cuesta Lonsal-1, objeto de este estudio, y un diente atribuido a diplodócido indeterminado procedente del yacimiento de Carretera (Cuenca *et al.*, 1997)), así como numerosos restos atribuidos a saurópodos indeterminados: una ungueal del yacimiento Collado de la Abeja; una ulna procedente de los mismos niveles de Cuesta Lonsal-1; un fragmento proximal de fémur del yacimiento Las Cerradicas 2 (Cuenca *et al.*, 1997). También se han asignado a saurópodos indeterminados un fragmento de cuerpo



Figura 3.3:
Reconstrucción de la pata delantera izquierda de *T. riodevensis* Tomado de Royo-Torres *et al.* (2006). Altura total estimada: 3,60 metros

vertebral caudal procedente del municipio de Lidón (Cuenca *et al.*, 1998) y un extremo proximal de radio procedente del municipio Rubiales (Royo-Torres *et al.*, 2008), en los yacimientos de la formación Villar del arzobispo que se han descubierto a principios del siglo XXI en el sur de la provincia de Teruel. Es de estos yacimientos de donde proceden los otros taxones de saurópodos identificados en la provincia de Teruel. Se trata de una vértebra caudal anterior procedente del yacimiento de El Carrillejo (Riodeva) asignada por Royo-Torres *et al.*, (2007) al clado Diplodocinae en base a la presencia de un proceso transversal complejo, a la presencia de pleurocelos y la presencia de una “arruga” en la cara ventral. En el yacimiento de Pino de Jarque 2, en Riodeva, se encontró un ilion incompleto asignado a Diplodocidae indet. (Royo-Torres y Cobos, 2004). También en Riodeva, en los yacimientos de Puntal de Santa Cruz y de La Cautiva 2, varios restos (un axis y varios restos vertebrales cervicales, dorsales y caudales; y caudal aislada respectivamente) atribuidos a un eusaurópodo indeterminado (Royo-Torres *et al.*, 2007; Royo-Torres y Cobos, 2005). A este mismo taxón ha sido atribuida una vértebra dorsal procedente de Jabaloyas (Royo-Torres *et al.*, 2008). Pero sin duda el resto más importante de esta zona de Teruel es *Turiasaurus riodevensis* Royo-Torres, Cobos y Alcalá 2006 (figura 3.3) un saurópodo procedente del yacimiento

Barriohonda-El húmido de Riodeva (Royo-Torres *et al.*, 2006). Se trata de un eusaurópodo, incluido por los mismo autores en el clado Turiasauria y del que se han conservado numerosos restos vertebrales y apendiculares entre los que destaca principalmente su gran tamaño, que lo convierte en el saurópodo europeo más grande conocido. Un reciente hallazgo en el yacimiento de Veguillas de la Sierra, en el municipio del mismo nombre, ha sido también atribuido a *T. riodevensis* por Royo-Torres *et al.* (2008). 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 (Ruiz-Omeñaca y Canudo, 2003) y un fragmento distal de fémur citado por Royo y Gómez (1927b, c) relacionado con *Cetiosaurus*, aunque de mayor tamaño, procedente de Benageber. En ese mismo punto Royo y Gómez (1927a) cita diversos restos de saurópodos indeterminados.

Dinosaurios de la Fm. Villar del Arzobispo en Valencia

Localidad	Yacimiento	Dinosauria indet. (icn)		Total Dinosauria indet.		Ornithopoda		Total Ornithopoda		Saurópoda		Total Saurópoda		Theropoda		Total Theropoda		Theropoda u Ornithopoda		Total Theropoda u Ornithopoda		Thyreophora		Total Thyreophora		Total general		
		Dinosauria indet. (icn)	Total Dinosauria indet. (icn)	Ornithopoda indet. (icn)	Total Ornithopoda indet. (icn)	Cetiosaurus?	Losillasaurus giganteus	Saurópoda indet. (dir)	Saurópoda indet. (icn)	Coelurosauria indet.	Theropoda indet. (dir)	Theropoda indet. (icn)	Theropoda u ornithopoda indet. (icn)	Total Theropoda u Ornithopoda indet. (icn)	Dacentrurus armatus	Total Thyreophora	Total general											
Alpuente	Alpuente																											
	Cerrito del Olmo I																											
	Cerrito del Olmo II																											
	El Chopó																											
	Baldovar																											
	Cañada París																											
	Barranco de La Peña de La Z	1	1																									
	La Fonseca	1	1																									
	Benicatàcera																											
	El Hontanar																											
La Cañadilla																												
Total Alpuente			2	2						1	2	3	1	1	2	4	1	1	2	2	2	2				12		
Aras de los Olmos	Aras de Olmos									1	1															1		
	La Cañada									1	1															1		
	Losilla																					1	1			1		
	Losilla I																					1	1			1		
Total Aras de los Olmos									1	1	2										2	2			4			
Arroyo Cerezo	Arroyo Cerezo														1	1										1		
Total Arroyo Cerezo															1	1										1		
Benageber	Benageber desconocido									1	1	2														2		
Total Benageber										1	1	2														2		
Corcolilla	Corcolilla					1	1								1	1										2		
Total Corcolilla						1	1								1	1										2		
Total Valencia			2	2	1	1	1	1	3	2	7	1	1	4	6	1	1	4	4	4	4	4				21		

Localidad		Yacimiento	Ornithopoda		Total Ornithopoda		Sauropoda		Total Sauropoda		Theropoda		Total Theropoda		Total Theropoda u Ornithopoda		Total Theropoda u Ornithopoda		Total Thyreophora		Total Thyreophora		Total general		
			Ornithopoda indet. (lcn)	Ornithopoda indet. (dir)	Diplodocidae indet?	Sauropoda indet. (dir)	Sauropoda indet. (lcn)	Eusauropoda indet.	Turisasaurus riodevensis	Diplodocidae indet.	Diplodocinae indet.	Allosauroides? indet.	Coelurosauria indet.	Therangosopus ichnosp.	Theropoda indet. (dir)	Theropoda indet. (lcn)	Therangosopus ichnosp.?	Allosauroides indet.	Theropoda u ornithopoda indet. (lcn)	Theropoda u Ornithopoda	Stegosauria indet.	Thyreophora indet. (dir)	Total Thyreophora	Total general	
Ababuj	Ababuj								1																2
Total Ababuj									1																2
Aguilar de Alfambra	Aguilar de Alfambra								1																1
Total Aguilar de Alfambra									1																1
Cedrillas	La Masada								1																1
Total Cedrillas									1																1
El Castellar	El Castellar								1																1
	Camino El Brezal								1				1						1	1					2
	El Pozo								1										1	1					2
	El Mirador								1										1	1					2
	La Balsa								1										1	1					2
Total El Castellar									5				1					2	2						8
Formiche Alto	Barranco de los Arcos 1BA								1									2							3
	Barranco de los Arcos 2BA								1																1
Total Formiche Alto									2																4
Formiche Bajo	El Molino								1																1
	Camino de Cabra 1cc								1																2
	Camino de Cabra 2cc								1																1
Total Formiche Bajo									3																4
Galve	Cuesta Lonsal																								1
	Carretera								1																2
	Las Cerradicas								1																3
	Las Cerradicas 2								1																2
	Galve indet.								1																1
	Collado de la Abeja								1																2
	Cuesta Lonsal 2								1																1
	El Cantalar								1																1
	Barranco Luca 1								1																1
Total Galve		1	1	1	3	2			6	1	1	1	2	1	1	7									14
Jabaloyas	Jabaloyas								1																1
Total Jabaloyas									1																1
Lidón	Lidón								1																1
Total Lidón									1																1
Miravete de la Sierra	Miravete 1								1																1
	Miravete 2								1																2
Total Miravete de la Sierra									2																3
Riodeva	La Cautiva								1																1
	Barriohonda-El Humero	1	1						1											1					4
	Pino de Jarque 2								1																1
	El Carrillejo								1																1
	Puntal de santa Cruz								1																1
Total Riodeva		1	1			2	1	1	5			1								2					9
Rubiales	Rubiales								1																1
	Rubiales?																								1
Total Rubiales									1																2
Veguillas de la sierra	Veguillas de la Sierra								1																1
Total Veguillas de la sierra									1																1
Total Teruel		1	1	2	1	5	17	1	2	1	1	1	3	6	1	1	14	2	2	2	1	1	3	51	

Tabla 3.1:
Distribución de los restos de dinosaurios de la Formación Villar del Arzobispo en Valencia (página anterior) y Teruel. Referencias en el texto.

Las icnitas de saurópodos han sido citadas en diversos puntos de la formación: en Galve, Ababuj, Aguilar de Alfambra, Miravete de la Sierra, El Castellar, Formiche Alto, Cedrillas, Alpuente y Benageber (Blanco *et al.*, 2000; Alcalá y Martín, 1995; Pérez-Lorente y Romero-Molina, 2001; Alcalá *et al.*, 2003; Cobos *et al.*, 2005; Cobos *et al.*, 2008; Santisteban *et al.*, 2001; Santisteban *et al.*, 2007a; b). Entre ellas cabe destacar los nuevos hallazgos producidos en el yacimiento de Las Cerradicas, donde se han descubierto hasta un total de 93 icnitas de pequeños saurópodos agrupados en 6 rastros subparalelos de paso ancho (tipo *Brontopodus*) que se han interpretado como evidencia de gregarismo (Canudo *et al.*, 2008a).



3.2 OTROS DINOSAURIOS DEL TRÁNSITO-JURÁSICO CRETÁCICO EN IBERIA

Los restos directos de dinosaurios del final del Jurásico y del comienzo del Cretácico son relativamente abundantes en la Península Ibérica, encontrándose, además de en la formación Villar del arzobispo, en otras dos áreas: La costa portuguesa (Kimmeridgiense-Titónico) y la costa asturiana (Kimmeridgiense). Se han realizado varias revisiones y puestas al día de estos restos de dinosaurios (Dantas, 1990; Antunes y Mateus, 2003; Ortega *et al.*, 2006).

Saurópodos

Los restos de saurópodos encontrados en la Península Ibérica en el Jurásico Superior se asignaron tradicionalmente a géneros o a familias representadas en la Formación Morrison en Estados Unidos. Así, Lapparent y Zbyszewski (1957) describieron *Apatosaurus alenquerensis* Lapparent y Zbyszewski 1957 y *Brachiosaurus atalaiensis* Lapparent y Zbyszewski 1957; Martínez *et al.* (2000a) asignaron dientes aislados del Kimmeridgiense de Asturias a Camarasauridae y a Diplodocidae. Rauhut (2000) clasificó un diente aislado de Guimarota a Brachiosauridae.

En los últimos años, sobre todo a raíz del descubrimiento de ejemplares más completos y la reinterpretación del material clásico se ha considerado que los saurópodos ibéricos de este intervalo temporal tiene un difícil acomodo en las familias clásicas de la Formación Morrison. En bastantes casos se han asignado a nuevos taxones exclusivos de la Península Ibérica, cuya posición sistemática es y será objeto de discusión. Se han descrito seis nuevos taxones, los tres anteriormente mencionados de la Formación Villar del Arzobispo, *Losillasaurus*, *Galvesaurus* y *Turiasaurus* y *Dinheirosaurus*, *Lourinhasaurus*, y *Lusotitan* en Portugal.

Dinheirosaurus lourinhanensis Bonaparte y Mateus, 1999 está descrito con un solo ejemplar, conocido como el dinosaurio de “Praia de Porto Dinheiro” (Dantas *et al.*, 1992; Bonaparte y Mateus, 1999). Se ha conservado una serie de vértebras dorsales con caracteres que permiten incluirlo en Diplodocidae. Está datado como Kimmeridgiense superior. El dinosaurio de “Praia de Porto Dinheiro” fue inicialmente asignado a *Apatosaurus alenquerensis* (Dantas *et al.*, 1992), pero el estudio en detalle de Bonaparte y Mateus (1999) demostró que se trataba de un nuevo taxón. Estos autores consideran a *Dinheirosaurus* como un género endémico de Portugal, presenta algunos caracteres más derivados que *Diplodocus*, pero al mismo tiempo presenta caracteres más primitivos,

como su reducida altura de la espina neural. Esto parece indicar que *Dinheirosaurus* no es una forma derivada de *Diplodocus*, sino de una especie más primitiva. Estas diferencias las atribuyen al aislamiento geográfico entre las poblaciones norteamericanas y portuguesas durante algunos millones de años (Bonaparte y Mateus, 1999).

Lourinhasaurus alenquerensis (Lapparent y Zbyszewski, 1957) fue descrito con el ejemplar incluido inicialmente en *Apatosaurus alenquerensis* (Lapparent y Zbyszewski, 1957) y posteriormente en *Camarasaurus alenquerensis* (McIntosh, 1990; Wilson y Sereno, 1998). Dantas *et al.* (1998) propusieron el nuevo género *Lourinhasaurus* y la combinación *Lourinhasaurus alenquerensis* (Lapparent y Zbyszewski, 1957). El holotipo es el mismo que *Apatosaurus alenquerensis* descrito y figurado por Lapparent y Zbyszewski (1957). La posición sistemática de estos restos está sin clarificar, para Upchurch *et al.* (2004) es un Eusauropoda basal. Escaso *et al.* (2007a) lo situaron como un Neosauropoda basal.

Lusotitan atalaiensis (Antunes y Mateus, 2003) es un braquiosáurido, en el que se ha incluido gran parte del material atribuido a *Brachiosaurus atalaiensis* (*sensu* Lapparent y Zbyszewski, 1957). Sus restos fósiles provienen del Titónico (Antunes y Mateus, 2003) de Atalaia (Lourinha, Portugal). *Brachiosaurus atalaiensis* estaba definido con varios ejemplares, pero Lapparent y Zbyszewski (1957) no designaron el holotipo. Para solucionar el problema, Antunes y Mateus (2003) propusieron como lectotipo el ejemplar más completo formado tanto por elementos del esqueleto apendicular y axial. Los caracteres morfológicos permitieron diferenciarlo de *Brachiosaurus*, por lo que definieron el nuevo género *Lusotitan* para la especie *atalaiensis*. La presencia de espinas neurales bajas, un húmero alargado y con prominente cresta deltopectoral, entre otros caracteres permitió incluirlo en Brachiosauridae (Antunes y Mateus, 2003)

Hay algunos restos fragmentarios del tránsito Jurásico-Cretácico de saurópodos que merece la pena señalar. En el Kimmeridgiense de Asturias Martínez *et al.* (2000a) describen un diente asignado a Diplodocidae, morfológicamente muy parecido al del yacimiento Carretera en Galve. Por otra lado, hay otras evidencias de la presencia de neosaurópodos primitivos en la Península Ibérica, además de *Galvesaurus*, así Yagüe *et al.* (2006) describieron una serie vertebral caudal en el Jurásico Superior de Portugal y la asignan a un macronario basal cercano a *Camarasaurus*.

Terópodos

Además de los mencionados para la Formación Villar del Arzobispo, los terópodos del tránsito Jurásico-Cretácico en la Península Ibérica presentan una gran diversidad. Se

han reconocido neoceratosaurios, diferentes clados de tetanuros basales, celurosaurios basales y derivados, además de maniraptores (Antunes y Mateus, 2003; Ortega *et al.*, 2006; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2007a). Se ha citado material fragmentario, como dientes aislados y centros vertebrales en Portugal (Zinke y Rauhut, 1994; Rauhut y Kriwet, 1994; Rauhut, 1996; Rauhut, 2000) y en Asturias (Martínez *et al.*, 2000b, c; Martínez *et al.*, 2001). Este material suele ser demasiado fragmentario para hacer precisiones sistemáticas, pero sí que muestra la gran diversidad de terópodos grandes y pequeños que albergan los sedimentos del Jurásico Superior y la base del Cretácico Inferior de la Península Ibérica. Por ejemplo, en el Kimmeridgiense de la Guimarota hay dientes aislados de pequeños terópodos asignados a *Compsognathus*, cf. *Richardoestesia*, Troodontidae, Dromaeosauridae y Velociraptorinae (Rauhut, 2000). En el Kimmeridgiense de Asturias hay dientes de Carnosauria indet., Carcharodontosauridae y Maniraptora (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2007a).

En general, el material más completo y más interesante para la paleobiogeografía proviene del Jurásico Superior de Portugal. Se han descrito tres taxones hasta el momento: el carnosaurio *Lourinhanosaurus antunesi* Mateus 1998, el tiranosauroideo *Aviatyrannis jurassica* Rauhut 2003 y el alosáurido *Allosaurus europaeus* Mateus, Walen y Antunes, 2006. Además se han citado restos fragmentarios asignados a taxones conocidos como *Ceratosaurus* y a tetanuros basales como *Torvosaurus* (Fig. 5) o *Allosaurus* (Antunes y Mateus, 2003).

Lourinhanosaurus antunesi es un Tetanurae descrito a partir de restos del esqueleto axial y huesos (Mateus, 1998, Fig. 6). A esta especie se han asignado restos embrionarios encontrados en el interior de huevos (Mateus *et al.*, 2001). El material se ha recuperado en el Titónico inferior de Porto das Bascas y Paimogo. *Lourinhanosaurus* fue inicialmente identificado como un alosauroideo, probablemente un sinráptido (Mateus, 1998), un grupo de alosáuridos del Jurásico Superior de China. Esta identificación la propuso considerando que *Lourinhanosaurus* era una forma menos derivada que *Allosaurus*. Posteriormente, el mismo autor lo sitúa como un Tetanurae en sentido amplio (Antunes y Mateus, 2003), por lo que la posición de este terópodo necesita una mayor clarificación dentro de este clado.

Aviatyrannis jurassica está descrito con un ilion casi completo del yacimiento de Guimarota, cerca de Leiria. Se encontró en la Formación Alcobaça de edad Kimmeridgiense (Rauhut, 2003). Es un resto muy fragmentario, pero presenta los suficientes caracteres diagnósticos para incluirlos en Tyrannosauroidea. Junto a *Stokesosaurus* del Jurásico Superior de Norteamérica son la evidencia de la presencia de este clado en niveles jurásicos, aunque su tamaño es mucho menor del que alcanzarán en el Cretácico Superior (Rauhut, 2003).

Uno de las referencias más interesantes para interpretar la paleobiogeografía del final del Jurásico en la Península Ibérica es la cita de *Allosaurus fragilis*, en el Jurásico Superior de Portugal (Pérez-Moreno *et al.*, 1999). Se trata de un único ejemplar compuesto de material craneal y postcraneal recuperado en el yacimiento Andrés de Camadas de Alcobaça. Esta especie es uno de los terópodos más abundantes en la Formación Morrison en Norteamérica y su presencia en Portugal resultaría de gran interés paleobiogeográfico. Sin embargo, la presencia de *Allosaurus fragilis* en la Península Ibérica a partir del material del yacimiento Andrés está puesta en duda por otros autores. Así, Antunes y Mateus (2003) sitúan a este ejemplar como *Allosaurus* sp., por considerar que carece de los caracteres diagnósticos de *A. fragilis*. Recientemente se ha descrito el taxón *Allosaurus europaeus* con este mismo ejemplar. Esta nueva especie de *Allosaurus* se caracteriza por varias autapomorfías en el cráneo, que lo diferencia de *A. fragilis* de la Formación Morrison (Mateus, *et al.*, 2006)

Otros tetanuros basales también han sido citados a partir de material fragmentario (Mateus y Antunes, 2000; Antunes y Mateus, 2003; Malafaia *et al.*, 2008). Se trata de una tibia asignada *Torvosaurus* sp. en el Titónico inferior de Casal do Bicho. Este género está descrito en la Formación Morrison en Norteamérica. Malafaia *et al.*, 2008 describen un fragmento de maxilar de la parte más alta del Kimmeridgiense de Porto Novo como cf. *Torvosaurus*. Un diente aislado a un terópodo indeterminado aff. *Megalosaurus* (Antunes y Mateus, 2003), un genero citado en el Jurásico Medio-Superior de Europa.

También con material fragmentario también se ha citado ceratosaurios en Portugal. Se ha identificado un diente y material fragmentario del esqueleto apendicular (fémur y tibia) al género norteamericano *Ceratosaurus*. Los fósiles provienen del Kimmeridgiense superior-Titónico de Rodela do Valmitao (Antunes y Mateus, 2003; Mateus *et al.*, 2006). *Ceratosaurus* es un taxón bien representado en la Formación Morrison.

Tireóforos

Los tireóforos en el final del Jurásico y el comienzo del Cretácico en la Península Ibérica son relativamente abundantes, especialmente los estegosaurios. La Península Ibérica es una de las pocas áreas en el mundo donde se han encontrado estegosaurios y anquilosaurios en formaciones sincrónicas, aunque por el momento el registro de anquilosaurios es escaso. Además de los mencionados para la Formación Villar del Arzobispo, se ha identificado el anquilosaurio *Dracopelta zbyzewskii* Galton 1980a en Portugal (Pereda Suberbiola *et al.*, 2005) y dos estegosaurios: *Dacentrurus* en Portugal

y Valencia (Galton, 1991; Casanovas-Cladellas *et al.*, 1995; Casanovas *et al.*, 1999; Escaso *et al.*, 2007b) y *Stegosaurus* en Portugal (Escaso *et al.*, 2007a).

Dracopelta zbyzwevskii es uno de los representantes más antiguos del grupo y el único descrito en este intervalo en la Península Ibérica (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2005a). Se conoce un solo ejemplar de la Formación Freixel (Titónico) en Praia do Sul (Torres Vedras). El holotipo se encuentra en dos bloques de arenisca con parte del tórax y un autópodo de la mano derecha probablemente del mismo ejemplar (Pereda Suberbiola *et al.*, 2005a).

Dacentrurus también se ha encontrado en yacimientos fuera de la Formación Villar del Arzobispo, tanto en Portugal (Galton, 1991) como en España (Ortega *et al.*, 2006; Escaso *et al.*, 2006). La mayor parte de los restos proceden de los afloramientos del Kimmeridgiense superior - Titónico inferior de la región centro occidental portuguesa. Se han recuperado vértebras cervicales, dorsales, sacras y caudales, costillas, elementos de la región pélvica, elementos de ambas extremidades, y espinas dérmicas (Galton 1991; Escaso *et al.*, 2006). En España se ha citado en los acantilados de Quintes (Villaviciosa, Asturias), atribuyéndolos tentativamente a *Dacentrurus* (Ortega *et al.*, 2006; Escaso *et al.*, 2006). El equipo del Instituto Miquel Crusafont de Sabadell encontró la colección más completa (por el momento) de *Dacentrurus* en España. El material se recuperó en la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense), en La Comarca de Los Serranos (Valencia). Se han descrito vértebras cervicales, dorsales y caudales, costillas, un fragmento de isquion, un fémur, y una espina caudal (Santafé-Llopis, 1996; Casanovas-Cladellas *et al.*, 1995; 1997; 1999).

Recientemente se ha publicado la presencia de *Stegosaurus* cf. *ungulatus* a partir de un ejemplar de la Formación Alcobaça-Grupo Lourinha (Kimmeridgiense superior-Titónico inferior). Escaso *et al.*, (2007a) han descrito dientes y elementos del esqueleto apendicular, axial y de la armadura dérmica, que para estos autores son indistinguibles de *Stegosaurus*. Se trata de la primera cita de este género fuera de Norteamérica y una de las mejores evidencias de la relación de las faunas de dinosaurios de la Formación Morrison y Portugal durante el tránsito entre el Kimmeridgiense y el Titónico (Escaso *et al.*, 2007a).

Ornitópodos

Los restos de ornitópodos en el final del Jurásico en otros lugares de la Península Ibérica son por el momento, y al igual que en la Formación Villar del Arzobispo, fragmentarios. Se han documentado en Portugal y en la costa asturiana. Se han descrito restos adscritos a Camptosauridae como *Draconyx loureiroi* Mateus y Antunes 2001.

También hay posibles hipsilofodóntidos y driosáuridos. Cabe apuntar que todos los ornitópodos encontrados son formas de pequeño tamaño, mientras que algunas de las icnitas del Kimmeridgiense de la costa asturiana y de Portugal son de gran tamaño (Piñuela *et al.*, 2002; Mateus y Milàn, 2005), por lo que parece faltan estas grandes formas en el registro óseo del final del Jurásico de la Península Ibérica.

Draconyx loureiroi está descrito a partir de un ejemplar del que se conservan dientes, vértebras caudales y partes del esqueleto apendicular anterior y posterior. Proviene del Titónico de Vale Frades (Lourinha). Mateus y Antunes (2001) lo sitúan en Camptosauridae, lo cual es coherente con la distribución de esta familia, que se ha citado del Kimmeridgiense al Titónico de Norteamérica y de Inglaterra. Galton (1980b) y Mateus y Antunes (2001) citan la presencia de otros restos de camptosáuridos en Portugal. Ortega *et al.* (2006) cita tres vértebras cervicales con una morfología similar *Camptosaurus* en el Jurásico Superior de Asturias, teniendo un contorno de los centros vertebrales cercano a *Camptosaurus prestwichii* Hulke 1880, aunque prefieren identificarlos *Camptosaurus* indet.

Los “hipsilofodóntidos” es una familia de euornitópodos basales en la que se han incluido numerosas formas de pequeño tamaño del Jurásico Superior y del Cretácico Inferior. Para algunos autores esta familia como se ha considerado tradicionalmente no es monofilética, y debería desestimarse. Sin embargo dado su gran implante en la sistemática paleontológica, se ha preferido usarse en este trabajo con comillas. Los “hipsilofodóntidos” pueden estar representados con dientes aislados en el Kimmeridgiense del yacimiento de la Guimarota descritos con el nombre de *Phyllodon henkelli* Thulborn 1973. Dado lo fragmentario del material es considerado por otros autores como *nomen dubium* (Norman *et al.*, 2004), o se han incluido en Euornithopoda indet. (Weishampel, 2004).

Los driosáuridos también están representados por un ejemplar de Porto das Barcas (Lourinha) cercano a *Dryosaurus* (Dantas *et al.*, 2000). Recientemente se ha descrito una pequeña vértebra caudal juvenil de la Formación Lastres (Kimmeridgiense de Asturias). Esta vértebra presenta un morfología cercana a la *Dryosaurus*, por lo que podría incluirse en esta familia (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2007b), aunque estos mismos autores apuntan que dado lo fragmentario del material no hay que descartar que sea un “hipsilofodóntido”.

3.2 EL REGISTRO FÓSIL DE GALVE

3.2.1 LOS DINOSAURIOS DE GALVE

Los restos de dinosaurios son abundantes en Galve, y aunque son relativamente fragmentarios, se han hallado restos de cuatro de los cinco subórdenes conocidos: Sauropodomorpha, Theropoda, Ornithopoda y Thyreophora (tabla 1, al final de capítulo) (Lapparent, 1960; Sanz, 1984; Sanz *et al.*, 1984; 1987; 1990; Ruiz-Omeñaca y Cuenca-Bescós, 1995; Canudo *et al.*, 1996; Canudo *et al.*, 1997; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004; Canudo *et al.*, 2005).

Los saurópodos están representados en Galve por restos postcraneales, dientes aislados e icnitas. Han aparecido en las formaciones Villar del Arzobispo, El Castellar y Camarillas. Los pertenecientes a la formación Villar del Arzobispo ya han sido enumerados con anterioridad, destacando de entre los demás la especie *Aragosaurus ischiaticus* Sanz, Buscalioni, Casanovas Santafé 1987 (figura 3.4), un saurópodo del que se conocen un diente y varios restos postcraneales y que fue inicialmente incluido en la familia de los camarasáuridos. Posteriores estudios han modificado su posición taxonómica reasignándolo al clado titanosauriforme (Canudo *et al.*, 2001a).

Además de las icnitas de saurópodo indeterminado que se hallan en el yacimiento de Los Corrales del Pelejón, otros tres taxones han sido identificados en otros tantos puntos de la formación El Castellar. Se trata de un fragmento de corona dentaria procedente del yacimiento Pelejón III, asignado a Euhelopodidae indet. por Canudo *et al.* (2002) y que inicialmente había sido asignado a Camarasauridae indet. forma A por Sanz *et al.* (1987). También procedente



Figura 3.4:
Radio, ulna y fémur de Aragosaurus ischiaticus en la exposición de Galve.

del mismo yacimiento es otro fragmento de corona dentaria asignado a Camarasauridae? indet. (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004), asignado inicialmente por Sanz *et al.* (1987) a Camarasauridae indet. forma B. Un tercer resto, consistente en un diente casi completo procedente del nivel Colladico Blanco, fue inicialmente descrito por Sanz *et al.*, (1987, 1990) como cf. *Astrodon* sp., y asignado definitivamente a “*Pleurocoelus*” *valdensis* por Ruiz-Omeñaca y Canudo (2004, 2005). Este mismo taxón ha sido también encontrado en el yacimiento Partida Poyales (Ruiz-Omeñaca y Canudo, 2004, 2005) de la formación Camarillas y al igual que en el caso anterior fue inicialmente identificado por Sanz *et al.* (1987, 1990) como cf. *Astrodon* sp.

Además de los encontrados en la Formación Villar del Arzobispo, mencionados anteriormente, se han encontrado restos de dinosaurios terópodos prácticamente en todos los yacimientos, especialmente dientes, en las formaciones Castellar y Camarillas (Canudo *et al.*, 1997; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 1998; Canudo y Ruiz-Omeñaca, 2003; Ruiz-Omeñaca y Canudo, 2004; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2005; Ruiz-Omeñaca, 2006). Se han descrito varios dientes asignados a Theropoda Indet. en los yacimientos de Colladico Blanco, Pelejón 2 y Pelejón 4 de la formación El Castellar y en Herrero 1, Herrero 2, Cerrada Roya-Mina y Poca de la formación Camarillas. Varios dientes de gran tamaño asignados a Allosauroidae? indet. proceden de los yacimientos Pantano 2 en la formación El Castellar (inicialmente asignados a Megalosauridae indet.) y La Maca, en la formación Camarillas. También hay dientes de Baryonychinae indet., Maniraptoriformes indet., Maniraptora indet. (figura 3.5), Velociraptorinae indet., “Paronicodóntidos” indet. y “*Prodeinodon*” sp.

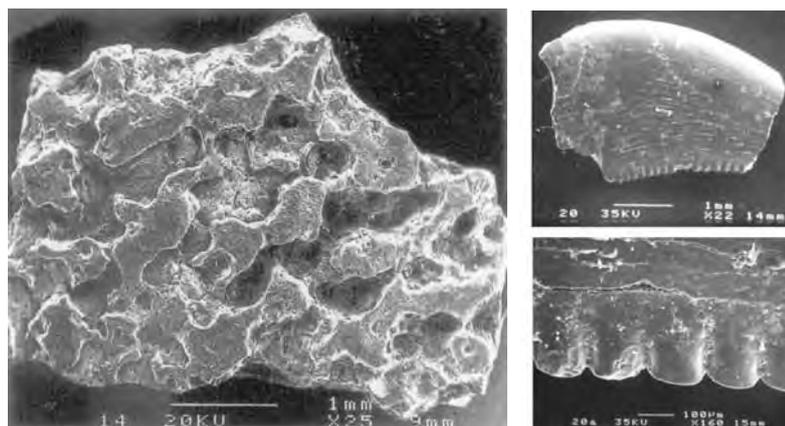


Figura 3.5:

Fotografía MEB de un fragmento de *Macroolithus turolensis* (tomado de Amo-Sanjuán *et al.*, 2000) (izquierda). Fotografía MEB de un diente de *Maniraptora* indet. del yacimiento de Camino Canales Galve (tomado de Canudo *et al.*, 1996) (derecha).

También se han identificado unas vértebras caudales y varias falanges ungueales de distintos tamaños asignadas a Theropoda Indet. (Crusafont-Pairó y Adrover, 1966; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 1996; Canudo *et al.*, 1997; Ruiz-Omeñaca, 2006), además de huellas de diferentes tamaños en el yacimiento de Los Corrales del Pelejón (Casanovas *et al.*, 1983-1984; Cuenca *et al.*, 1993). Varios puntos del techo de la formación El Castellar, en lo que se conoce como nivel Colladico Blanco, se han encontrado varias ootaxones terópodos como Elongathoolitidae indet., *Prismatoolithus* sp., *Ageroolithus* aff. *fontllonguensis* y entre las que destacan *Macroolithus turolensis* Amo Sanjuán, Canudo y Cuenca-Bescós 2000, una ooespecie definida en Galve procedente del yacimiento de Cuesta de los Corrales 2.

Los ornitópodos son también dinosaurios muy abundantes en Galve especialmente en la formación Camarillas, donde se han encontrado dos especímenes bastante completos. Están representados por dientes, restos postcraneales e icnitas como las ya mencionadas de Las Cerradicas y las de Los Corrales del Pelejón en la Formación El Castellar (Cuenca *et al.*, 1993). También de esta formación son varios centros vertebrales dorsales de ornitópodos indeterminados procedentes del yacimiento Pelejón y que fueron asignados por Sanz *et al.* (1987) a Theropoda indet., dos dientes procedentes del yacimiento Colladico Blanco asignados a Hypsilophodontidae indet. y Heterodontosauridae? indet. (Ruiz-Omeñaca, 2006) y otros dos dientes que inicialmente fueron asignados por Ruiz-Omeñaca (2006) a cf. *Iguanodon* sp., pero que Gasca *et al.* (2008) asignan a Iguanodontoideo indet., morfotipos C y E, en base a nuevos estudios de la morfología dentaria de estos taxones (Paul, 2008), si bien el C podría pertenecer a un iguanodontio no iguanodontoideo (Gasca *et al.*, 2008).

En la formación Camarillas destacan dos yacimientos, Poyales Barranco Canales, en el que se ha encontrado un esqueleto postcraneal parcial de un hipsilofodóntido sin describir (y para el que se ha propuesto el nombre de *Gideonmantellia amosanjuanensis*, si bien no ha sido publicado aun; Ruiz-Omeñaca, 2006) y La Maca 3, donde se halló un esqueleto postcraneal parcial de un gran iguanodontoideo sin describir (y para el que se ha propuesto el nombre de *Gideonmantellia amosanjuanensis*, si bien no ha sido publicado aun; Ruiz-Omeñaca, 2006). En diversos yacimientos de esta formación se han encontrado además un diente de Hypsilophodontidae indet., un fémur incompleto de *Valdosaurus?* sp., varios restos de Iguanodontidae indet. y fragmentos de neurocráneo, un dentario y un atlas de *Iguanodon* cf. *atherfieldensis* (Ruiz-Omeñaca, 2006).

Los restos de dinosaurios tireóforos son escasos en Galve y están únicamente representados por una púa caudal de Stegosauridae indet. y una espina

dermatoesquelética de Ankylosauria indet. (Canudo *et al.*, 1997; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2005).

3.2.2 OTROS FÓSILES DE GALVE

La riqueza faunística de los sedimentos continentales que forman parte del sinclinal de Galve, no se reduce únicamente a los dinosaurios, sino que en ellos se encuentran representados la mayoría de los grupos de vertebrados (tabla 3.2). Esto convierte a Galve en uno de los puntos con mayor interés de Europa para conocer los ecosistemas de comienzos del Cretácico en este continente.

Otros reptiles presentes en los yacimientos de Galve son pterosaurios (Pterosauria, dientes y una falange atribuidos a Pterosauria indet.), cocodrilos (Crocodylia, muy abundantes y presentes en casi todos los yacimientos; se han reconocido tres taxones representados por dientes, centros vertebrales, cáscaras de huevo, osteodermos y un cráneo completo), tortugas (Chelonia, también presentes en un gran número de yacimientos representados por fragmentos de caparazón y cáscaras de huevo) y lagartos (Sauria, más escasos y fragmentarios a pesar de lo que se han identificado cinco taxones mediante fragmentos de mandíbulas y placas dérmicas) (Canudo *et al.*, 1997; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004). Los anfibios son más escasos, pese a lo que se han encontrado tres taxones diferentes (uno de ellos, la especie *Galverpeton ibericum* Estes y Sanchiz, 1982, fue definida en Galve). Los peces han sido localizados en todos los yacimientos con microfauna, y aunque solo han sido estudiados tres en detalle, se han reconocido al menos nueve taxones diferentes, uno de ellos definido también por primera vez en Galve, el “pez” cartilaginoso *Lissodus microselachos* Estes y Sanchiz, 1982. Finalmente, uno de los grupos cuya presencia en Galve es más relevante son los mamíferos, ya que su diversidad y abundancia es relativamente alta para tratarse de yacimientos mesozoicos. Todos los mamíferos presentes en los yacimientos de Galve están representados por dientes, reconociéndose nueve especies diferentes, seis de las cuales han sido descritas y son exclusivas de Galve (*Spalacotherium henkei* Krebs 1985, *Eobataar hispanicus* Hahn y Hahn 1992, *Parendotherium herreroi* Crusafont-Pairó y Adrover 1996, *Lavocatia alfambrensis* Canudo y Cuenca-Bescós 1996, *Pocamus pepelui* Canudo y Cuenca-Bescós 1996 y *Galveodon nannothus* Hahn y Hahn 1992) y una séptima (*Crusafontia cuencana* Henkel y Krebs 1969) ha sido también encontrada en otras localidades españolas (Canudo *et al.*, 1996; Canudo *et al.*, 1997).

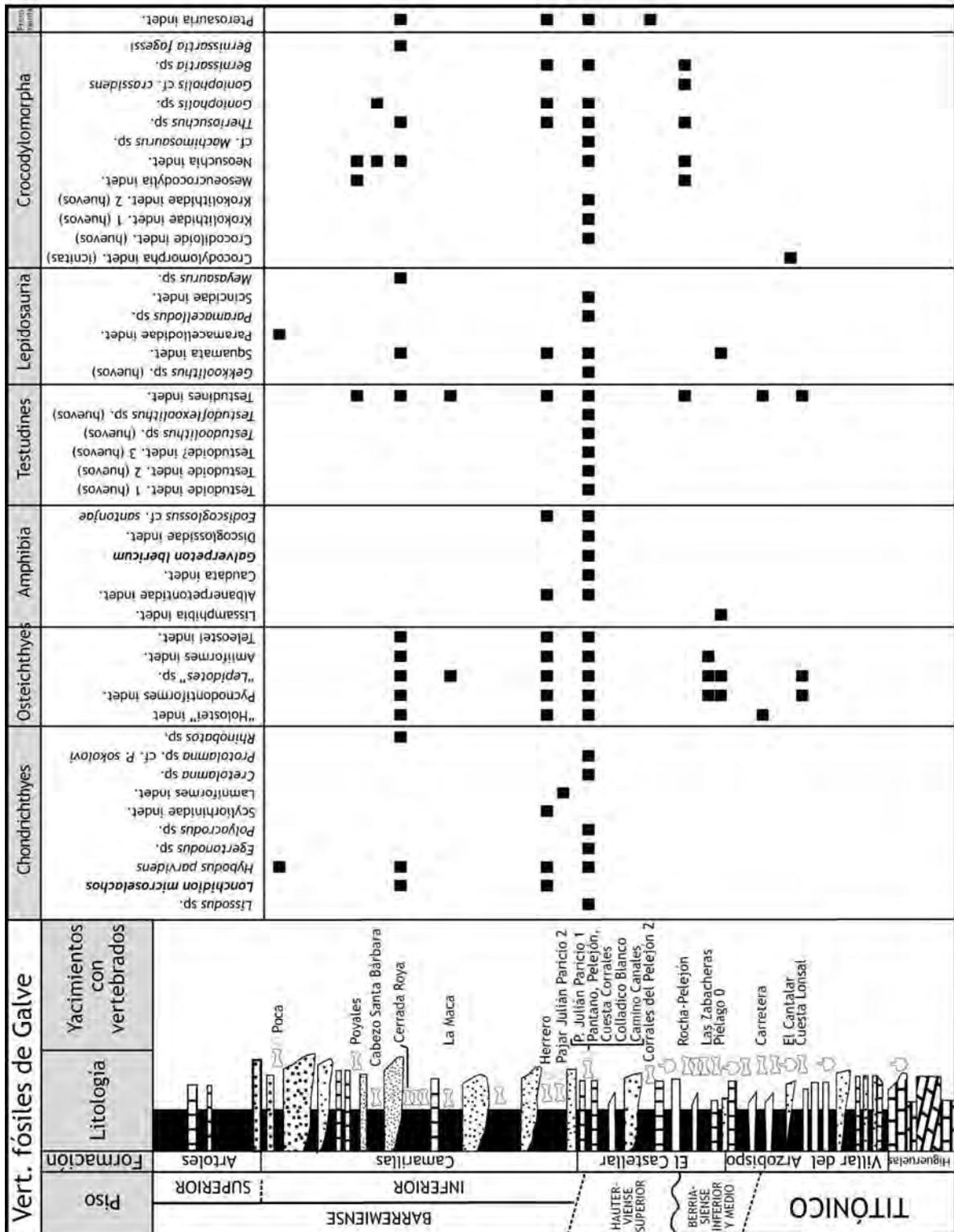


Tabla 3.2a:
 Distribución de los vertebrados (excepto reptiles y mamíferos) de Galve, tomada de Ruiz-Omeñaca et al. (2005).

3.2.3 HISTORIA DE LAS INVESTIGACIONES EN GALVE

Se resumen a continuación las etapas más significativas de más de cincuenta años de labor investigadora en Galve. Una recopilación mucho más completa sobre la sucesión de hallazgos, las descripciones de registro fósil y los equipos, que han desarrollado sus investigaciones paleontológicas en los sedimentos Titónico-Berriasiense con restos fósiles de vertebrados de Galve, pueden encontrarse en Canudo *et al.* (1996, 1997) y Barco *et al.* (2004a).

Fue a mediados de los años cincuenta del pasado siglo cuando José María Herrero, un aficionado de la localidad, realizó los primeros hallazgos, los cuales fueron excavados con la ayuda del Museo Provincial de Teruel y publicados por Fernández-Galiano (1958, 1960) y Lapparent (1960). Estos trabajos dieron a conocer la presencia de *Iguanodon* y un saurópodo indeterminado en los yacimientos de La Maca y Las Zabacheras (Lapparent, 1960). Durante los años 60 los equipos de los profesores Crussafont y Khüne, de Barcelona y la Universidad de Berlín respectivamente comenzaron de forma paralela el estudio de la microfauna, realizando interesantes hallazgos especialmente ligados al campo de los mamíferos mesozoicos (Crussafont-Pairó y Adrover, 1965, 1966; Krebs, 1980; Richter, 1994). En los 80 un equipo conjunto de la Universidad Autónoma de Madrid y el Instituto de Paleontología de Sabadell comienzan el estudio de las faunas de dinosaurios y cocodrilos que hasta el momento se conocían, incluyendo el estudio de las primeras icnitas de esta parte de la Cordillera Ibérica (Sanz, 1984; Sanz *et al.*, 1984; Buscalioni y Sanz, 1987; Casanovas *et al.*, 1983-1984). Finalmente en 1991 las investigaciones sobre los vertebrados de Galve son retomadas por un equipo de la Universidad de Zaragoza, que es el principal responsable de los estudios que allí se realizan en la actualidad. Inicialmente se situaron los más de 65 yacimientos inventariados en la columna estratigráfica, para posteriormente centrar las investigaciones en la descripción de las faunas. En esta segunda fase se han definido dos nuevas especies de mamífero (Canudo y Cuenca-Bescós, 1996), una nueva ooespecie de dinosaurio (Amo-Sanjuán *et al.*, 2000) y *Galvesaurus herreroi*. También se han descrito los restos de una nueva especie de hipsilofodóntido (Ruiz-Omeñaca y Cuenca-Bescós, 1995; Ruiz-Omeñaca, 1997), y se han realizado nuevas descripciones parciales del registro de dinosaurios (Barco, 1999; Canudo *et al.*, 2001b; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2003, Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004). Desde finales de los años 90 un equipo de la Universidad de La Rioja ha estudiado numerosos yacimientos de icnitas de dinosaurios, algunos de ellos en colaboración con el equipo de Zaragoza (Cuenca-Bescós *et al.*, 1993; Pérez-Lorente *et al.*, 1997; Canudo *et al.*, 2008a) y otros en solitario (Blanco *et al.*, 2000; Pérez-Lorente y Romero-Molina, 2001).

3.2.4 HISTORIA DE LAS ACTUACIONES EN EL YACIMIENTO DE CUESTA LONSAL-1 Y DE LAS INVESTIGACIONES SOBRE *GALVESAUROS*

La historia de *Galvesaurus* es compleja y con diversas implicaciones. Por ello parece conveniente elaborar una reseña histórica y sobre todo aclarar determinados aspectos importantes que hasta la fecha no han sido mencionados y que permitirán clarificar algunas de las incertidumbres que planean sobre este saurópodo y su nomenclatura zoológica.

Se han realizado diferentes actuaciones de excavación en el yacimiento de Cuesta Lonsal-1. Los primeros restos fueron hallados y extraídos por José María Herrero a principio de la década de 1980. Se trataba de fragmentos de gran tamaño que aparecieron rodados en un barranco seco que el propio Sr. Herrero, según sus propias palabras, se dedicó a recorrer hasta hallar el nivel fosilífero que se encuentra en el paraje llamado Cuesta Lonsal en unos terrenos propiedad de Ismael Gonzalvo (quien siempre nos ha dado facilidades para las excavaciones que hemos emprendido en Cuesta Lonsal-1). El nombre del yacimiento hace referencia a que en esta zona se ponía sal como complemento alimenticio del ganado, que solía mantenerse en libertad. Se desconoce el número de intervenciones realizadas por el Sr. Herrero, pero consta que extrajo una gran cantidad de restos, algunos de los cuales permanecen sin determinar en su colección privada.

En el año 1987, el catedrático de la Universidad de Zaragoza Eladio Liñán fue encomendado por la Diputación General de Aragón para supervisar este descubrimiento y valorar su interés científico y patrimonial (ver figura 3.5). En el afloramiento podían observarse parcialmente excavados dos húmeros y algunas vértebras. Se propuso un plan de acción incluyendo la excavación por parte de la Universidad de Zaragoza. Finalmente el Sr. Herrero procedió a extraer una vértebra cervical (CL-2), una vértebra dorsal (holotipo, CLH-16), dos húmeros, algunas costillas, cinco vértebras caudales y un arco hemal. Este material se encuentra depositado en el Museo de Galve de

propiedad municipal e incluido en la Red de Museos del Gobierno de Aragón.



Figura 3.6:
Excavación del húmero de Galvesaurus herreroi por parte del José María Herrero y su familia.

Su estudio comenzó en 1991, momento en que las investigaciones sobre vertebrados mesozoicos en Galve son retomadas por los paleontólogos que hoy dirigen el equipo *Aragosaurus* de la Universidad de Zaragoza. A partir de un estudio preliminar de la vértebra dorsal CLH-16, el saurópodo de Cuesta Lonsal-1 se incluyó en *Camarasauridae* en un estudio inicial (Pérez-Oñate *et al.*, 1994), más bien por exclusión de caracteres diagnósticos de otras familias, que por presentar caracteres de esta familia. Paralelamente se comenzó los trabajos de excavación del yacimiento, así en 1993 se recuperó un fragmento de vértebra cervical, actualmente depositada en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza (MPZ-2003/884). Paralelamente, entre 1993 y 1998, José María Herrero y su familia continuaban en su casa la preparación de los huesos extraídos (utilizando para ello escayola y diversos tipos de pegamentos domésticos) excavando nuevos huesos del yacimiento de Cuesta Lonsal-1, entre los que destaca una escápula (ver capítulo 4.5).

El grupo *Aragosaurus* retoma los estudios del saurópodo de Cuesta Lonsal-1 en 1998, con el estudio y preparación de la vértebra cervical CL-2. Este momento coincide con el inicio de la presente Tesis Doctoral pasando su autor a dirigir las actuaciones sobre el yacimiento de Cuesta Lonsal-1 y comenzando la última fase de excavación y preparación de fósiles. Ésta comenzó en 2000, por encargo y con la financiación del Gobierno de Aragón, con una prospección, una excavación para recuperar restos en superficie, una valoración del potencial paleontológico del yacimiento y la preparación de parte del material paleontológico extraído.

En esta excavación se recuperaron una espina vertebral dorsal, una vértebra caudal muy deteriorada, un diente de terópodo y otro de cocodrilo, y diversos restos indeterminados. Previamente a la excavación fue necesario retirar manualmente y con un equipo de hasta 7 personas, varias toneladas de sedimentos estériles hasta llegar al nivel fosilífero (ver capítulo 1.3). Pero el esfuerzo mereció la pena ya que se recuperaron una veintena de restos fósiles, entre los que destacaba una espina vertebral dorsal, lo que permitió concluir que el potencial del yacimiento era aún alto, siendo necesario excavarlo en profundidad.

Tras demostrar el gran interés científico del yacimiento, desde el equipo *Aragosaurus* 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 entre 2001 y 2004, en el marco de las cuales se realizó únicamente una nueva excavación en 2001. En ella se extrajeron, entre otras piezas, una vértebra cervical (GAL00/CL/48), fragmentos de centros vertebrales y de costillas dorsales y cervicales, fragmentos de dos iliones y el sacro. El resto de actuaciones incluidas en el marco de este Plan Director fueron la preparación de los materiales excavados, lo cual ocurrió en el laboratorio de

Paleoymás (cuyos paleontólogos y técnicos han trabajado con éxito en las excavaciones y preparaciones del material de Cuesta Lonsal-1 desde 2000) con financiación del Gobierno de Aragón, donde están depositados. El proyecto de Investigación PIVECI, de la Dirección General de Ciencia y Tecnología, financió también una parte de la preparación de los restos.

Los primeros resultados no se hicieron esperar y en 2003 el autor de la presente Tesis Doctoral defendió en la Universidad de Zaragoza su Tesis de Licenciatura en la que se presentaron pruebas suficientes de que el saurópodo de Cuesta Lonsal-1 era una nueva especie.

Es hora de definir la nueva especie

La certeza de que la vértebra dorsal CLH-16 pertenecía a un nuevo taxón y los datos recopilados tras concluir la preparación y descripción de la vértebra cervical CL-2, se decide definir la nueva especie, enviándose la descripción del nuevo taxón a la revista del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza, *Naturaleza Aragonesa*. Una revista de difusión nacional, que ya entonces contaba con 7 años de historia, y que nos permitía definir el nuevo taxón en la revista de nuestro museo, como se habían definido hasta esa fecha todos los saurópodos españoles (*Aragosaurus ischiaticus* en Estudios Geológicos, la revista del Museo de Ciencias Naturales; *Lirainosaurus astibiae* Sanz, Powell, Le Loeuff, Martínez y Pereda-Suberbiola 1999 en Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava; y *Losillasaurus giganteus* en Paleontología y Evolución, la revista del entonces Museo Paleontológico de Sabadell, hoy Institut Català de Paleontologia; Sanz *et al.*, 1987; Sanz *et al.*, 1999; Casanovas *et al.*, 2001). El artículo en el que se describe a *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós y Ruiz-Omeñaca 2005 es publicado en el número 15 de esta revista con fecha de Julio de 2005.

El status del material de *Galvesaurus* y sus consecuencias

Tras ser preparada y estudiada, la vértebra cervical CL-2 fue transportada al Museo Paleontológico de Galve para que pudiera ser utilizada en la exposición. Es importante resaltar que es un problema, cuando se está estudiando un material, no poder disponer de él con continuidad, ya que hay que tener en cuenta que los pequeños detalles se pueden escapar en una primera descripción. Sin embargo, es importante que en los lugares donde se realizan los descubrimientos éstos se puedan rentabilizar turística y culturalmente, aunque para los investigadores sean costosos los desplazamientos que permiten completar el estudio.

El transporte de la vértebra CL-2 ocurrió en el mes de marzo de 2005. Desde ese momento y hasta la actualidad una parte del material perteneciente a *Galvesaurus* se encuentra en el Museo Paleontológico de Galve (una vértebra cervical, una vértebra dorsal, una espina dorsal, cuatro vértebras caudales, una escápula, elementos de la cintura pectoral, los 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, con siglas GAL00/CL ó GAL01/CL) se encuentra depositado en el Servicio de Arqueología, Paleontología y Parques Culturales del Gobierno de Aragón.

El *status* del material ha supuesto algunos problemas en el proceso de investigación paleontológica, pero no solo por los anteriormente mencionados desplazamientos ocasionales a Galve a revisar el material. La gestión del Museo Paleontológico de Galve carece de profesionales que ordenen el acceso a los materiales, esto se ha traducido que algunos investigadores han aprovechado para visitar el material de *Galvesaurus* y publicarlo en sus trabajos, a pesar de conocer que formaban parte fundamental de esta Tesis Doctoral.

De esta manera, Sánchez-Hernández (2005) publicó la descripción de un nuevo taxón en la revista *Zootaxa* (una revista de “publicación rápida para artículos relacionados con la sistemática zoológica”, tal y como rezan sus objetivos). Es así como el 5 de Agosto publica al saurópodo de Cuesta Lonsal-1 con el nombre de “*Galveosaurus herreroi*”, un nombre distinto aunque similar al utilizado en la descripción original realizada semanas antes por el equipo *Aragosaurus* en la revista *Naturaleza Aragonesa*. La propuesta de dedicar el dinosaurio de Cuesta Lonsal-1 a Galve y al Sr. Herrero era muy conocida y usada de manera informal por los guías del Museo de Galve para referirse a este dinosaurio. Incluso desde que se comunica nuestra intención a los responsables del museo se puede observar un cartel que muestra el nombre coloquial “Galvesaurio” en la vitrina donde se expone el material de este dinosaurio en Galve.

La Comisión de Nomenclatura Zoológica solo contempla un caso semejante en su Código Ético, en el que indica que un investigador no debe publicar un taxón si tiene sospechas de que hay otro que ya está trabajando en su definición (estudiando ambos distintos organismos). En ningún caso la Comisión llega a plantearse que el investigador defina un taxón estudiando el mismo material que ya está siendo trabajado por otras personas como has sido el caso de *Galvesaurus*. Es el artículo 2 del mencionado código Ético el que dice así:

Un Zoólogo no debe publicar un nuevo nombre si tiene razones para creer que otra persona ha reconocido ya dicho taxón y está trabajando en su publicación.

Se considera que esta circunstancia no es fruto de una malinterpretación o error, ya que Sánchez-Hernández conocía perfectamente el trabajo realizado durante varios años por todo el equipo de investigación de la Universidad de Zaragoza sobre el saurópodo de Cuesta Lonsal-1, como se puede observar en esta cita textual de Sánchez-Hernández (2002):

“ ... restos óseos de un camarasáurido aún no estudiado (denominado *Galveosaurus* en el Museo de Paleontología de Galve)”

Como apuntan Ruiz-Omeñaca *et al.* (2004):

Además, incluye el saurópodo de Cuesta Lonsal en Camarasauridae? indet., tomando la referencia de Pérez Oñate *et al.* (1994). Este saurópodo forma parte de la Tesis Doctoral de uno de los firmantes de esta réplica, pudiéndose apuntar que se trata de un nuevo género de Neosauropoda (Barco, 1999; 2003), en cuya descripción se está trabajando actualmente. En el texto (pág. 190) se cita como "Galveosaurus" (con cursiva) cuando es un género sin describir y se argumenta "denominado Galveosaurus en el Museo de Paleontología de Galve"

Y como ella misma reconoce en una réplica al anterior artículo (Sánchez-Hernández, 2004):

“Finalmente, señalan como mal clasificado al «Camarasauridae? indet.», citado por Pérez Oñate *et al.* (1994). En mi trabajo no intento clasificarlo, sólo nombrarlo como encontrado en los restos de Galve. Si se acude a la página 190 de mi trabajo se lee (hablando de los nuevos restos citados con posterioridad a 1987): «(...) y restos óseos de un camarasáurido aún no estudiado» de forma que me limito a mencionar, anecdóticamente su presencia, pero reconociendo que aún no ha sido nombrado científicamente. Es por ello que no menciono este nombre en el listado de taxones, sino que me refiero a él como «Camarasauridae? indet.». Respecto al hecho de no aparecer clasificado como Neosauropoda, difícilmente podía haberlo realizado teniendo en cuenta que dicha clasificación **fue defendida en la Tesina de Barco** (2003), leída con posterioridad a mi publicación (2002)”

Las investigaciones del grupo Aragosaurus sobre el yacimiento de Cuesta Lonsal-1 se vienen desarrollando desde 1991. En conjunto el grupo Aragosaurus ha invertido casi 18 años de investigación desde las primeras visitas para contextualizar el yacimiento de Cuesta Lonsal-1. El avance de las excavaciones, investigaciones y resultados de las mismas por parte de nuestro equipo habían sido también ampliamente publicados antes de Julio de 2005 (Pérez Oñate *et al.*, 1994; Canudo *et al.*, 1997; Cuenca-Bescós *et al.*, 1997; Barco, 1999; Barco y Ruiz-Omeñaca, 2001a; Barco, 2003; Barco *et al.*, 2004b; Barco, 2005). En 2003, de forma inédita en la Tesis de Licenciatura del autor y en 2004 (mediante un artículo, Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004) queda además claro que el saurópodo de Cuesta Lonsal-1 pertenece a una nueva especie que fue publicado por dicho equipo en Julio de 2005. También ha quedado demostrado, por las citas de sus artículos, el conocimiento que Sánchez-Hernández tenía de las investigaciones en desarrollo sobre el saurópodo de Cuesta Lonsal-1 y sobre las intenciones del equipo de investigación de establecer un nuevo nombre taxonómico. A pesar de todo ello esta autora, saltándose por completo el código ético de la Comisión de Nomenclatura Zoológica, estudia y publica un material que estaba en estudio por otros investigadores y que había sido definido solo unas semanas antes. El resultado es la existencia de dos nombre para el saurópodo de Cuesta Lonsal-1; *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós y Ruiz-Omeñaca 2005 y un sinónimo inválido, “Galveosaurus herreroi” publicado a posteriori, que genera mucha confusión por el gran parecido al nombre original.



3.4 LAMINACIÓN VERTEBRAL

3.4.1 PARTES DE UNA VÉRTEBRA. ¿QUE ES UNA LÁMINA VETEBRAL?

La compleja arquitectura de las vértebras de los dinosaurios saurisquios incluye la presencia de una serie de estructuras que implican una morfología y conformación 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 (conocidas como regiones homólogas) de una vértebra 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: las que constituyen el eje axial propiamente dicho (cuerpo vertebral); las que articulan con otros elementos óseos complementarios del eje axial, proporcionando continuidad al conjunto (diapófisis, zigapófisis y parapófisis) y aquellas en las que se insertan y/o discurren tejidos blandos responsables de mantener dicha continuidad (espina neural). Pero dentro de la arquitectura de las vértebras cervicales de los saurópodos, tan importantes como estas regiones homólogas, son los rebordes óseos que los conectan entre sí (denominados láminas) y los huecos que quedan entre dichos rebordes y otras cavidades presentes en el interior de la estructura vertebral (conocidos 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 [los regiones homólogas] de las vértebras presacras, sacras y caudales anteriores”, siendo a estos rebordes lo que considera 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 las regiones homólogas 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.

3.4.2 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 solo de la admiración de los paleontólogos, si no también de algunas controversias en cuanto a su interpretación, hasta el punto de que actualmente aun no existe una explicación que satisfaga a la comunidad científica.

Como apunta Wilson (1999), el hallazgo de numerosos restos de saurópodos en Norteamérica y África a finales del siglo XIX, inspiró una nueva nomenclatura para las láminas vertebrales que permitió su discusión y comparación. Esta fue propuesta por Osborn (1899) en su descripción de *Diplodocus* y adaptadas 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 propuesta de Osborn (1899), solo fue la primera de las nomenclaturas 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 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 post espinal), su orientación o según uno de los regiones homólogas en los que se situaban (por ejemplo lámina diapofisial). Las agrupó según su orientación en:

- láminas verticales medias: son láminas no pareadas encargadas de reforzar la espina neural (pre y postespinal).
- láminas horizontales: láminas pareadas subhorizontales que refuerzan el proceso transversal conectándolo con las pre y postzigapófisis.
- láminas verticales laterales: láminas pareadas verticales que refuerzan la espina desde la diapófisis, pre y postzigapófisis.

- láminas oblicuas: aquellas que discurren con una orientación oblicua por el arco neural, entre ellas la que discurre entre la parapófisis 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).

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 determinados regiones homólogas (por ejemplo 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 términos 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	postzigadiapofisial	postzigadiapofisial	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
prdl	paradiapofisial	paradiapofisial	horizontal	horizontal
spdl	espinodiapofisial	supradiapofisial	supradiapofisial	diapofisial
prsl	preespinal	preespinal	preespinal	preespinal
posl	postespinal	postespinal	postespinal	postespinal

Tabla 3.3: Nomenclatura propuesta por Wilson (1999) para las láminas vertebrales presacras en dinosaurios saurópodos y sus correspondencias con la de otros autores otros autores (modificada de Wilson, 1999).

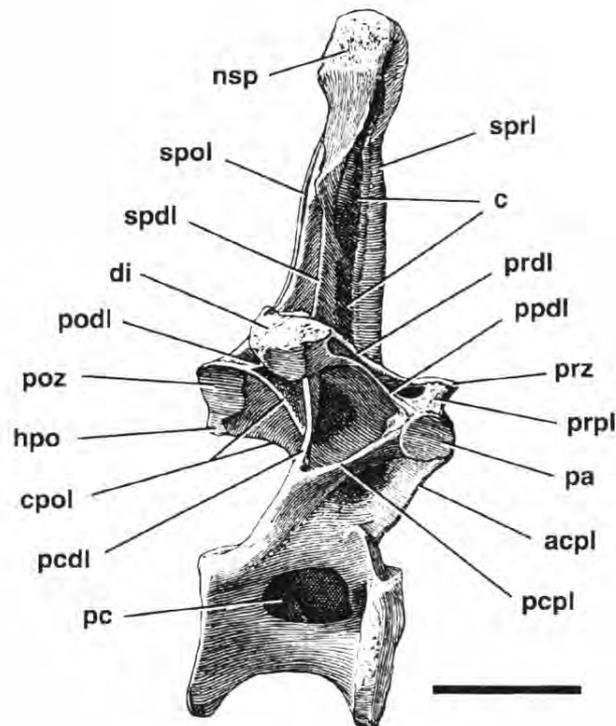


Figura 3.7:
Láminas presentes en la vértebras presacras de los saurópodos (tomada de Wilson, 2002). pc: pleurocelo; prz: prezigapófisis. poz: postzigapófisis; hpo: hiposfeno; pa: parapófisis; di: diapófisis; nsp: espina neural; El resto de las abreviaturas corresponden con las de las láminas vertebrales indicadas en la tabla 3.3.

Terminología de láminas

La terminología utilizada en este trabajo es la propuesta por Wilson (1999), 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, solo han sido documentadas en las vértebras cervicales de *Isasaurus colberti* (Jain y Bandyopadhyay, 1997, Fig. 4 y 5). El resto de láminas son exclusivas de las vértebras dorsales y su aparición está principalmente motivada por las modificaciones morfológicas ocurridas en la transición cervico-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 stress).

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 termino cuando da nombre a una lámina, sin embargo a la hora de agruparlas se ve obligado a tomar partido por uno de los 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 la segunda es que esta agrupación es tan arbitraria como la propuesta por Wilson. La solución se propone en este trabajo es la de asignar un origen y una finalización a cada lámina, utilizando criterios biomecánicos, lo cual nos permite una agrupación que evita los problemas anteriormente citados, además de poseer un significado funcional.

Criterios biomecánicos de descripción y agrupación de las láminas vertebrales:

Puesto que la principal finalidad de las vértebras es la de conformar el eje o esqueleto axial que define a los vertebrados, y atravesando dicho eje principal aparece un plano de simetría bilateral muy marcado (incluso más importante que el eje, en los vertebrados superiores), 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 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.

Con esta jerarquización de láminas conseguimos principalmente tres cosas respecto al trabajo de Wilson (1999): primeramente 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

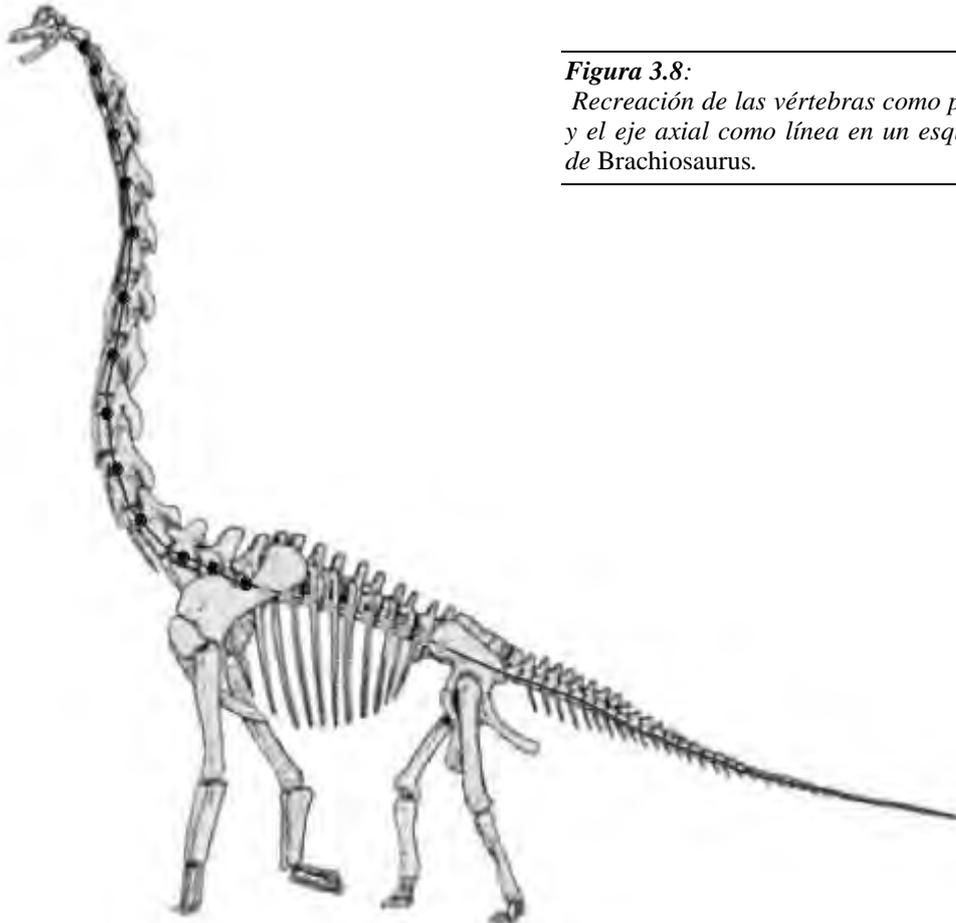


Figura 3.8:
Recreación de las vértebras como puntos y el eje axial como línea en un esqueleto de Brachiosaurus.

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 lógico a la descripción y agrupación de las láminas, la cual anteriormente era meramente arbitraria.

En resumen en este trabajo no se modifica la nomenclatura de las láminas, si no su agrupación, la cual anteriormente era confusa. Para ello se propone distinguir entre

principio y final de cada lámina, consiguiendo así una jerarquización basada en criterios biomecánicos.

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 3.4:
Agrupación de láminas vertebrales propuesta en este trabajo y su presencia en vértebras cervicales (C) y dorsales (D).

Cavidades neumáticas

Para distinguir entre cavidades grandes y pequeñas, Britt (1993, 1997) distinguió entre cámaras y "camellas" respectivamente, si bien el límite entre una cámara pequeña y una "camella" grande no está muy claro, a lo que hay que añadirle la posible confusión entre fosa profunda y cámara, por lo hay autores (Wedel *et al.*, 2000; Wedel

2003), proponen la utilización de estos mismos términos pero en base a los siguientes criterios:

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

Cámara: 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.

Camella: 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.

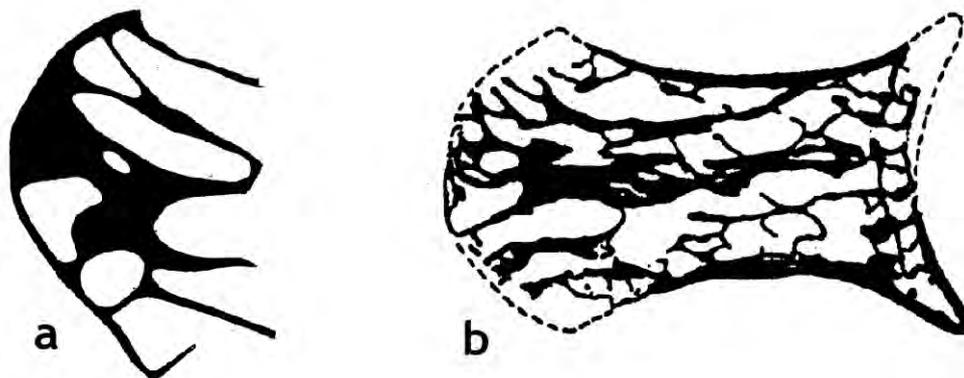
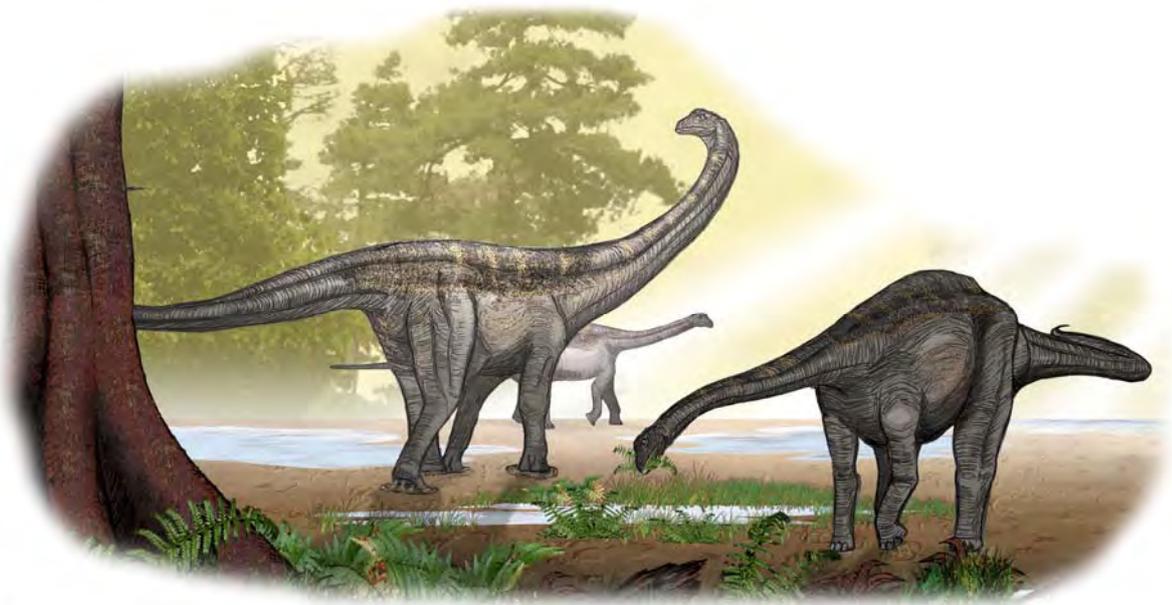


Figura 3.9:
Sección sagital de la parte anterior de una vértebra cervical de Brachiosaurus (A); sección horizontal de un centro dorsal de Saltasaurus (tomado de Upchurch, 1998).



paleontología sistemática

4.1 Introducción.....	61
4.2 Vértebras cervicales.....	67
4.3 Vértebras dorsales.....	91
4.4 Sacro.....	126
4.5 Vértebras caudales.....	142
4.6 Escápula.....	165
4.7 Húmero.....	175
4.8 Placa Esternal.....	190
4.9 Isquion.....	194



capítulo 04

4.1 INTRODUCCIÓN

Nomenclatura

Se ha usado la nomenclatura de las láminas vertebrales de Wilson (1999), ligeramente modificada (ver capítulo 3.4). Las abreviaturas utilizadas para referirse a dichas láminas vertebrales se han tomado íntegramente del mismo trabajo de Wilson (1999) y se detallan en las tablas 3.3 y 3.4.

La neumaticidad de las vértebras se denomina según la nomenclatura de Wedel (2003a) tal y como se detalla en el capítulo 3.4.

EI: Es el índice de alargamiento de los cuerpos vertebrales de Upchurch (1998), el cual mide la relación entre la longitud del cuerpo vertebral y la anchura lateromedial del mismo en su cara posterior.

Las abreviaturas utilizadas en la siglas son las siguientes: CL, Cuesta Lonsal; CLH, Cuesta Lonsal Herrero; MPZ, Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza; GAL, Gobierno de Aragón (Galve). Se ha preferido mantener el siglado original que figuraba en las piezas en el caso de las piezas depositadas en el Museo Paleontológico de Galve (CL y CLH). Las piezas depositadas en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza están sigladas con MPZ y las depositadas en el Gobierno de Aragón con GAL.

Material estudiado

En este trabajo se ha estudiado la práctica totalidad del material procedente del yacimiento de Cuesta Lonsal y asignado a *Galvesaurus herreroi*. Se trata de cuatro vértebras cervicales (CL2, CL (CBC) 15 – 4, MPZ 2003-884 y GAL00/CL/48), dos costillas cervicales (GAL00/CL/60 y GAL00/CL/181). Una vértebra dorsal (CLH-16), tres espinas dorsales (CL-JMH; GAL00/CL/86; GAL00/CL/62), un sacro (GAL00/CL/90), una costilla dorsal (GAL01/CL/102) y dos fragmentos de costillas dorsales (CLH-5; CLH-22), seis vértebras caudales (CLH-8; CLH-15; GAL00/CL/35; CLH sin sigla; CL (CBC)-31 son dos vértebras fusionadas numeradas), un arco hemal (sin sigla, fusionado a CL (CBC)-31), una escápula (CLH-14), dos húmeros (CLH-1 derecho, CLH-4 izquierdo), un isquion (CLH-6) y una placa esternal (CLH-7).

Subclase DINOSAURIA Owen, 1842
Orden SAURISCHIA Seeley, 1887
Suborden SAUROPODOMORPHA Huene, 1932
Infraorden SAUROPODA Marsh, 1878
NEOSAUROPODA Bonaparte, 1986
MACRONARIA Wilson y Sereno, 1998
Familia *incertae sedis*

Género *Galvesaurus* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós y Ruiz-Omeñaca, 2005
Especie tipo: *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós y Ruiz-Omeñaca, 2005

Diagnosis: La misma que la especie *Galvesaurus herreroi*

Galvesaurus herreroi Barco, Canudo, Cuenca-Bescós y Ruiz-Omeñaca, 2005

- v 1994 Camarasauridae indet; Cuenca-Bescós *et al.*, 52.
- v 1994 Camarasauridae indet; Pérez Oñate *et al.*, 162, figs. 1, 2.
- v 1996 Camarasauridae indet; Canudo *et al.*, 11.
- v 1997 Camarasauridae indet; Canudo *et al.*, 228.
- v 1997 Camarasauridae? Indet; Cuenca-Bescós *et al.*, 205, figs. 3, 4.
- v 1999 Camarasauridae; Cuenca-Bescós *et al.*, 241.
- v 1999 Sauropoda indet; Barco, 21.
- v 2001 Sauropoda indet; Barco y Ruiz-Omeñaca, 240.
- v 2001 Sauropoda indet; Canudo *et al.*, 310, fig. 1.
- v 2003 Neosauropoda *nov. gen. et sp.*; Barco, 96, figs. 1-20, 34-43, 44c.
- v 2003 Neosauropoda indet; Royo-Torres y Canudo, 17, fig. 1.
- v 2004a new unnamed taxon (Neosauropoda); Barco *et al.*, 7.
- v 2004b nueva especie de dinosaurio (neosaurópodo); Barco *et al.*, 77, figs. 4.26, 4.27.
- v 2004 Neosauropoda *nov. gen. et sp.*; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 192.
- v 2004. nuevo género de Neosauropoda; Canudo *et al.*, 40.
- v 2005 Neosauropoda indet; Barco, fig. 3c; láms. 1, 2.
- v 2005 *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós y Ruiz-Omeñaca, 2005, 1-17, figs 11, 12.
- v 2005 *Galveosaurus herreroi* Sánchez-Hernández, 2005, 1-20, figs. 1-8.
- v 2006 *Galveosaurus herreroi* Sánchez-Hernández, 2006, 63-68.
- v 2006 *Galvesaurus herreroi* Barco *et al.*, 2006, 63-68.
- v 2006 *Galveosaurus herreroi* Royo-Torres *et al.*, 2006, 63-68.

Holotipo: Una vértebra dorsal (CLH-16), depositada en el Museo Paleontológico de Galve, (figurada por Pérez-Oñate *et al.*, 1994: Fig. 2; Cuenca-Bescós *et al.*, 1997: Fig. 3; Barco, 2003: Figs. 34-43, 44c; Royo-Torres y Canudo, 2004: Fig. 1; Barco, 2005: Fig. 3c; láms. 1, 2; Barco *et al.*, 2005: Fig.11; Sánchez-Hernández, 2005: Fig. 2).

Paratipos: cuatro vértebras cervicales (CL-2; GAL00/CL/48; CL (CBC) 15-4; MPZ 2003/884), dos costillas cervicales (GAL00/CL/60; GAL00/CL/181), tres espinas dorsales (CL-JMH; GAL00/CL/86; GAL00/CL/62), un sacro (GAL00/CL/90), una costilla dorsal (GAL01/CL/102) y dos fragmentos de costillas dorsales (CLH-5; CLH-22), seis vértebras caudales (CLH-8; CLH-15; GAL00/CL/35; CLH sin sigla; CL (CBC)-31 son dos vértebras fusionadas numeradas), un arco hemal (sin sigla, fusionado a CL (CBC)-31), una escápula (CLH-14), dos húmeros (CLH-1 derecho, CLH-4 izquierdo), un isquion (CLH-6) y una placa esternal (CLH-7).

Diagnosis enmendada: *Galvesaurus herreroi* está caracterizado por 8 autapomorfías, la combinación de 39 apomorfías y 4 plesiomorfías que constituyen caracteres sinapomórficos de los diferentes clados que definen la filogenia interna de Sauropoda según el análisis elaborado en el presente estudio.

Las autapomorfías son:

1. Índice de Alargamiento (*Elongation Index*; Upchurch, 1993) en las vértebras dorsales medias es aproximadamente de 0,5.
2. En las vértebras cervicales posteriores y dorsales medias el centro vertebral y el arco neural sólo están conectados por medio de las láminas centrodiapofisiales anteriores y posteriores, sin contacto de la centroprezigapofisial y la centropostzigapofisial con el centro vertebral.
3. Las parapófisis en las vértebras dorsales están situadas en la lámina centroprezigapofisial y no dividiendo a la lámina centrodiapofisial anterior como usualmente ocurre en los saurópodos.
4. Presencia en las vértebras dorsales medias de láminas accesorias que conectan las láminas intraprezigapofisiales con las láminas centroprezigapofisiales y que forman una cavidad neumática infraprezigapofisial.
5. En las vértebras dorsales medias una lámina accesoria está situada bajo la lámina postzigapofisial.
6. La lámina compuesta formada por la unión entre las láminas espinopostzigapofisial lateral y espinodiapofisial discurre junto al margen posterior de la espina en las vértebras dorsales medias.

7. La lámina espinoprezigapofisial en las vértebras dorsales medias discurre a través del margen lateral de la espina y nunca se sitúa en posición anterior o anterolateral.
8. Presencia de una lámina accesoria que conecta las láminas espinoprezigapofisial y espinodiapofisial al menos en las cervicales posteriores y en las dorsales medias, la cual se aloja en una cavidad profunda en el caso de las dorsales medias.

Las sinapomorfías son:

1. Vértebras cervicales opistocélicas (carácter 107).
2. Pleurocelos en las vértebras cervicales medias y posteriores divididos (carácter 108)
3. Cara ventral de las vértebras cervicales cóncava longitudinalmente y con un pequeño surco (carácter 109)
4. Excavación en la superficie dorsal de las parapófisis separadas del pleurocelo por un margen longitudinal en las vértebras cervicales (carácter 110).
5. Laminación bien desarrollada en los arcos neurales cervicales, con láminas y fosas bien definidas (revertido, carácter 111)
6. Cuerpos vertebrales alargados en las cervicales medias (más de cuatro veces la altura dorsoventral del cuerpo en su cara articular posterior) (carácter 114)
7. Altura del arco neural mayor que la dimensión dorsoventral de la cara posterior del centro vertebral en las vértebras cervicales medias (carácter 115).
8. Margen posterior de la espina cervical se inclina anterodorsalmente – posteroventralmente (carácter 121)
9. Presencia de lámina lateral accesoria que conecta la lámina postzigodiapofisial y la espinoprezigapofisial en las cervicales posteriores (carácter 332)
10. Ángulo entre el tubérculo y el capítulo en las costillas cervicales menor de 90° de modo que la costilla cervical se sitúa ventrolateralmente al cuerpo vertebral (carácter 195)
11. Pleurocelos dorsales son profundos y se ramifican extensamente en el interior del centro e incluso en la base del arco neural en las vertebras (carácter 123).
12. Pleurocelos confluyentes con la cara lateral del centro vertebral en las vértebras dorsales (carácter 124)

13. Cara anterior de los arcos neurales de las vértebra dorsales profundamente excavado en las vértebras dorsales (carácter 125)
14. Articulación hiposfeno-hipantro en las vértebras dorsales presente únicamente en las dorsales medias y/o caudales (carácter 126)
15. Arcos neurales de las vértebras dorsales medias y posteriores con lámina espinodiapofisial (carácter 128).
16. Proceso transverso en las vértebras dorsales orientado horizontal o ligeramente dorsal (revertido, carácter 131)
17. La altura del arco neural dorsal es similar o mayor que la altura del centro vertebral en las vértebras dorsales (carácter 137).
18. Presencia de una fosa neumática infraprezigapofisial en las vértebras dorsales (carácter 138).
19. Presencia de una lámina centroparapofisial anterior en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores (carácter 139).
20. Presencia de una lámina prezigoparapofisial en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores (carácter 140).
21. Ausencia de lámina centroparapofisial posterior en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores (revertido, carácter 141).
22. Lámina preespinal ausente y lámina espinoprezigapofisial presente en los arcos neurales de las vértebras dorsales posteriores y medias (carácter 143).
23. Postzigapófisis en las vértebras dorsales medias y posteriores sujetas dorsalmente por láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y sin ninguna conexión con la lámina postespinal a través de lámina accesoria alguna (carácter 144).
24. Presencia de una excavación profunda bajo el proceso transverso de las vértebras dorsales (homóloga a la fosa infradiapofisial) (carácter 145)
25. Contacto entre láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial en las vértebras dorsales medias y posteriores (carácter 146)
26. Proceso triangular aliforme en el extremo de la espina muy proyectado lateralmente, más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis, en las vértebras dorsales medias y posteriores (carácter 148)
27. Espinas dorsales más largas anteroposteriormente que anchas lateromedialmente (revertido, carácter 154)

28. Sección de las costillas dorsales proximales en forma de “tablón” (al menos 3 veces más desarrolladas en su dimensión anteroposterior que lateromedial) (carácter 199).
29. Presencia de 5 vértebras sacras fusionadas (carácter 156)
30. Presencia de barra iliaca (carácter 157)
31. Sacro ancho (al menos 4 veces, incluyendo vértebras y costillas sacras, la longitud anteroposterior media de los cuerpos vertebrales de las vértebras sacras) (carácter 158).
32. Espinas sacras dorsoventralmente expandidas al menos el doble de la longitud anteroposterior de los cuerpos vertebrales de las vértebras sacras (carácter 160).
33. Cuerpos vertebrales caudales anteriores (excluyendo la primera) ligeramente procélicos (carácter 168).
34. Extremo proximal del proceso transversal en las caudales anteriores muy extendido dorsoventralmente de forma que alcanza desde el cuerpo vertebral al arco neural (carácter 180).
35. Arco neural situado principal o completamente sobre la mitad anterior del cuerpo vertebral en las vértebras caudales medias (carácter 189).
36. Ausencia de barra ósea (“Cruss Bridgin”) que une los extremos proximales en el canal hemal en las vértebras caudales medias (carácter 203).
37. Acromion de la escápula dorsoventralmente expandido (más de un 150% de la expansión mínima de la lámina escapular) (carácter 208).
38. Cresta deltopectoral del húmero reducida a una cresta baja o borde óseo (carácter 227)
39. Sección del húmero en la zona media de la diáfisis elíptica, con el eje más largo orientado lateromedialmente (carácter 230).
40. Superficie articular distal del húmero plana (cóndilos indiferenciables) (carácter 233).
41. Rama isquiática del isquion en forma de lamina (extensión semejante en ambos lados medial y lateral) (carácter 273).
42. Anchura mediolateral al menos dos veces superior a la dimensión anteroposterior del extremo distal del isquion (carácter 275).
43. Sección de la articulación de ambos extremos distales de los ísquiones aplanada (carácter 276)

4.2 VÉRTEBRAS CERVICALES

4.2.1 DESCRIPCIÓN

Se han hallado restos de cuatro vértebras cervicales de *Galvesaurus*, dos bastante completas (CL-2 y GAL00/CL/48) y otras dos bastante fragmentarias (CL-(CBC) 15-8 y MPZ 2003/884). Se ha hallado también dos costillas cervicales (GAL00/CL/60 y 121) asociadas a GAL00/CL/48).

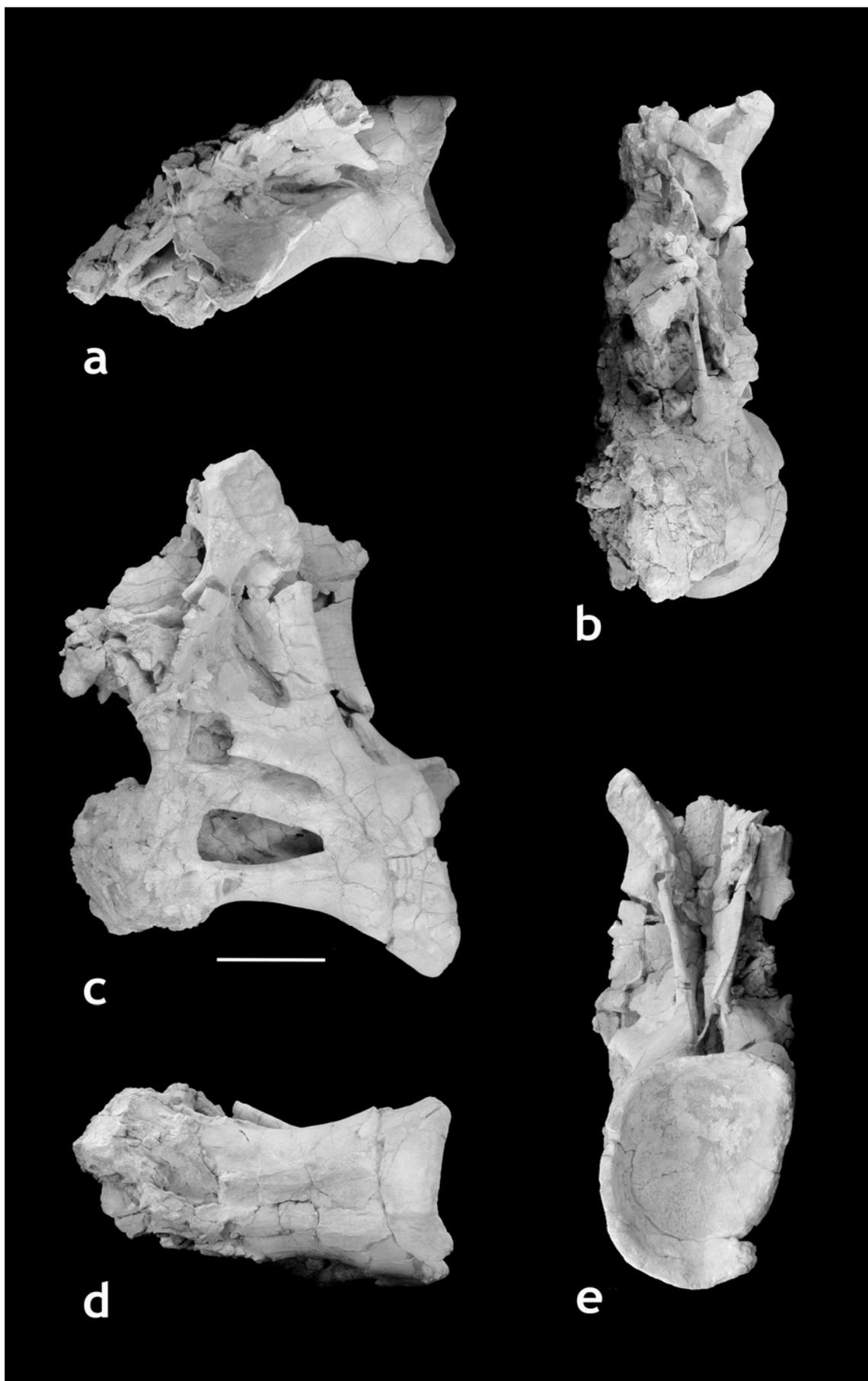
Vértebra cervical posterior (CL-2)

CL-2 está bien conservada pero algo deformada y le faltan algunos elementos anatómicos como el ápice de la espina neural, la postzigapófisis derecha y las dos diapófisis, la parte anterior del arco neural, los extremos finales de las dos prezigapófisis y una parte del cóndilo del centro vertebral. El arco neural se encuentra desplazado hacia posterior debido a una deformación fosildiagenética que provoca que también la zona ventral del centro vertebral se encuentre más desplazada hacia anterior de lo que lo estaría en la posición anatómica original.

El centro vertebral de CL-2 es opistocélico (figura 4.2.1c), fuertemente convexo en la cara articular anterior. Ésta se encuentra parcialmente erosionada, lo que permite observar la existencia de tejido bien neumatizado por celdillas (figura 4.2.1b). El valor del Índice de Alargamiento (EI de Upchurch, 1993) es aproximadamente de 2. La sección del centro es subcircular, haciéndose de menor tamaño en la zona central donde se estrecha tanto lateromedialmente como dorsoventralmente. El borde ventral de la cara articular posterior se desplaza más caudalmente que el dorsal, carácter que permite a las cervicales adaptarse a la curvatura dorsal del cuello (Lehman y Coulson, 2002). La cara articular posterior es subcircular (pese a estar está algo deformada), ligeramente más alta que ancha (ver tabla 4.2.1) y muy cóncava. La superficie ventral del centro presenta una ligera y suave concavidad muy poco profunda y ancha (figura 4.2.1e) y en la que se puede observar un pequeño surco en sentido anteroposterior que no ocupa toda la longitud del cuerpo vertebral sino únicamente la zona media y posiblemente en la zona más anterior (en la que faltan algunos fragmentos de hueso).

Figura 4.2.1 (página siguiente):

Vértebra cervical posterior de Galvesaurus (CL-2) en vista anterior (a), lateral (b), posterior (c) dorsal (d) y ventral (e). Escala: 10 cm.



Las caras laterales del centro presentan grandes pleurocelos alargados en sentido anteroposterior, con la terminación anterior redondeada, e incluso plana, y la posterior de forma acuminada. Los márgenes dorsal y ventral del pleurocelo están bien delimitados. En el pleurocelo izquierdo, se observa una lámina en la zona interna, así como una pequeña lámina que discurre dorsoventralmente situada en la zona anterior (figura 4.2.2a). El centro vertebral se encuentra excavado, de manera que las cámaras ocupan gran parte del mismo. La lámina de hueso que separa a los pleurocelos de ambos lados es muy fina (menor de 1 cm). En la parte ventral anterior del pleurocelo y en la zona dorsal de las parapófisis se observan unas fosas neumáticas someras (figura 4.2.2a), las cuales están claramente diferenciadas y separadas del pleurocelo. Presentan diferencias en ambos lados, en el derecho hay una única fosa de gran tamaño y en el izquierdo la parte posterior de la fosa presenta dos crestas que limitan otras dos de menor tamaño (figura 4.2.2a).

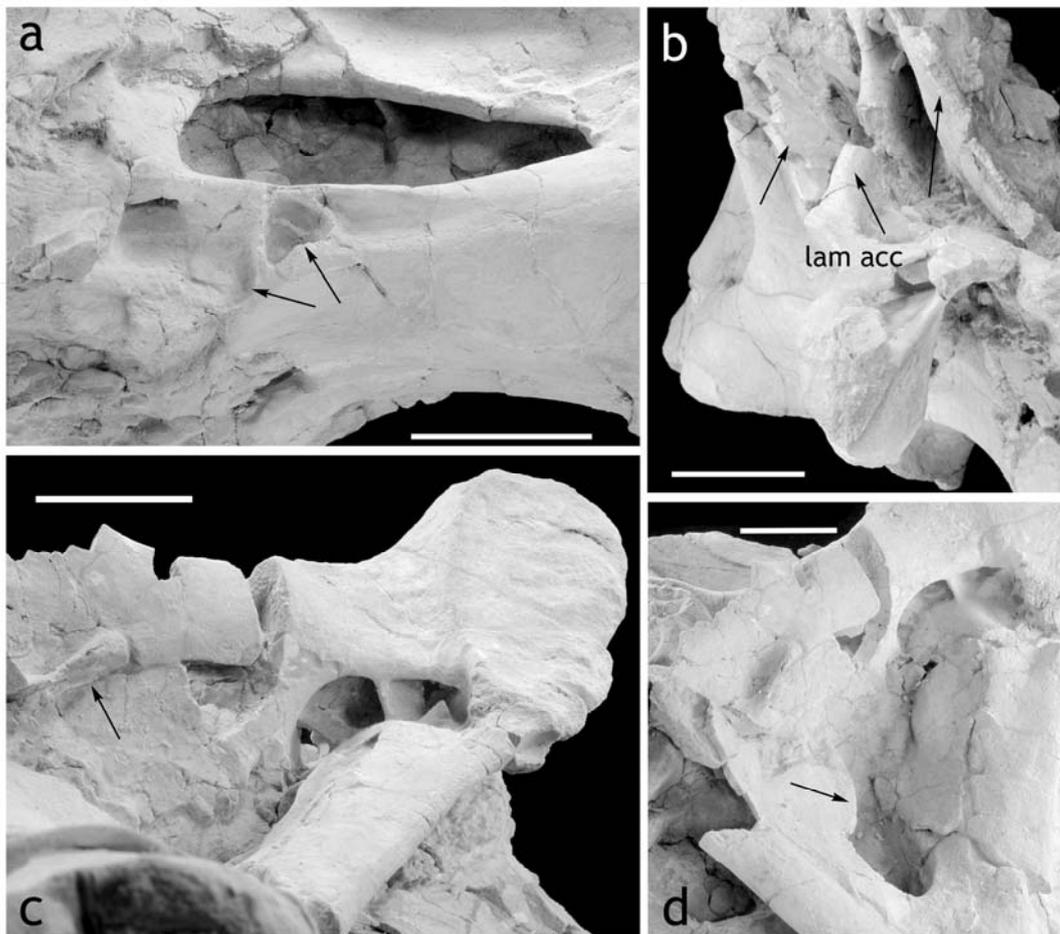


Figura 4.2.2:

Diversos detalles de CL-2. Cavidades neumática situadas dorsalmente a las parapófisis y detalle de la profundidad del pleurocelo (a); lámina accesoria que conecta las láminas spld y sprl en vista dorsal (b); postzigapófisis, cavidades neumáticas situadas bajo la postzigapófisis y lámina accesoria bajo la lámina podl (c); cavidad neumática situada sobre la pcdl y paralela a la cpol (d). Abreviaturas en tabla 3.3.

Los pedicelos de CL-2 son alargados en sentido anteroposterior y ocupan la mayor parte del borde dorsal del centro vertebral. El arco neural es bastante más alto que la cara articular posterior del centro vertebral (aproximadamente 1,5 veces). El centro vertebral está conectado con la diapófisis por medio de un complejo de láminas centrodiapofisiales (*Centrodiapophyseal lamina complex* de Upchurch *et al.*, 2004) compuesto por las láminas centrodiapofisial anterior y centrodiapofisial posterior. Debido a la deformación fosildiagenética, la lámina centrodiapofisial anterior está ligeramente orientada hacia la parte posterior, es robusta y corta (figura 4.2.1c). Esta lámina es la única que conecta con el centro vertebral en toda la zona anterior, ya que la lámina centroprezigapofisial no está unida al centro vertebral, sino a la lámina centrodiapofisial anterior e incluso más cerca de la diapófisis que del centro. La lámina centroprezigapofisial es larga, delgada y sin dividir. La lámina centrodiapofisial posterior no es tan robusta como la lámina centrodiapofisial anterior aunque presenta un marcado desarrollo hacia la parte posterior (figura 4.2.3a). Conecta con el centro en posición posterior coincidiendo con el margen posterior del pleurocelo. Una profunda cavidad neumática se encuentra en posición ventral respecto a la lámina centrodiapofisial posterior (figuras 4.2.1c y 4.2.3a), que se prolonga en sentido dorsal, tanto en la zona más posterior como a la altura de la diapófisis (donde es más profunda).

La lámina centropostzigapofisial también está conectada con la lámina centrodiapofisial posterior en lugar de con el centro vertebral directamente (figura 4.2.1c). Este carácter es menos marcado que con las láminas centroprezigapofisiales, de hecho la parte posterior de los pedicelos neurales es muy gruesa, lo que podría suponer que está formada por la unión de las láminas centropostzigapofisiales y centrodiapofisial posterior. Además la lámina centropostzigapofisial discurre en sentido dorso-anterior, en lugar de hacerlo verticalmente o hacia atrás (aunque este efecto podría ser debido a la deformación fosildiagenética), hasta conectar con las postzigapófisis (figura 4.2.2). En la zona anterior de la lámina centropostzigapofisial se sitúa una profunda fosa neumática que se origina en la zona media de la lámina y discurre paralela a la misma en sentido ventrodorsal proyectándose hasta la parte inmediatamente inferior de la postzigapófisis, donde esta fosa se divide en otras tres de menor entidad que se proyectan hasta la parte anterior de la postzigapófisis (figura 4.2.2b). Entre las láminas centropostzigapofisiales se observa una profunda fosa neumática únicamente interrumpida por dos láminas muy estrechas y poco prominentes, que partiendo de cada uno de los lados del borde dorsal del canal neural conectan entre sí para discurrir dorsalmente como una sola lámina y nuevamente bifurcarse constituyendo las láminas intrapostzigapofisiales poco desarrolladas (figura 4.2.1d. y 4.2.3b).

La postzigapófisis izquierda presenta una superficie de articulación alargada en sentido anterodorsal (figura 4.2.1 y 4.2.3). Aunque incompleta, se observa que la lámina postzigodiapofisial se proyecta en dirección dorsoventral vertical desde la postzigapófisis hasta la diapófisis (figura 4.2.1). En esta lámina se originan dos láminas accesorias. Una en posición anterior y otra en posterior. La anterior está bien desarrollada, situándose desde la parte dorsal de la lámina postzigodiapofisial, a escasos centímetros de la postzigapófisis, en sentido anteroventral hasta contactar con la lámina espinoprezigapofisial (figura 4.2.2b). Esta lámina forma un ángulo muy agudo con la lámina postzigodiapofisial y entre ellas hay una profunda fosa. Posteriormente a la lámina postzigodiapofisial hay otra lámina de menor desarrollo (figura 4.2.2c), que se proyecta desde una zona cercana a la parte dorsal de la diapófisis hasta difuminarse en la parte media de dicha lámina postzigodiapofisial.

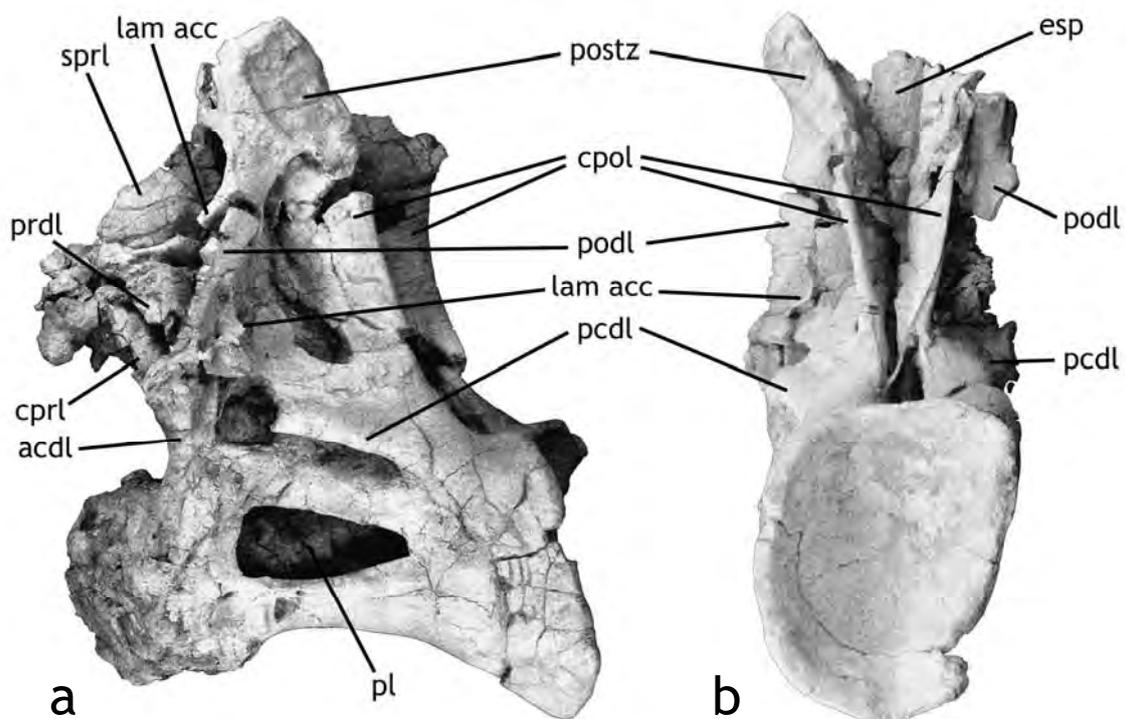


Figura 4.2.3:
Representación gráfica de CL-2 en vista lateral izda (a) y posterior (b) con detalles de las láminas óseas que presenta. Abreviaturas en tabla 3.3.

La lámina prezigodiapofisial está mal conservada (figura 4.2.1 y 4.3.2a). Anexas a la lámina prezigodiapofisial se observan dos grandes cavidades neumáticas: la mencionada anteriormente entre la lámina prezigodiapofisial y la lámina postzigodiapofisial y la lámina accesoria que las conecta; y otra más profunda y estrecha entre las láminas prezigodiapofisial, centroprezigapofisial y centrodiapofisial anterior, la cual podría conectar con la fosa supraneural justo bajo la diapófisis, y está

separada del canal neural únicamente por la lámina centroprezigapofisial (figura 4.2.1b). Las láminas intraprezigapofisiales no se han conservado. La lámina espinopostzigapofisial es corta y se orienta casi en horizontal pero con una ligera orientación anterodorsal-posteroventral. La lámina espinopostzigapofisial presenta en su parte inferior una fosa muy marcada. La lámina espinoprezigapofisial es más larga y está bien desarrollada, aunque no está completa y se proyecta desde la espina neural en sentido anterolateral. La espina neural está incompleta faltándole el extremo distal (figura 4.2.1 y 4.2.3b). Aunque por su morfología parece tratarse de una espina simple, este hecho no se puede confirmar. Presenta dimensiones lateromedial y anteroposterior similares y se pueden observar en ella rugosidades en la cara anterior y posterior.

Vértebra cervical media (GAL00/CL/48)

De la vértebra GAL00/CL/48 se ha conservado la parte ventral de centro y algunos fragmentos del arco neural sin identificar desplazados con respecto a su posición anatómica. También está afectada por una fractura la cara articular anterior. Junto a los restos de este centro vertebral, se han encontrado las costillas cervicales GAL00/CL/60 y GAL00/C/181 que se describen más adelante. Pese a no estar en conexión con este centro vertebral se ha considerado que, por su situación, podrían pertenecer al mismo.

El centro vertebral de GAL00/CL/48 es relativamente alargado, especialmente comparado con el de CL-2 y el valor de EI es aproximadamente 3,2 (62 cm de longitud estimada, frente a 19 cm de anchura en la zona posterior del centro vertebral). Si se calcula la relación propuesta por Wilson (2002) para evaluar el alargamiento de las vértebras (quien utiliza la altura dorsoventral de la cara posterior del centro) se observa que es superior a 5. Está ligeramente deformado por los procesos fosildiagenéticos habiéndose desplazado la zona dorsal hacia la derecha respecto a la ventral afectando ligeramente a la lámina que separa a los pleurocelos y a la forma de los mismos, lo que no impide reconocer algunas de sus características. La cámara que comunica con el exterior de la vértebra a través del pleurocelo se prolonga casi por completo entre las caras posterior y la zona anterior conservada (que se estima que no distaría demasiado de la cara articular anterior). La forma del pleurocelo no puede ser definida, pero se observa claramente que es mucho menor que la cavidad neumática interior al igual que ocurre en CL-2. Un carácter importante que diferencia a esta vértebra de CL-2 es que el pleurocelo derecho presenta una lámina dividiéndolo claramente en dos partes y que se sitúa justo a la altura de las parapófisis (figura 4.2.4d), mientras que en CL-2 existe una lámina que insinúa esta división pero no de forma tan marcada.

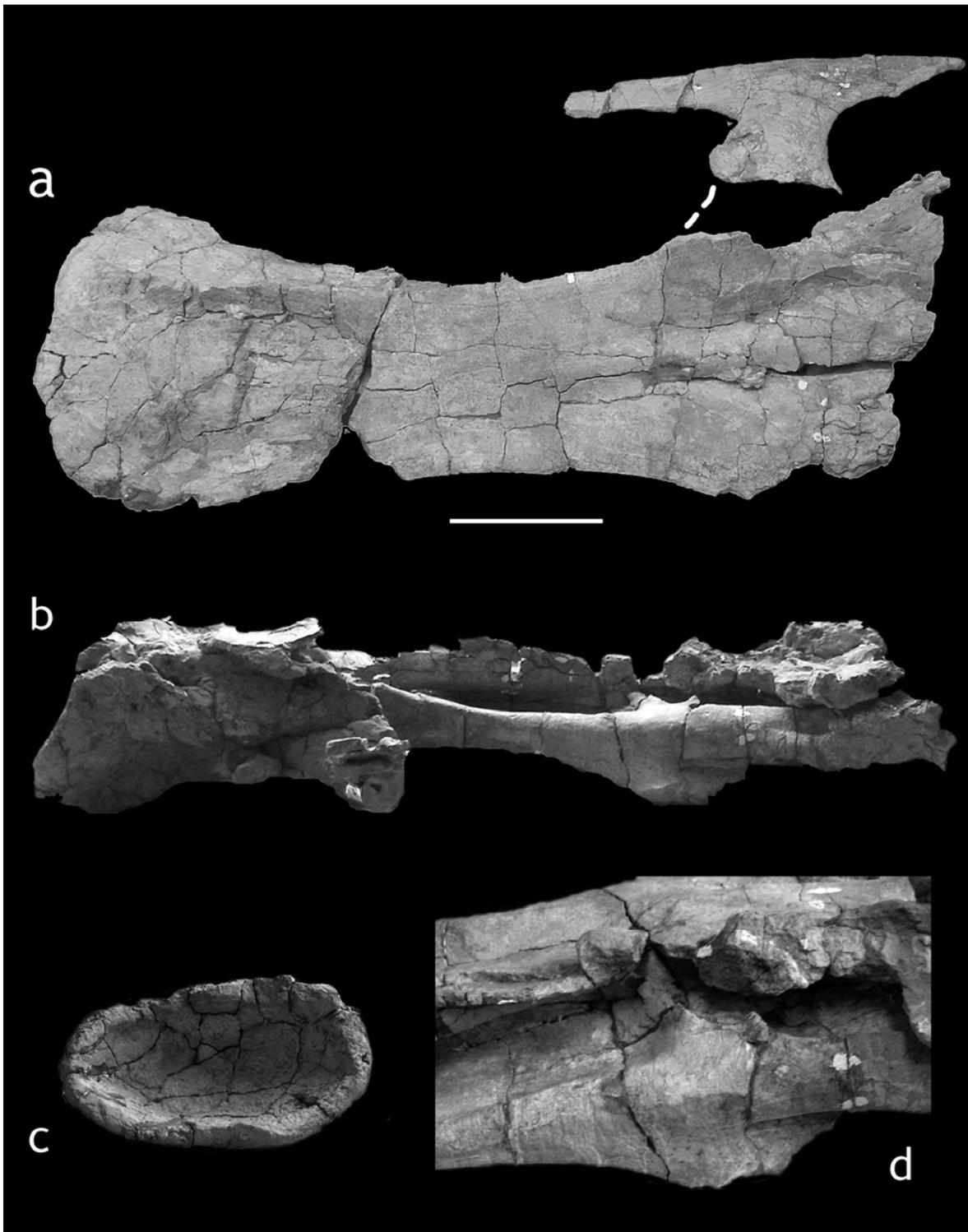


Figura 4.2.4:
GAL00/CL/48 en vista ventral (a), lateral derecha (b), posterior (c) y detalle de la lámina que divide el pleurocelo (d). Escala a-c: 10 cm.

La cara articular posterior es marcadamente cóncava (vértebra opistocélica; figura 4.2.4c). La cara articular posterior es ovalada, ligeramente más expandida en sentido lateromedial que dorsomedial, efecto posiblemente incrementado por la deformación

fosildiagenética. La zona de articulación posterior se proyecta más caudalmente en su parte ventral que en la dorsal (figura 4.2.4b), lo cual al igual que en CL-2. El contorno del centro vertebral es subcircular, haciéndose de menor tamaño en la zona central donde se estrecha lateromedialmente y, pese a no estar conservada la parte dorsal del centro, también dorsoventralmente a juzgar por su ligera concavidad en sentido anteroposterior. En sentido lateromedial es prácticamente plana a excepción de la zona de las parapófisis, donde se arquea ligeramente hacia el lado dorsal. La zona de articulación de las parapófisis está erosionada y entre ellas se observa una ligera depresión, si bien no existe ningún surco.

Medidas (en cm)	CL-2	GAL00/CL/48
Longitud cuerpo vertebral (L)	36,6	62*
Anchura mínima del cuerpo	12	12,2
Anchura del centro en la cara posterior (Apost)	20*	19
Altura del centro en la cara posterior (Hpost)	22	11,7
Altura total conservada	52,6	-
L/Apost (EI: Índice de Alargamiento)	1,83	3,2
L/Hpost (alargamiento según Wilson, 2002)	1,66	5,3

Tabla 4.2.1:

*Medidas de la vértebras cervicales (CL-2 y GAL00/CL/48) de Galvesaurus. Las medidas con * son estimadas.*

Vértebra cervical CL-(CBC) 15-8

Se trata de un fragmento del arco neural de una vértebra cervical en el que únicamente se observa una postzigapófisis y algunas de las láminas que conectan ésta con otras zonas homologas de la vértebra (láminas centropostzigapofisial, postzigodiapofisial y espinopostzigapofisial).

Vértebra cervical MPZ 2003/884

Esta vértebra está muy deteriorada y deformada y de ella solo se conserva una parte del centro vertebral y algunas partes del arco neural, entre las que se encuentran una prezigapófisis derecha. En el centro vertebral se conserva el lado izquierdo de la cara articular posterior en la que se observa también la marcada concavidad de la cara articular. Se observa también la lámina cpol que, al igual que CL-2, presenta una fosa neumática originada en la zona media de la lámina y discurre paralela a la misma en sentido ventrodorsal proyectándose hasta la parte inferior en donde debería situarse la postzigapófisis actualmente erosionada. Asociada con esta vértebra, pero no en conexión, se ha recuperado la prezigapófisis izquierda y la totalidad de las láminas que conectan con ella. Se trata de una superficie de articulación subcircular, de unos 6 cm en dimensión anteroposterior y 5 cm en lateromedial, plana o con una muy ligera convexidad. Unida a la prezigapófisis se presentan tres láminas identificadas como centroprezigapofisial, prezigodiapofisial y espinoprezigapofisial, que son las que conectan la prezigapófisis con el centro vertebral, la diapófisis y la espina neural respectivamente.

Costilla cervical GAL00/CL/60

En el yacimiento de Cuesta Lonsal-1 se han encontrado dos costillas cervicales asociada a la vértebra cervical GAL00/CL/48 (figura 4.2.4a), a la cual posiblemente se articulaban, situándose en una posición ventrolateral a juzgar por el ángulo entre el tubérculo y el capítulo de aproximadamente 70 grados. En vista lateral, el tubérculo se inclina ligeramente hacia posterior. Como en todos los saurópodos la proyección posterior desde el tubérculo es mayor, pese a estar rota e incompleta, que la anterior. No se puede afirmar si superaría la proyección posterior del cuerpo vertebral cervical. En la zona donde conectan el tubérculo y el capítulo se observa una profunda fosa circular que no llega a cerrarse. Esta costilla carece de cavidades neumáticas y no presenta neumaticidad en su interior.

Costilla cervical GAL00/CL-181

Se trata de la costilla cervical izquierda de la cervical GAL00/CL/48, de la que únicamente se ha conservado la unión entre las ramas del tubérculo y el capítulo. Se puede observar, al igual que en GAL00/CL/60, la presencia de una fosa bastante profunda en la zona de unión entre ambas ramas, pero que no presenta cavidades que muestren indicios de prolongarse hacia el interior del hueso.

Nº	Carácter	Est.
105	Número de vértebras cervicales: ≤ 9 (0); 10 (1); 11 (2); 12 (3); 13 (4); 14 (5); ≥ 15 (6).	?
106	Forma de la faceta occipital del intercentro del atlas: rectangular en vista lateral (longitud dorsal y ventral semejante) (0); en forma de cuña (wedge-shaped, longitud anteroposterior del margen ventral mayor que la del margen dorsal) (1).	?
107	Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales cervicales: anficélicos/anfipláticos (0); opistocélicos (1).	(1)
108	Morfología de las fosas neumáticas laterales de las vértebras cervicales: ausente (0); simple, sin dividir (1); simple y sin dividir en las cervicales anteriores pero dividido por un septo óseo en las cervicales posteriores, produciendo numerosos forámenes laterales visibles (2) complejo (con numerosos forámenes visibles lateralmente) en todas las cervicales (3).	(2)
109	Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales cervicales: con quilla sagital prominente (0); plana o medianamente convexa ventralmente (1); cóncava ventralmente (con surco longitudinal presente) (2).	(2)
110	Fosa en la superficie dorsal de las parapófisis de las vértebras cervicales: ausente (0); presente y confluyente con la superficie neumática lateral (1); presente pero separada de la superficie neumática lateral por un margen (2).	(2)
111	Laminación (especialmente centrodiafosisal) de los arcos neurales cervicales: bien desarrollada con láminas y fosas bien definidas (1); rudimentaria, con láminas diafosisales solo ligeramente desarrolladas o ausentes (1).	(0)
112	Relación altura: anchura de la cara articular posterior en las cervicales anteriores: <1.25 (0); ≥ 1.25 (1).	?
113	Inclinación de la espina en las vértebras cervicales anteriores: dorsal (vertical) o anterodorsal (0); posterodorsal (1).	?
114	Relación longitud del cuerpo vertebral / altura de la cara articular posterior en las vértebras cervicales medias: <4.0 (0); ≥ 4.0 (1).	(1).
115	Relación altura dorsoventral del arco neural / altura dorsoventral de la cara articular posterior en las vértebras cervicales medias: <1.0 (0); ≥ 1.0 (1).	?
116	Morfología de la lamina centroprezigapofisial en los arcos neurales de las vértebras cervicales medias y posteriores: simple (0); dividida (= con presencia de una fosa infraprezigapofisial) (1); consiste en dos láminas paralelas (2).	(0)
117	Morfología de las superficies articulares de las prezigapófisis de las	(0)

	vértebras cervicales medias y posteriores: planas (0); transversalmente convexas (1).	
118	Altura de la espina neural cervical: bajo (altura de la vértebra semejante o menor que la longitud del cuerpo vertebral (0); alto (altura de la vértebra mayor que la longitud del cuerpo vertebral (1).	(1)
119	Bifurcación de las espinas vertebrales cervicales: ausente (0); presente solo en las cervicales posteriores (1); presente en las cervicales medias (hasta la C6) (2); presente en las cervicales anteriores (craneal hasta C6) (3).	?
120	Morfología de las espinas cervicales posteriores y dorsales anteriores: simple (0); bífida y carente de un tubérculo seudoespinoso (1); bífida y con tubérculo seudoespinoso sagital (2).	?
121	Orientación del margen caudal del proceso espinoso respecto al eje anteroposterior del cuerpo vertebral en las cervicales posteriores (U119): cercano a la vertical (0); se inclina anterodorsalmente-posteroventralmente (1).	(1).
195	Ángulo entre el tubérculo y el capítulo en las costillas cervicales: mayor de 90° (0); menor de 90° (costilla situada ventrolateralmente al cuerpo vertebral) (1).	(1).
196	Longitud de las costillas cervicales: mucho más larga que el cuerpo vertebral (superponiéndose al menos a las tres vértebras subsiguientes) (0); ligeramente más largo, igual o más corto que el cuerpo vertebral (no se superponen o solo ligeramente) (1).	?

Tabla 4.2.2:

Caracteres utilizados en el estudio filogenético referentes al esqueleto axial cervical y su estado (Est.) en Galvesaurus herreroi. Tomados de Harris (2006; ver Anexo 1).

4.2.2 DISCUSIÓN Y COMPARACIÓN DEL REGISTRO VERTEBRAL CERVICAL

De todo el registro cervical de *Galvesaurus*, son los caracteres observados en las vértebras CL-2 y GAL00/CL/48 y las dos costillas cervicales de ésta última (GAL00/CL/60 y GAL00/CL/181) los que aportan una información más clara para mejorar su conocimiento taxonómico, por lo que esta discusión se basa en ellas.

Posición de CL-2 y GAL00/CL/48 en la serie cervical

Estas dos vértebras están situadas en diferente posición en la serie cervical. Se considera a GAL00/CL/48 como una cervical media (posiblemente entre la 4ª y 6ª)

debido a la morfología de su centro vertebral, más expandido lateromedial que dorsoventralmente y a su Índice de Alargamiento (EI estimado 3,2) considerablemente mayor que el de CL-2 (EI estimado 2).

Se interpreta a CL-2 como una cervical posterior (posiblemente entra la 10ª y 13ª) precisamente por presentar un cuerpo vertebral corto (comparado con GAL00/CL/48), entre otros caracteres. El acortamiento de las cervicales a medida que se retrocede en la serie desde la zona media del cuello es un carácter presente en la mayoría de saurópodos (Upchurch, 1993, Upchurch *et al.*, 2004), con algunas excepciones como *Saltasaurus* (Bonaparte y Powell, 1980). Esto es coherente en *Galvesaurus* por la presencia de un reducido alargamiento anteroposterior de los centros vertebrales dorsales (Barco, 2005). Además, las cervicales más largas son las situadas en la zona media de la serie cervical, mientras que se van acortando hacia la transición entre las cervicales y las dorsales (Upchurch *et al.*, 2004). La ausencia de pleurocelo dividido en CL-2 (a diferencia de en GAL00/CL/48) también se observa en las cervicales posteriores de *Haplocanthosaurus priscus* Hatcher 1903, aunque las más anteriores si que lo presentan. Un mayor alargamiento dorsoventral que lateromedial del centro vertebral al contrario de lo que ocurre en las cervicales medias como se encuentra por ejemplo en *Brachiosaurus* (ver Janensch, 1950) son argumentos que refuerzan la posición posterior en la serie de CL-2.

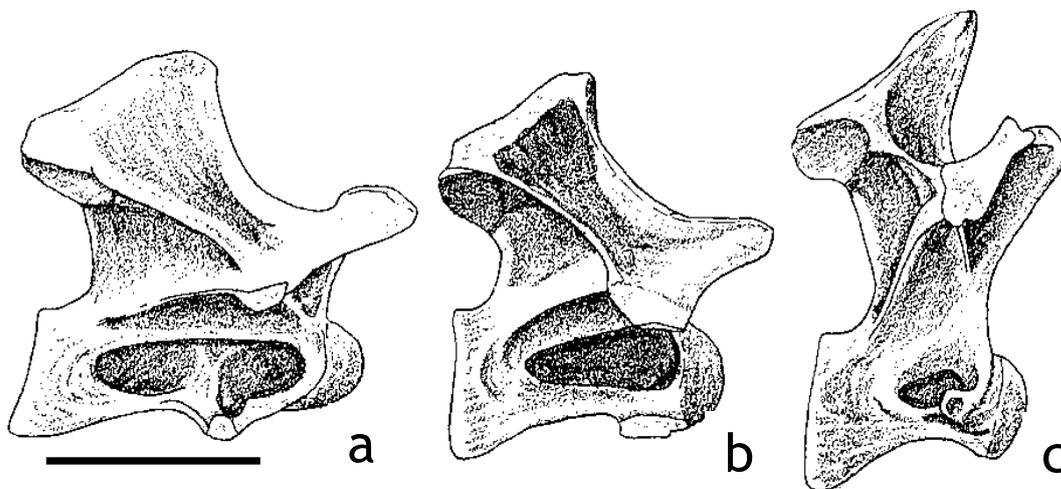


Figura 4.2.5:

Vértebras de la transición cervicodorsal de Haplocanthosaurus. De izda a dcha vértebra cervical 14, cervical 15 y primera dorsal. Tomado de Hatcher (1903). Escala 20 cm.

Discusión y Comparación del registro vertebral cervical

Upchurch *et al.* (2004) describen como las cervicales de los saurópodos basales aumentan de tamaño hacia posterior, siendo las más alargadas las cervicales medias y haciéndose más cortas y con el arco neural más alto las cervicales posteriores. La

longitud del centro vertebral menor de 3 veces respecto a la anchura lateromedial del mismo en su cara posterior es la condición primitiva. El centro vertebral de los saurópodos basales posee una sección subcircular, una cara ventral dorsalmente arqueada anteroposteriormente que presenta una cresta prominente. Las parapófisis están formadas por una expansión lateral del centro y se sitúan en la parte anteroventral de la superficie lateral del centro. Las vértebras cervicales de los saurópodos basales carecen de neumaticidad, en algunos casos la cara lateral del centro vertebral presenta una pequeña depresión que no llega a formar ninguna cavidad neumática.

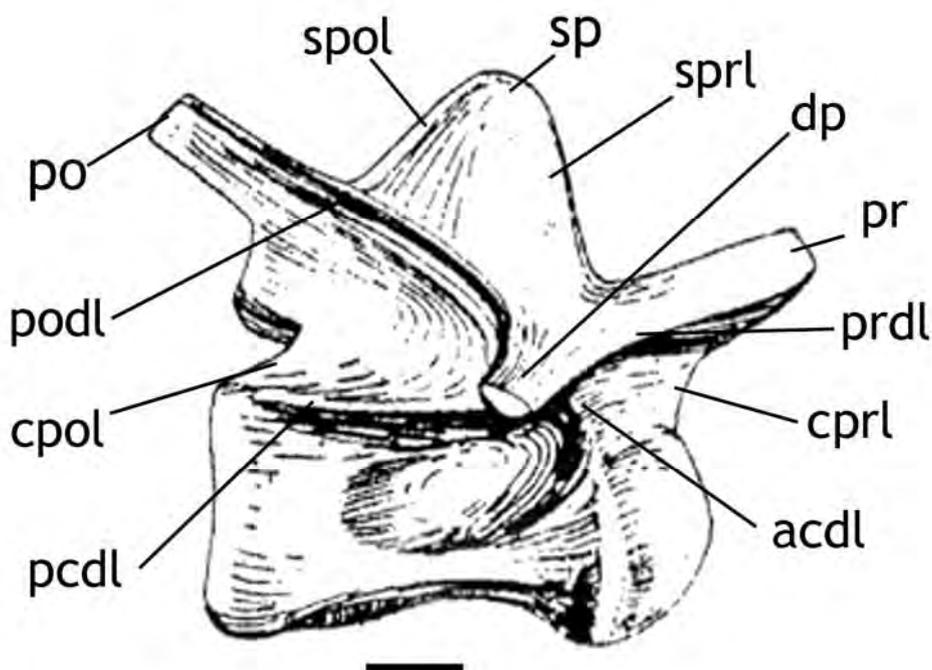


Figura 4.2.6: Vértebra cervical del saurópodo primitivo *Kotasaurus*, en la que se observan los principales puntos homólogos (po: postzigapófisis; sp: espina; dp: diapófisis; pr: prezigapófisis) así como las láminas que los unen. Abreviaturas en tabla 3.3. Modificado de Yadagiri, 2001. Escala 5 cm.

Las prezigapófisis se proyectan marcadamente hacia anterior y la cara articular de las mismas es plana y con forma triangular en las cervicales más anteriores y elipsoide (con el eje mayor en sentido anteroposterior) en las más posteriores. Las prezigapófisis están conectadas con el proceso transversal por las láminas prezigadiapofisiales y con el centro vertebral con las centroprezigapofisiales, las cuales no son demasiado marcadas en los saurópodos basales. El proceso transversal se proyecta ventrolateralmente conectándose con el centro vertebral por dos láminas en todos los saurópodos, las centrodiapofisiales anterior y posterior. Las postzigapófisis también conectan con el centro vertebral a través de las láminas centropostzigapofisiales. La espina neural es baja y simple en los saurópodos basales y se acorta hacia las cervicales posteriores. Está

flanqueada por las láminas espinoprezigapofisial, espinopostzigapofisial y espinodiapofisial.

Las costillas cervicales poseen un tubérculo, un capítulo, una proyección anterior corta y otra posterior más larga que no proyecta más allá de la cara posterior del centro en los saurópodos primitivos. El tubérculo y el capítulo forman en los saurópodos primitivos un ángulo de 90° o superior de manera que la costilla discurre a la altura de la base del centro vertebral.

Además de las caracteres compartidos por todos los saurópodos anteriormente mencionadas, en base a la descripción anterior se puede asignar a las cervicales de *Galvesaurus* nueve caracteres derivados y una reversión que permiten discutir sobre su posición taxonómica y su relación con otros grupos: se trata de los centros vertebrales cervicales opistocélicos, el pleurocelo dividido, la zona ventral del centro vertebral plano y sin quilla, una fosa dorsal en las parapófisis separada del pleurocelo por una pared ósea, el desarrollo de una laminación bien desarrollada en las vértebras cervicales (se trata de una reversión respecto a los saurópodos más derivados como *Kotasaurus*, ver figura 4.2.6), cuerpo vertebral de las cervicales medias 4 o más veces más expandido anteroposteriormente que lateromedial en su cara posterior, arco neural más expandido dorsoventralmente de lo que se expande el cuerpo vertebral anteroposteriormente, margen caudal de la espina en vista lateral inclinado anteroposteriormente, presencia de una lámina accesoria que conecta las láminas espinoprezigapofisial y postzigodiapofisial y ángulo entre el tubérculo y el capítulo de la costilla cervical menor de 90°.

Explorando la distribución de estos caracteres entre los distintos clados de saurópodos se puede observar que dos de los caracteres presentes en *Galvesaurus*, la presencia de vértebras cervicales opistocélicas y de arcos neurales más altos que el centro vertebral en las vértebras cervicales son considerados sinapomorfías de Sauropoda en el presente estudio cladístico (ver Anexo 3). Sin embargo otros autores (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004) los consideran sinapomorfías de Eusauropoda. Entre los eusaurópodos la distribución de los caracteres relacionados con las cervicales es diversa según los autores. La presencia de laminación bien desarrollada en las vértebras cervicales es, según Wilson (2002), una sinapomorfía del clado que forman *Barapasaurus* + todos los saurópodos más derivados, lo cual se mantiene en el presente estudio, donde se identifica a este carácter como sinapomórfico de *Patagosaurus* + ((Omeisauridae)+ (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda))))). Este último clado también está caracterizado por la presencia de una excavación dorsal en la parapófisis aunque conectada con la abertura del pleurocelo, a diferencia de *Galvesaurus* que la posee separada por una lámina de hueso.

A pesar de que la presencia de pleurocelos en la vértebras cervicales es considerado por Wilson (2002) como sinapomórfico de *Patagosaurus* + ((Omeisauridae) + (*Jobaria* + Neosauropoda)), la ausencia de pleurocelo en *Patagosaurus* y *Mamenchisaurus* (Harris, 2006) motiva que en el presente estudio se considere a este carácter como una sinapomorfía de *Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda)).

Galvesaurus comparte con Omeisauridae la presencia de vértebras cervicales alargadas (al menos 4 veces la dimensión dorsoventral del centro en su cara posterior)



Figura 4.2.7:

Reconstrucción del cuello de *Omeisaurus* en la que se puede observar la poca altura relativa de los arcos neurales cervicales. Modificado de He et al. (1988).

(figura 4.2.10), carácter que constituye según Wilson (2002) una sinapomorfía de este clado convergente con otros grupos de saurópodos más derivados, aspectos ambos que confirman los resultados del estudio cladístico presentado en este trabajo. La presencia de un arco neural bajo, reversión que según Wilson (2002) constituye una sinapomorfía de Omeisauridae, distinguiría a este clado de *Galvesaurus*, ya que aunque el presente estudio considera a esta carácter autapomórfico de *Omeisaurus*, la altura del arco neural de *Mamenchisaurus*, género al que Harris (2006) asignó el estado derivado, distaría mucho de la *Galvesaurus* y otros saurópodos (figura 4.2.7).

En este punto es necesario recordar que algunos autores han relacionado a *Galvesaurus* con *Cetiosaurus* (Sánchez-Hernández, 2005), aunque en esa asignación se observan una serie de interpretaciones erróneas y que es necesario tener en cuenta para poder discutir la interpretación filogenética de los caracteres cervicales presentes en *Galvesaurus*. Según Barco et al. (2006a)

“Su estudio se basó únicamente en la descripción de la pieza CL-2 (denominada en su trabajo como MPG CLH3) expuesta en la sala del Museo Municipal de Galve. Por ejemplo, algunas de las láminas y zigapófisis de la CL-2 no están correctamente identificadas en la Figura 1A de Sánchez-Hernández (2005). En esta Figura se señala una prezigapófisis, cuando en CL-2 se han perdido. Se señala una diapófisis, cuando ninguna de las dos diapófisis se ha conservado. Se señala una postzigapófisis justo en la zona en la que precisamente la postzigapófisis derecha no se ha conservado (en realidad es una fractura en la cpol), mientras que no señala la postzigapófisis izquierda que está conservada. Se señala la parapófisis en un lugar incorrecto, ya que en realidad

señala la intersección del margen posterior de las cavidades dorsales de la parapófisis y el cóndilo articular (lo que provoca un cierto engrosamiento que puede llevar a confusiones), la parapófisis en CL-2 está erosionada pero se situaría justo por debajo de las mencionadas fosas neumáticas dorsales a la parapófisis. Se señala como lámina sprl lo que en realidad es la lámina podl. Se señala como podl lo que en realidad es un margen óseo de las fosas neumáticas centrales a la parapófisis descritas en este trabajo. Se señala como pcdl el margen óseo de una fosa neumática situada paralela a la lámina cpol izquierda, descrita en este trabajo. Finalmente solo se señala la lámina cpol derecha y no la izquierda, pese a tratarse de una vista lateral izquierda (ver detalles en Figs. 2, 3 y 4). Por otro lado la cara anterior del centro de CL-2 es identificado por Sánchez-Hernández (2005) como oval remitiendo a la Figura 1B, cuando en realidad la Figura 1B es una representación de la cara posterior, pudiendo estimarse la cara anterior de CL-2, prácticamente erosionada, como subcircular (Figura 4.2.1b). Esta autora describe que la espina neural está formada por la central de la misma y las láminas sprl y spol, aunque unas líneas más abajo menciona que “desafortunadamente la espina neural se ha perdido”. En realidad la espina neural sí que existe, aunque está incompleta (Figs. 2, 3 y 4), pero no está formada por ninguna lámina, estando únicamente constituida por el núcleo de la espina, en el que se observan unas crestas milimétricas en sus caras anterior y posterior. Estos errores en la identificación de la morfología de la vértebra cervical influyen en la asignación de *Galvesaurus* a un Cetiosauridae”.

Una comparación más profunda permite descartar a *Galvesaurus* como un Cetiosauridae tomando como base el registro cervical principalmente por dos caracteres. El primero es que los pleurocelos sin dividir son un carácter diagnóstico de Cetiosauridae (Upchurch *et al.*, 2004) mientras que *Galvesaurus* presenta el pleurocelo dividido al menos en las cervicales medias (como GAL00/CL/48). El segundo es el gran desarrollo de los pleurocelos, en *Galvesaurus* los centros cervicales están neummatizados por amplias *camerae* que se extienden prácticamente por todo el interior del centro vertebral y separándose la izquierda de la derecha por una lámina: sin embargo los pleurocelos de Cetiosauridae no se extienden hacia el interior del cuerpo vertebral (Upchurch y Martin, 2002), lo cual es típico de saurópodos primitivos que no han alcanzado el grado de neummatización de las vértebras presente en saurópodos más derivados.

La presencia de un pequeño surco en la superficie ventral de los cuerpos vertebrales cervicales es compartida entre *Galvesaurus* y el eusaurópodo no neosaurópodo *Turiasaurus* (Royo-Torres *et al.*, 2006), si bien en este último género constituye un carácter autapomórfico y convergente con clados de saurópodos más derivados como se discute más adelante.

Si bien Wilson (2002) no asigna ningún carácter sinapomórfico relativo a las vértebras cervicales para Neosauropoda, en el presente estudio filogenético se han detectado dos sinapomorfías para este clado. Una de ellas, la presencia de una excavación en la zona dorsal de la parapófisis, pero separada del pleurocelo por una lámina ósea, está presente en *Galvesaurus* y en neosaurópodos como *Jobaria*, *Camarasaurus*, *Apatosaurus* y *Diplodocus* (Ostrom y McIntosh, 1966; Sereno *et al.*, 1999, Marsh, 1896; Hatcher, 1901), aunque posteriormente es revertida clados terminales como *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903) (figura 4.2.8). La otra sinapomorfía es la presencia de un pleurocelo con múltiples cavidades laterales que se puede observar por ejemplo en neosaurópodos como *Camarasaurus* o *Diplodocus* (Ostrom y McIntosh, 1966; Hatcher, 1901), si bien no se observa en *Galvesaurus* ya que éste presenta un estado menos derivado como consecuencia de una reversión, la cual se observa en otros neosaurópodos como *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903) o incluso el rebaquisáurido *Cathartesaurus* (Gallina y Apesteguía, 2005) (figura 4.2.8).

Se desconoce para *Galvesaurus* la presencia de costillas cervicales cortas, según Wilson (2002) un carácter sinapomórfico de Diplodocoidea (ver *Apatosaurus*, figura

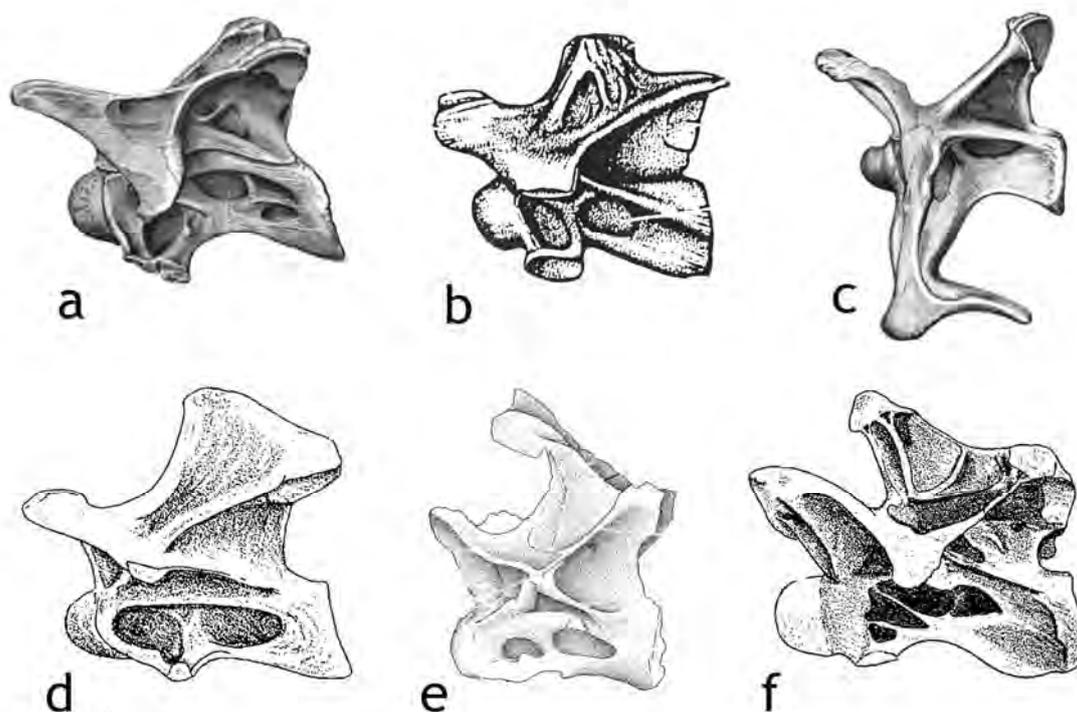


Figura 4.2.8:

Ilustración de la presencia o ausencia de pleurocelos divididos y de cavidad dorsal a la parapófisis en las vértebras cervicales de Camarasaurus (a), Jobaria (b), Apatosaurus (c), Haplocanthosaurus (d), Cathartesaurus (e) y Diplodocus (f). Tomado de Ostrom y McIntosh, 1966; Sereno et al., 1999, Marsh, 1896; Hatcher, 1903, Gallina y Apesteguía, 2005; Hatcher, 1901). No están a escala.

4.2.8c) lo que se confirma en el presente estudio filogenético. Según Wilson (2002), la presencia de este carácter en *Haplocanthosaurus* motiva que sea considerado como Diplodocoidea. Sin embargo este género está incluido por otros autores en Macronaria (Upchurch *et al.*, 2004) y se posiciona como grupo hermano de Macronaria en el presente estudio, lo que confirma su exclusión de Diplodocoidea.

Las diferencias más marcadas entre los diplodocoideos y *Galvesaurus* son su destacable altura de las espinas cervicales (la dimensión dorsoventral de las espinas supera a la longitud anteroposterior del centro vertebral, figura 4.2.10) lo que constituye una sinapomorfía del clado. La ausencia de una lámina centroprezigapofisial dividida diagnóstica de Diplodocidae (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004, este trabajo) tampoco se observa en *Galvesaurus*. La morfología de la lámina centroprezigapofisial dividida presenta dos estados distintos según Harris (2006), ambas divisiones de la misma conectadas como en *Apatosaurus* y *Suuwassea* (Ostrom y McIntosh, 1966; Harris y Dodson, 2004) o ambas divisiones discurriendo paralelas y sin llegar a tocarse, sinapomorfía de Diplodocinae y presente por tanto en *Barosaurus* y *Diplodocus* (Lull, 1919; Hatcher, 1901). Otra diferencia es la presencia de prezigapófisis convexas en *Barosaurus* y *Diplodocus* (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004). Con los rebaquisáuridos *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) y *Cathartesaurus* (Gallina y Apesteguía, 2005), *Galvesaurus* comparte la presencia de una lámina accesoria en las cervicales que conecta las láminas postzigodiapofisial y espinoprezigapofisial, aunque en *Galvesaurus* es más prominente y separa a dos cavidades neumáticas mucho más

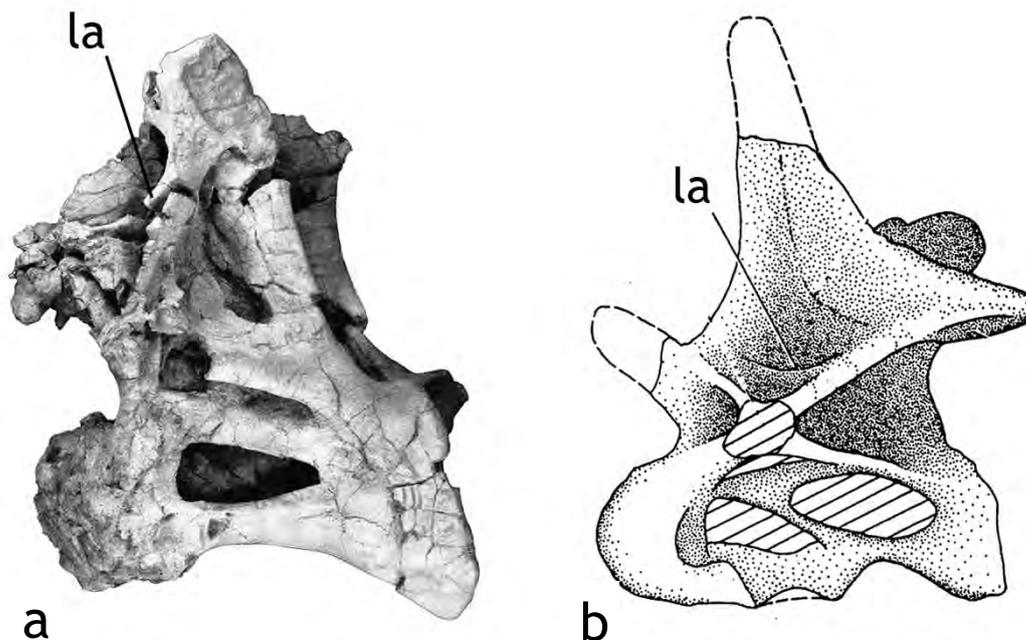


Figura 4.2.9:
Lámina accesoria (la) que conecta PODL con SPDL en *Galvesaurus* (a) y *Limaysaurus* (b, tomado de Calvo y Salgado, 1995). No están a escala.

profundas (figura 4.2.9). La principal diferencia de *Galvesaurus* con estos dos géneros es la altura de las espinas cuya dimensión dorsoventral supera la longitud del cuerpo vertebral.

La ausencia de quilla en la cara ventral de los cuerpos vertebrales es una sinapomorfía de Macronaria presente en *Galvesaurus*, aunque éste muestra un estado incluso más derivado al poseer un pequeño surco, lo cual es una sinapomorfía del clado *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))) + Titanosauriformes. También sinapomórfico de este último clado es la presencia de cervicales medias alargadas (con una longitud anteroposterior del centro vertebral al menos cuatro veces superior a la altura del mismo en su cara posterior) semejantes a las observadas en *Galvesaurus* (figura 4.2.10). Existe otra característica común a la mayoría de saurópodos incluidos en *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))) + Titanosauriformes y es la presencia de grandes cámaras y celdillas en las vértebras presacras. Este carácter no fue

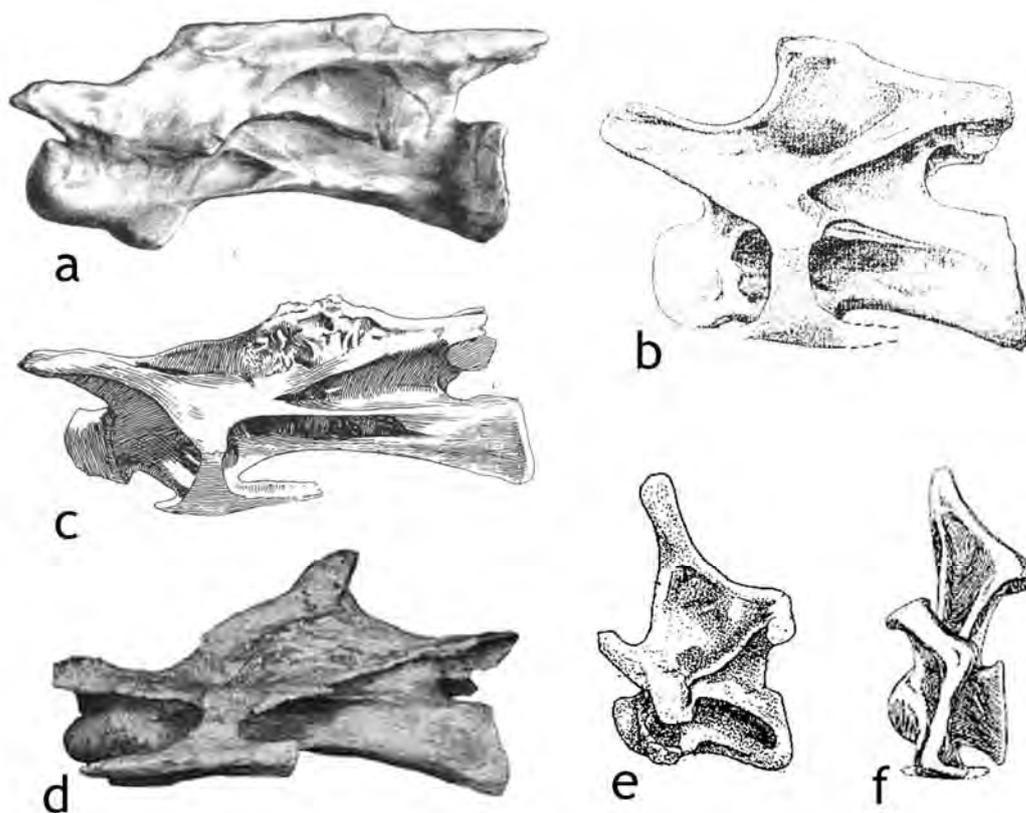


Figura 4.2.10:

Diversos estados de alargamiento de las cervicales medias en diversos saurópodos. El estado derivado lo presentan entre otros Mamenchisaurus (a) Brachiosaurus (c) y Malawisaurus (d). El estado plesiomórfico está presente entre otros en Cetiosaurus (b), Dicraeosaurus (e) y Isisaurus (f.) Modificadas de Ouyang y Ye, 2002 (a); Upchurch y Martin, 2002 (b); Janensch 1950 (c); Gomani, 2005 (d); Janensch, 1929 (e) y Jain y Bandyopadhyay, 1997 (f). No están a escala.

incluido por Harris (2006) en su hipótesis, pero para Wilson (2002) constituía una sinapomorfía de Titanosauriformes, que según el resultado del presente trabajo se podría hacer extensiva también a los integrantes de *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))).

Únicamente hay un carácter relativo al registro cervical que se considera en el presente estudio como sinapomorfía del clado de macronarios no titanosauriformes *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))) y es la presencia de pleurocelo dividido por un septo óseo pero no complejo, carácter que constituye una reversión. Dentro de este clado dos reversiones caracterizan al clado *Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*)) y lo diferencian por tanto de *Galvesaurus*: se trata de la presencia de quilla en la cara ventral del centro vertebral y de la pérdida de centros cervicales medios alargados.

Como es lógico debido a la situación taxonómica resultante del estudio filogenético elaborado en este trabajo, es partir de esta zona del cladograma cuando *Galvesaurus* no comparte ninguna de las apomorfías que constituyen sinapomorfías de Titanosauriformes o sus clados internos. Las relativas al registro cervical para Titanosauriformes son la presencia de espinas cervicales simples, que no han quedado registradas en *Galvesaurus*, y la presencia de lámina centroprezigapofisial dividida, la cual ha permanecido simple en *Galvesaurus* (figura 4.2.1 y 4.2.3).

Según el presente estudio Somphospondily está caracterizado por la reducción de la laminación en las vértebras presacras (figura 4.2.10f), carácter sinapomórfico del clado también según Wilson (2002) y la desaparición de la cavidad neumática en la zona dorsal de las parapófisis, tal y como se puede observar en saurópodos como *Saltasaurus* (Powell, 1992). El carácter que hace más distintas las cervicales de Titanosauria de las de *Galvesaurus* es la ausencia de pleurocelos, carácter sinapomórfico que constituye una reversión para este clado (figura 4.2.10f). Lo mismo ocurre con la presencia de cervicales medias no alargadas, carácter revertido y sinapomorfía de Saltosauridae + *Isasaurus* según Wilson (2002) (figura 4.2.10).

Clado	Nº.- Sinapomorfía (cambio)
Sauropoda	<p>105. Número de vértebras cervicales 13 (0→4)</p> <p>107. Morfología de las caras articulares de los cuerpos vertebrales cervicales opistocélicos (0→1)</p> <p>112. Relación altura: anchura de la cara articular posterior en las cervicales anteriores ≥ 1.25 (0→1)</p> <p>115. Relación altura dorsoventral del arco neural / altura dorsoventral de la cara articular posterior en las vértebras cervicales medias ≥ 1.0 (0→1)</p> <p>121. Orientación del margen caudal de la espina respecto al eje anteroposterior del cuerpo vertebral en las cervicales posteriores se inclina anterodorsalmente-posteroventralmente (0→1)</p>
<i>Barapasaurus</i> + (<i>Patagosaurus</i> + ((<i>Omeisauridae</i>) + (<i>Cetiosaurus</i> + (<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda))))))	<p>111. Laminación (especialmente centrodiapofisial) de los arcos neurales cervicales bien desarrollada con láminas y fosas bien definidas (1→0)</p> <p>195. Ángulo entre el tubérculo y el capítulo en las costillas cervicales menor de 90° (costilla situada ventrolateralmente al cuerpo vertebral) (0→1)</p>
<i>Patagosaurus</i> + ((<i>Omeisauridae</i>) + (<i>Cetiosaurus</i> + (<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda))))))	<p>110. Fosa en la superficie dorsal de las parapófisis de las vértebras cervicales presente y confluyente con la superficie neumática lateral (0 →1)</p>
Omeisauridae	<p>105. Número de vértebras cervicales ≥ 15 (4 →6)</p> <p>114. Relación longitud del cuerpo vertebral / altura de la cara articular posterior en las vértebras cervicales medias ≥ 4.0 (0→1)</p> <p>116. Morfología de la lamina centroprezigapofisial en los arcos neurales de las vértebras cervicales medias y posteriores dividida (= con presencia de una fosa infraprezigapofisial) (0→1)</p>
(<i>Cetiosaurus</i> + (<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda))))))	<p>108. Morfología de las fosas neumáticas laterales de las vértebras cervicales simple, sin dividir (0→1)</p> <p>112. Relación altura: anchura de la cara articular posterior en las cervicales anteriores <1.25 (1→0)</p>
Neosauropoda	<p>108. Morfología de las fosas neumáticas laterales de las vértebras cervicales complejo (con numerosos forámenes visibles lateralmente) en todas las cervicales (1→3)</p> <p>110. Fosa en la superficie dorsal de las parapófisis de las vértebras cervicales presente pero separada de la superficie neumática lateral por un margen (1→2)</p>
Diplodocoidea	<p>106. Forma de la faceta occipital del intercentrum del atlas en forma de cuña ("wedge-shaped"), longitud anteroposterior del margen ventral mayor que la del margen dorsal (0 →1)</p> <p>113. Inclinación del proceso espinoso en las vértebras</p>

	<p>cervicales anteriores posterodorsal (0→1)</p> <p>118. Altura del proceso espinoso cervical alto (altura de la vértebra mayor que la longitud del cuerpo vertebral (0→1)</p> <p>196. Longitud de las costillas cervicales ligeramente más largo, igual o más corto que el cuerpo vertebral (no se superponen o solo ligeramente) (0→1)</p>
Fagellicaudata	<p>119. Bifurcación de las espinas vertebrales cervicales presente en las cervicales medias (hasta la C6) (0 →2)</p> <p>120. Morfología de las espinas cervicales posteriores y dorsales anteriores bífida y carente de un tubérculo seudoespinoso (1) (0→1)</p>
Dicraeosauridae	<p>108. Morfología de las fosas neumáticas laterales de las vértebras cervicales simple, sin dividir (3→1)</p> <p>119. Bifurcación de las espinas vertebrales cervicales presente en las cervicales anteriores (craneal hasta C6) (2→3)</p>
Diplodocidae	<p>105. Número de vértebras cervicales ≥ 15 (4→6)</p> <p>109. Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales cervicales plana o medianamente convexa ventralmente (0→1)</p> <p>116. Morfología de la lamina centroprezigapofisial en los arcos neurales de las vértebras cervicales medias y posteriores dividida (= con presencia de una fosa infraprezigapofisial) (0→1)</p>
Macronaria	<p>105. Número de vértebras cervicales 12 (4→3)</p> <p>109. Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales cervicales plana o medianamente convexa ventralmente (0→1)</p>
<i>Camarasaurus</i> + (<i>Galvesaurus</i> + (<i>Phuwiangosaurus</i> + (<i>Aragosaurus</i> + (<i>Tastavinsaurus</i> + (<i>Venenosaurus</i>)))) + Titanosauriformes	<p>119. Bifurcación de las espinas vertebrales cervicales presente en las cervicales anteriores (craneal hasta C6) (0 →3)</p>
(<i>Galvesaurus</i> + (<i>Phuwiangosaurus</i> + (<i>Aragosaurus</i> + (<i>Tastavinsaurus</i> + (<i>Venenosaurus</i>)))) + Titanosauriformes	<p>105. Número de vértebras cervicales 13 (3→4)</p> <p>109. Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales cervicales cóncava ventralmente (con surco longitudinal presente) (1→2)</p> <p>114. Relación longitud del cuerpo vertebral / altura de la cara articular posterior en las vértebras cervicales medias); ≥ 4.0 (0→1)</p>
(<i>Galvesaurus</i> + (<i>Phuwiangosaurus</i> + (<i>Aragosaurus</i> + (<i>Tastavinsaurus</i> + (<i>Venenosaurus</i>))))	<p>108. Morfología de las fosas neumáticas laterales de las vértebras simple y sin dividir en las cervicales anteriores pero dividido por un septo óseo en las cervicales posteriores, produciendo numerosos forámenes laterales visibles (3→2)</p>
(<i>Phuwiangosaurus</i> + (<i>Aragosaurus</i> + (<i>Tastavinsaurus</i> + (<i>Venenosaurus</i>))))	<p>109. Morfología de la superficie ventral de los cuerpos</p>

+ (<i>Tastavinsaurus</i> + <i>Venenosaurus</i>)	vertebrales cervicales con quilla sagital prominente (2 → 0)
	114. Relación longitud del cuerpo vertebral / altura de la cara articular posterior en las vértebras cervicales medias <4.0 (1→0)
Titanosauriformes	116. Morfología de la lamina centroprezigapofisial en los arcos neurales de las vértebras cervicales medias y posteriores dividida (= con presencia de una fosa infraprezigapofisial) (0→1) 119. Bifurcación de las espinas vertebrales cervicales ausente (3→0)
Somphospondily	105. Número de vértebras cervicales ≥ 15 (4→6) 108. Morfología de las fosas neumáticas laterales de las vértebras cervicales ausente (3→0) 109. Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales cervicales plana o medianamente convexa ventralmente (2→1) 110. Fosa en la superficie dorsal de las parapófisis de las vértebras cervicales ausente (2→0) 111. Laminación (especialmente centrodiafosal) de los arcos neurales cervicales rudimentaria, con láminas diafociales solo ligeramente desarrolladas o ausentes (0→1)

Tabla 4.2.3:

Sinapomorfías relativas al registro vertebral cervical que caracterizan los principales clados de saurópodos resultantes del presente estudio. El cambio de carácter que significa la sinapomorfía está marcado por una flecha (→: cambio ambiguo; ➔: cambio no-ambiguo)



4.3 VÉRTEBRAS DORSALES

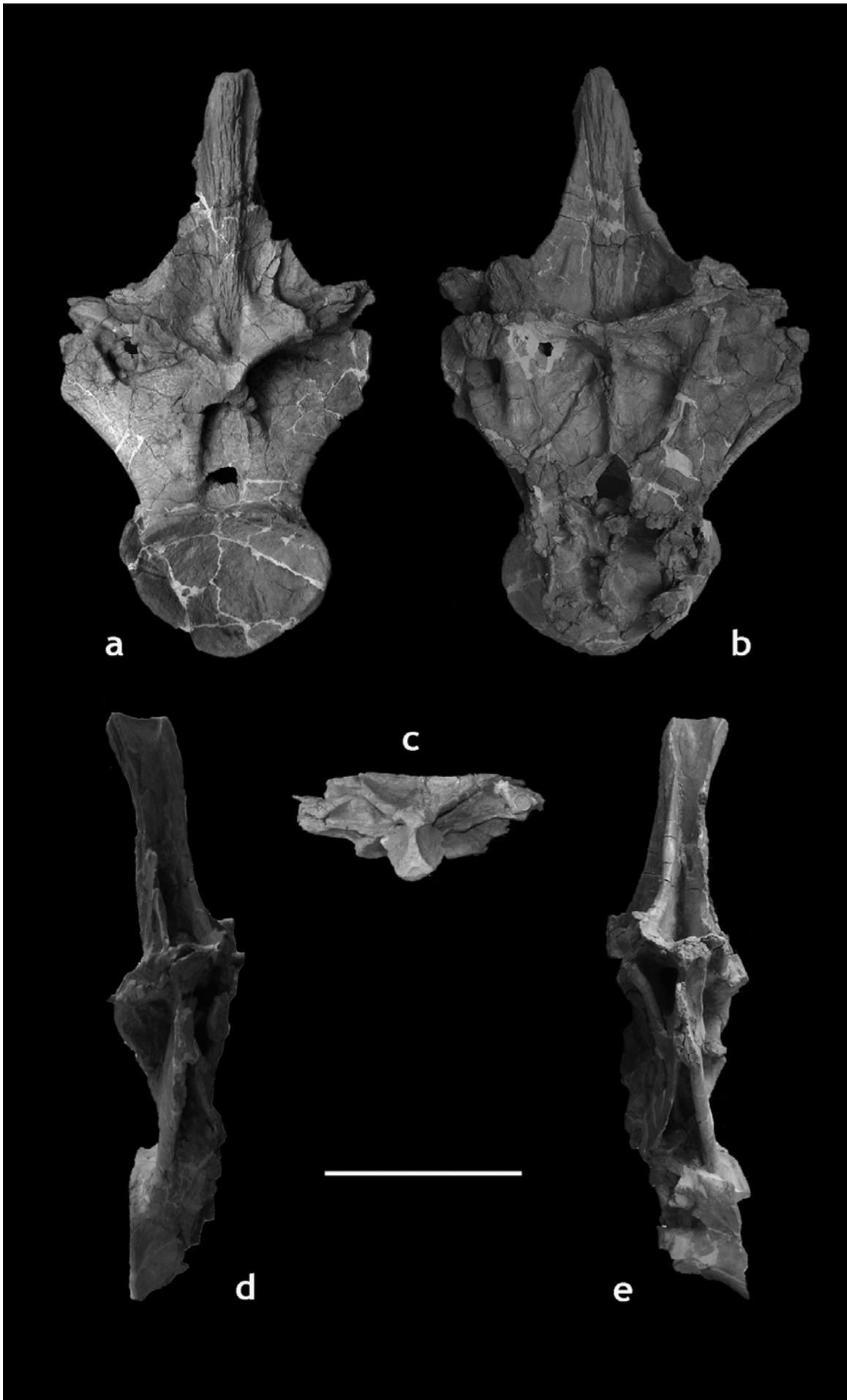
4.3.1 DESCRIPCIÓN

Vértebra dorsal media (CLH-16)

El registro vertebral dorsal de *Galvesaurus* incluye una vértebra media (CLH-16) y dos espinas dorsales posteriores (CL-62 y CLH-JMH). La vértebra dorsal media CLH-16 está casi completa, aunque no conserva ni las diapófisis, ni las prezigapófisis ni la cara anterior del centro vertebral. Destaca en ella una importante expansión lateromedial, tanto del arco neural, como del centro vertebral (más expandido lateromedialmente que dorsoventralmente) y un marcado desarrollo dorsoventral del centro vertebral (3:1 respecto al centro).

Es destacable también el escaso desarrollo anteroposterior, tanto del arco neural como del centro vertebral. A pesar de que la cara articular anterior no se conserve, si que está presente la zona de unión entre el centro vertebral y la lámina centrodiafosal 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 y permite estimar que su *Elongation index* (EI; Upchurch, 1993) es mucho menor que 1 (del orden de 0,5). La erosión ha afectado también a una parte importante de las zonas laterales y ventral. De esta última solo se conserva la zona más inmediata a la cara articular posterior, lo que permite deducir que en sentido anteroposterior se arquea hacia dorsal, sin poder reconocer si su forma en sentido lateromedial es plana, cóncava o convexa ni si presenta crestas o surcos.

La cara articular posterior del centro vertebral, ligeramente fracturada y desplazada en su parte lateral izquierda, es claramente cóncava y presenta una sección elipsoide. En la cara lateral izquierda y a media altura presenta un pleurocelo pequeño. La terminación posterior de este pleurocelo es lanceolada. El centro vertebral de CLH-16 es marcadamente neumático, lo que se observa con gran claridad debido a la erosión por la que se ve afectado (figura 4.3.2). 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. 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. En función de su neumaticidad, definimos a CLH-16 como una vértebra camerada (*camerate*).



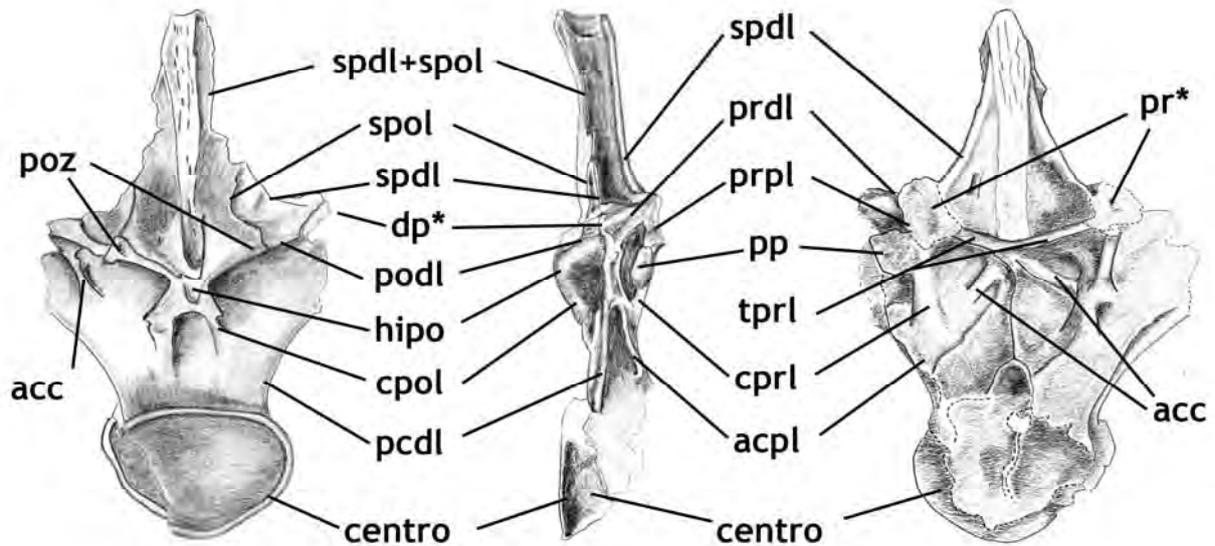


Figura 4.3.2:

Láminas y puntos homólogos que se conservan en la vertebra dorsal media CLH-16 de *Galvesaurus*. acc: láminas accesorias; poz: postzigapófisis; hipo: hiposfeno; dp*: diapófisis (lugar estimado); pp: parapófisis; pr*: prezigapófisis (lugar estimado). Abreviaturas relativas al resto de láminas según tabla 3.3.

El arco neural, pese a ser relativamente corto en sentido anteroposterior, la complejidad que le confieren sus láminas y cavidades neumáticas entre ellas es muy alta (figura 4.3.1).

Las láminas centrodiapofisiales anterior y posterior, presentan un gran desarrollo lateromedial, más marcado en la posterior y especialmente pronunciado con respecto a otros saurópodos en la base del arco neural. Son las únicas responsables de la expansión lateromedial del arco neural de CLH-16, ya que entre ellas solo se sitúa una cavidad neumática de gran profundidad (en la que se observa una pequeña lámina accesorias, ver figura 4.3.2) que llega prácticamente hasta el centro del arco neural y que va estrechándose ligeramente hacia medial, formando dichas láminas una estructura en cruz (X) en la base del arco neural. Esta cavidad constituiría en *Galvesaurus* la denominada cavidad neumática infradiapofisial descrita para algunos saurópodos. Las 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 considerarse homologas a las descritas por Wilson (1999), no conectan propiamente con el centro vertebral, si no con las propias láminas centrodiapofisiales (figura 4.3.1).

Figura 4.3. (página anterior):

Vértebra dorsal media (CLH-16) de *Galvesaurus* en vista posterior (a), anterior (b), dorsal (c), lateral derecha (d), y lateral izquierda (e). Escala: 20 cm.

Las láminas centropostzigapofisiales parten en CLH-16 desde la lámina centrodiapofisial posterior, 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. El hiposfeno, situado entre ambas postzigapófisis, está ligeramente erosionado. Presenta forma de trapecio ensanchándose hacia el lado ventral (figuras 4.3.1, 4.3.2). Entre las láminas centropostzigapofisiales se observa una depresión, mucho más marcada justo debajo del hiposfeno y que se reduce hasta desaparecer hacia ventral, al reducir las láminas centropostzigapofisiales su proyección posterior. Las postzigapófisis de CLH-16, una de las cuales (la izquierda) está parcialmente erosionada en su margen posterior, orientan su superficie articular ventrolateralmente. Las láminas centroprezigapofisiales, igualmente no parten desde el centro vertebral propiamente dicho, si no que lo hacen desde la lámina centrodiapofisial anterior, a la altura de la zona dorsal del canal neural para conectar con lo que debieron ser las prezigapófisis. La lámina centroprezigapofisial está prácticamente completa, especialmente en el lado izquierdo, lo que permite observar que forma una sola lámina compacta. Sin embargo se observa con claridad la presencia de una lámina que conecta la zona media de la lámina centroprezigapofisial con la lámina intraprezigapofisial, lo que podría ser considerado como una bifurcación de la lámina centroprezigapofisial (figura 4.3.4). Estas láminas, junto a una poco pronunciada proyección anterior de las prezigapófisis y por tanto de las láminas centroprezigapofisiales, motivan que lo que en otros saurópodos es una profunda cavidad bajo la prezigapófisis, en CLH-16 sea únicamente una ligera depresión, pero igualmente es considerada como cavidad neumática. Desde la lámina centroprezigapofisial derecha 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 (figuras 4.3.2 y 2.3.3). 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 centrodiapofisial anterior y dividiéndola en dos: la centroparapofisial anterior y la parapodiapofisial (Wilson, 1999), la parapófisis en esta vértebra no está conectada ni con el centro vertebral ni con el proceso transversal mediante ninguna lámina y se encuentra fuera de lo que podríamos denominar el complejo de láminas centro-diapo-parapofisiales presente en otros saurópodos. La que sí está presente es la lámina prezigoparapofisial, 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 *Galvesaurus*, 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: la centroparapofisial anterior y la parapodiapofisial, 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.). 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).

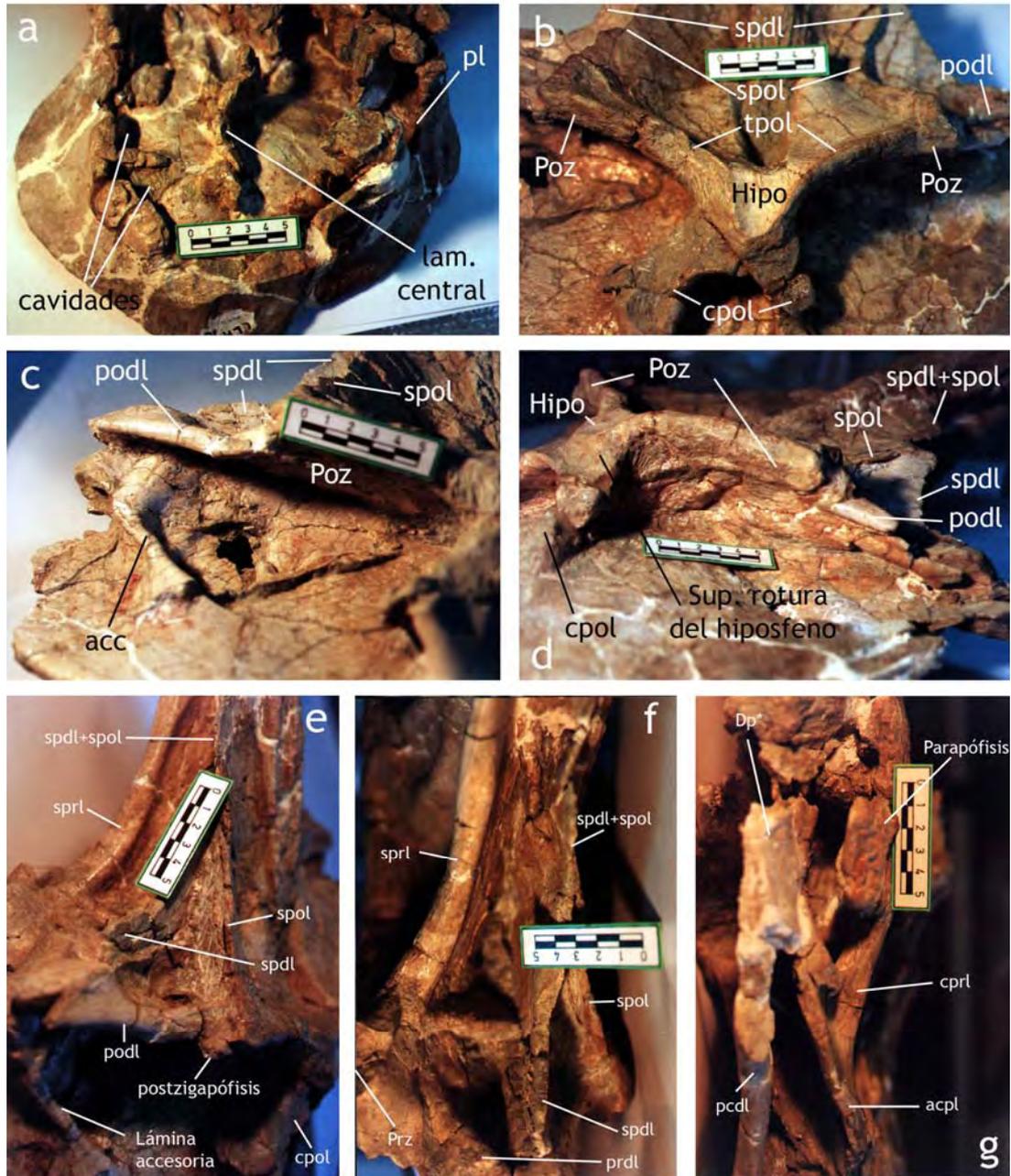


Figura 4.3.3:

Detalles de la dorsal CLH-16 de Galvesaurus. Detalles del centro vertebral (a); de la cara posterior del arco neural (b, c, d); de la base de la espina neural (e, f) y de la zona del proceso transversal y la parapófisis (g). Pl: pleurocelo; Poz: postzigapófisis; Hipo: hiposfeno; acc: lámina accesoria. Abreviaturas de las láminas en la figura 3.3.

La lámina intraprezigapofisial es bastante alargada como consecuencia de la pronunciada separación de estas estructuras articulares (figura 4.3.3). 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 intraprezigapofisial 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. La zona dorsal de las postzigapófisis posee una forma triangular, mucho más marcada en el lado derecho, donde es voluminosa, mientras que en el lado izquierdo está totalmente hundida. Este triángulo, con el ápice en la zona dorsal, es lateromedialmente mucho más expandido que dorsoventralmente y su exposición es mucho mayor en vista posterior. Otra de las peculiaridades de CLH-16 es la existencia de una lámina accesoria situada bajo la parte media de la lámina postzigodiapofisial (figura 4.3.3), que discurre desde ese punto en dirección ventromedial hasta perderse en la lámina centrodiapofisial posterior. La erosión solo permite observar en las láminas pre y postzigodiapofisiales que son bastante cortas, consecuencia que las zigapófisis están muy separadas entre sí (y por tanto muy hacia lateral) y de un arco neural anteroposteriormente poco expandido, lo que implica que las diapófisis estén muy cerca de pre y postzigapófisis.

Ambas postzigapófisis están separadas por una pequeña fosa en la que se origina la espina neural. La parte más lateral de las postzigapófisis está conectada con la espina neural por medio de una única lámina espinopostzigapofisial, que es homóloga a la lámina espinopostzigapofisial lateral de Wilson (1999). En el tercio inferior de la espina, la lámina espinopostzigapofisial conecta con la lámina espinodiapofisial para formar una lámina compuesta espinodiapofisial + espinopostzigapofisial, homóloga a la espinodiapofisial + espinopostzigapofisial lateral de Wilson (1999), la cual discurre como un ligero resalte por el extremo más posterior del margen lateral de la espina, proyectándose hacia lateral (figuras 4.3.1 y 4.3.3). 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 que discurren en dirección dorsoventral. No se observa ninguna evidencia de la existencia de lámina postespinal en CLH-16.

En el margen anterior la espina neural se encuentra reforzada por las láminas espinoprezigapofisiales, que 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; figura 4.3.1). Estas láminas conservan intacto su reborde óseo, el cual se muestra engrosado con respecto al resto de la lámina. Entre ambas láminas

espinoprezigapofisiales 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 preespinal en esta vértebra. Entre las láminas espinoprezigapofisial, espinodiapofisial y prezigodiapofisial se sitúa una profunda cavidad neumática, separada en la zona más interna por una lámina que conecta las láminas espinoprezigapofisial y espinodiapofisial.

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 si no 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 expandido, 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 espinodiapofisial + espinopostzigapofisial.

Espina dorsal posterior (GAL00/CL/62)

GAL00/CL/62 es 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 a ningún otro resto y que pese a no estar completa, permite reconocer una serie de caracteres interesantes. Presenta láminas que recorren la espina en dirección dorsoventral por los márgenes laterales, las cuales se presentan ligeramente erosionadas o rotas y no permiten observar en toda su magnitud su expansión lateromedial. 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 GAL00/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.

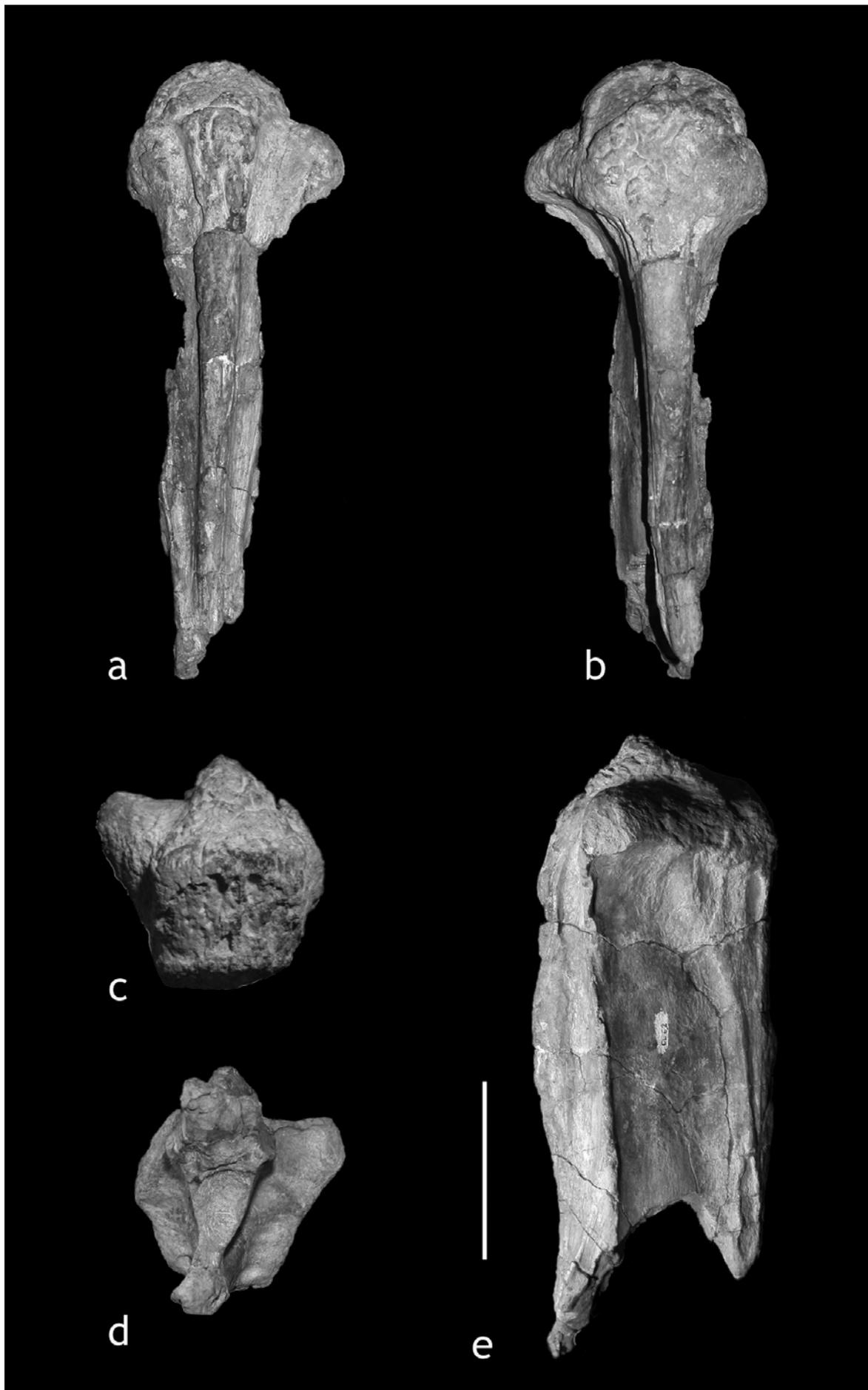
De las láminas que discurren por el margen lateral de la espina, la más pronunciada, se bifurca en dos láminas a medida que se aproxima a la base. Esta morfología únicamente ha sido descrita en las vértebras dorsales, nunca en caudales ni cervicales, de los saurópodos (Wilson, 1999), permitiendo identificar a GAL00/CL/62 como espina dorsal. Se trata de las láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial

lateral las cuales se unen en un punto determinado de la espina neural de las vértebras dorsales para formar una lámina compuesta espinodiapofisial + espinopostzigapofisial que discurre por la mitad más posterior del margen lateral de la espina. Las láminas espinopostzigapofisiales laterales se dirigen a partir de ese punto en dirección ventral, posterior y medial, lo que permite deducir que las postzigapófisis 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. 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 ligamentosas.

El engrosamiento en el extremo distal de la espina GAL00/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 muchísimo más marcado en la zona inmediatamente superior a la lámina compuesta espinodiapofisial + espinopostzigapofisial, 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)). A pesar de estar erosionadas las postzigapófisis dada la estrechez de esta espina y la morfología de las láminas espinopostzigapofisiales se podría estimar que dichos procesos triangulares se proyectan lateralmente hasta el nivel donde se situarían las postzigapófisis en el caso de estar conservadas. 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 espinodiapofisial + espinopostzigapofisial lateral. A partir de este máximo engrosamiento descrito, la terminación de la espina adquiere una morfología lateral, anterior y posterior, redondeada.

Figura 4.3.4:

Espina neural de una vértebra dorsal posterior de Galvesaurus (GAL00/CL/62) en vista posterior (a), anterior (b), dorsal (c), ventral (d) y lateral derecha (e). Escala 10 cm.



Toda la zona terminal de la espina presenta rugosidades, destinadas a inserciones ligamentosas y posiblemente también musculares, no solo a partir de la zona donde se produce el ensanchamiento, sino 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.

Medidas (en cm)	CLH-16	GAL00/CL/62
Altura total conservada	59,2	-
Extensión lateromedial total conservada	30,8	-
Longitud del centro vertebral conservada (L)	10	-
Extensión lateromedial mínima del centro	14,2	-
Extensión lateromedial del centro en la cara posterior (Apost)	20,8	-
Altura del centro en la cara posterior (Hpost)	15,8	-
Longitud del pedicelo	5,8	-
Extensión lateromedial del pedicelo	16,6	-
Altura máxima del arco neural	43,4	-
Longitud máxima de la espina	7,5	13,5
Expansión lateromedial total de la espina	6,7	12,7
Expansión lateromedial del cuerpo de la espina	1,25	4,6
Altura máxima de la espina	28,33	34,6
Altura arco neural/altura centro (cara posterior)	2,75	-

Tabla 4.2.1:
Medidas de la vértebras dorsales (CH-16) y la espina aislada (GAL00/CL/62) de Galvesaurus.

Espina dorsal posterior (CL-JMH)

GAL00/CL/62 presenta una morfología similar a CL-JMH, lo que permite identificarla también como la parte distal de la espina de una vértebra dorsal media o posterior. Al ser más corta que GAL00/CL/62, no se observa la zona de unión entre las láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial lateral espinodiapofisial + espinopostzigapofisial lateral, posiblemente debido a que ésta se situase en posición más proximal, más que a que a su ausencia en CL-JMH. En cuanto a la expansión lateromedial de esta láminas parece ser similar a las GAL00/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. Otros caracteres destacables son: la presencia de un remarcado extremo anterior y posterior, con rugosidades para inserciones ligamentosas, y los mismos procesos triangulares colgantes que GAL00/CL/62, con un estrechamiento gradual de esa zona de la espina hacia anterior y un estrechamiento mucho más pronunciado hacia posterior.

Costilla dorsal GAL00/CL/102

GAL00/CL/102 es una costilla dorsal incompleta. De ella solo se ha recuperado la zona proximal, aunque lamentablemente no ha conservado el tubérculo y el capítulo, y casi toda la diáfisis, aunque fragmentada y erosionada, lo que ha motivado que las diferentes partes de la diáfisis estén rotas también siguiendo su eje longitudinal. La totalidad de la costilla conservada alcanzaría unos 200 cm. de longitud, lo que hace suponer que sería una de las más anteriores.



Figura 4.3.5:
Costillas dorsales de Galvesaurus. GAL00/CL/102 (a) y CLH-5 (b). Escala 10 cm.

La zona proximal de la costilla no muestra existencia alguna de neummatización. La sección de la diáfisis, una vez ensambladas las diversas partes en las que se encontrarlo en el yacimiento es claramente rectangular.

Costilla dorsal CLH-5

Es un fragmento de la diáfisis de una costilla dorsal de gran tamaño en el que destaca su marcada proyección anteroposterior, frente a la lateromedial. Se observa también que el lado anterior de la diáfisis es redondeado y más engrosado que el posterior que además presenta una morfología acuminada.

Costilla dorsal CLH-22

Se trata de una costilla incompleta tanto en su zona anterior como posterior, en la que sin embargo no falta demasiado registro a juzgar por la sección triangular de la misma, (Upchurch *et al.*, 2004). La morfología de la zona anterior es, al igual que en GAL00/CL/102, ligeramente cóncava en las caras anterior y posterior. En esta zona anterior no es posible observar donde se ubicarían el tubérculo y el capítulo, aunque por el tamaño de la misma y su morfología se podría deducir que se encontrarían más separados que en GAL00/CL/102.

Nº	Carácter	Est.
122	Número de vértebras dorsales: 15 (0); 14 (1); 13 (2); 12 (3); 11 (4); ≤ 10 (5).	(?)
123	Fosa neumática lateral en la mayoría de las vértebras dorsales: ausente (0); presente como simple aunque profunda fosa (1); presente en forma de excavación profunda ramificada hacia el interior de centro y la base del arco neural (dejando una simple lámina ósea en el cuerpo vertebral) (2).	(2)
124	Ubicación del foramen lateral neumático en los cuerpos vertebrales dorsales: ausente (0); confluyente con la superficie lateral (sin fosa neumática) (1); situado en el interior de una fosa neumática (2)	(1)
125	Cara anterior de los arcos neurales de las vértebras dorsales: plano o ligeramente excavado (0); profundamente excavado (1).	(1)
126	Articulación hiposfeno-hipantro en las vértebras dorsales: ausente (0); presente únicamente en las dorsales medias y/o posteriores (1); presente desde las dorsales anteriores hasta las posteriores (2).	(1)
127	Lámina simple que se extiende ventralmente desde el hiposfeno en	(0)

	las vértebras dorsales: ausente (0); presente (1).	
128	Vértebras dorsales con lamina espinodiapofisial: ausente (0); presente solo en las dorsales posteriores (1); presente en las dorsales posteriores y medias (2).	(2)
129	Lámina espinodiapofisial accesoria en las vértebras dorsales con espina no bifurcada: ausente (0); presente (1)	(0)
130	Lámina postespinal en las vértebras dorsales con espina no bifurcada: ausente (0); presente (1)	(0)
131	Orientación del proceso transversal en las vértebras dorsales: lateral o ligeramente dorsal (0); fuertemente dorsolateral (aproximadamente a 45° con la horizontal) (1)	(0)
132	Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales de las dorsales anteriores: anficélica (0); opistocélica (1).	(?)
133	Morfología del margen posterior de la superficie neumática lateral en las vértebras torácicas anteriores: redondeado (0); angulado o agudo (1)	(?)
134	Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales dorsales anteriores: ventralmente convexa (0); plana (1); con cresta sagital (creando dos superficies encaradas ventrolateralmente) (2); ventralmente cóncava con cresta sagital en el surco resultante (3)	(?)
135	Lámina centroprezigapofisial (cpri) en las vértebras dorsales anteriores: consiste en una lámina simple (0); bifurcada hacia la zona dorsal (=fosa infraprezigapofisial presente) (1).	(?)
136	Orientación de la espina de las vértebras dorsales anteriores: dorsal o posterodorsal (0); anterodorsal (1).	(?)
137	Relación de la altura dorsoventral del arco neural / altura dorsoventral del cuerpo vertebral en las dorsales: ≤ 1.0 (0); >1.0 (1).	(1)
138	Lámina centroprezigapofisial (cpri) en las vértebras dorsales medias y posteriores: consiste en una lámina simple (0); bifurcada hacia la zona dorsal (=fosa infraprezigapofisial presente) (1).	(1)
139	Lámina centroparapofisial anterior en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores: ausente (0); presente (1).	(1)
140	Lámina prezigoparapofisial en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores: ausente (0); presente (1).	(1)
141	Lámina centroparapofisial posterior en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores: ausente (0); presente (1)	(0)
142	Morfología del extremo terminal del proceso transversal de las vértebras dorsales: transición suave e ininterrumpida hacia la superficie dorsal del proceso transversal (0); posee una zona elevada bien diferenciada con su propia superficie encarada dorsalmente y que se conecta con la superficie dorsal del resto del proceso transversal solo por una zona con marcada pendiente (1)	(?)
143	Laminación en la cara anterior de la espina (no bifurcada) de las vértebras dorsales medias y posteriores: inexistente (0); lámina preespinal presente, lámina espinoprezigapofisial (spri) ausente (1);	(2)

	lámina preespinal ausente, lámina espinoprezigapofisial (sprl) presente (2); láminas preespinal y espinoprezigapofisial (sprl) presentes y conectadas bien directamente (convergiendo) o a través de una lámina accesoria (3); láminas preespinal y espinoprezigapofisial (sprl) presentes e inconexas (4).	
144	Postzigapófisis de la vértebras dorsales medias y posteriores sujetas dorsalmente por: sin sujeción o únicamente sujetas por la espina (0); láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y sin ninguna conexión con la lámina postespinal a través de lámina accesoria alguna (1); láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y sin ninguna conexión con la lámina postespinal a través de lámina accesoria alguna (2)	(1)
145	Fosa infradiapofisial en las vértebras dorsales: ausente (0), presente (1).	(1)
146	Contacto entre láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial (spdl+spol) en las vértebras dorsales medias y posteriores: ausente (0), presente (1).	(1)
147	Cavidad neumática supraneural en el interior de algunas o todas las vértebras dorsales: ausente (0); presente pero no abierta externamente (1); presente y abierta externamente a través de un foramen (2)	(0)
148	Proceso triangular aliforme que se proyecta lateralmente desde el extremo distal de la espina en las vértebras dorsales medias y posteriores no bifurcadas: ausente (0); presente, pero no se proyecta lateralmente más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (1); presente y muy proyectado lateralmente, más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (2)	(2)
149	Orientación de la espina neural en las dorsales medias y anteriores: vertical (0); posterior (el extremo distal se acerca al nivel de la diapófisis) (1)	(0)
150	Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales dorsales posteriores: anficélico/anfiplático (0); opistocélico (1).	(?)
151	Morfología de la sección de los cuerpos vertebrales de las dorsales posteriores: subcirculares (0); dorsoventralmente comprimidos (1).	(?)
152	Lámina centrodiapofisial posterior en las vértebras dorsales posteriores: no expandida (0); expandida e incluso bifurcada (1)	(?)
153	Posición del proceso transversal en las vértebras dorsales posteriores: posterior o posterodorsal al proceso transversal (0); dorsal al proceso transversal (1)	(?)
154	Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas dorsales posteriores no bifurcadas: ≤ 1.0 (más larga que ancha) (0); >1.0 (más ancha que larga) (1).	(0)
155	Morfología de la espina neural de las dorsales posteriores en vista anterior: rectangular a lo largo de toda su expansión con poca o nula expansión lateral (excepto en el extremo) (0); se expande mediolateralmente progresivamente durante toda o la mayor parte de su longitud (mostrando una forma de pétalo o pala) (1).	(?)

197	Pleurocelos proximales en las costillas dorsales: ausente (0); presente (1).	(0)
198	Morfología del extreme proximal de las costillas dorsales: ligeramente cóncava en las caras anterior y posterior (0); fuertemente convexa anteriormente y profundamente convexa posteriormente (1).	(?)
199	Forma de la sección de las costillas dorsales: subcircular (0); en forma de “tablón” (dimensión anteroposterior >3x dimensión mediolateral) (1).	(1)

Tabla 4.3.2:

Caracteres utilizados en el estudio filogenético referentes al esqueleto axial dorsal y su estado (Est.) en Galvesaurus herreroi. Tomados de Harris (2006; ver Anexo 1).

4.3.2 DISCUSIÓN Y COMPARACIÓN DEL REGISTRO VERTEBRAL DORSAL

Posición de los elementos dorsales en la serie

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 la 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 tal 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 ambas características indicativas 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 (Elongation Index (EI) de Upchurch, 1993) (Upchurch, 1998; Bonaparte, 1999; Wilson, 1999), sería indicativo de una dorsal media o posterior. Sin embargo si consideramos que CLH-16 pertenece a un saurópodo con las vértebras muy expandidas 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 *Haplocanthosaurus* (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) se puede asumir para una dorsal media de un organismo con vértebras “anchas”. Otro rasgo

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 aun 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 GAL00/CL/62 no presenta dudas, y la sitúa en una posición más posterior en la serie que CLH-16.

La costilla CLH-5 es posiblemente la primera costilla dorsal, ya que esta es más corta y robusta, además de presentar una sección subredondeada o subtriangular y estar el tubérculo y el capítulo más separadas que en el resto de costillas (Upchurch *et al.*, 2004), como se observa al comparar CLH-22 con GAL00/CL/102.

GAL00/CL/102 y CLH-5 son a juzgar por la morfología rectangular de la diáfisis de la costilla y su longitud costillas dorsales anteriores-medias, las más largas (Upchurch *et al.*, 2004).

Discusión y Comparación del registro vertebral dorsal

Las vértebras dorsales anteriores son, debido a su natural transición desde las cervicales las más largas de los saurópodos, mientras que las dorsales medias y posteriores son más cortas y uniformes (Upchurch *et al.*, 2004). Según estos autores las dorsales anteriores de los saurópodos basales no poseen pleurocelos ni aberturas laterales y muestran una cara articular anterior plana o ligeramente cóncava (son anficélicas o platicélicas) que se mantiene en toda la serie dorsal. La cara ventral del centro es ligeramente convexa lateromedialmente y ligeramente cóncava anteroposteriormente (como consecuencia de una suave constricción en la parte media del centro vertebral) (figura 4.3.5).

El arco neural de las dorsales de los saurópodos primitivos es aproximadamente tan alto como el centro vertebral. Las parapófisis se sitúan a una altura media en el centro vertebral en la primera dorsal y se van situando en posición más dorsal a lo largo de la serie hasta situarse muy cerca de la prezigapófisis. La superficie de articulación de las parapófisis es grande y redondeada y se orienta hacia lateral en las vértebras anteriores y hacia lateroventral en las medias y posteriores. Las prezigapófisis, que están reforzadas

en su zona ventral por la lámina centroprezigapofisial, se mantienen separadas en las dorsales anteriores y se van acercando en las dorsales medias en las que su superficie medial se orienta medioventralmente para formar el hipantro. La superficie de articulación de las prezigapofisis es plana y se orienta dorsomedialmente. El proceso transverso, que se dirige hacia lateral en la condición primitiva de los saurópodos, está reforzado por las láminas prezigodiapofisial, postzigodiapofisial y centrodiafopisial anterior. La articulación hiposfeno-hipantro está presente en las dorsales medias y posteriores. El hiposfeno es triangular, con el vértice hacia dorsal y situado en el punto donde conecta con las postzigapofisis. La postzigapofisis también está muy separada en las dorsales anteriores y se sitúan más cerca en las dorsales medias y posteriores. La superficie de articulación es plana y se orienta ventrolateralmente (figura 4.3.5).

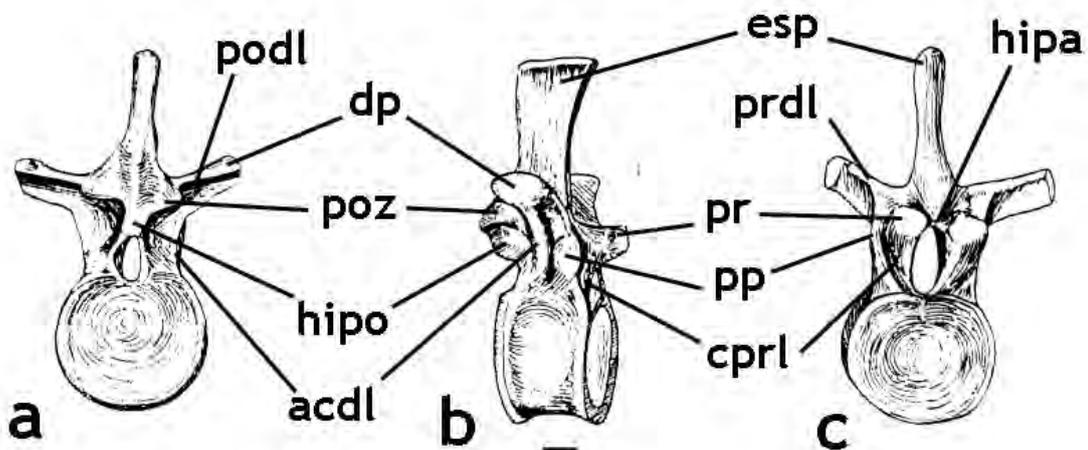


Figura 4.3.6:

Vértebra dorsal de Kotasaurus en vista posterior (a), lateral (b) y anterior en la que se observan las principales zonas homólogas presentes en los saurópodos basales. hipo: hiposfeno; hipa: hipantro; pp: parapofisis; pr: prezigapofisis; poz: postzigapofisis; dp: diapofisis; esp.: espina neural (tomada de Yadagiri, 2001). Escala 5 cm.

Las espinas dorsales incrementan su altura hasta alcanzar su altura máxima al final de la serie (de hecho las espinas más altas en los saurópodos basales son las del sacro). En los saurópodos basales las espinas son solo una placa ósea comprimida lateralmente sin láminas ni ningún otro tipo de estructura.

Las costillas dorsales alcanzan su máxima longitud en las dorsales medias-antérieures. La primera costilla es la que más se diferencia de las demás, ya que presenta una gran distancia entre el tubérculo y el capítulo, y es la más corta y pesada, siendo su sección redondeada o triangular, a diferencia de las más posteriores. Las costillas dorsales no aparecen fusionadas a las vértebras.

El registro dorsal de *Galvesaurus* presenta numerosos caracteres derivados, algunos de los cuales son además únicos entre los saurópodos y por tanto autapomorfías para *Galvesaurus herreroi*. Estas son:

- **Índice de alargamiento (EI, elongation index de Upchurch, 1993) aproximado de 0,5.** Normalmente para los saurópodos se distingue entre valores superiores e inferiores de la unidad, como límite entre las vértebras dorsales “cortas” y “largas”. Esto implica que las dorsales de *Galvesaurus* son casi el doble de cortas de las que presentan valores de EI ligeramente inferiores a 1.
- **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.
- **La parapófisis no asciende al arco neural por la lámina centrodiapofisial anterior, si no que lo hace por la centroprezigapofisial,** en la cual se sitúa la parapófisis en las vértebras dorsales medias.
- **Presenta láminas accesorias que conectan la lámina intraprezigapofisial y la centroprezigapofisial de manera que se forma bajo la prezigapófisis una pequeña cavidad neumática.**
- **Presenta una lámina accesorio bajo la parte media de cada una de las láminas postzigodiapofisiales.**
- **Entre las láminas espinoprezigapofisial y espinodiapofisial existe una profunda cavidad que presenta una corta lámina accesorio** que conecta ambas en su parte media. Este carácter también se observa en algunos rebaquisáuridos, (Calvo y Salgado, 1995) aunque se considera una convergencia.

Pero existen otros caracteres apomórficos en el registro vertebral dorsal de *Galvesaurus* que contribuyen a explicar su posición taxonómica y su comparación con otros géneros y clados de saurópodos. Se trata de la presencia de un profundo y ramificado pleurocelo cuya apertura además se sitúa en la cara lateral del centro vertebral y no en el interior de una fosa; la cara anterior del arco neural muestra numerosas cavidades y está profundamente excavada; la articulación hiposfeno-hipantro en las vértebras medias y posteriores (no en las anteriores como se discute anteriormente); arco neural más alto que el centro vertebral; láminas espinopostzigapofisial, centroparapofisial, prezigoparapofisial, espinoprezigapofisial

(no asociada a ninguna lámina preespinal) y espinopostzigapofisial (no asociada a ninguna lámina postespinal) al menos en las dorsales medias; contacto entre las láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial para unirse en una única lámina; cavidad neumática bajo las prezigapófisis como consecuencia de una lámina que podría ser la bifurcación de la lámina centroprezigapofisial; cavidad neumática infradiapofisial (aunque no se trata de una fosa en el arco neural sino más bien de una cavidad neumática formada por el espacio entre las láminas centrodiapofisiales anterior y posterior); y presencia de procesos triangulares colgantes en el ápice de las espinas neurales dorsales, los cuales se proyectan lateralmente hasta el nivel de las postzigapófisis.

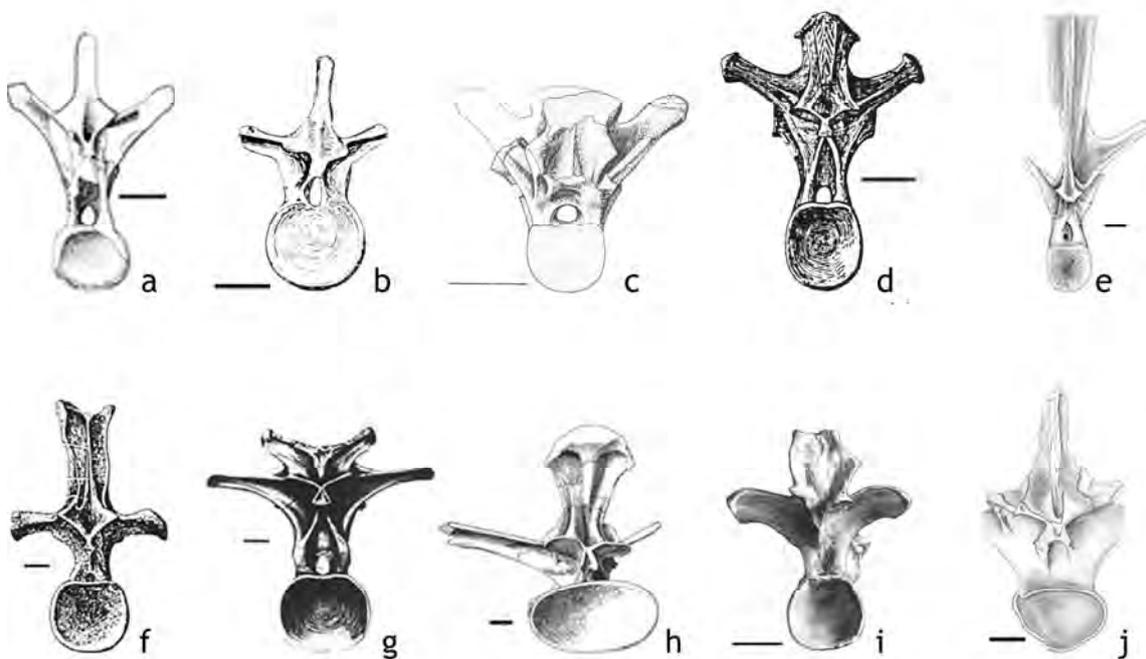


Figura 4.3.7:

Vertebras dorsales de saurópodos donde se observa la orientación de los procesos transversos y la presencia o ausencia de hiposfeno (a: Cetiosaurus; b: Kotasaurus; c: Saltasaurus; d: Haplocanthosaurus; e: Limaysaurus; f: Apatosaurus; g: Camarasaurus; h: Brachiosaurus; i: Mamenchisaurus; j: Galvesaurus. Tomados de Upchurch y Martin, 2002 (a); Yadagiri, 2001 (b); Powell, 1992 (c); Hatcher, 1903 (d); Calvo y Salgado, 1995 (e); Wilson, 1999 (f); Osborn y Mook, 1921 (g); Janensch, 1929 (h); Ouyang y Ye, 2002 (i) y este trabajo (j). Escala: 10cm.

De todas ellas la altura del arco neural superior a la del centro vertebral, la existencia de una fosa neumática infradiapofisial y la presencia de láminas prezigoparapofisiales son sinapomorfías de Sauropoda según el presente estudio cladístico. Este último carácter, revertido en algunos diplodocoideos, es según Wilson

(2002) sinapomorfía de *Barapasaurus* y todos los saurópodos más derivados, debido a que no se conserva en *Shunosaurus* (Wilson, 2002). También son sinapomórficos de Sauropoda la marcada inclinación del proceso transversal (aproximadamente a 45° con la horizontal, figura 4.3.7a, c, d, e), carácter que, como se discute más adelante, se presenta revertido en *Galvesaurus* al igual que en numerosos macronarios, y la existencia de 14 vértebras dorsales, carácter desconocido para *Galvesaurus*. La presencia de hiposfeno-hipantro (figura 4.3.7a, b, c-j) en las dorsales medias posteriores podría ser una sinapomorfía de Sauropodomorpha ya que está presente en Prosauropoda (Galton, 1984) además de en saurópodos más basales como *Shunosaurus* (Zhang *et al.*, 1984).

La presencia de 13 dorsales, de dorsales anteriores opistocélicas, caracteres no conservados en *Galvesaurus*, y de arcos neurales profundos en vista anterior, también derivado en *Galvesaurus*, caracteriza al clado *Barapasaurus* + (*Patagosaurus* + ((Omeisauridae)+ (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda))))), ya incluido en Eusauropoda. También se consideran sinapomórficos de este clado, estando de acuerdo con Wilson (2002), la presencia de dos láminas, la espinodiapofisial (figura 4.3.8) y la centroparapofisial anterior presentes en *Galvesaurus*; y en desacuerdo con Wilson (2002, quien lo considera sinapomorfía de Eusauropoda) la extensión lateromedial de la espina neural superior a la anteroposterior. Este último carácter, para el que *Galvesaurus* presenta el estado plesiomórfico, está revertido en (Omeisauridae)+ (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda))).

Por otro lado, a diferencia de Wilson (2002) no se considera sinapomórfico del clado formado por *Barapasaurus* y todos los saurópodos más derivados dos caracteres presentes en *Galvesaurus*. El primero es la presencia de la lámina compuesta espinodiapofisial + espinopostzigapofisial (carácter ilustrado en la figura 4.3.8) para formar una única en la zona media de la espina de las dorsales medias y posteriores. Esto es debido a que su distribución entre los saurópodos es diversa y en el presente estudio solo se considera un carácter adquirido de forma convergente por algunos géneros como *Losillasaurus* (Casanovas *et al.*, 2001, ver figura 4.3.10) y *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903) y que es además una sinapomorfía de los diplodócidos (excepto *Diplodocus* (Hatcher, 1901) donde desaparece por una reversión) y algunos clados de Titanosauria. El segundo es la presencia de láminas espinopostzigapofisiales para sujetar la postzigapofisis y que discurren paralelas a lo largo de toda su extensión dorsoventral sin llegar a tocarse ni conectar con ninguna lámina postespinal, lo que se considera en este trabajo como sinapomorfía de *Patagosaurus* + ((Omeisauridae) + (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda)))) al no estar presente en *Barapasaurus* (Harris, 2006). Este carácter

varía en el clado *Turiasaurus* + Neosauropoda, ya que en este grupo ambas láminas espinopostzigapofisiales están conectadas.

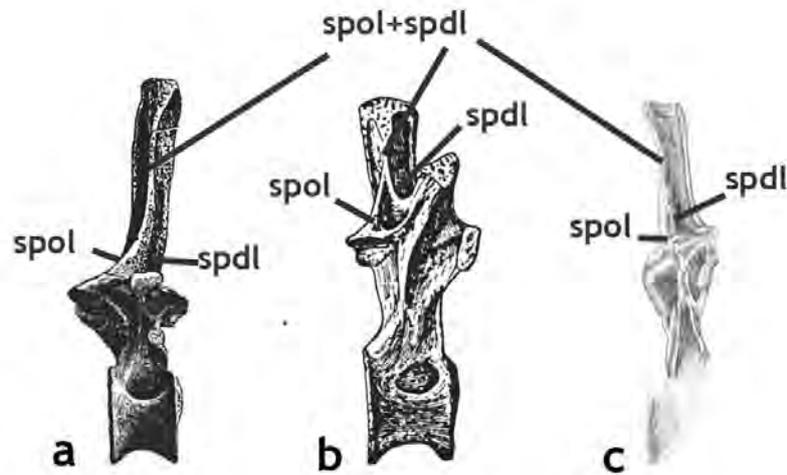


Figura 4.3.8:

Vertebras dorsales de Apatosaurus (a), Haplocanthosaurus (b) y Galvesaurus (c), donde se observa la unión entre las láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial. Tomado de Wilson (1999) y Hatcher (1903). No están a escala.

También son sinapomorfías de *Patagosaurus* + ((*Omeisauridae*) + (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda)))) presentes en *Galvesaurus* la existencia de láminas espinoprezigapofisiales no asociadas a lámina preespinal (aunque en *Cetiosaurus* este carácter es revertido al no presentar ninguna lámina (Upchurch y Martin, 2002) y en *Mamenchisaurus* sí existe lámina preespinal y no láminas espinoprezigapofisiales (Russel y Zheng, 1993)); y de pleurocelos en las vértebras presacras, aunque en eusaurópodos no neosaurópodos como *Cetiosaurus*, *Patagosaurus*, y *Omeisaurus* (Upchurch *et al.*, 2004; Harris, 2006) el pleurocelo es una simple fosa de profundidad variable, mientras que en *Galvesaurus* este es muy profundo y se prolonga y ramifica por el interior del centro vertebral. Un carácter que si comparte *Galvesaurus* con la mayoría de eusaurópodos no neosaurópodos, a excepción de *Mamenchisaurus* donde no existe pleurocelo (según Harris, 2006) es que la abertura neumática que constituye el pleurocelo comienza al mismo nivel que la cara lateral del centro vertebral y no en el fondo de una depresión profunda como en otros taxones (ver figura 4.3.15)

La presencia de hiposfeno-hipantro se extiende a todas las dorsales en (*Omeisauridae*) + (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda))), clado para el que constituye una sinapomorfía, al igual que la presencia de una espina neural más larga que ancha lateromedialmente, como se comenta anteriormente.

Omeisauridae está así mismo caracterizado por la presencia de una cavidad neumática bajo la prezigapófisis, consecuencia de poseer una lámina centroprezigapofisial dividida como se puede observar en *Omeisaurus* y *Mamenchisaurus* (Harris, 2006). *Mamenchisaurus* presenta también procesos triangulares colgantes en lo que parece ser una convergencia con algunos neosaurópodos (Russel y Zheng, 1993).

Las dorsales de *Galvesaurus* son muy diferentes a las de los cetiosáuridos a pesar de que algunos autores (Sánchez-Hernández, 2005) lo sitúan en esta familia. Sin embargo antes de discutir este punto es necesario aclarar algunos de los errores observados en el mencionado trabajo, ya que condicionan de manera importante la asignación de *Galvesaurus* a Cetiosauridae. En la descripción de CLH-16, a la que asigna la sigla MPG CLH5, Sánchez-Hernández (2005) indica que el pleurocelo se sitúa en posición anterior, cuando la cara anterior del centro vertebral y una parte importante del centro esta erosionada, siendo imposible saber la posición del centro a simple vista sin justificación. En todo caso y suponiendo que se trate de un cuerpo vertebral corto, como se indica en la descripción se situaría en una posición centrada. La estructura piramidal que menciona para la espina de esta vértebra, haciendo referencia a la descrita por Upchurch y Martin (2002) para las dorsales anteriores de *Cetiosaurus*, en la que la espina es corta y ancha, no existe como tal en *Galvesaurus*, cuya espina neural es ante todo mucho más alta, además de bastante estrecha en el ápice ensanchándose en la base de espina por efecto principalmente de las láminas espinodiapofisiales (figura 4.3.9). Al describir la espina de CLH-16 comete algún error más que se transcribe (traducido del inglés) a continuación:

“...la espina [...] es simple y diferente de las espinas bífidas presentes en Brachiosauridae y Diplodocoidea.”

La espina neural de las vértebras presacras de los braquiosáuridos, cuyo principal representante es *Brachiosaurus* es simple (Janensch, 1950) al igual que la de los diplodocoideos rebaquisáuridos (Calvo y Salgado, 1995; Wilson, 2002; Harris, 2006; Sereno *et al.*, 2007). Sánchez-Hernández (2005) indica también la presencia de láminas preespinal y postespinal, inexistentes en CLH-16; la existencia de una “excavación lateral accesoria” (término utilizado por Upchurch y Martin (2002) para describir una cavidad neumática debajo del proceso transversal) que es en realidad una rotura realizada durante la preparación del vértebra y que se sitúa bajo la prezigapófisis y la postzigapófisis, pero no bajo el proceso transversal. Este último desacierto es especialmente grave, ya que según Sánchez-Hernández (2005) constituiría una “sinapomorfía de *Galvesaurus* y *Cetiosaurus*”. También describe las láminas interprezigapofisiales como una “proyección en forma de lengua en la base de la espina

neural” la cual indica, citando a Upchurch y Martin (2002), que se trata de una autapomorfía de *Cetiosaurus*, por lo que propone considerarlo una sinapomorfía “entre *Galvesaurus* y *Cetiosaurus*”. El error que comete es que Upchurch y Martin (2002) describen esta “morfología de lengua” en las caudales de *Cetiosaurus* y no en las dorsales. Sánchez-Hernández (2005, figura 2) identifica erróneamente algunas láminas, de esta manera confunde la lámina prezigoparapofisial con la intraprezigapofisial; la lámina “infraprezigapofisial” con la lámina centroparapofisial y la lámina centroparapofisial anterior con la lámina centroprezigapofisial y a la lámina accesoria homóloga con la lámina centroprezigapofisial dividida. Además denomina lamina “precentroparapofisial” a la lámina centrodiapofisial anterior, lámina centrodiapofisial a la centrodiapofisial posterior y lámina centrodiapofisial posterior a la lámina accesoria situada bajo la postzigapófisis; denomina “medialespinopostapofisial” a la lámina espinodiapofisial; y por último denomina “lámina infrapostzigapofisial accesoria” a la lámina centropostzigapofisial y a su vez lámina infrapostzigapofisial a la postzigodiapofisial. Además identifica la prezigapófisis casi en el centro de la lámina intraprezigapofisial y el hipantro en una zona en la que no solo no hay una depresión, sino que es una de las zonas más proyectadas hacia delante de la zona intraprezigapofisial,

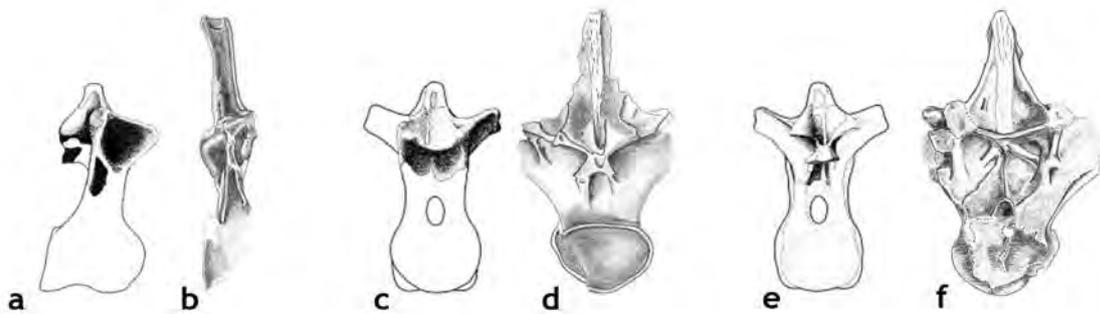


Figura 4.3.9:

Diferencias entre las espinas neurales dorsales en “forma de pirámide” de Cetiosaurus (a, c y d, tomado de Upchurch y Martin, 2002) y la espina de la dorsal media CLH-16 de Galvesaurus (b, d y f), en vista lateral (a, b), posterior (c, d) y anterior (e, f). No están a escala.

Al comparar con detalle a ambos géneros se observa que *Galvesaurus* y *Cetiosaurus* comparten numerosos caracteres comunes a todos los saurópodos o caracteres derivados comunes a todos los eusaurópodos. Sin embargo presentan numerosas diferencias (Upchurch y Martin, 2002; Upchurch *et al.*, 2004) como aquellos caracteres revertidos en *Cetiosaurus* como la pérdida de las lámina espinodiapofisiales y aquellos para los que *Cetiosaurus* ha adquirido el estado derivado como el proceso transversal orientado al menos a 45° respecto a la horizontal (figura 4.3.7), la presencia de cavidad

supraneural la presencia de hiposfeno-hipantro en toda la serie dorsal, o aquellas derivadas en *Galvesaurus* y para las que ha *Cetiosaurus* ha retenido el estado primitivo como por ejemplo la presencia de dorsales medias opistocélicas y la presencia de pleurocelos profundos y ramificados. Todo esto pone de manifiesto las diferencias entre *Galvesaurus* y *Cetiosaurus*.

Entre los eusaurópodos no neosaurópodos son de especial importancia las diferencias que se observan entre *Galvesaurus* y los otros dos saurópodos encontrados en la misma formación geológica que éste, *Losillasaurus* y *Turiasaurus*.

Algunas de las diferencias con respecto a *Losillasaurus* se detallan en este texto extraído íntegramente de un trabajo anterior del autor (Barco, 2005):

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 centropre y postzigapofisiales 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 [*Galvesaurus*], el complejo de láminas entre prezigapófisis, diapófisis y parapófisis (PPDL, ACPL y PCDL). Esta última 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 (observación personal), siendo ésta última característica la única que se mantiene para ambos en las espinas dorsales medias. Por el contrario las espinas dorsales medias de LO-11 se diferencian de CLH-16 en que son más expandidas lateromedial que anteroposteriormente, presentan unos procesos triangulares colgantes mucho más marcados [aunque alcanzarían en ambos el nivel de las zigapófisis] 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 latSPOL 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 latSPOL+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 era que realizaba 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 SPDL 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 que por tanto *Losillasaurus giganteus* y el saurópodo de Cuesta Lonsal [*Galvesaurus*] son diferentes taxones.



Figura 4.3.10:

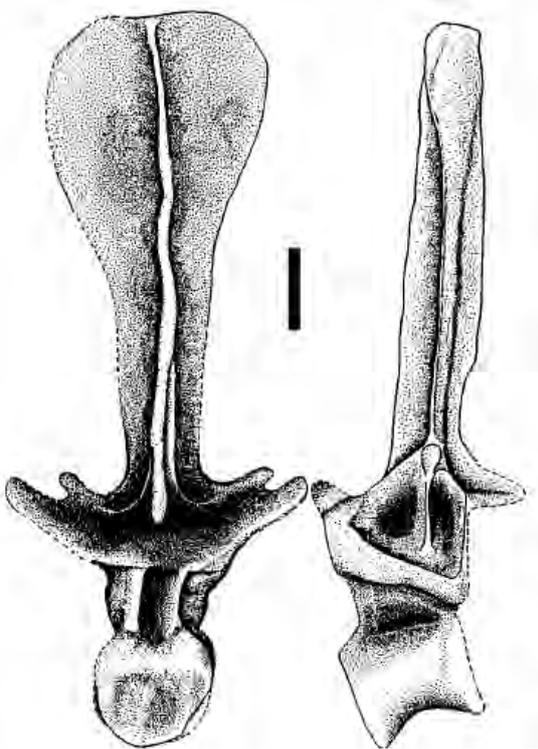
Detalles de la vertebra dorsal media de Losillasaurus giganteus (LO-11) De izquierda a derecha y de arriba abajo: vista posterior, vista anterior, vista dorsal de la espina, detalle de los pedicelos neurales y vista posterior del centro vertebral.

A estas diferencias hay que añadir que a diferencia de los de *Galvesaurus*, los pleurocelos de *Losillasaurus* no se prolongan demasiado por el interior del centro vertebral; que la orientación del proceso transverso es horizontal en *Galvesaurus* y orientado a 45° en *Losillasaurus*; y por último que *Losillasaurus* presenta lámina centroparapofisial posterior, lo que se define en este trabajo como sinapomorfía del clado *Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda) (figura 4.3.10). Ambos géneros presentan procesos triangulares colgantes, aunque se trata de una convergencia para *Losillasaurus*.

La comparación con *Turiasaurus* se basa principalmente en los caracteres que Royo-Torres *et al.*, (2006) asignaron a este taxón en la matriz que incluyen en su trabajo. La principal similitud es, además de las que se han mencionado anteriormente,

una de las sinapomorfías del clado *Turiasaurus* + Neosauropoda: la presencia de un profundo pleurocelo que se ramifica profundamente por el interior del centro vertebral. Las otras dos sinapomorfías que definen el clado, espinas neurales más anchas que largas y láminas espinopostzigapofisiales conectadas entre sí, son caracteres que están revertidos en las dorsales de *Galvesaurus*. Entre el registro dorsal conservado (que no incluye por ejemplo las dorsales anteriores ni posteriores, a excepción de las espinas, de *Galvesaurus*) existen además otras diferencias significativas que es necesario resaltar tales como la orientación del proceso transverso, horizontal en *Galvesaurus* y orientado a 45° en *Turiasaurus*, la presencia de láminas centroparapofisial anterior y posterior y láminas espinoprezigapofisiales en *Galvesaurus* y ausentes en *Turiasaurus*, así como la presencia de lámina postespinal en *Turiasaurus* ausente en *Galvesaurus*. La última diferencia, que ya ha sido mencionada, es la ausencia de cavidad neumática infradiapofisial en *Turiasaurus*.

La única sinapomorfía que caracteriza a las dorsales de Neosauropoda es la presencia de una cavidad neumática bajo la prezigapófisis, consecuencia de poseer una lámina centroprezigapofisial dividida carácter presente en *Galvesaurus* y convergente con Omeisauridae. El extremo proximal fuertemente convexo en la zona anterior y profundamente convexo anteriormente, carácter también sinapomórfico de Neosauropoda no puede ser confirmado en *Galvesaurus*. La presencia de procesos triangulares colgantes (carácter ilustrado en la figura 4.3.7 d y h) es según Wilson (2002), una sinapomorfía del clado *Jobaria* + Neosauropoda revertida en Diplodocoidea. Sin embargo como en este estudio filogenético se considera que *Jobaria* es un macronario, este carácter no engloba a todos los saurópodos como se discute más adelante.



Las dorsales de *Galvesaurus* son muy diferentes a las de Diplodocoidea. Aunque según Wilson (2002) los diplodocoideos no se caracterizan por ninguna sinapomorfía relacionada con el registro dorsal en este trabajo se han identificado cuatro, ninguna de ellas presentes en las dorsales de

Las dorsales de *Galvesaurus* son muy diferentes a las de Diplodocoidea. Aunque según Wilson (2002) los diplodocoideos no se caracterizan por ninguna sinapomorfía relacionada con el registro dorsal en este trabajo se han identificado cuatro, ninguna de ellas presentes en las dorsales de

Figura 4.3.11: *Vértebrae dorsales de Amargasaurus en las que se observa la espina neural en forma de pétalo (tomado de Salgado y Bonaparte, 1991).*

Galvesaurus. La ubicación del pleurocelo en el fondo de una fosa lateral en el cuerpo vertebral (figura 4.3.15), carácter revertido en diplodócidos y dicraeosáuridos; presencia de lámina preespinal con ausencia de lámina espinoprezigapofisial (figura 4.3.13a) y presencia de lámina postespinal (figura 4.3.14c) y espina expandida mediolateralmente hacia dorsal (forma de pétalo, carácter que se revierte en los diplodócidos) (figura 4.3.11). Además de por estas sinapomorfías, los rebaquisáuridos están caracterizados por la pérdida del hiposfeno-hipantro y por situar el proceso transverso a un nivel posterior a la parapófisis, caracteres distintos a *Galvesaurus*.

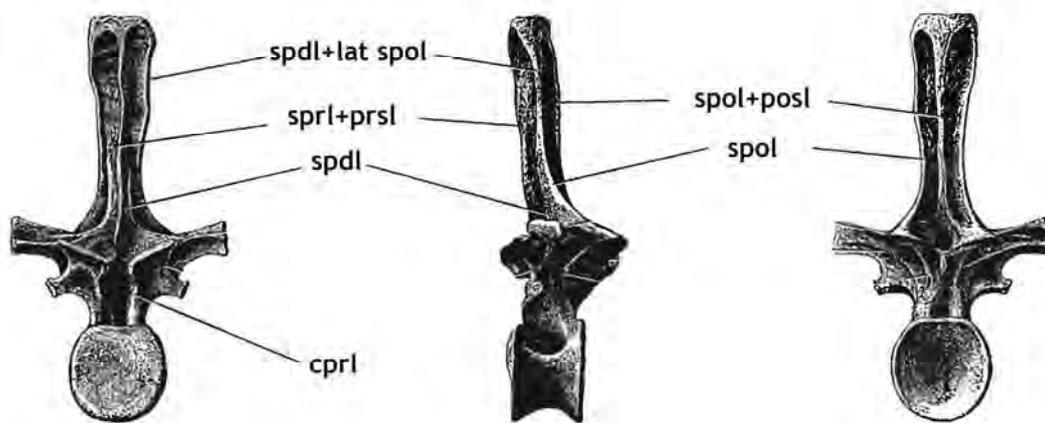


Figura 4.3.12:

Láminas diagnósticas para las dorsales de los saurópodos presentes en Apatosaurus, género en el que están registradas todas a excepción de la centroparapofisial posterior (pcpl), la cual se puede observar en Diplodocus. Modificado de Wilson (1999).

Dentro de Fagellicaudata, caracterizado por la presencia de solo 10 vértebras dorsales, hay dos grandes grupos. Dicraeosauridae posee como caracteres sinapomórficos para las dorsales que además los diferencian de *Galvesaurus*, la pérdida de los pleurocelos, la pérdida la cavidad neumática bajo las prezigapófisis en las dorsales medias y posteriores y la pérdida de lámina prezigoparapofisial. Las sinapomorfías de los diplodócidos son la pérdida de cavidad neumática bajo las prezigapófisis en las dorsales anteriores, la pérdida de la morfología de las espinas en forma de pétalo y el contacto entre las láminas espinopostzigapofisial y espinodiapofisial (figura 4.3.12). Este carácter era considerado por Wilson (2002) como sinapomorfía de *Barapasaurus* y todos los saurópodos más derivados, sin embargo la revisión del mismo por parte de Harris (2006) y la reasignación de caracteres motiva este cambio. La última de las sinapomorfías de Diplodocidae se trata de una reversión también presente en *Galvesaurus* aunque de manera convergente, es la orientación casi horizontal del proceso transverso en las dorsales (figura 4.3.12).

La única sinapomorfía que define a *Macronaria* es la forma del pleurocelo en las dorsales anteriores, el cual presenta una zona anterior con un ángulo muy agudo, carácter no conservado en *Galvesaurus*. En este punto se distingue el clado *Lourinhasaurus* + *Jobaria* caracterizado por dos reversiones, la pérdida de pleurocelo y la pérdida de hiposfeno-hipantro, lo cual distingue a ambos géneros de *Galvesaurus*.

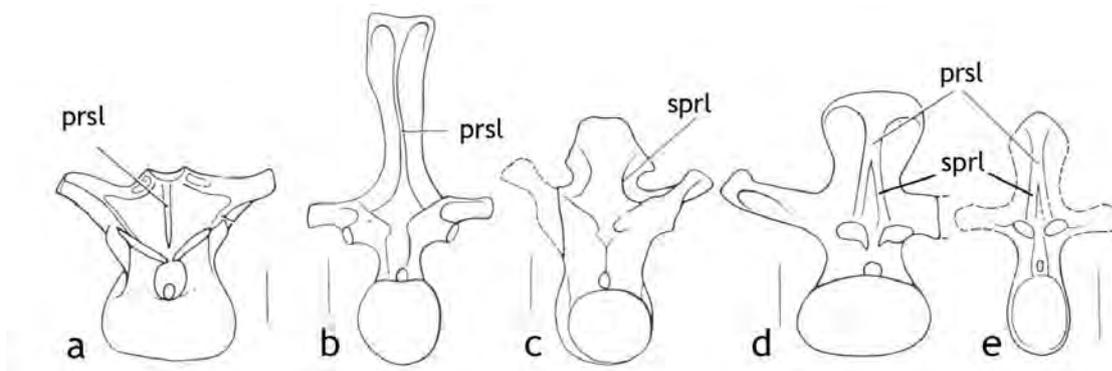


Figura 4.3.13:

Ilustración del carácter que indica la presencia de: únicamente lámina prespinal en Opisthocoelicaudia (a), y Apatosaurus (b); únicamente láminas espinoprezygapofisiales en Camarasaurus (c); y láminas espinoprezygapofisiales conectadas con la prespinal en Brachiosaurus (d) y Andesaurus (e). Escala 20 cm. Modificado de Salgado et al., (1997).

Los caracteres sinapomórficos del clado *Haplocanthosaurus* + (*Camarasaurus* + (*Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*)))) + Titanosauriformes, todos ellos presentes en *Galvesaurus*, son tres reversiones, la pérdida de la lámina centroparapofisial posterior, la pérdida de la conexión de las láminas espinopostzigapofisiales con la postespinal y la presencia de una espina neural con mayor extensión anteroposterior que lateromedial, y una apomorfía, la aparición de procesos triangulares colgantes aunque en este clado no se proyectan demasiado lateralmente, como se observa en *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903; figura 4.3.7d) y si lo hace en el clado *Camarasaurus* + (*Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*)))) + Titanosauriformes, donde llegan hasta el nivel de las postzigapófisis lo que constituye una sinapomorfía presente en *Galvesaurus*. También son sinapomorfías de este clado la orientación horizontal del proceso transversal, reversión que también aparece en los diplodócidos de manera convergente y que se observa en *Galvesaurus*, la presencia de sección en las costillas dorsales con una extensión anteroposterior al menos tres veces superior a la lateromedial, también presente en *Galvesaurus*, y la opistocelia de las vértebras dorsales posteriores, aspecto desconocido en *Galvesaurus* pero que se observa ya en *Camarasaurus* (Ostrom y McIntosh, 1966) y en todos los saurópodos más derivados sin que se observe ninguna reversión e incluso de manera convergente en

Mamenchisaurus (Russell y Zheng, 1993). Algunas diferencias marcadas entre *Camarasaurus* y *Galvesaurus* son la ausencia del contacto entre láminas espinodiapofisiales y espinopostzigapofisiales y la presencia de cavidad supraneural en *Camarasaurus* (Ostrom y McIntosh, 1966).

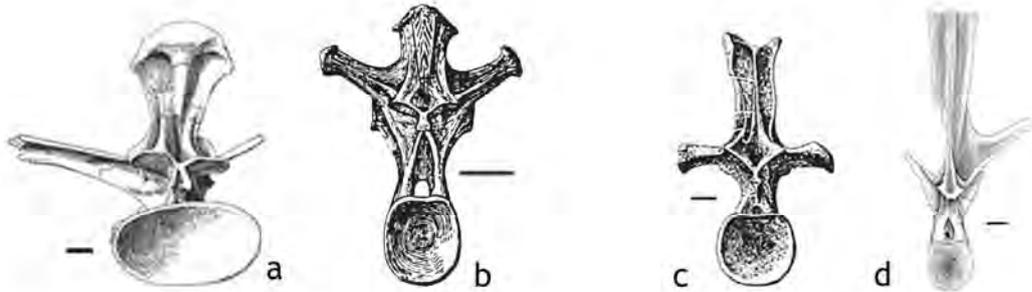


Figura 4.3.14:

Ilustración del carácter que indica la presencia de: lámina postespinal y láminas espinopostzigapofisiales sin conectar en Brachiosaurus (b) y Haplocanthosaurus (b); y conectadas ambas en Apatosaurus (c) y Limaysaurus (d) Escala 10 cm. Tomado de Janensch (1950) (a); Hatcher (1903), (b); Ostrom y McIntosh (1966) (c); Calvo y Salgado (1995) (d).

El clado de macronarios no titanosauriformes *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))) se caracteriza en su registro dorsal por una única sinapomorfía, cuyo estado es desconocido para *Galvesaurus*, que es la presencia de hiposfeno únicamente en dorsales medias y posteriores. Los clados internos a este se definen por caracteres ausentes en *Galvesaurus*, que queda como grupo hermano de *Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*)) el cual se caracteriza por la adquisición de nuevo de un proceso transversal fuertemente orientado hacia dorsolateral, la pérdida de la lámina centroprezigapofisial dividida y por tanto de la cavidad neumática infraprezigapofisial, la pérdida de la cavidad neumática supraneural y la pérdida del proceso triangular colgante en las espinas dorsales. Dentro de este clado se observa de nuevo la presencia de una espina lateromedialmente más expandida en *Tastavinsaurus* (Canudo *et al.*, 2008b). La presencia de tejido neumático en las vértebras presacras es un carácter no utilizado por Harris (2006) por lo que no se ha incluido en este trabajo. Según Wilson (2002) es un carácter sinapomórfico de Titanosauriformes, aunque la presencia de grandes cámaras y cavidades neumáticas está presente al menos en *Galvesaurus* y en *Tastavinsaurus* (Canudo *et al.*, 2008b), por lo que en futuros estudios la distribución de este carácter deberá ser revisada.

Titanosauriformes se caracteriza por la presencia de una cresta sagital en la cara ventral de las dorsales, carácter derivado respecto a *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))) + Titanosauriformes que se caracteriza, según los resultados del presente estudio cladístico, por una cara ventral plana. Este aspecto no ha quedado conservado en *Galvesaurus*. Otras sinapomorfías de Titanosauriformes y que diferencian a *Galvesaurus* de los integrantes de este clado son la presencia de cavidades neumáticas en la zona proximal de las costillas dorsales, la ausencia de lámina espinodiapofisial en las dorsales medias (solo está presente en las dorsales posteriores) y la presencia de láminas postespinal y preespinal (caracteres convergentes en ambos casos con Diplodocoidea) aunque en el caso de esta última está acompañada de las láminas espinoprezigapofisiales, que ya se encontraban en el clado que constituye *Patagosaurus* y todos los saurópodos más derivados, con las que converge la lámina preespinal. Este clado vuelve a recuperar la presencia de lámina centroparapofisial posterior que se había perdido en *Haplocanthosaurus* + (*Camarasaurus* + (*Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*)))))) + Titanosauriformes. Estos caracteres se pueden observar con claridad en *Brachiosaurus* (Janensch, 1950).

La inclusión de *Euhelopus* en el clado Somphospondily hace que el aumento del número de vértebras de la serie dorsal a 14 (Young, 1935), lo que supone una reversión al estado presente en los saurópodos más basales, sea una sinapomorfía del clado que posteriormente cambia en Titanosauria, clado caracterizado por la presencia de solo 10 dorsales. Como se menciona anteriormente este carácter no es comparable con *Galvesaurus*, ya que el número de dorsales es desconocido en este género. Si que se pueden comparar el resto de sinapomorfías que caracterizan tanto a Somphospondily como a Titanosauria y que diferencian claramente a *Galvesaurus* de estos clados. La presencia de un proceso triangular colgante pero que no se proyecta demasiado lateralmente, la presencia de un pleurocelo profundo pero no bifurcado hacia el interior del centro vertebral, la orientación hacia posterior de la espina dorsal y la presencia de una lámina centrodiapofisial posterior bifurcada son caracteres diagnósticos de Somphospondily que diferencian a los integrantes de este clado de *Galvesaurus*. Al igual que lo es la presencia de nuevo de una espina dorsal más expandida lateromedialmente que anteroposteriormente, sinapomorfía de Titanosauria. Las otras dos sinapomorfías de Titanosauria sí que están presentes en *Galvesaurus*. Se trata de la presencia de conexión entre las láminas espinodiapofisial-espinopostzigapofisial, lo que se trata de una convergencia no solo Titanosauria si no también con Diplodocidae (a excepción de *Diplodocus* que la pierde de nuevo), con *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903) y con *Losillasaurus* (Casanovas *et al.*, 2001) (figura 4.3.10), y la recuperación de

la lámina espinodiapofisial en las dorsales medias, la cual está ausente en los titanosauriformes no titanosaurios.

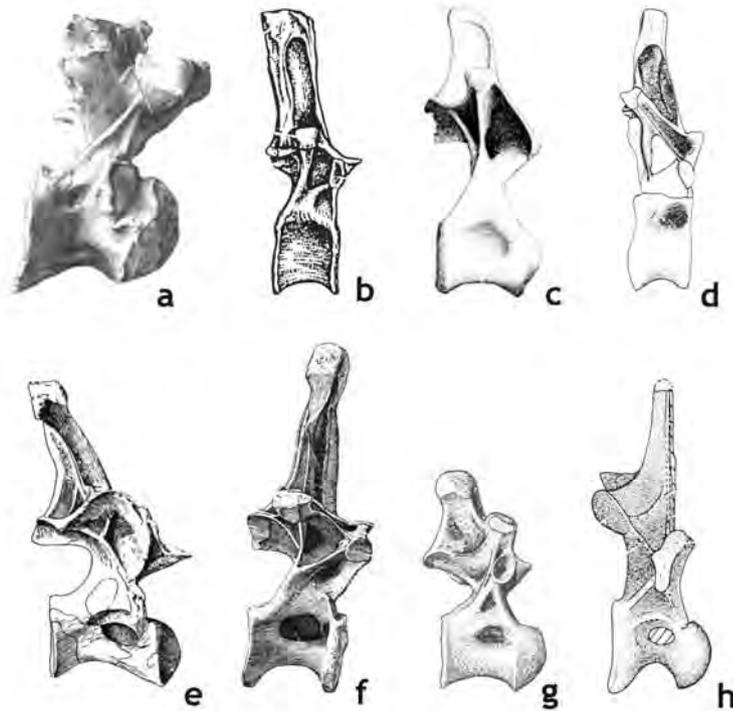


Figura 4.3.15:

Distintos estados de los pleurocelos en las vértebras dorsales de algunos saurópodos. Dorsales sin pleurocelo en Mamenchisaurus (a) y Jobaria (b); con fosas laterales poco profundas en Cetiosaurus (c) y Patagosaurus (d); con fosas profundas y abertura en la cara lateral del cuerpo en Brachiosaurus (e) y Diplodocus (f) y con fosas profundas pero con abertura situada al fondo de una fosa lateral en Saltasaurus (g) y Limaysaurus (h) (tomado de Ouyang y He, 2002; Sereno et al., 1999; Upchurch y Martin, 2002; Bonaparte, 1986; Janensch, 1950; Hatcher, 1901; Powell, 1992; Calvo y Salgado, 1995).

Dentro de Titanosauria destacan los siguientes caracteres que contribuyen a diferenciar más a sus integrantes de *Galvesaurus*: la pérdida de la articulación hiposfeno-hipantro ausente en los titanosaurios más derivados que *Andesaurus* (donde sí se observa según Calvo y Bonaparte, 1991), aunque nuevamente vuelve a aparecer en *Rapetosaurus* (Curry Rogers y Forster, 2001). *Rapetosaurus* no presenta sin embargo lámina centroparapofisial anterior, ni lámina prezigoparapofisial (Harris, 2006). Al observar la matriz de Harris (2006) otra diferencia marcada es la ausencia en Titanosaurios como *Malawisaurus*, *Saltasaurus* y *Alamosaurus* de la lámina espinoprezigadiapofisial, presente en *Galvesaurus*. Por último en aquellos titanosaurios más derivados en los que se puede observar la ubicación de la apertura del pleurocelo, como son *Saltasaurus* y *Opisthocoelicaudia*, ésta se sitúa en el fondo de una fosa o depresión situada en la cara lateral del centro vertebral (Powell, 1992; Borsuk-Bialynicka, 1987; ver figura 4.3.15).

Clado	Nº.- Sinapomorfía (cambio)
Sauropoda	<p>122. Número de vértebras dorsales: 14 (0→1)</p> <p>131. Orientación del proceso transversal en la vértebras dorsales fuertemente dorsolateral (aproximadamente a 45° con la horizontal) (0→1)</p> <p>137. Relación de la altura dorsoventral del arco neural / altura dorsoventral del cuerpo vertebral en las dorsales >1.0 (0→1)</p> <p>140. Lámina prezigoparapofisial en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores presente (0→1)</p> <p>145. Fosa infradiapofisial en las vértebras dorsales presente (0→1)</p>
<i>Barapasaurus</i> + (<i>Patagosaurus</i> + ((<i>Omeisauridae</i>) + (<i>Cetiosaurus</i> + (<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda))))))	<p>122. Número de vértebras dorsales: 12 (2 →3)</p> <p>125. Cara anterior de los arcos neurales de las vértebras dorsales profundamente excavado (0 → 1)</p> <p>128. Vértebras dorsales con lamina espinodiapofisial presente en las dorsales posteriores y medias (0→2)</p> <p>132. Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales de las dorsales anteriores opistocélica (0) (0 → 1)</p> <p>139. Lámina centroparapofisial anterior en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores ausente (0) (1 → 0)</p> <p>154. Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas dorsales posteriores no bifurcadas >1.0 (más ancha que larga) (0 → 1)</p>
<i>Patagosaurus</i> + ((<i>Omeisauridae</i>) + (<i>Cetiosaurus</i> + (<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda))))	<p>123. Fosa neumática lateral en la mayoría de las vértebras dorsales presente como simple aunque profunda fosa (1) (0 → 1)</p> <p>143. Laminación en la cara anterior de la espina (no bifurcada) de la vértebras dorsales medias y posteriores lámina preespinal ausente, lámina espinoprezigapofisial (sprl) presente (0 → 2)</p> <p>144. Postzigapófisis de la vértebras dorsales medias y posteriores sujetas dorsalmente por láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y sin ninguna conexión con la lámina postespinal a través de lámina accesoria alguna (0 → 1)</p>
(<i>Omeisauridae</i>) + (<i>Cetiosaurus</i> + (<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda))))	<p>126. Articulación hiposfeno-hipantro en las vértebras dorsales presente desde las dorsales anteriores hasta las posteriores (1 →2)</p> <p>154. Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas dorsales posteriores no bifurcadas ≤ 1.0 (más larga que ancha) (1→0)</p>

Omeisauridae	138. Lámina centroprezigapofisial (cpri) en las vértebras dorsales medias y posteriores bifurcada hacia la zona dorsal (=fosa infraprezigapofisial presente) (0 → 1)
<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda)	141. Lámina centroparapofisial posterior en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores presente (0 → 1)
<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda	123. Fosa neumática lateral en la mayoría de las vértebras dorsales presente en forma de excavación profunda ramificada hacia el interior de centro y la base del arco neural (dejando una simple lámina ósea en el cuerpo vertebral) (1 → 2) 144. Postzigapófisis de la vértebras dorsales medias y posteriores sujetas dorsalmente por láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y conectadas con la lámina postespinal en la zona proximal bien directamente o a través de una lámina accesoria (1 → 2) 154. Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas dorsales posteriores no bifurcadas >1.0 (más ancha que larga) (0 → 1)
Neosauropoda	138. Lámina centroprezigapofisial (cpri) en las vértebras dorsales medias y posteriores bifurcada hacia la zona dorsal (=fosa infraprezigapofisial presente) (0 → 1) 198. Morfología del extremo proximal de las costillas dorsales fuertemente convexa anteriormente y profundamente convexa posteriormente (0 → 1)
Diplodocoidea	124. Ubicación del foramen lateral neumático en los cuerpos vertebrales dorsales situado en el interior de una fosa neumática (1 → 2) 130. Lámina postespinal en las vértebras dorsales con espina no bifurcada presente (0 → 1) 143. Laminación en la cara anterior de la espina (no bifurcada) de la vértebras dorsales medias y posteriores lámina preespinal presente, craneal lámina espinoprezigapofisial (sprl) ausente (2 → 1) 155. Morfología de la espina neural de las dorsales posteriores en vista anterior se expande mediolateralmente progresivamente durante toda o la mayor parte de su longitud (mostrando una forma de pétalo o pala) (0 → 1)
Rebbachisauridae	126. Articulación hiposfeno-hipantro en las vértebras dorsales ausente (2 → 0) 153. Posición del proceso transversal en las vértebras dorsales posteriores dorsal al proceso transversal (0 → 1)
Fagellicaudata	122. Número de vértebras dorsales ≤ 10 (3 → 5)

<p>Dicraeosauridae</p>	<p>123. Fosa neumática lateral en la mayoría de las vértebras dorsales ausente (2 → 0).</p> <p>124. Ubicación del foramen lateral neumático en los cuerpos vertebrales dorsales ausente (2→0)</p> <p>138. Lámina centroprezigapofisial (cpri) en las vértebras dorsales medias y posteriores consiste en una lámina simple (1→0)</p> <p>140. Lámina prezigoparapofisial en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores ausente (1→0)</p> <p>198. Morfología del extremo proximal de las costillas dorsales ligeramente cóncava en las caras anterior y posterior (1→0)</p>
<p>Diplodocidae</p>	<p>131. Orientación del proceso transversal en las vértebras dorsales lateral o ligeramente dorsal (1→0)</p> <p>135. Lámina centroprezigapofisial (cpri) en las vértebras dorsales anteriores consiste en una lámina simple (1→0)</p> <p>146. Contacto entre láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial (spdi+spol) en las vértebras dorsales medias y posteriores presente (0→1)</p> <p>155. Morfología de la espina neural de las dorsales posteriores en vista anterior rectangular a lo largo de toda su expansión con poca o nula expansión lateral (excepto en el extremo) (1→0)</p>
<p>Macronaria</p>	<p>133. Morfología del margen posterior de la superficie neumática lateral en las vértebras torácicas anteriores angulado o agudo (0→1)</p>
<p><i>Lourinhasaurus + Jobaria</i></p>	<p>123. Fosa neumática lateral en la mayoría de las vértebras dorsales ausente (2→0)</p> <p>126. Articulación hiposfeno-hipantro en las vértebras dorsales ausente (2→0)</p>
<p><i>Haplocanthosaurus + (Camarasaurus + (Galvesaurus + (Phuwiangosaurus + (Aragosaurus + (Tastavinsaurus + Venenosaurus)))) + Titanosauriformes</i></p>	<p>141. Lámina centroparapofisial posterior en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores ausente (1→0)</p> <p>144. Postzigapófisis de las vértebras dorsales medias y posteriores sujetas dorsalmente por láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y sin ninguna conexión con la lámina postespinal a través de lámina accesoria alguna (2→1)</p> <p>148. Proceso triangular aliforme que se proyecta lateralmente desde el extremo distal de la espina en las vértebras dorsales medias y posteriores (no bifurcadas) presente, pero no se proyecta lateralmente más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (0→1)</p> <p>154. Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas dorsales posteriores no bifurcadas ≤ 1.0 (más larga que ancha) (1→0)</p>

<p><i>Camarasaurus</i> + (<i>Galvesaurus</i> + (<i>Phuwiangosaurus</i> + (<i>Aragosaurus</i> + (<i>Tastavinsaurus</i> + <i>Venenosaurus</i>)))) + Titanosauriformes</p>	<p>131. Orientación del proceso transverso en la vértebras dorsales lateral o ligeramente dorsal (1→0)</p> <p>148. Proceso triangular aliforme que se proyecta lateralmente desde el extremo distal de la espina en las vértebras dorsales medias y posteriores (no bifurcadas presente y muy proyectado lateralmente, más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (1→2)</p> <p>150. Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales dorsales posteriores opistocélico (0→1)</p> <p>199. Forma de la sección de las costillas dorsales (W142): en forma de “tablón” (dimensión anteroposterior >3x dimensión mediolateral) (0 →1)</p>
<p><i>Galvesaurus</i> + (<i>Phuwiangosaurus</i> + (<i>Aragosaurus</i> + (<i>Tastavinsaurus</i> + <i>Venenosaurus</i>)))+ Titanosauriformes</p>	<p>134. Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales dorsales anteriores plana (0→1)</p>
<p><i>Galvesaurus</i> + (<i>Phuwiangosaurus</i> + (<i>Aragosaurus</i> + (<i>Tastavinsaurus</i> + <i>Venenosaurus</i>)))</p>	<p>126. Articulación hiposfeno-hipantro en las vértebras dorsales presente únicamente en las dorsales medias y/o posteriores (2→1)</p>
<p><i>Phuwiangosaurus</i> + (<i>Aragosaurus</i> + (<i>Tastavinsaurus</i> + <i>Venenosaurus</i>))</p>	<p>131. Orientación del proceso transverso en la vértebras dorsales fuertemente dorsolateral (aproximadamente a 45° con la horizontal) (0 → 1)</p> <p>138. Lámina centroprezigapofisial (cpri) en las vértebras dorsales medias y posteriores consiste en una lámina simple (1→0)</p> <p>147. Cavity neumática supraneural en el interior de algunas o todas las vértebras dorsales ausente (2→0)</p> <p>148. Proceso triangular aliforme que se proyecta lateralmente desde el extreme distal de la espina en las vértebras dorsales medias y posteriores (no bifurcadas) ausente (2→0)</p>
<p><i>Aragosaurus</i> + (<i>Tastavinsaurus</i> + <i>Venenosaurus</i>)</p>	<p>133. Morfología del margen posterior de la superficie neumática lateral en las vértebras torácicas anteriores redondeado (1→ 0)</p> <p>154. Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas dorsales posteriores no bifurcadas >1.0 (más ancha que larga) (0→1)</p>
<p>Titanosauriformes</p>	<p>128. Vértebras dorsales con lamina espinodiapofisial presente solo en las dorsales posteriores (2→ 1)</p> <p>130. Lámina postespinal en las vértebras dorsales con espina no bifurcada presente (0→1)</p> <p>134. Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales dorsales anteriores con cresta sagital (creando dos superficies encaradas ventrolateralmente) (1→2)</p> <p>141. Lámina centroparapofisial posterior en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores presente (0→1)</p>

	<p>143. Laminación en la cara anterior de la espina (no bifurcada) de la vértebras dorsales medias y posteriores láminas preespinal y espinoprezigapofisial (sprl) presentes y conectadas bien directamente (convergiendo) o a través de una lámina accesoria (2→3)</p> <p>197. Pleurocelos proximales en las costillas dorsales presente (0 →1)</p>
Somphospondily	<p>122. Número de vértebras dorsales 14 (3→1)</p> <p>123. Fosa neumática lateral en la mayoría de las vértebras dorsales presente como simple aunque profunda fosa (2→1)</p> <p>148. Proceso triangular aliforme que se proyecta lateralmente desde el extreme distal de la espina en las vértebras dorsales medias y posteriores presente, pero no se proyecta lateralmente más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (2→1)</p> <p>149. Orientación de la espina neural en las dorsales medias y anteriores posterior (el extremo distal se acerca al nivel de la diapófisis) (0→1)</p> <p>152. Lámina centrodiapofisial posterior en las vértebras dorsales posteriores expandida e incluso bifurcada (0→1)</p> <p>198. Morfología del extreme proximal de las costillas dorsales ligeramente cóncava en las caras anterior y posterior (1→0)</p>
Titanosauria	<p>122. Número de vértebras dorsales ≤ 10 (1→5)</p> <p>128. Vértebras dorsales con lamina espinodiapofisial presente en las dorsales posteriores y medias (1→2)</p> <p>146. Contacto entre láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial (spdl+spol) en las vértebras dorsales medias y posteriores presente (0→1)</p> <p>154. Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas dorsales posteriores no bifurcadas >1.0 (más ancha que larga) (0→1)</p> <p>199. Forma de la sección de las costillas dorsales subcircular (1 →0)</p>

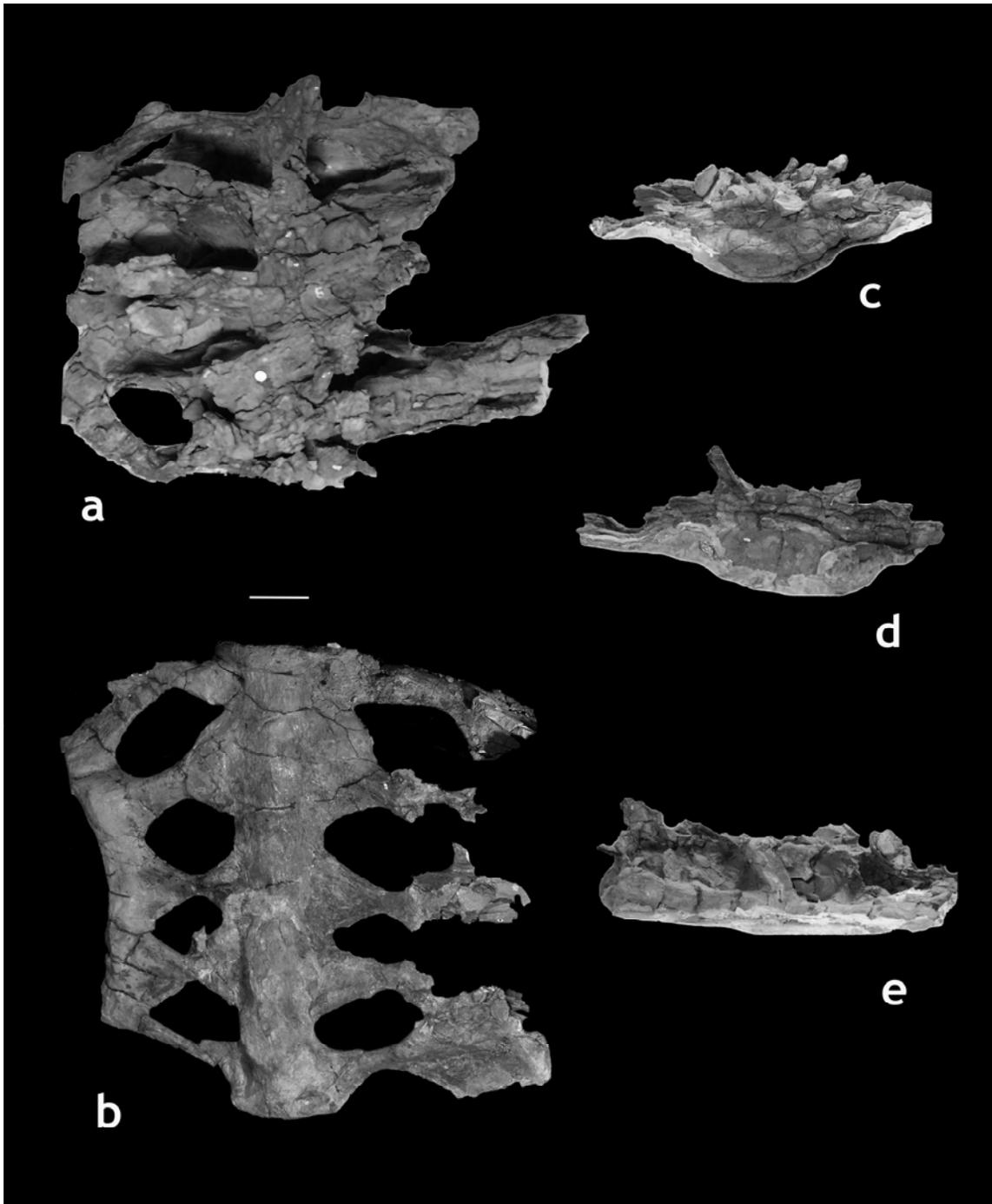
Tabla 4.3.3:

Sinapomorfías relativas al registro vertebral dorsal que caracterizan los principales clados de saurópodos resultantes del presente estudio. El cambio de carácter que significa la sinapomorfía está marcado por una flecha (→: cambio ambiguo; ➔: cambio no-ambiguo)

4.4 SACRO

4.4.1 DESCRIPCIÓN

El sacro de *Galvesaurus herreroi* (GAL01/CL/90) está bastante completo. Le falta la barra iliaca derecha y la zona distal de las costillas sacras del mismo lado, que parecen haberse perdido antes de fosilizar. Las espinas sacras están rotas y únicamente se ha preservado en conexión la de la última sacra (a la que le falta sin embargo el extremo distal) y el extremo distal de otra espina sacra, que posiblemente también se rompió antes de fosilizar.



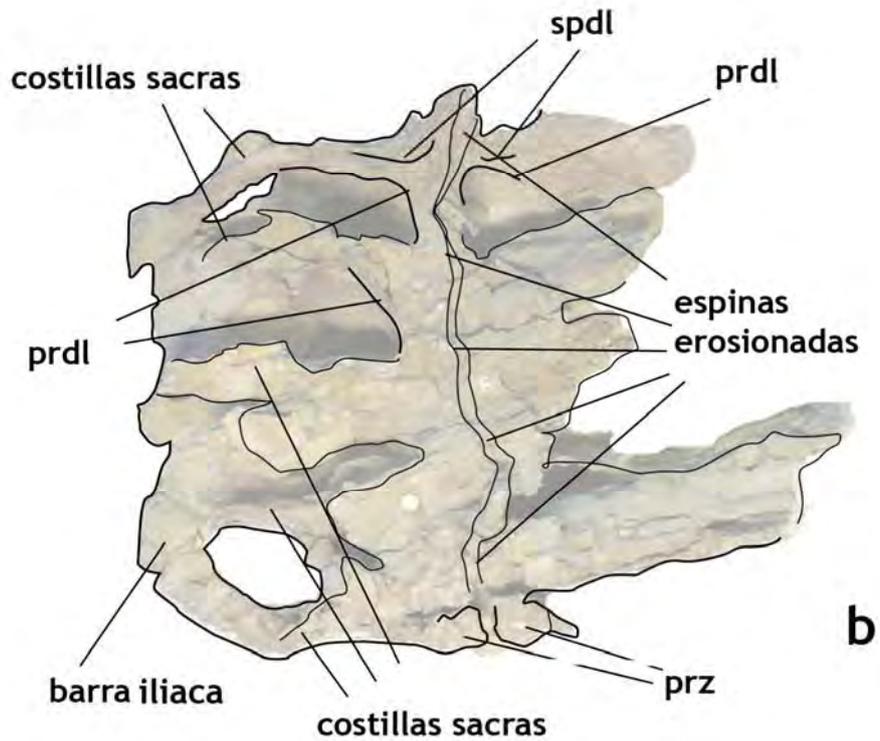
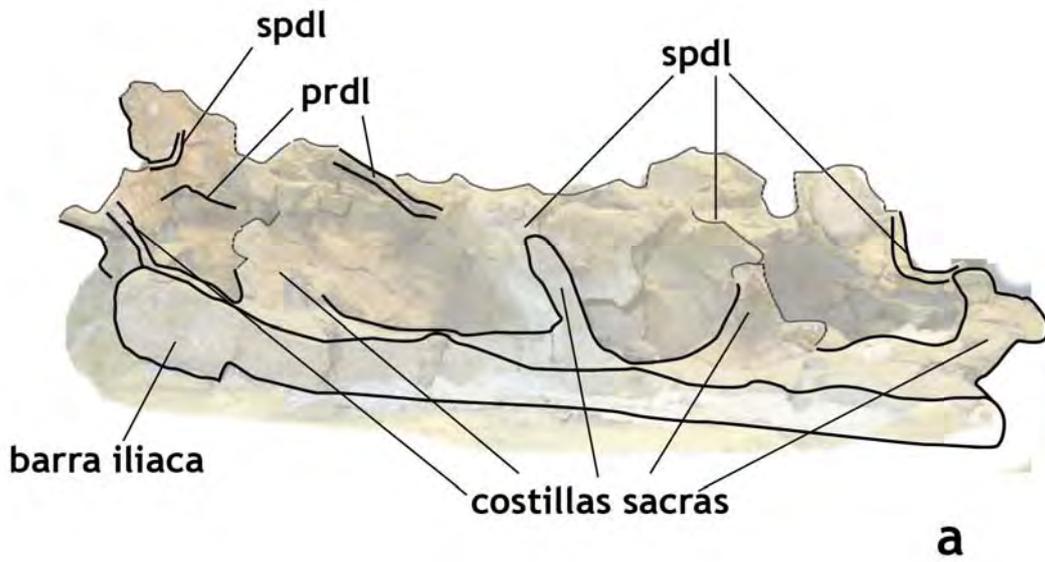


Figura 4.4.1 (página anterior):

Sacro de *Galvesaurus* en vista dorsal (a), ventral (b), anterior (c), posterior (d) y lateral derecha (e).

Figura 4.4.2 (arriba):

Croquis con algunas de las partes conservadas en el sacro de *Galvesaurus* en vista lateral (a) y dorsal (b). Abreviaturas de las láminas en Tabla 3.3.

Está constituido por cinco vértebras completamente fusionadas en las que no se observan trazas de la unión entre ellas aunque si un ensanchamiento, que se reduce en la zona central de los centros vertebral es. El conjunto de vértebras sacras forma un cilindro recto, sin curvatura dorsal aparente. En la zona media del centro vertebral se observa con claridad un ligero estrechamiento. El diámetro del cuerpo vertebral de S1 es de unos 13 cm en la zona central del cuerpo y va disminuyendo gradualmente hacia posterior siendo el cuerpo vertebral de S4 el más estrecho de todos, para ensancharse ligeramente hacia la última sacra, pese a lo cual es considerablemente más estrecha (unos 10 cm) que S1.

La cara ventral de las 3 primeras vértebras sacras, y especialmente S1 y S2 es solo ligeramente convexa, prácticamente plana y se proyecta muy poco hacia ventral con respecto a la zona ventral de las costillas sacras y su unión con el centro vertebral (figuras 4.4.1 y 4.4.3). De hecho la cara ventral del centro de S2 se proyecta hacia lateral hasta convertirse en la ventral de las costillas sacras sin apenas discontinuidad. Por el contrario la cara ventral de S5 y especialmente de S4, es marcadamente convexa y se proyecta hacia ventral de forma considerable respecto a la zona de fusión de las costillas sacras y el centro vertebral. Este aspecto se ve más resaltado por la depresión que se observa bajo la unión de las costillas sacras con el centro vertebral, ligera en S3 y S4, y más profunda en S5, especialmente en la zona más posterior donde se observa una cavidad entre la costilla y la cara articular posterior de la última sacra. Carece de quilla o surco en la zona ventral de las sacras.

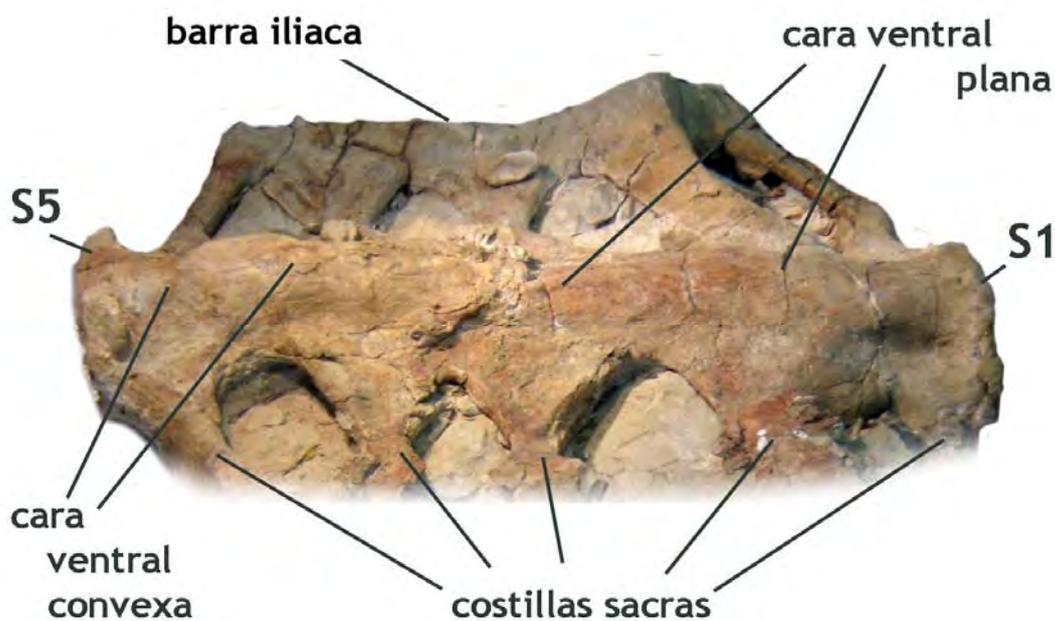


Figura 4.4.3:
Algunos detalles del sacro de Galvesaurus en vista lateroventral.

Las caras articulares del los centros vertebral es son planas, aunque ligeramente convexa la cara anterior de S1 y ligeramente cóncava la posterior de S5. Un aspecto destacable de los cuerpos vertebral es de las sacras es la marcada expansión lateromedial que se observa en las caras articulares, que es casi el doble de la expansión dorsoventral en la cara posterior del centro de S5 (A/H =aprox. 1,8) y lo supera en la cara anterior del centro de S1 ($A/H=2,2$) (figura 4.4.1). No se observan pleurocelos ni ningún tipo de neumaticidad, de hecho el tejido de los centros vertebral es sólido y sin restos de cámaras ni celdillas como se pudo observar durante la preparación del sacro (ver figura 4.4.4c).

El canal neural se observa con claridad en la primera sacra, y es relativamente más ancho que el de la dorsal CLH-16. La relación entre el arco neural y el centro vertebral no es posible medirla, ya que no se ha conservado ningún arco neural completo.

Las parapófisis se sitúan en la zona media alta del centro vertebral y ocupa en las 4 primeras vértebras sacras la práctica totalidad de la expansión anteroposterior del cuerpo vertebral, lo que implica que los *tuberculum* de las costillas sacras 1 a 4 están en conexión (figuras 4.4.1 y 4.4.3). La parapófisis de la S5 no ocupa la totalidad del centro vertebral, al ser menos expandido anteroposteriormente el tubérculo de la costilla correspondiente. Desde la parapófisis se proyecta verticalmente hacia dorsal, una lámina que conecta con el proceso transversal (figura 4.4.4a). En ella se observa una pequeña cavidad neumática en la zona posterior justo por encima de la parapófisis, que motiva que en vista anterior la orientación de esta lámina se ligeramente hacia posterior, y por encima de la misma se modifica para orientarse verticalmente. Se observa así mismo en las vértebras S3 y S4 una pequeña cavidad neumática en el arco neural sobre la parapófisis limitada por un pequeño reborde en la zona anterior (que podría tratarse de una lámina análoga a la prezigoparapofisial) y de una lámina accesoria sobre la cual se sitúa otra pequeña cavidad neumática inmediatamente debajo de la lámina prezigodiapofisial. En la S3 el proceso transversal esta reforzado anterior y posteriormente por las láminas prezigodiapofisiales y postzigodiapofisiales, formando una lámina casi continua que se proyecta horizontal y lateralmente desde la base de la espina neural. En S2 y S4, esta estructura está incompleta, aunque la morfología y orientación de las láminas conservadas muestra una morfología idéntica a la de S3 por lo que se deduce que mantendrían una estructura similar. El margen anterior de las láminas prezigodiapofisiales son especialmente robustas en las sacras 1 a 4, siendo mucho más finas las de la 5ª sacra (figura 4.4.4b). El único proceso transversal que se ha conservado casi completo es el del lado derecho de la sacra 3, lo que permite observar que se prolonga lateralmente hasta alcanzar la barra iliaca, por lo que se puede deducir que no contactaría directamente con el ilion.

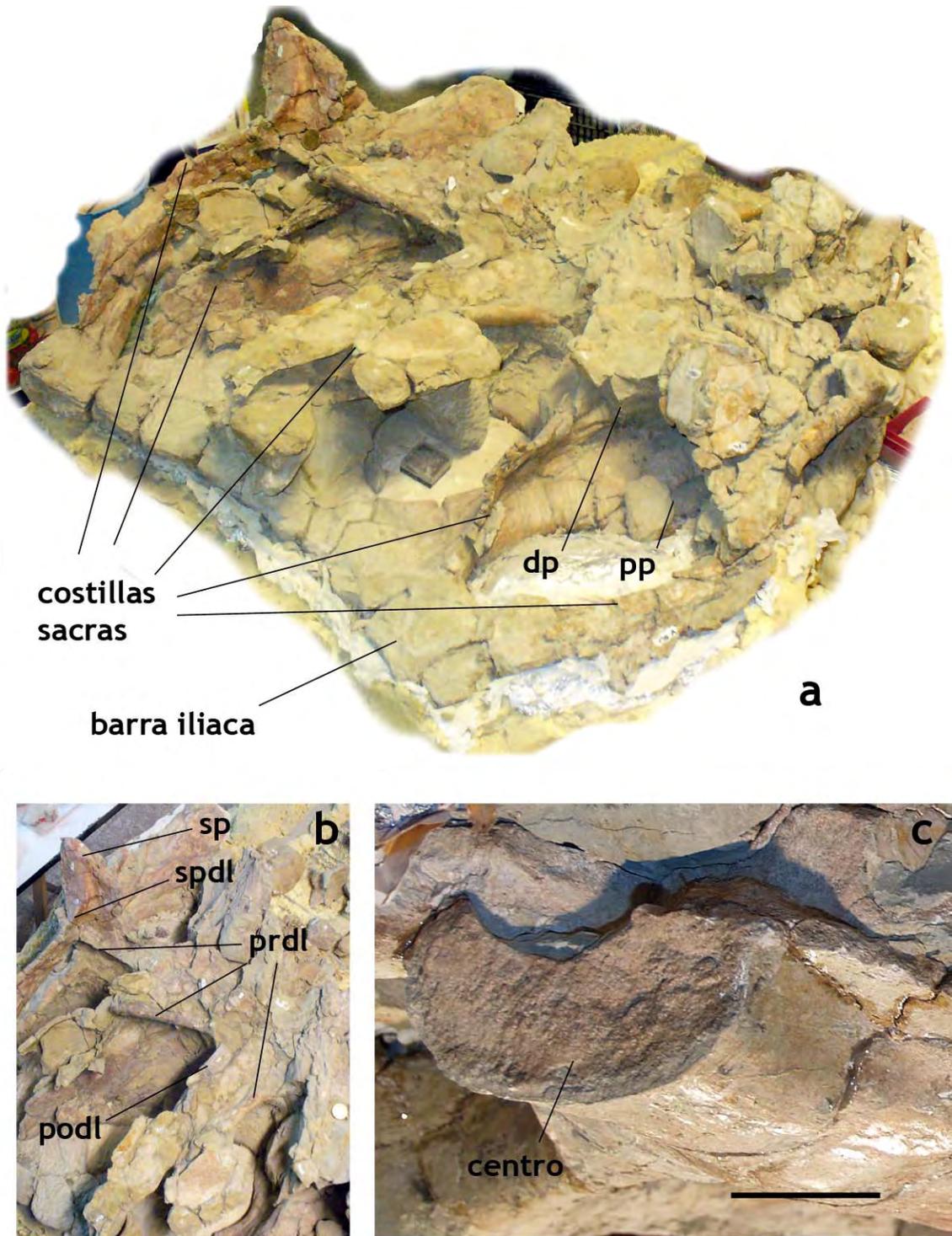


Figura 4.4.4:

Detalles del sacro (GAL01/CL/90) en el que se observan la disposición de la diapófisis y la parapófisis en relación con las costillas sacras y la barra iliaca (a); las láminas que refuerzan el arco neural (b) y el centro con tejido óseo macizo (c). dp: diapófisis; pp: parapófisis; sp: espina. El resto de abreviaturas se detallan en la Tabla 3.3.

Las prezigapófisis de la primera vértebra sacra se orientan hacia dorsal, o ligeramente hacia dorsomedial (ya que ambas están ligeramente deformadas por el proceso de fosilización). La superficie de articulación de las prezigapófisis es

relativamente grande en comparación con el tamaño de la cara articular del centro vertebral (figura 4.4.1). A pesar de que el arco neural de la primera vértebra sacra no se ha conservado, se puede deducir la presencia de hipantro debido al hueco que queda entre las prezigapófisis

En el arco neural de la última sacra se observan dos pequeñas superficies orientadas hacia ventrolateral que, pese a estar bastante erosionadas, se identifican como postzigapófisis. La superficie de articulación es bastante más pequeña que las prezigapófisis. Las postzigapófisis conectan con el centro vertebral a través de sendas láminas centropostzigapofisiales, verticalmente orientadas, no demasiado robustas y relativamente cortas. Así mismo las postzigapófisis conectan con la espina neural de la última sacra a través de las láminas espinopostzigapofisiales, las cuales se proyectan bastante hacia posterior, dejando entre ellas un hueco considerable, que actualmente se encuentra relleno de matriz (figura 4.4.1).

La espina neural de la última sacra, de la que no se ha conservado el extremo distal, es la más completa y la única que ha conservado en conexión con su arco neural. En esta espina se observa con claridad la presencia de una lámina espinodiapofisial que se origina en las cercanías de la base de la espina y, que pese a no ser demasiado robusta, se proyecta hacia lateral prácticamente hasta más de la mitad del proceso transversal, lo que contribuye a acrecentar la dimensión dorsoventral del mismo (figura 4.4.4b). En la parte anterior de la espina se observa una lámina única y fracturada que se proyecta hacia anterior y que podría tratarse en realidad de la conexión con la espina neural de la S4, lo que implicaría que al menos estas dos espinas están en conexión, si bien no se puede afirmar que lo estuviesen en toda su dimensión dorsoventral. Se ha conservado también un extremo distal de otra espina sacra (GAL01/CL/90) que no está en conexión y apareció desplazada unos centímetros en las cercanías de la última sacra por lo que se considera que podría ser el extremo distal de S5. En este extremo no se observa ningún indicio de que se prolongase el cuerpo de la espina hacia adelante, por lo que el extremo distal de S5 no conectaría con el extremo distal de S4. En esta espina se observa un ligero ensanchamiento en la zona lateral que podría corresponder con la lámina espinodiapofisial compuesta, y que concluye hacia dorsal con una ligera proyección lateral en los extremos de la espina, lo que podría considerarse como un proceso triangular colgante (según Wilson, 2002) similar, pero de menor entidad al que se observa en la espina dorsal GAL00/CL/62. La expansión anteroposterior de la zona más distal conservada de GAL01/CL/90 es menor a la de la zona más distal de la espina de S5, por lo que se deduce que falta un fragmento intermedio. Esta interpretación supone que se estime una altura de 28 cm. y por tanto superior en más de 2 veces a los 12 cm. de longitud del centro vertebral.

Como se indica anteriormente las costillas sacras son muy expandidas anteroposteriormente en la zona proximal, en la zona de conexión con la parapófisis hasta el punto de conectar con la costilla anterior y precedente (a excepción de la primera y la última costilla sacras que no conectan con las costillas dorsales ni caudales). A medida que discurren hacia lateral las costillas sacras se acortan anteroposteriormente, para posteriormente volverse a expandir fusionándose en la barra iliaca (ver figuras 4.4.1 y 4.4.3), a cuya formación contribuyen principalmente las costillas de S2, S3 y S4, pero también lo hacen de forma importante las costillas de la primera y última sacra.

Medida	cm
Longitud total del sacro	78 cm
Longitud media del centro vertebral	15,6 cm
Anchura máxima (estimada, doble de la distancia desde el centro vertebral al extremo distal de costilla)	70 cm
Anchura máxima / Longitud media del centro	4,48
Altura estimada de la espina (S5)	28 cm
Longitud del cuerpo S5	13 cm
Altura estimada de la espina / longitud del cuerpo S5	2,15

Tabla 4.4.1:
Medidas más significativas del sacro de Galvesaurus.

Las costillas sacras de las vértebras S3y S4 se proyectan completamente hacia lateral, mientras que las de la S1 y S2, especialmente la primera de ellas, se proyectan posterolateralmente, mientras que la de la S5 se proyecta anterolateralmente, lo que provoca que la barra iliaca o sea completamente recta sino que presente, en vista ventral (ver figura 4.4.1), una concavidad bastante marcada hacia lateral. El eje mayor de las costillas se proyecta desde la zona media del centro vertebral , excepto en la S5 en la que lo hace desde la mitad posterior del centro vertebral , aunque en una posición cercana al punto medio. La barra iliaca muestra una estructura cóncava en la esquina ventrolateral y que se prolonga entre la zona media del extremo distal de la costilla de S2 hasta la zona homóloga de la costilla de S4. Esta concavidad se interpreta como la contribución de la barra iliaca al acetábulo (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004).

No es posible determinar, al no estar conservado el ilion completo, como conectan las costillas sacras o la barra iliaca con el ilion. No se observan así mismo forámenes ni huecos en la estructura formada por las costillas sacras y los procesos transversos (denominada “sacral plate” por Upchurch *et al.*, 2004).

Nº	Carácter	Est.
156	Número de vértebras sacras: ≤ 3 (0); 4 (1); 5 (2); ≥ 6 (3).	(2)
157	Barra iliaca: ausente (0); presente (1).	(1)
158	Relación de la máxima anchura lateromedial a través de vértebras y costillas / media de la longitud del cuerpo vertebral sacro: <4.0 (0); ≥ 4.0 (1).	(1)
159	Fosa neumática lateral y/o foramen en los cuerpos vertebral es sacros: ausente (0); presente (1).	(0)
160	Relación entre la longitud proximodistal de las espinas sacras / longitud anteroposterior de los cuerpos vertebral es: <2.0 (0); 2.0-3.49 (1); ≥ 3.50 (2).	(1)
161	Longitud dorsoventral de las costillas sacras: bajas (no se proyectan por encima del margen dorsal del ilion) (0); altas (se proyectan hasta o por encima del margen dorsal del ilion) (1).	(?)

Tabla 4.4.2:

Caracteres utilizados en el estudio filogenético referentes al sacro y su estado (Est.) en Galvesaurus herreroi. Tomados de Harris (2006; ver Anexo 1).

4.4.2 DISCUSIÓN Y COMPARACIÓN DEL SACRO

Los sacros de saurópodo conservados en el registro fósil son escasos, por lo que a pesar de ser una zona anatómica relativamente compleja y con interesantes variaciones morfológicas, se han incluido pocos caracteres del sacro incluidos en las hipótesis filogenéticas.

El sacro de los saurópodos primitivos (y por tanto de todos los saurópodos que no presenten variaciones apomórficas de estos caracteres), se compone de cuatro vértebras sacras que forman una estructura alargada y cilíndrica, con un eje longitudinal recto, y que es el resultado de la unión de dos sacras primarias a las que se ha fusionado la última dorsal (que se denomina por tanto dorsosacra) y la primera caudal (conocida

como caudosacra) (figura 4.4.5). La zona de fusión entre las vértebras no es apreciable, aunque sí se puede observar la constricción lateromedial en la zona media del cuerpo vertebral que se observa en el resto de las vértebras. El cuerpo vertebral de la tercera sacra es el más estrecho lateromedialmente, siendo la dorsosacra (de anchura similar al cuerpo de la última dorsal) y la caudosacra (con un cuerpo vertebral de anchura similar a la primera caudal), más expandidas lateromedialmente. Las sacras de los saurópodos primitivos son anficélicas y sin pleurocelos (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004).

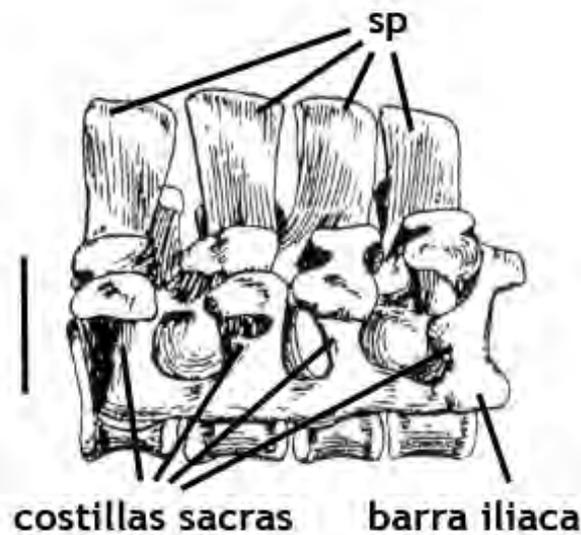


Figura 4.4.5:
Sacro del saurópodo basal Kotasaurus en vista lateral en el que se observan cuatro vértebras sacras. Tomado Yadagiri (2001). Escala 20 cm.

Las costillas sacras conectan con el cuerpo vertebral a través de la parapófisis, situada en la parte dorsal del centro vertebral justo debajo del proceso transversal, desde donde se proyecta una delgada lámina ósea hasta la costilla sacra y la zona dorsal de la parapófisis. El proceso transversal, que se refuerza anterior y posteriormente por las láminas prezigodapofisial y postzigodapofisial respectivamente, se proyecta horizontalmente hacia lateral de forma que su parte dorsal está en contacto con el ilion muy cerca de su margen superior. En vista dorsal se observa como el proceso transversal de la primera sacra (la dorsosacra) se proyecta anterolateralmente, mientras que el resto se orienta lateralmente. Entre las prezigapófisis de la primera sacra, cuyas superficies articulares se orientan completamente dorsales, se conserva el hipantro en la condición primitiva. Otro de los aspectos destacables es el aumento del diámetro del canal neural en la primera sacra, carácter que se mantiene en todos los saurópodos. Las espinas neurales

de la vértebras sacras S2 y S3 están fusionadas formando una lamina de hueso en todos los saurópodos adultos. Generalmente presentan una tercera espina fusionada que varía dentro de los saurópodos (por ejemplo en los diplodócidos suele ser la S4 y *Camarasaurus* y *Haplocanthosaurus* suele ser la S1), aunque es difícil asignar a este carácter un significado filogenético por la influencia de la variación ontogénica e incluso entre individuos (Upchurch *et al.*, 2004).

Las costillas sacras se expanden anteroposteriormente tanto en su extremo proximal (medial) como distal (lateral), acortándose y arqueándose ligeramente hacia dorsal en su zona media. La zona donde las costillas sacras conectan con el centro vertebral es variable tanto en la serie sacra como en los diferentes taxones, no existiendo un patrón definido como plesiomórfico para Sauropoda (Upchurch *et al.*, 2004).

La mayor parte de las características anteriormente mencionadas están también presentes en el sacro de *Galvesaurus*, al igual que en el de la mayoría de los saurópodos, quien retiene una gran parte de los caracteres plesiomórficos que por definición poseen como integrante de este clado. Sin embargo *Galvesaurus* presenta una serie de apomorfías en el sacro que permiten su comparación y diferenciación dentro de Sauropoda. Estos caracteres derivados son la presencia de un sacro formado por la fusión de 5 vértebras, la fusión de los extremos distales de las costilla sacras en una barra iliaca, una marcada expansión lateromedial del sacro (superior en más de 4 veces la longitud media de los centros vertebral es de las sacras) y una espina neural sacra cuya longitud estimada es superior al doble de la longitud anteroposterior del centro vertebral sacro (que aunque es estimada, se puede concluir que al menos alcanzaría esta categoría como se indica en la descripción). La presencia de espinas sacras relativamente altas (de forma que superen al menos el doble de la longitud del cuerpo vertebral) es según el presente estudio una sinapomorfía de Sauropoda. También lo es, aunque su estado es desconocido en *Galvesaurus*, la proyección del margen dorsal de las costillas sacras por encima del margen del ilion carácter que se observa en todos los saurópodos que conservan esta zona (ver figura 4.4.6). La existencia de una barra iliaca (“sacrocostal yoke” en inglés) es, según Wilson (2002), una sinapomorfía del clado que incluye a *Barapasaurus* y todos los saurópodos más derivados, lo que se confirma en el presente trabajo al ser considerada un carácter sinapomórfico de *Barapasaurus* + (*Patagosaurus* + ((*Omeisauridae*) + (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda)))))). Esto es debido a que no se observa en el género *Shunosaurus*, pero este hecho es posiblemente debido más a una cuestión ontogénica que taxonómica (Wilson y Sereno, 1998), lo que lleva a Upchurch *et al.* (2004) a considerarlo como una sinapomorfía de todo el clado Sauropoda. La barra iliaca se forma por la fusión de los

extremos distales de las sacras S2, S3 y S4 como mínimo, aunque también puede contribuir en ella la S1 (figura 4.4.7).

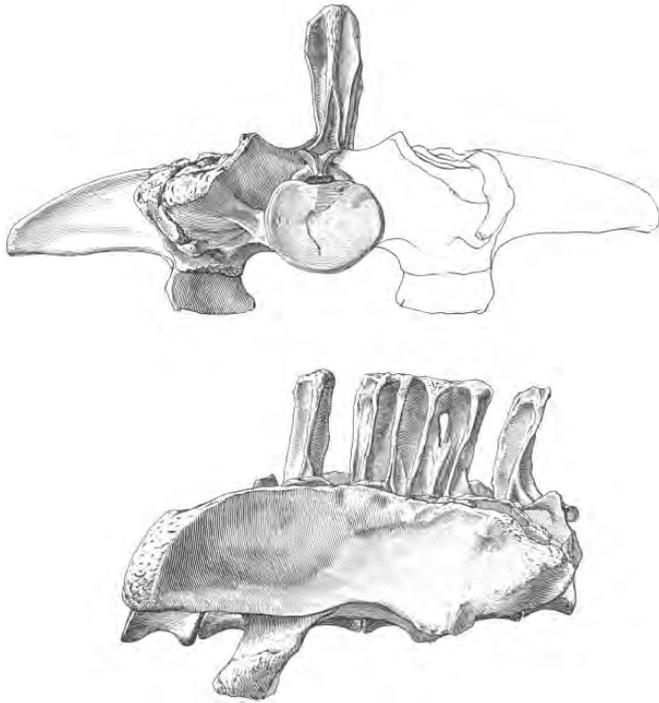


Figura 4.4.6:
Sacro de Apatosaurus en el que se observa la situación de las costillas sacras por encima del ilion. Modificado de Osborn (1904).

No existen sinapomorfías relativas al sacro que describan al clado Eusauropoda, ya que la presencia de 5 vértebras sacras no está presente en todos los eusaurópodos, manteniéndose un sacro con cuatro vértebras en géneros como *Barapasaurus* y *Cetiosaurus*. Sin embargo en este último se considera una reversión ya que el sacro de 5 vértebras, que está presente también en *Galvesaurus*, es una sinapomorfía de *Patagosaurus* + ((Omeisauridae)+ (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda))))). El sacro de cinco vértebras, que está presente también en *Galvesaurus*, es consecuencia de la adición de la última vértebra de la serie dorsal (Upchurch *et al.*, 2004). Otra de las apomorfías de *Galvesaurus*, la anchura del sacro al menos 4 veces superior (incluyendo las barras sacras) a la longitud media de los cuerpos vertebral es, es una sinapomorfía de *Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda)).

Algunas excepciones a estos caracteres que se observan en eusaurópodos no neosaurópodos se observan en *Omeisaurus* y *Cetiosaurus*, (He *et al.*, 1988; Upchurch y Martin, 2003) cuya espina sacra es baja lo que supone una reversión. Ni *Galvesaurus* ni los eusaurópodos no neosaurópodos muestran pleurocelos en los centros vertebral es, con la excepción de *Mamenchisaurus* en los que se observa alguna excavación lateral en algunas de sus sacras. Este carácter es designado por el presente estudio como una

sinapomorfía de *Turiasaurus* + Neosauropoda, a pesar de que *Turiasaurus* no conserva el sacro (Royo-Torres *et al.*, 2006), por lo que podría tratarse únicamente de una sinapomorfía de Neosauropoda, que es revertida en diversos clados internos.

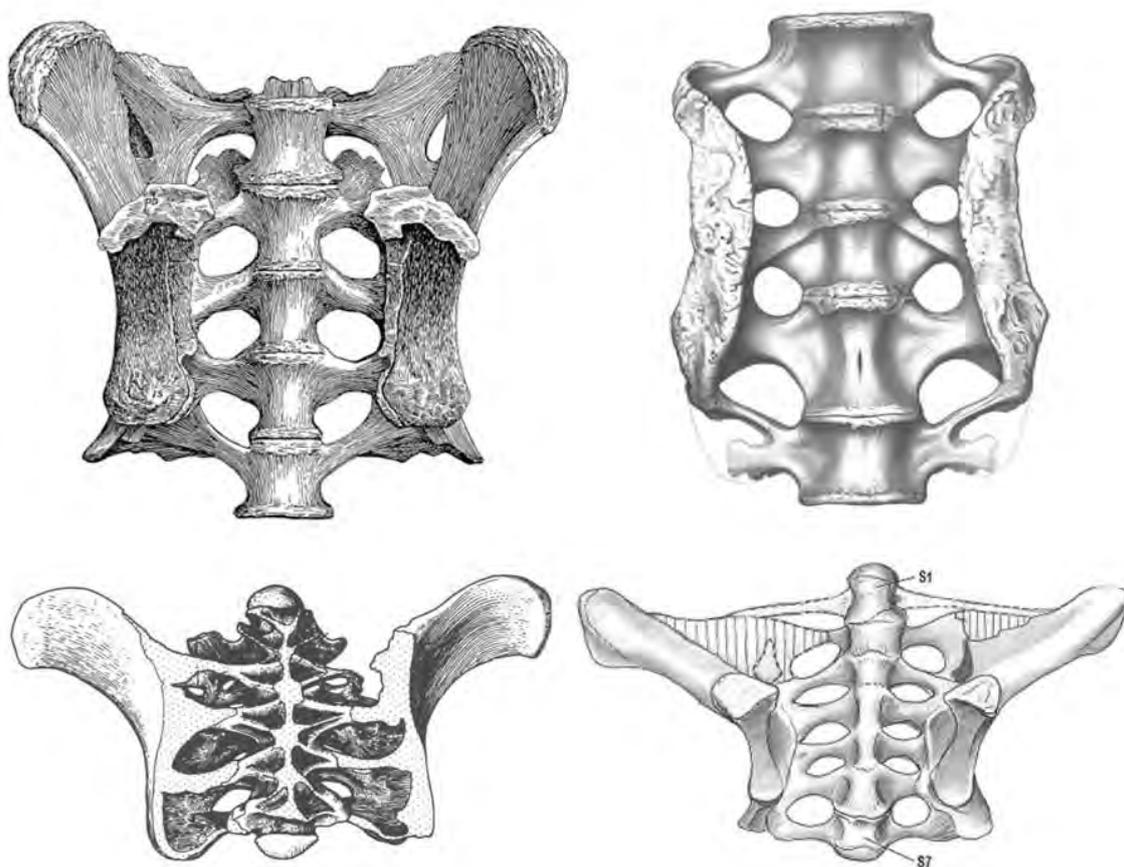


Figura 4.4.7:

Sacros de saurópodos con distinto número de vértebras fusionadas: Haplocanthosaurus (arriba a la izquierda) y Apatosaurus (arriba a la derecha) poseen 5 vértebras fusionadas. Saltasaurus (abajo a la izquierda) posee 6 y Neuquensaurus (abajo a la derecha) posee 7. Tomado de Hatcher (1903); Ostrom y McIntosh (1962), Powell (1992) y Salgado *et al.* (2005).

Además de los caracteres incluidos en el estudio cladístico de este trabajo (tomados de Harris, 2006), existen otros que han sido utilizados o descritos por otros autores y que son bastante significativos y de desigual distribución entre Eusauropoda. Uno de ellos es la contribución del sacro al acetábulo, que ha sido descrito de forma diferente según los autores. Upchurch *et al.* (2004) señalan a la barra iliaca como responsable de esa contribución del sacro al acetábulo, aunque no distinguen entre que vértebras de la serie sacra o partes de la barra iliaca son las que refuerzan dorsalmente al acetábulo. *Barapasaurus* y *Omeisaurus* entre los eusaurópodos con barra iliaca presentan ese carácter (Wilson, 2002). Wilson (2002) sí que distingue entre las sacras

S1 a S3, lo que constituye el carácter primitivo y que según Wilson (2002) es una sinapomorfía de Omeisauridae + (*Jobaria* + Neosauropoda), o por el contrario S2 a S4 como las que contribuyen al acetábulo. Este último caso respondería a un desplazamiento del acetábulo y por tanto del fémur y del conjunto del esqueleto apendicular posterior hacia caudal con respecto al conjunto del sacro, lo cual en realidad es consecuencia de la adición de la última dorsosacra a la estructura del sacro. Este hecho motiva que, pese a no modificarse la contribución original de las sacras al acetábulo, si cambie el orden en la serie de las sacras implicadas al añadirse una por delante. Esto es fácilmente comprobable al observar que la presencia de ambos caracteres es compartida por todos los eusaurópodos más derivados que *Barapasaurus* (que solo presenta 4 sacras y su contribución al acetábulo lo aportan las vértebras S1 a S3) excepto *Patagosaurus* (Wilson, 2002), que con 5 sacras, aun mantiene las S1 a S3 como contribuyentes al acetábulo, (combinación de caracteres que podría significar una autapomorfía del género). Aunque Wilson (2002) no menciona expresamente de que manera contribuyen al acetábulo, ni que parte de ellas, se supone que se refiere a la barra iliaca, a juzgar por el hecho de que este carácter muestra en su matriz el estado “no aplicable” (“9”) para los géneros en los que no se ha conservado la barra iliaca y de que en publicaciones anteriores así lo menciona (Wilson y Sereno, 1998). El último carácter significativo en el sacro de los eusaurópodos no neosaurópodos es que aunque mantienen por regla general el carácter plesiomórfico de las caras articulares sacras anficélicas, como ocurre con *Galvesaurus*, hay algunas excepciones como la convexidad de la cara articular posterior de la última vértebra de *Omeisaurus* (He *et al.*, 1988) y la presencia de una cara también convexa en la primera vértebra sacra de *Mamenchisaurus* (Russell y Zheng, 1993)

Diplodocoidea está caracterizado también por la presencia de espinas sacras muy altas, con una altura al menos 4 veces superior a la longitud media de las vértebras (figura 4.4.8), lo cual constituye una sinapomorfía del clado y una diferencia con *Galvesaurus*. La presencia de pleurocelo, que se mantiene en *Diplodocus* y *Apatosaurus* (Hatcher, 1901; Gilmore, 1936) es revertida en saurópodos como *Dicraeosaurus* (Janensch, 1929), por lo que lo que constituye una sinapomorfía de Dicraeosauridae.

Algunos caracteres que diferencian a diplodocoideos como *Apatosaurus* y *Diplodocus*, no solo de *Galvesaurus* si no del resto de saurópodos, es la presencia de una curvatura del eje sacro hacia arriba, lo que implica que las caras de la primera y última sacra se orienten hacia dorsal y que la serie dorsal y caudal se proyectan hacia dorsal a medida que se separan del sacro (Upchurch *et al.*, 2004) (figura 4.4.8). Este carácter no ha sido ampliamente descrito ni cuantificado por ningún autor.

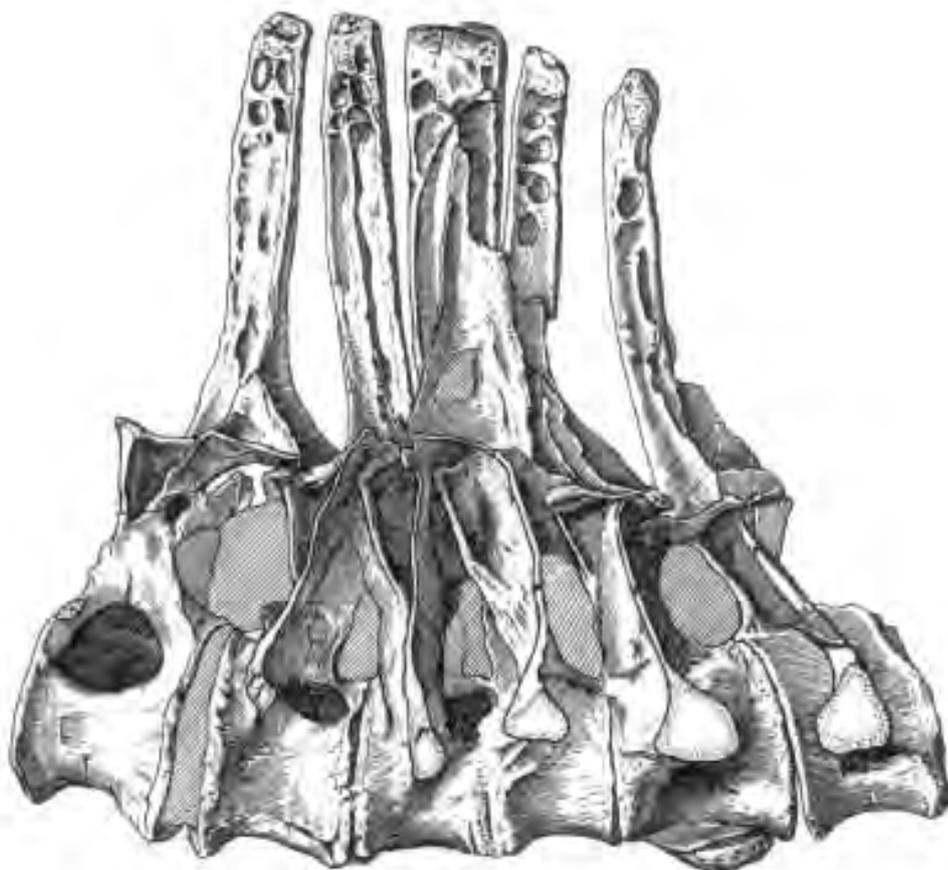


Figura 4.4.8:

Ultima dorsal y sacro de Diplodocus donde se observa la altura de las espinas. Tomado de Osborn (1904).

No existen caracteres derivados compartidos (sinapomorfías) relativos al sacro que caractericen a Macronaria. *Galvesaurus*, un macronario basal según este trabajo, comparte con los macronarios no titanosauriformes todos los caracteres relativos al sacro mencionados hasta ahora excepto uno. En macronarios basales en los que se ha conservado el sacro, como *Haplocanthosaurus* y *Camarasaurus* (Hatcher, 1903; Gilmore, 1936) se observa la presencia de pleurocelos, estructura que no existe en *Galvesaurus* posiblemente por tratarse de una reversión (ya que, como se indica anteriormente, esta estructura es una sinapomorfía de *Turiasaurus* + Neosauropoda). Otros caracteres no utilizados en el estudio cladístico, como la contribución de la barra iliaca formada por la fusión de las costillas S2 a S4 al acetábulo está presente también en *Galvesaurus* al igual que en *Haplocanthosaurus* y *Camarasaurus* (Wilson, 2002). El clado (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))), situado también entre los macronarios no titanosauriformes, se caracteriza por poseer un sacro estrecho, lo que constituye una reversión y una sinapomorfía del mismo.

El sacro de *Galvesaurus* no comparte caracteres derivados con del de los Titanosauriformes, que no comparte con Neosauropoda, debiendo remontar el cladograma hasta Somphospondily para encontrar diferencias significativas: aparición de una sexta vértebra sacra (figura 4.4.7) por adicción de una nueva caudal como se observa en *Saltasaurus* (figura 4.4.7c), *Malawisaurus* y *Euhelopus* entre otros (Powell, 1992; Gomani, 2005; Young, 1935). La sexta sacra es una sinapomorfía de Somphospondily que diferencia a esta grupo de *Galvesaurus*, al igual que lo es la reducción en la altura de la espina sacra, que disminuye a menos del doble de la longitud media de los cuerpos vertebral es sacros.

Los titanosaurios tampoco se caracterizan por sinapomorfías del sacro presentes en todo el clado, aunque sí que existen para clados más restringidos como *Isisaurus* + Saltosauridae, caracterizados por ser las vértebras S2 a S4 las que contribuyen al acetábulo (Wilson, 2002). Este es un aspecto que se observa en muchos otros saurópodos menos derivados como *Tastavinsaurus*, *Jobaria*, *Haplocanthosaurus*, *Diplodocus* y *Omeisaurus* (Wilson, 2002), además de en *Galvesaurus*, lo que podría suponer convergencias de dichos taxones, o que la falta de registro de este carácter en otros saurópodos pertenecientes a clados más primitivos haya impedido catalogar este carácter como sinapomorfía de Neosauropoda e incluso de algún clado de eusaurópodos no neosaurópodos.

Algunos Titanosaurios como *Opisthocoelicaudia*, *Saltasaurus*, *Isisaurus* y *Pellegrinisaurus* (Borsuk-Bialynicka, 1987; Powell, 1992; Harris, 2006) comparten con *Galvesaurus* la pérdida del pleurocelo, si bien esta reversión se debe tratar de una convergencia. Finalmente otros caracteres presentes en el sacro de algunos titanosaurios y que los diferencian del sacro de *Galvesaurus* son la presencia de una cara articular posterior de la última sacra fuertemente cóncava en *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1987), y la fuerte convexidad que se observa tanto en la cara anterior del centro vertebral del la primera sacra como de la posterior de la última en *Saltasaurus* (Powell, 1992).

Clado	Nº.- Sinapomorfía (cambio)
Sauropoda	156. Número de vértebras sacras 4. (0 → 1) 160. Relación entre la longitud proximodistal de las espinas sacras / longitud anteroposterior de los cuerpos vertebral es 2.0-3.49. (0 → 1). 161. Longitud dorsoventral de las costillas sacras altas (se proyectan hasta o por encima del margen dorsal del ilion). (0 → 1).
<i>Barapasaurus</i> + (<i>Patagosaurus</i> + ((<i>Omeisauridae</i>) + (<i>Cetiosaurus</i> + (<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda))))))	157. Barra iliaca (W109): ausente (0); presente (1). (0 → 1)
<i>Patagosaurus</i> + ((<i>Omeisauridae</i>) + (<i>Cetiosaurus</i> + (<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda))))))	156. Número de vértebras sacras 5. (1 → 2)
(<i>Cetiosaurus</i> + (<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda))))))	158. Relación de la máxima anchura lateromedial a través de vértebras y costillas / media de la longitud del cuerpo vertebral sacro ≥ 4.0. (0 → 1).
<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda	159. Fosa neumática lateral y/o foramen en los cuerpos vertebral es sacros presente. (0 → 1).
Diplodocoidea	160. Relación entre la longitud proximodistal de las espinas sacras / longitud anteroposterior de los cuerpos vertebral es ≥ 3.50. (1 → 2)
Dicraeosauridae	159. Fosa neumática lateral y/o foramen en los cuerpos vertebral es sacros ausente. (1 → 0)
(<i>Phuwiangosaurus</i> + (<i>Aragosaurus</i> + (<i>Tastavinsaurus</i> + (<i>Venenosaurus</i>))))	158. Relación de la máxima anchura lateromedial a través de vértebras y costillas / media de la longitud del cuerpo vertebral sacro <4.0 (0) (1 → 0)
Somphospondily	156. Número de vértebras sacras ≥ 6. (2 → 3) 160. Relación entre la longitud proximodistal de las espinas sacras / longitud anteroposterior de los cuerpos vertebral es <2.0. (1 → 0)

Tabla 4.4.3:

Sinapomorfías relativas al sacro que caracterizan los principales clados de saurópodos resultantes del presente estudio. El cambio de carácter que significa la sinapomorfía está marcado por una flecha (→: cambio ambiguo; →: cambio no-ambiguo).

4.5 VÉRTEBRAS CAUDALES

4.5.1 DESCRIPCIÓN

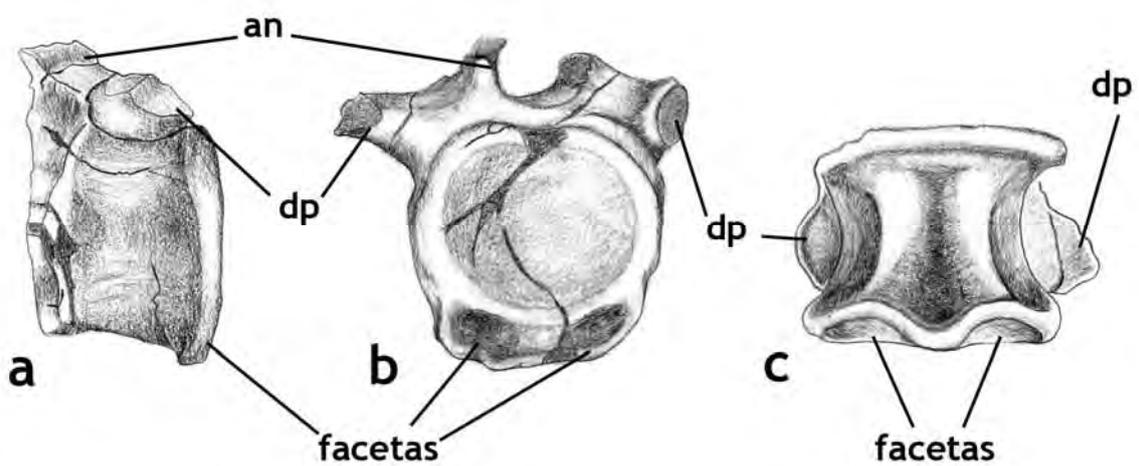
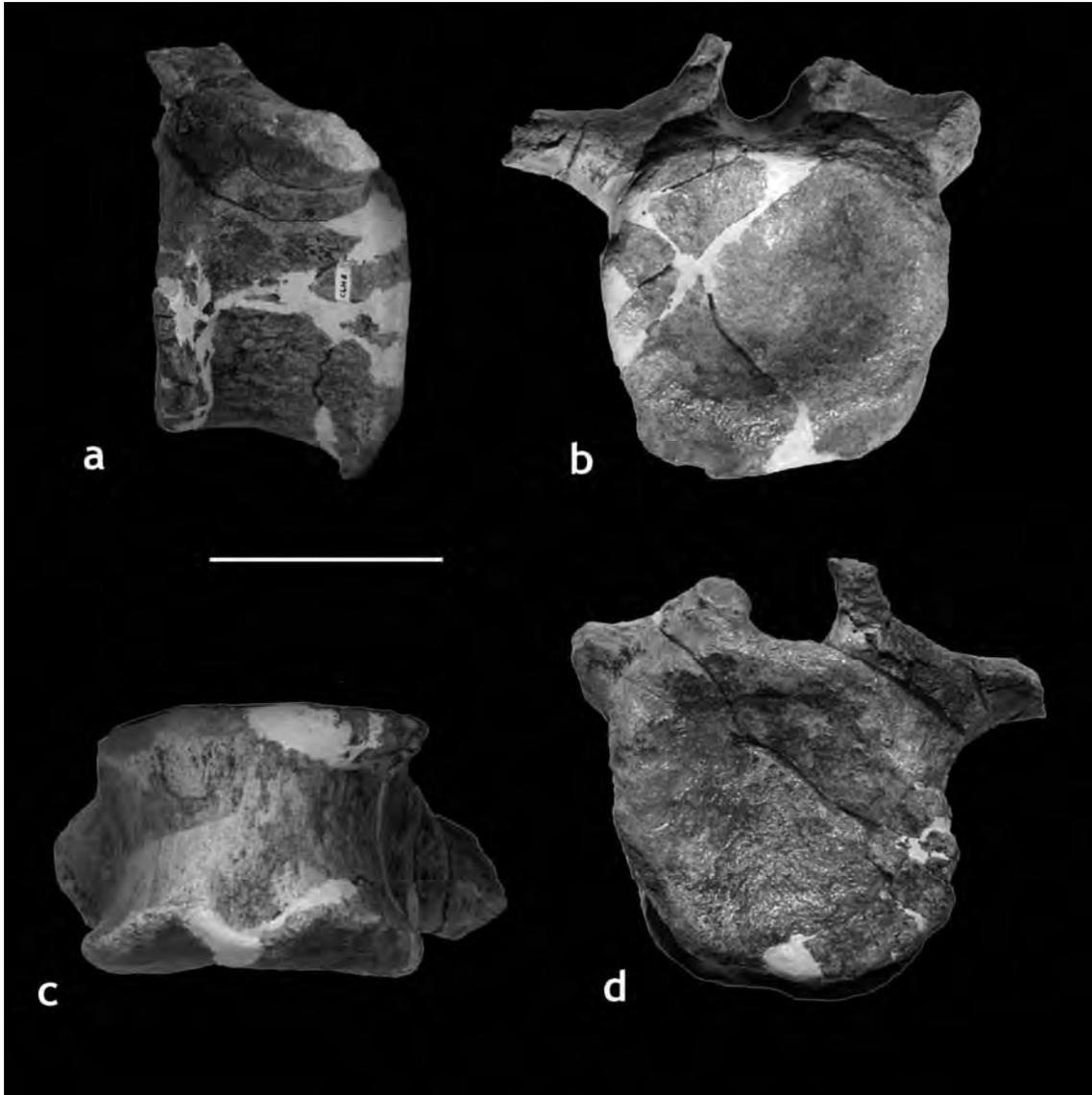
Se han conservado seis vértebras caudales de *Galvesaurus herreroi* (CLH-8; CLH-15; CLH sin sigla, otras dos fusionadas numeradas como CL (CBC)-31 y GAL00/CL/35), todas ellas ligeramente opistocélicas y sin evidencias de tejido esponjiforme, y un arco hemal (sin sigla, fusionado a CL (CBC)-31).

Vértebra caudal anterior CLH-8

Ambas caras articulares de CLH-8 son subcirculares y ligeramente cóncavas, especialmente la posterior lo que lleva a considerarla como ligeramente opistocélica. La dimensión anteroposterior es relativamente corta en comparación con la dorsoventral ($L/H < 0,6$) En el margen ventral de la cara articular posterior se observan las facetas para los arcos hemales, las cuales son claramente visibles en vista ventral donde el margen de la cara articular se deforma ligeramente hacia anterior, permaneciendo intacto entre ellas, lo que indica que las facetas estaban separadas. Las facetas no llegan a desarrollarse en la cara ventral del centro vertebral. El hecho de que las facetas estén separadas podría indicar que los extremos de las ramas proximales de los arcos hemales no estén unidos por ninguna barra ósea (carácter conocido con el término inglés *cross bridging*), sin embargo no es prueba suficiente para probar este carácter, ya que la barra ósea podría situarse justo en la zona en la que el arco hemal no conecta con la vértebra. No se observan trazas de facetas para los arcos hemales en la cara articular anterior. A excepción de una pequeña depresión provocada por la proyección ventral de las facetas para los arcos hemales, no existe en la cara ventral de CLH-8 ningún surco o cresta. La cara posterior del centro vertebral se sitúa en una posición ligeramente más ventral que la cara anterior. No se observan pleurocelos en el centro vertebral.

A pesar de no estar completos se observa que los procesos transversos de CLH-8 se sitúan a la misma altura que el margen dorsal del centro vertebral. Son simples y aplanados si bien en su zona proximal se expanden ligeramente hacia ventral, hasta la parte alta de la cara lateral del centro, y hacia dorsal, hasta conectar con el arco neural a la altura del canal neural, el cual es relativamente ancho en comparación con el diámetro del centro vertebral. Anteroposteriormente los procesos transversos se sitúan en la zona media del centro, sin embargo el arco neural, que está incompleto y del que solo se han conservado las paredes laterales del mismo, se sitúa en una situación

claramente anterior. Dado el tamaño y extremada sencillez del arco neural, se podría descartar la existencia de láminas vertebrales en las caudales de *Galvesaurus*.



CL-8, a juzgar por el tamaño del arco neural, la posición del proceso transverso, la dimensión anteroposterior en relación al diámetro del centro y la situación más baja de la cara posterior que la anterior (indicativo de un marcado descenso de la posición anatómica de la cola) es una caudal proximal. A juzgar por la relativa robustez de las paredes del canal neural, es la más proximal de las conservadas de *Galvesaurus*, si bien no la más proximal de la serie. Se ha considerado que se podría situar en la zona media de la serie caudal anterior.

Vértebra caudal anterior CLH-15

Las caras articulares de CLH-15 están ligeramente deformadas, son algo más reducidas en su dimensión dorsoventral que lateromedial. Ambas caras presentan ligeras concavidades, más marcada en la posterior, lo que permiten clasificar al centro vertebral como ligeramente opistocélico. El centro vertebral se ha alargado ligeramente respecto a CLH-8, siendo CLH-15 aproximadamente un 30% más larga, y todavía su dimensión anteroposterior es relativamente corta con respecto a la dorsoventral.

En el margen ventral de la cara articular posterior se observan las facetas para los arcos hemales. Están situados casi en su totalidad en la cara ventral del centro, deformando el borde posterior de la cara articular. Este margen permanece en su lugar entre ellas lo que permite deducir que las facetas estaban separadas entre sí lo que también podría indicar la ausencia de una barra ósea uniendo dichos extremos, si bien, como se indica anteriormente, este aspecto no es suficiente para afirmar su inexistencia. En la cara articular anterior se observan ligeras trazas de facetas para los arcos hemales, especialmente evidentes en vista ventral. A excepción de una pequeña depresión provocada por la proyección ventral de las facetas para los arcos hemales, tampoco existe en la cara ventral de CLH-15 ningún surco o cresta. En este caso las caras articulares anterior y posterior se encuentran más o menos a la misma altura. El cuerpo vertebral carece de pleurocelos.

Los procesos transversos de CLH-15 están casi completos y se sitúan a la misma altura que el margen dorsal del centro sin proyectarse apenas hacia dorsal ni ventral, haciéndolo en cambio ligeramente hacia posterior, aspecto que se observa mejor en el

Figura 4.5.1 (página anterior arriba):

Vertebra caudal CLH-8 de Galvesaurus en vista lateral izquierda (a), posterior (b), ventral (c) y anterior (d). Escala 10 cm.

Figura 4.5.2 (página anterior abajo):

Representación gráfica de CLH-8 resaltando sus principales características en vista lateral izquierda (a), posterior (b) y ventral (c). an: arco eural; dp: diapófisis.

proceso derecho prácticamente completo. En vista dorsal se observa que, anteroposteriormente, el proceso transversal derecho conecta con el centro vertebral en una posición media pero presenta una forma triangular en la que el vértice más alejado de la vértebra se proyecta más hacia posterior que la zona de inserción posterior del proceso en el centro vertebral. El arco neural es menos robusto que en CLH-8 y apenas conecta con el proceso transversal. El arco se sitúa en una posición claramente anterior

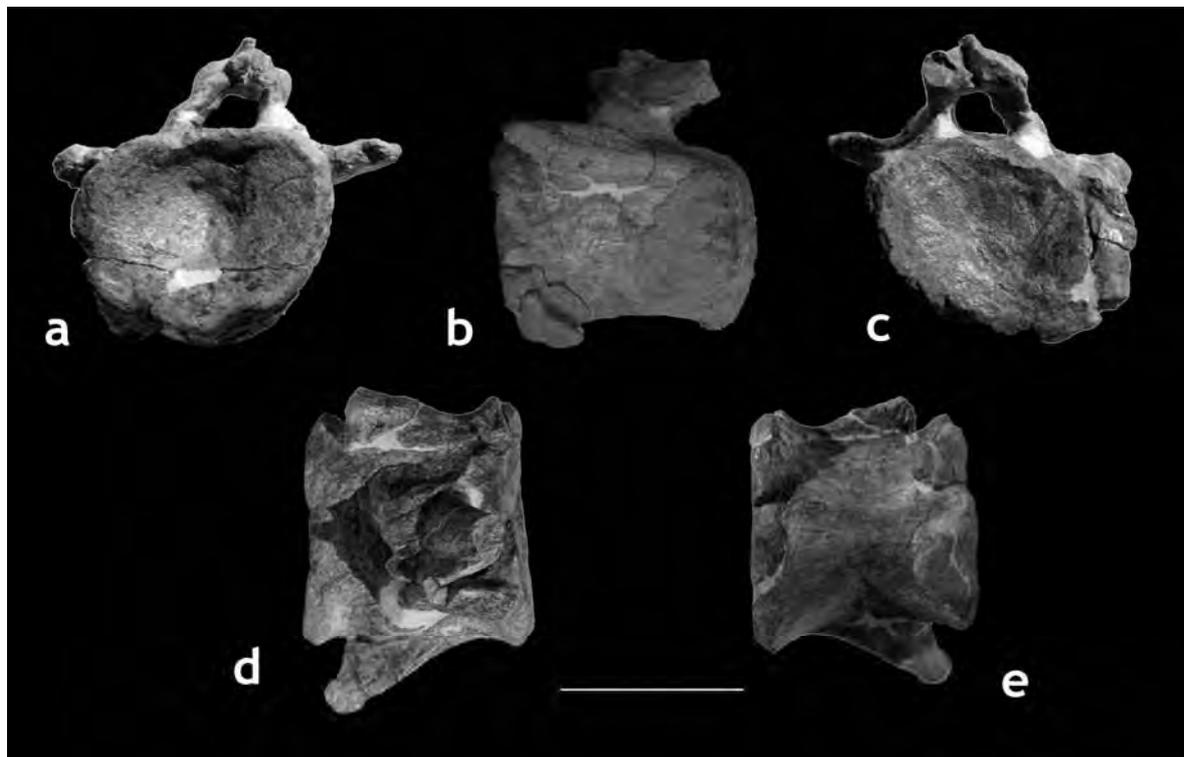


Figura 4.5.4:
Vertebra caudal CLH-15 de Galvesaurus en vista posterior (a), lateral derecha (b), anterior (c), dorsal (d) y ventral (e). Escala 10 cm.

del centro vertebral y en él no se han conservado las prezigapófisis, aunque si se observa la zona de rotura lo que permite interpretar que se insertaban justo sobre el canal neural a cada lado del mismo. El canal neural es más estrecho que en CLH-8. La espina neural no se han conservado aunque tampoco se observa la zona de rotura perteneciente a la misma, lo que puede ser un efecto de la erosión o indicar que estaba rota antes de fosilizar.

En función de la relación entre las dimensiones anteroposterior y dorsoventral consideramos que se puede situar a CLH-15 en la serie caudal anterior, pero ya que las caras articulares se sitúan a la misma altura, el canal neural es más pequeño que en CLH-8 y las paredes del mismo menos robustas podría tratarse de una de las últimas de las caudales anteriores.

Vértebras caudales medias CL (CBC)-31

Se trata de dos vértebras caudales medias y un arco hemal (que se describe posteriormente), que se han conservado fusionadas posiblemente como consecuencia de la costra de sedimento que aun las envuelve. Son ligeramente procélicas y las caras articulares son ligeramente más expandidas lateromedialmente que dorsoventralmente (tabla 4.5.1), siendo la relación entre ambas dimensiones mayor que en CLH-15. El contorno de la cara articular posterior es subcircular. Las caras posteriores se sitúan nuevamente en una posición bastante más ventral que las anteriores. La dimensión anteroposterior es ya claramente mayor que la dorsomedial aunque manteniendo la relación $L/H > 2$ que define el estado primitivo para este carácter (Harris, 2006). Se observan igualmente las facetas de los arcos hemales muy marcadas sobre el margen de la cara articular posterior y ligeramente proyectadas hacia posterior invadiendo la cara ventral del centro y sin marcas de continuidad, ni conexión entre ellas. Carece de restos de las facetas en la cara articular anterior. No se observa en la cara ventral del centro vertebral ningún tipo de surco ni cresta.

CL (CBC)-31 carece de procesos transversos, si bien es posible que estén erosionados dado el mal estado de conservación de las caras laterales de ambas vértebras. En ambas vértebras hay restos del arco neural, situado claramente en posición muy anterior, y siendo más completo el de la posterior. Está ausente la cresta en la unión entre el cuerpo vertebral y el arco neural. El canal neural es estrecho en ambas vértebras. La espina neural esta rota.

En función de la relación entre las dimensiones anteroposterior y dorsoventral, la abertura del canal neural, y la ausencia de procesos transversos, situamos a CL (CBC)-31 en la serie caudal media.

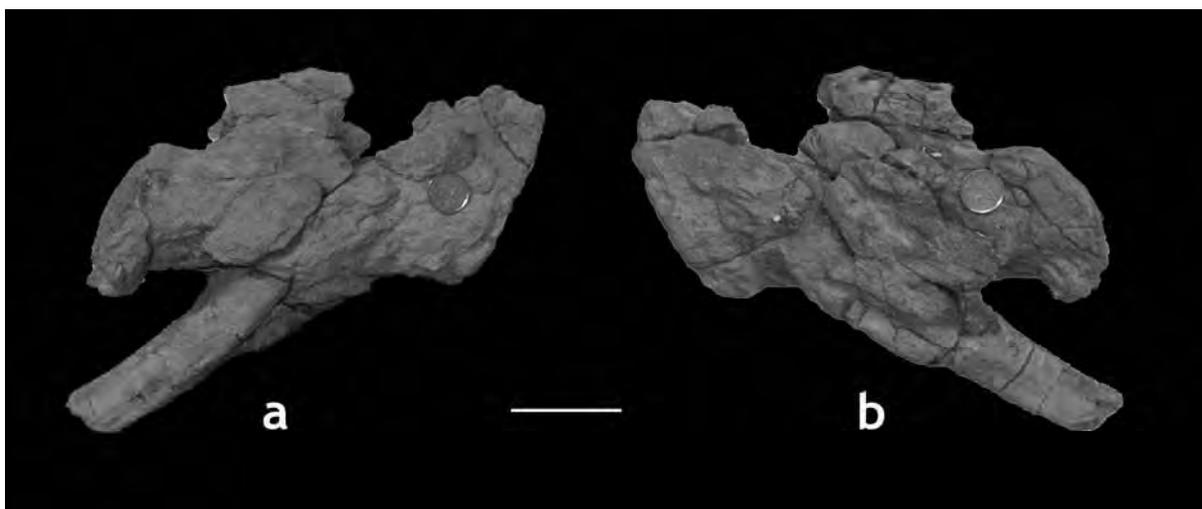


Figura 4.5.3:
Vertebras caudales CL-CBC (31) de Galvesaurus en vista lateral derecha. Escala 5 cm.

Vértebra caudal media CLH (sin sigla)

CLH (sin sigla) presenta dos caras articulares redondeadas y ligeramente cóncavas, tratándose de un centro ligeramente opistocélico, cuya dimensión anteroposterior es marcadamente mayor que la dorso ventral y claramente superior a la de CL (CBC)-31, aunque sin alcanzar una relación L/H de 2.

El centro vertebral carece las facetas articulares para el arco hemal aunque si se conserva una ligera depresión ventral que se proyecta muy poco hacia anterior desde el margen ventral de la cara articular posterior y que podría constituir la zona entre ambas facetas. En ningún caso esta ligera depresión puede ser considerada como un surco en sentido estricto.

El arco neural se sitúa en la mitad anterior del centro vertebral. Es el arco neural es de menor tamaño que el de CL (CBC)-31 y la porción del arco que rodea el canal neural es más delgada. Se ha conservado una parte de las prezigapófisis en CLH (sin sigla), se proyectan más hacia posterior que el margen anterior del centro vertebral. El final dorsal del arco presenta un ligero abultamiento que constituye el vestigio de espina neural. En la zona central y más dorsal de la cara lateral del centro se observa un ligero abultamiento a ambos lados, que podría constituir un reducto del proceso transverso.

Las dimensiones del centro vertebral, considerablemente más largo que alto, así como el arco neural reducido, pero aun bien marcado, nos lleva a interpretarla como una caudal media. La forma redondeada de las caras articulares y la ausencia de facetas para los arcos hemales nos permite clasificarla como una de las caudales medias más posteriores.

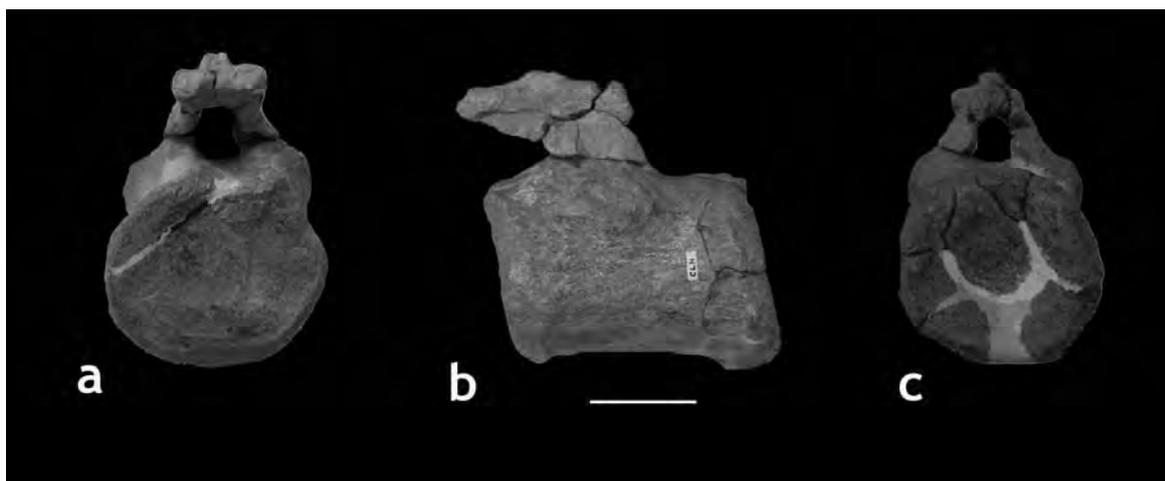


Figura 4.5.4: *Vertebra caudal CLH (sin sigla) de Galvesaurus en vista anterior (a), lateral izquierda. (b) y posterior (c). Escala 5 cm.*

Medidas (en cm)	CLH-8	CLH-15	CL(CBC) 31	CLH (ss)
Longitud cuerpo vertebral (L)	11,1	12,9	11,3*	12,5
Anchura del centro en la cara posterior (Apost)	15,5	12,9	12,5	10,6
Altura del centro en la cara posterior (Hpost)	14,5	10,7	8,25	9,45
L/Apost (EI: Índice de Alargamiento)	0,7	1,2	0,9*	1,18
L/Hpost (alargamiento según Wilson, 2002)	0,76	1	1,4*	1,32

Tabla 4.5.1:

*Medidas principales del registro caudal conservado de Galvesaurus. * indica que es la media de las dos vértebras fusionadas.*

Arco hemal

Únicamente se ha conservado un arco hemal (sin sigla) de *Galvesaurus* fusionado a las vértebras caudales CL (CBC)-31. Le falta el extremo distal.

Este arco hemal se encuentra unido a las caudales en su posición anatómica. Esto permite observar que se inclina de forma considerable hacia posterior, proyectándose, pese a estar incompleto, hasta el límite posterior de la vértebra más atrasada del par entre medio del cual se sitúa. Si este arco hemal estuviese completo superaría con creces dicho límite posterior

En su zona proximal, donde se une a las caudales, se puede observar entre ambos extremos proximales la ausencia de hueso, lo que permite ver la cara ventral de ambas caudales en continuidad. Eso significa que ambas ramas proximales no están conectadas por una barra ósea (“cross-bridged”).

Nº	Carácter	Est.
162	Estructura ósea interna en las vértebras caudales: sólida (0); espongiforme (con grandes celdillas internas) (1)	(0)
163	Número de vértebras caudales: ≤ 35 (0); 36-60 (1); ≥ 61 (2)	(?)
164	Relación de la altura de la espina neural / altura dorsoventral de la cara articular posterior de los cuerpos vertebrales dorsales posteriores, sacros y caudales anteriores: <2.0 (0); 2.0-3.0 (1); >3.0 (2)	(0)
165	Procesos transversales caudales (costillas): persisten hasta la vértebra 20 o más (0); desaparecen en la caudal 15 (1); desaparecen en la caudal 12 (2)	(?)
166	Morfología de la cara articular del cuerpo vertebral de la primera caudal (W116, U171): plano (0); procélico (1); opistocélico (2); biconvexo (3).	(?)
167	Espina en la primera vértebra caudal: simple y laminar o con una simple fosa en la cara lateral (0); con un complejo sistema de láminas que recuerdan a las espinas dorsales (“dorsalizadas”) (1).	(?)
168	Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales caudales anteriores (excluyendo la primera): anfiplático o platicélico (0); ligeramente procélico (1); fuertemente procélico (2); opistocélico (3).	(1)
169	Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales en las caudales anteriores: subcircular (0); dorsoventralmente comprimido (1); mediolateralmente comprimido (2).	(0)
170	Pleurocelos (fosa lateral neumática y/o foramen) en los cuerpos vertebrales de las caudales anteriores: ausente (0); presente (1)	(0)
171	Longitud de los cuerpos vertebrales caudales: más o menos semejante en las primeras 20 caudales (0); el doble de la anterior en las primeras 20 caudales (1).	(0)
172	Relación de longitud anteroposterior / altura dorsoventral de los cuerpos vertebrales caudales anteriores: ≥ 0.6 (0); <0.6 (1).	(0)
173	Lámina espinoprezigapofisial (sprl) en los arcos vertebrales de las caudales anteriores: ausente (0); presente y extendiéndose hasta la zona lateral de la espina (1).	(?)
174	Contacto entre la lamina espinopre- y espinopostzigapofisial (sprl y spol) en los arcos vertebrales de las caudales anteriores: ausente (0); presente (1).	(?)
175	Lamina preespinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores: ausente (0); presente (1).	(?)
176	Lamina postespinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores: ausente (0); presente (1).	(?)
177	Fosa postespinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores:	(?)

	ausente (0); presente (1).	
178	Cresta hiposfenal en las vértebras caudales anteriores: ausente (0); presente (1).	(?)
179	Morfología del proceso transversal en las vértebras caudales anteriores: simple, proceso aplanado (0); proceso triangular o aliforme (conectado a través de una lámina al arco neural) solo en la primera caudal (1); proceso triangular o aliforme hasta la caudal 3 (2); proceso triangular o aliforme hasta la caudal 4 o posteriores (3).	(0)
180	Extensión dorsoventral del extremo proximal del proceso transversal en las caudales anteriores: poco extendido (solo alcanza el cuerpo vertebral) (0); muy extendido (alcanza desde el cuerpo vertebral al arco neural) (1)	(1)
181	Lámina diapofisial (= laminas centrodiapofisial anterior y posterior y láminas pre y postzigapofisiales) en los procesos transversos de las caudales anteriores: ausente (0); presente (1).	(0)
182	Morfología de la lámina centrodiapofisial anterior en los procesos transversos de las caudales anteriores: simple (0); dividida (1).	(0)
183	Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas cuadradas anteriores: ≤ 1.0 (más largo que ancho) (0); >1.0 (más ancho que largo) (1).	(?)
184	Relación de la longitud / altura del cuerpo vertebral en las vértebras caudales medias: <2.0 (0); ≥ 2.0 (1).	(0)
185	Cresta afilada en la superficie lateral de las vértebras caudales medias en la zona de unión del arco neural y el cuerpo vertebral: ausente (0); presente (1).	(0)
186	Morfología de la superficie articular en los cuerpos vertebrales de las caudales medias (: subcircular (0); con superficies dorsal y ventral planas (~ cuadrangular) (1).	(0)
187	Surco longitudinal ventral en los cuerpos vertebrales de las caudales anteriores y medias: ausente (0); presente (1).	(0)
188	Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales caudales medios y posteriores: anficélico/anfiplático (0); procélico (cónico) (1); opistocélico (2).	(0)
189	Posición del arco neural sobre el cuerpo vertebral en las vértebras caudales medias: más o menos en el punto medio (con una significativa porción situada a cada lado del punto medio) (0); localizada mayormente o completamente sobre la mitad anterior del cuerpo vertebral (1).	(1)
190	Orientación de la espina neural en las vértebras caudales medias: posterodorsal (0); vertical (1).	(?)
191	Morfología de los cuerpos vertebrales de las caudales distales: cilíndricos (0); aplanados dorsoventralmente (al menos el doble de anchos mediolateralmente que altos dorsoventralmente) (1).	(?)

192	Número de vértebras distales caudales "anarcuate": ≤ 10 (0); ≥ 30 (1).	(?)
193	Morfología de las caras articulares de las vértebras distales caudales "anarcuate" (en forma de látigo): ausente (0); anfiplático (1); próximo- o distoplático (2); biconvexo (3).	(?)
194	Relación entre longitud / anchura del cuerpo vertebral de las caudales más distales: ≤ 4.0 (0); 4.01-4.99 (1); ≥ 5.0 (2).	(?)

Tabla 4.5.2:

Caracteres utilizados en el estudio filogenético referentes al esqueleto axial caudal y su estado (Est.) en Galvesaurus herreroi. Tomados de Harris (2006; ver Anexo 1).

4.5.2 DISCUSIÓN Y COMPARACIÓN DE LAS VÉRTEBRAS CAUDALES

La serie caudal de los dinosaurios saurópodos está compuesta por 35 vértebras en su estado plesiomórfico. Presentan un tejido óseo normal y con ausencia de tejido cancelar tanto en el arco neural, como en el centro vertebral, en el que tampoco existen pleurocelos. Los centros vertebrales, de morfología subcircular, son cortos en comparación con su diámetro (con una longitud respecto a la expansión dorsoventral del centro vertebral menor de 0,6 en las caudales anteriores y menor de 2 en las caudales medias), longitud que se mantiene más o menos en toda la serie caudal anterior y media, mientras que las vértebras caudales distales poseen una morfología de varilla (con una longitud considerablemente superior al diámetro de la cara articular). La superficie lateral es lisa y plana. La superficie ventral del centro vertebral es plana o ligeramente cóncava y en su intersección con las caras articulares del 80% de las caudales de la serie, a excepción de la primera, se observan las facetas para los arcos hemales, más marcados en la cara posterior que en la anterior (en la cual desaparecen antes en la serie). Las caras articulares son subcirculares, anficélicas o anfipláticas en toda la serie. (Salgado *et al.*, 1997; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004).

Los arcos neurales son estructuras simples que ocupan la mayor parte del centro vertebral en las caudales anteriores y solo la zona media en las caudales medias y las primeras posteriores. Las prezigapófisis, cuyo extremo anterior supera siempre la cara articular del centro vertebral, son mediolateralmente comprimidas y se proyectan anterodorsalmente en las caudales anteriores, mientras que en las caudales medias su sección es subcircular y se proyectan totalmente hacia adelante. Las postzigapófisis, entre las que se observa una cavidad postespinal, se reducen a simples facetas en la base de la espina neural que forman la estructura del hiposfeno en las caudales anteriores. La espina neural es solo una lámina transversalmente comprimida que se proyecta (no más

del doble de la longitud dorsoventral de la cara posterior del centro vertebral en su condición plesiomórfica) hacia dorsal o ligeramente hacia posterodorsal en las caudales anteriores y cuya proyección se hace más corta y se inclina más hacia atrás a medida que transcurre la serie caudal. Los procesos transversos, que en su estado plesiomórfico alcanzan las caudales medias, son solo procesos que se proyectan posterolateralmente y cuyo extremo proximal, situado en la zona de los pedicelos neurales, abarca tanto al centro vertebral como al arco neural. (Salgado *et al.*, 1997; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004)

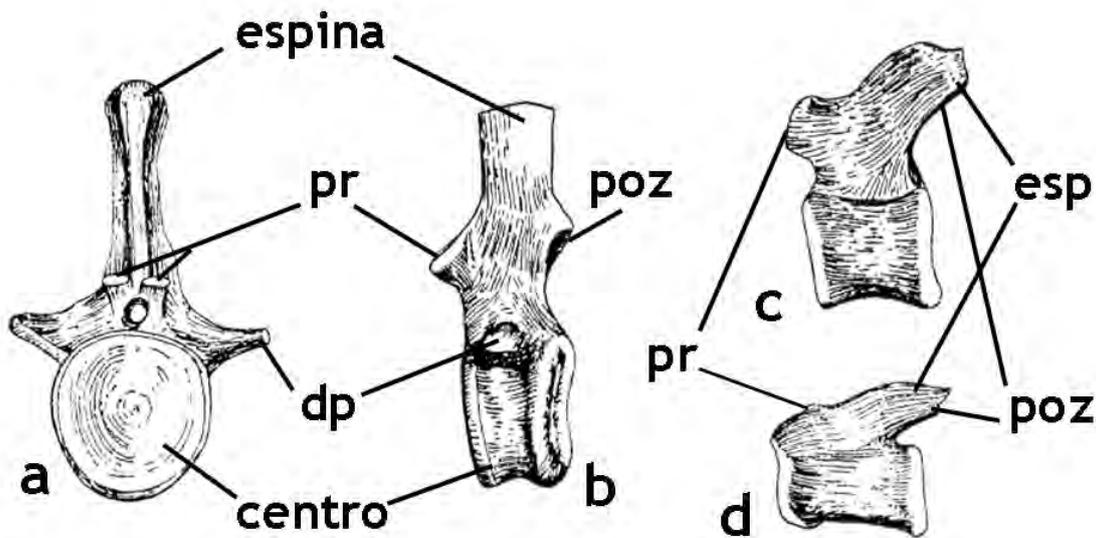


Figura 4.5.5:

Vertebras caudales anterior (en vista anterior, a; en vista lateral b), media © y posterior (d) de Kotasaurus. Modificado de Yadagiri, 2001. Abreviaturas: pr: prezigapófisis, dp: diapófisis; poz: postzigapófisis; esp: espina.

Los arcos hemales de los saurópodos presentan en su estado plesiomórfico una morfología en forma de Y (en su vista anterior y posterior) consistente en dos ramas proximales, una a cada lado del canal hemal y unidas por una barra ósea, y una única (fusionada) lamina ósea lateromedialmente comprimida en su extremo distal y proyectada en dirección ventral o anteroventral. Esta lámina es considerablemente más larga que la doble rama proximal, de forma que la expansión dorsoventral del canal hemal no supera el 30% del total del arco hemal. Los arcos hemales de las caudales medias desarrollan a su vez una forma de Y invertida en su vista lateral, que es consecuencia de la presencia de un proceso anterior justo debajo del canal hemal y cuyo ángulo aumenta ligeramente hacia posterior (es la estructura mencionada anteriormente y cuyo término anglosajón es “forked chevrons”).

El macronario basal *Galvesaurus herreroi* retiene la mayoría de los caracteres plesiomórficos anteriormente mencionados para el registro caudal. Además presenta

algunos caracteres derivados: centros vertebrales ligeramente opistocélicos; la presencia del extremo proximal del proceso transversal situado tanto en el centro vertebral como en el arco neural; y la posición del arco neural de las vértebras caudales medias en la mitad anterior del centro vertebral. La longitud de los centros vertebrales anteriores, inferiores a 0,6 veces la expansión dorsoventral del centro vertebral, es un carácter plesiomórfico presente en *Galvesaurus*, pero que se considera una reversión.

La presencia de un proceso transversal que se extiende dorsalmente hasta el arco neural, es una sinapomorfía de Sauropoda (Wilson, 2002), por lo que éste y el resto de caracteres plesiomórficos es compartido por *Galvesaurus* y saurópodos primitivos como *Kotasaurus*, *Vulcanodon* y *Shunosaurus* (Yadagiri, 2001; Cooper, 1984; Zhang *et al.*, 1984). El resto de apomorfías presentes en las caudales de *Galvesaurus* no se encuentran en ninguno de los saurópodos basales, que si presentan en cambio algunos caracteres ausentes (o desconocidas) en las caudales de *Galvesaurus* y que constituyen sinapomorfías de Sauropoda. Son los centros vertebrales anteriores 0,6 veces más largo que la expansión dorsoventral del centro vertebral; la presencia de cresta hiposfenal en las caudales anteriores; la desaparición de los procesos transversos a partir de la caudal 15 y extremo distal de los arcos hemales sin fusionar. En este trabajo también se

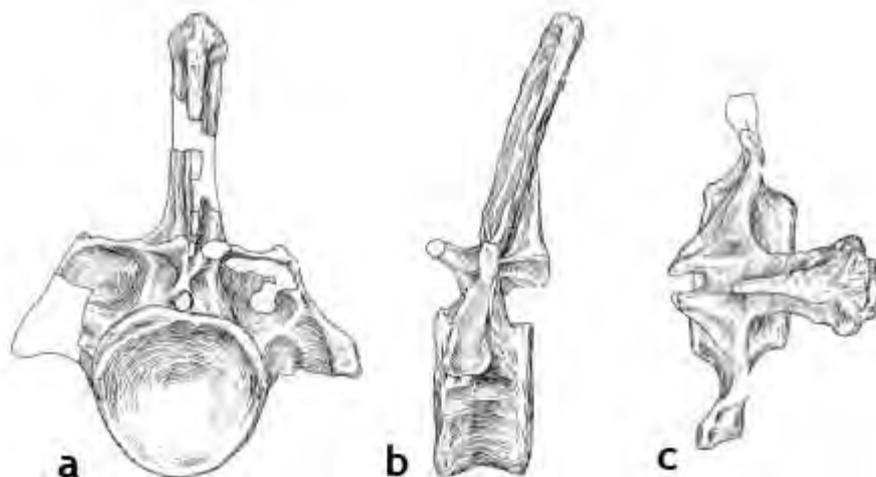


Figura 4.5.6:

Vertebra caudal anterior (en vista anterior, a; en vista lateral, b y dorsal, c) de Apatosaurus en la que se observa la presencia del proceso transversal "aliforme". Modificado de Upchurch et al. (2005).

consideran sinapomorfías de Sauropoda la desaparición de los arcos hemales a partir de la caudal 30 consecuencia de la asignación del estado derivado a *Shunosaurus* (Harris, 2006), lo que motiva la distribución de este carácter respecto a Wilson (2002) quien lo considera sinapomórfico de Neosauropoda. Algo semejante ocurre con la presencia de

los procesos anterior y posterior del extremo distal del arco hemal alargados anteroposteriormente, considerados por Wilson (2002) como sinapomórficos de Eusauropoda y en la presente hipótesis filogenética como diagnósticos de Sauropoda.

Los caracteres apomórficos presentes en *Galvesaurus* y no presentes en Sauropoda están también ausentes en los eusaurópodos no neosaurópodos, en algunos de cuyos géneros se observan sin embargo caracteres derivados ausentes en *Galvesaurus*. Las vértebras caudales de Eusauropoda están caracterizadas por una única sinapomorfía: la presencia de un proceso transverso aliforme en la primera caudal (figura 4.5.6). Éste proceso, que hace referencia a la existencia de una lámina que conecta el proceso transverso con el arco neural, caracteriza según Wilson (2002) a todos los saurópodos, sin embargo su ausencia en *Vulcanodon* (Harris, 2006) explica esta modificación. Este carácter para el que *Galvesaurus* retiene el estado primitivo se observa en eusaurópodos no neosaurópodos como *Omeisaurus*, *Cetiosaurus* y *Mamenchisaurus* (He *et al.*, 1988; Upchurch y Martin, 2002; Ouyang y He, 2002). Este último género también presenta la cara articular comprimida lateromedialmente y con una marcada procelia en las caudales anteriores incluyendo no solo la primera sino también las posteriores a ella (figura 4.5.7).

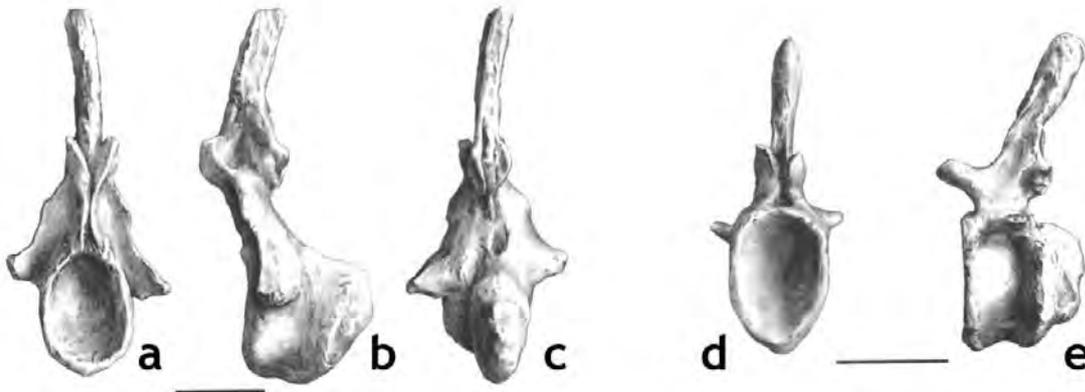


Figura 4.5.6:

Primera vértebra caudal en vista posterior (a), lateral (b) y anterior (c) y séptima vértebra caudal en vista posterior y lateral de Mamenchisaurus. Modificado de Ouyang y He, (2002).

El clado *Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda)) se define en lo relativo a las caudales por la presencia de una fosa postespinal en las caudales anteriores, carácter no conservado en *Galvesaurus*. Las semejanzas indicadas por Sánchez-Hernández (2005) para relacionar a *Galvesaurus* con *Cetiosaurus* y relativas a las caudales son principalmente la presencia de un supuesto arco hemal no bifurcado en su extremo distal y la expansión lateromedial del arco hemal justo bajo el canal hemal supuestamente mayor que la anteroposterior. Ambos aspectos están erróneamente

identificados. El primero de ellos al no haberse conservado el extremo distal del arco hemal y el segundo de ellos porque es justamente al revés (la sección en el punto inmediatamente inferior al canal hemal es más larga que ancha). Hay por otro lado algunas marcadas diferencias entre las caudales de ambos géneros: principalmente la presencia en este último de un proceso transverso aliforme y de un cuerpo vertebral caudal corto (longitud $<0,6$ altura) y la situación del arco neural en la caudales medias, claramente situado en posición central en *Cetiosaurus*.

El taxón *Losillasaurus* también presenta proceso aliforme, pero no solo en la primera caudal, sino que se extiende al menos hasta la cuarta, lo que motiva que este carácter sea una sinapomorfía de *Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda). *Galvesaurus* y *Losillasaurus* comparten la presencia de vértebras caudales anteriores (no incluida la primera) débilmente procélicas, lo que constituye una convergencia según la presente hipótesis filogenética. Ocurre lo mismo con la presencia de caudales anteriores cuya dimensión anteroposterior es al menos 0,6 veces la expansión dorsoventral del centro vertebral, compartido de forma convergente por *Galvesaurus* y *Losillasaurus* en ambos como consecuencia de una reversión. Lo que no es una convergencia es la pérdida de la barra ósea que conecta los extremos distales de los arcos hemales en toda la serie dorsal y que caracteriza a también a *Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda) y que se observa al menos en la caudales medias de *Galvesaurus*.

El resultado que muestra el análisis filogenético de este trabajo indica que el clado *Turiasaurus* + Neosauropoda muestra tres sinapomorfías que no están conservadas en

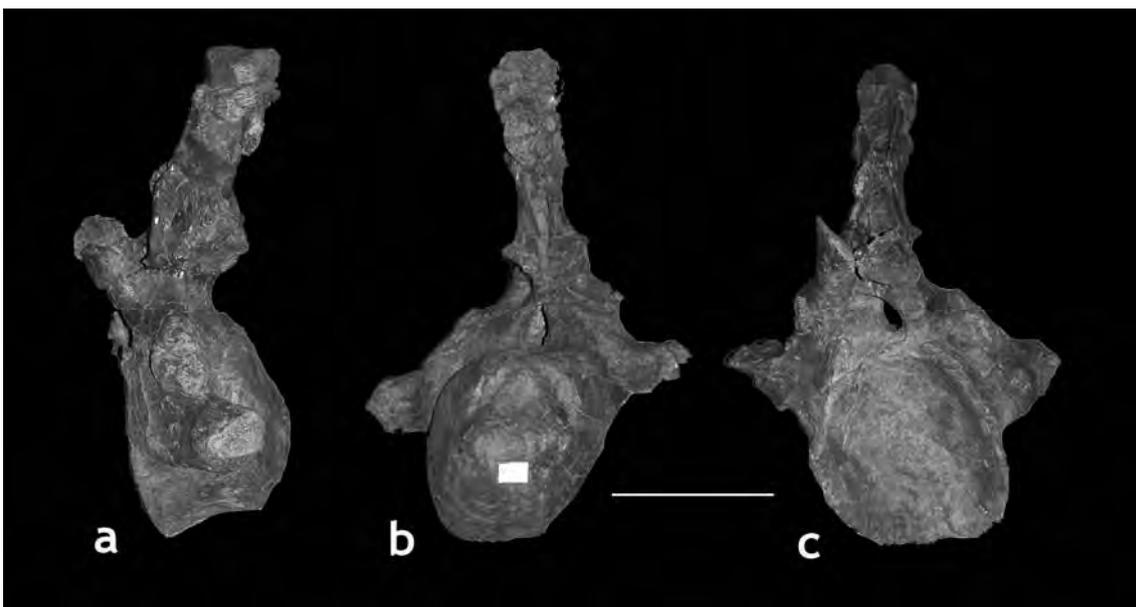


Figura 4.5.7:

Vertebra caudal anterior de Losillasaurus en vista lateral (a), posterior (b) y anterior (c). Escala 15 cm.

Turiasaurus, lo que implica que esta es la hipótesis más parsimoniosa, pero también que nuevos datos sobre este saurópodo contribuirán a afinar más su posición filogenética y que Wilson (2002) podrían tener razón al considerar la presencia de láminas pre y postespinal como una sinapomorfía de Neosauropoda. De estos caracteres, presencia de láminas preespinal y postespinal y la pérdida de la fosa postespinal (lo que implica una reversión) en las caudales anteriores, solo el último está presente en *Galvesaurus*. Las principales diferencias entre ambos taxones, se sitúan en la vértebras caudales medias, ya que aunque Royo-Torres *et al.* (2006) indican que no se han conservado caudales medias, en este estudio se considera que la menos la vértebra caudal figurada en su trabajo (Royo-Torres *et al.*, 2006, figura 1T) es una caudal media y no posterior como allí se indica. Los principales argumentos para hacerlo son dos, el primero la longitud relativamente corta del cuerpo vertebral en relación a la altura del mismo, que muestra una relación más típica de las caudales medias pero sobre todo la marcada altura y entidad del arco neural. Estas diferencias son la marcada opistocelia en las caudales medias de *Turiasaurus*, y sobre la situación del arco neural en posición media, que contrasta con la posición marcadamente anterior en *Galvesaurus*.

Dentro de Neosauropoda, ya que para el clado no se han definido caracteres vertebrales caudales sinapomórficos, las diferencias entre las caudales de *Galvesaurus* y los diplodocoideos son muy marcadas. Las caudales anteriores con espinas altas (al menos tres veces la altura del cuerpo), con láminas espinopre y espinopostzigapofisiales conectadas entre sí y espina más ancha que larga y cuerpos de las caudales medias alargados (al menos dos veces la dimensión dorsoventral) son sinapomorfías de Diplodocoidea que no se observan en *Galvesaurus*. Los Flagellicaudata están caracterizados principalmente por la presencia de láminas espinoprezigapofisiales que se extienden hasta la zona lateral de la espina, carácter no conservado en *Galvesaurus* y por la presencia de barra ósea entre los extremos proximales de los arcos hemales ausente en las caudales medias pero presente en las anteriores, aspecto imposible de conocer para *Galvesaurus* al no conservarse arcos hemales de las caudales anteriores.

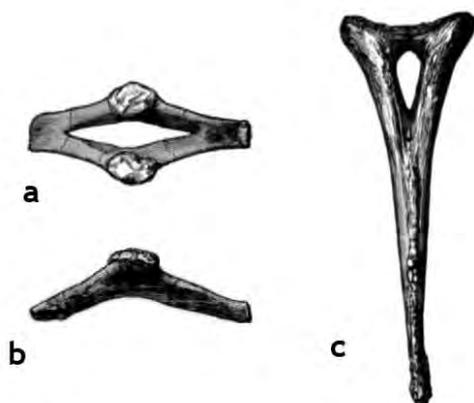


Figura 4.5.8:
Arcos hemales de *Diplodocus* en vista dorsal (a) y lateral (b) y de *Apatosaurus* en vista anterior (tomado de Marsh, 1888).

Los diplodócidos se caracterizan por poseer láminas centrodiapofisial anterior y posterior así como prezigio y postzigodiapofisial y tener la centrodiapofisial anterior dividida como se puede observar en *Apatosaurus* y *Diplodocus* (Osborn y McIntosh, 1966; Hatcher, 1901) caracteres que constituyen sinapomorfías del clado y que están ausentes en *Galvesaurus*. También sinapomórfica es la reversión que consiste en reducir la altura de la espina, la cual es menor de cuatro veces, pero siempre superior a dos, la longitud del cuerpo vertebral. Las sinapomorfías que, según Wilson (2002) definen al clado Diplodocinae son la presencia de pleurocelo, de un surco en las caudales medias y posteriores, caracteres ausentes en *Galvesaurus*, y la orientación vertical de la espina neural de las vértebras caudales, la morfología cuadrangular de la cara articular, y el marcado aumento de la longitud del cuerpo vertebral a través de la serie caudal, caracteres ambos desconocidos para *Galvesaurus*. Este aumento de longitud se cuantifica de manera que el carácter derivado se asigna cuando la longitud de una de las primeras 20 vértebras caudales es aproximadamente el doble de la que le precede en la serie. La presencia del proceso aliforme se extiende solo hasta la 3ª caudal en *Apatosaurus* y al menos hasta la 4ª en *Diplodocus*, *Barosaurus* y *Dicraeosaurus* (Gilmore, 1936; Hatcher, 1901; Lull, 1919; Janensch, 1929). Este proceso no se ha conservado en *Galvesaurus*, como tampoco lo ha hecho la primera caudal que está dorsalizada, sinapomorfía de Dicraeosauridae. La posición anterior del arco neural de las caudales medias de *Galvesaurus* no está presente en ningún diplodocoideo.

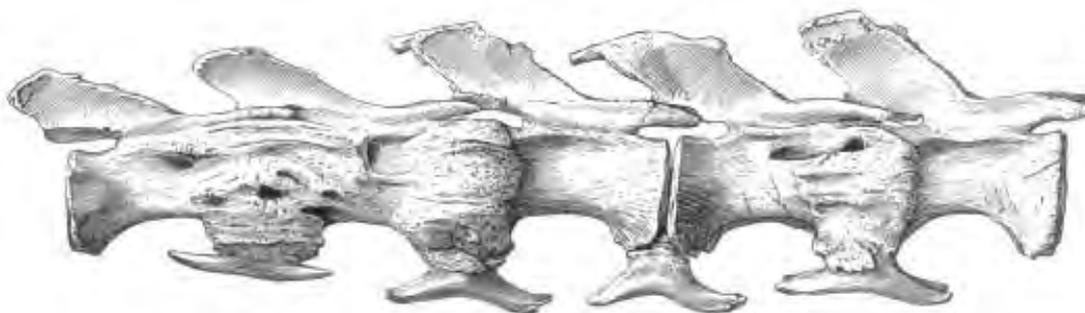


Figura 4.5.9:

Vertebras caudales 17 a 21 de Diplodocus en vista lateral derecha, en las que se puede ver el pleurocelo y el extremo distal del arco hemal proyectado hacia atrás y hacia adelante.

En cuanto a caracteres que *Galvesaurus* comparte con algunos diplodocoideos se encuentra la presencia de vértebras caudales anteriores (excluyendo la primera), ligeramente procélicas, sinapomorfía de Flagellicaudata y el proceso transversal aplanado, sinapomorfía de Rebbachisauridae. En ambos casos se trata de convergencias.

Según la presente hipótesis cladística Macronaria está definido por tres reversiones, la presencia del proceso transversal aliforme solo en la primera caudal (como se puede

observar en *Haplocanthosaurus* y *Camarasaurus* (Hatcher, 1903; Ostrom y McIntosh, 1966), arcos hemales con un proceso posterior en el extremos distal (perdiendo la proyección anterior) y arcos hemales nuevamente fusionados en el extremo distal. El primero de ellos no está presente en *Galvesaurus* (está revertido al estado primitivo) y los otros dos no están conservados, por lo que para afinar más el conocimiento de las relaciones filogenéticas de *Galvesaurus* entre los macronarios base a las caudales es necesario revisar la disposición de caracteres como la posición del arco neural en la caudales medias. Este, al igual que en *Galvesaurus*, se sitúa en posición anterior en todos los integrantes del clado *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))) + Titanosauriformes y se convierte en una de las claves de este cladograma (figura 4.5.10).

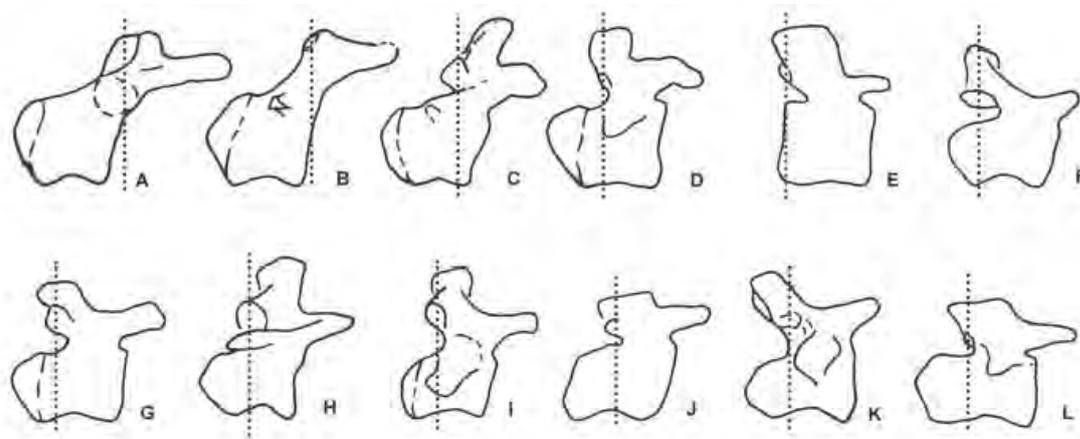


Figura 4.5.10:

Vertebras caudales en las que se puede observar la posición del arco neural en posición anterior en *Aeolosaurus* (l), *Aeolosaurus* (b), *Aeolosaurus* sp. (c), *Alamosaurus* (d), *Andesaurus* (e), *Neuquensaurus* (f), *Baurutitan brioi* (g), *Titanosaurinae indet.* (h), *Titanosaurus* sp. (i), *Mendozasaurus* (j), *Saltasaurus* (k), *Epachthosaurus*. Tomado de Casal et al., 2007.

Los caracteres caudales que contribuyen a agrupar a los integrantes de *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))) son la morfología de las caudales anteriores (la primera y el resto) ligeramente procélicas, la ausencia de lámina preespinal, arcos hemales sin barra ósea que una a los extremos proximales (figura 4.5.11) y arcos hemales no fusionados en su extremo distal, aunque de ellos solo el primero (y no en la primera caudal) se ha preservado en *Galvesaurus*, por lo que el resto son teóricos para este género. *Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*) se caracterizan por poseer un arco hemal cuya dimensión dorsoventral es superior al 30% de la longitud total del arco hemal (Sanz et al., 1987; Canudo et al., 2008b; Tidwell et al, 2001). Además *Venenosaurus* muestra la morfología cuadrangular de la cara articular en las vértebras caudales medias, el cual también es compartido con

Cedarosaurus (Tidwell *et al.*, 1999) y Titanosauria. Por último *Tastavinsaurus* y *Venenosaurus* (Canudo *et al.*, 2008b; Tidwell *et al.*, 2001) presentan láminas centrodiapofisial anterior y posterior y láminas prezigo y postzigodiapofisial en los procesos transversos de la caudales anteriores, ausentes en *Galvesaurus*.

Llegados a este punto del cladograma los caracteres que separan a los titanosauriformes del clado *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))) son la pérdida de proyección anterior en el extremo distal del arco hemal, que caracteriza a Titanosauriformes, aunque según Wilson (2002) es una sinapomorfía de Titanosauria. Se observan además varios caracteres derivados en algunos para los que *Galvesaurus* ha retenido el estado plesiomórfico tales como la presencia de un proceso aliforme en la primera caudal de *Brachiosaurus* (sinapomorfía de Macronaria) género que también presenta la cara articular comprimida dorsoventralmente en la caudales proximales y las caudales anteriores alargadas por encima de 0,6 veces la expansión dorsoventral del centro vertebral.

Dentro de Titanosauriformes las diferencias entre el macronario basal *Galvesaurus* y los saurópodos del clado Somphospondily son también marcadas, ya que ninguno de los caracteres sinapomórficos que definen según este clado o los clados que lo integran están presentes en *Galvesaurus* (en algunos casos no han quedado registrados). Algunos de estos caracteres que aquí se asignan a todos los Somphospondily son asignadas por Wilson (2002) únicamente a algunos de sus clados internos. Se trata de la estructura interna espongiiforme (compuesta de pequeñas celdillas) del tejido óseo (que según Wilson (2002) es una sinapomorfía de Saltosaurinae y que se observa en *Saltasaurus* (Powell, 1992)), primera caudal con un complejo sistema de láminas que recuerdan a las dorsales (convergente con Dicraeosauridae y que según Wilson (2002) es una sinapomorfía de los opistocoelicaudinos al observarse en *Alamosaurus* y *Opisthocoelicaudia* (Lehman y Coulson, 2002; Borsuk-Bialynicka, 1977)), presencia de caudales anteriores, incluyendo la primera fuertemente opistocélica (según Wilson (2002) sinapomorfía de Nemegtosauridae + *Isisaurus* + Saltosauridae y que se observa en *Alamosaurus*, *Malawisaurus*, *Pellegrinisaurus*, *Rapetosaurus*, *Saltasaurus* e *Isisaurus* (Lehman y Coulson, 2002; Gomani, 2005; Salgado, 1996; Curry-Rogers y Fosters., 2001; Powell, 1992; Salgado *et al.*, 1997)). Otras sinapomorfías de este clado son la pérdida de la cresta hiposfenal en las caudales anteriores, la presencia de una fosa postespinal (carácter que ya había sido adquirido por *Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda)) y revertido de nuevo en *Turiasaurus* + Neosauropoda), la presencia de una marcada cresta lateral en la zona de unión entre el cuerpo vertebral y el arco neural, un surco ventral en los cuerpos vertebrales de las caudales anteriores y medias (figura 4.5.12) y un arco hemal cuya dimensión dorsoventral es superior al 30%

de la longitud total del arco hemal (carácter convergente con *Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*)). El único carácter sinapomórfico de Somphospondily compartido por *Galvesaurus* es la presencia de cuerpos vertebrales caudales anteriores cuya longitud supera las 0,6 veces su altura, aunque esta coincidencia es debida a una convergencia.

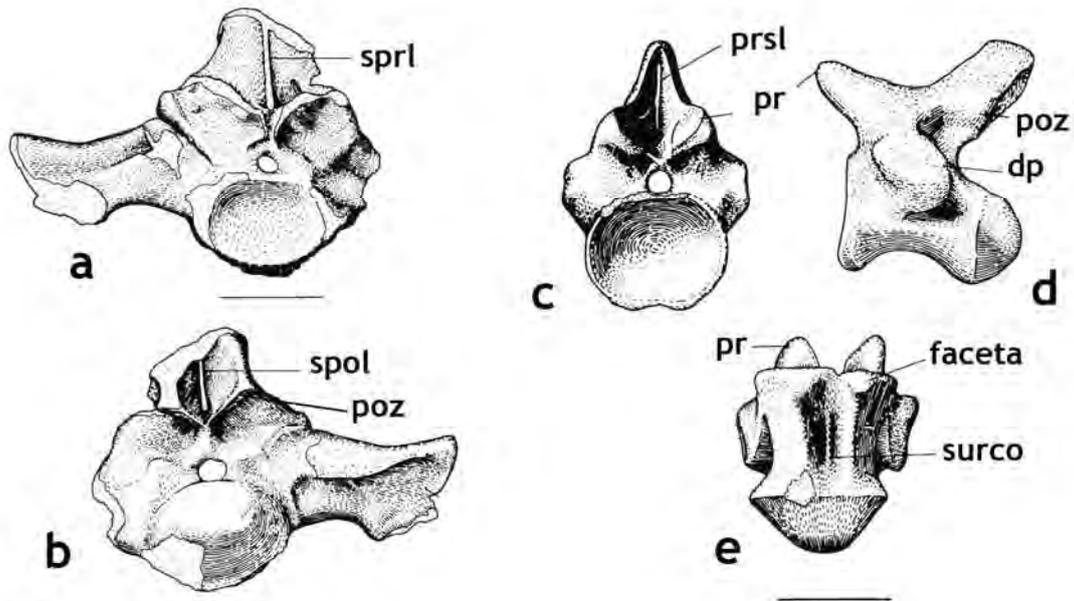


Figura 4.5.11:

Primera caudal de Saltasaurus en vista anterior (a) y posterior (b) y caudal media en vista anterior (c), lateral (d) y posterior (e). Tomado de Powell (1992).

Algunas sinapomorfías de grupos internos a Titanosauria, que no se observan en *Galvesaurus*, fueron definidas por Wilson (2002). El clado *Isisaurus* + Saltosauridae está definido por la presencia de una espina neural caudal proximal más expandida lateromedialmente que anteroposteriormente, carácter convergente con Diplodocoidea, al igual que la presencia de caudales distales biconvexas sinapomorfía de Saltosauridae. La diferencia es que las de los diplodocoideos son más largas (4 y hasta 5 veces más que la expansión lateromedial de la cara articular) que de Saltosauridae. Opisthocoelicaudinae está definido por la presencia de un máximo de 35 vértebras caudales, la desaparición de los procesos transversales a partir de la caudal 10 y la presencia de una cavidad en un lado de la espina neural de la primera caudal.

Para remarcar aun más las diferencias existen otros caracteres apomórficos distribuidos entre los diversos géneros de Titanosauria y ausentes en *Galvesaurus*. Estos son la presencia de una primera caudal biconvexa en *Alamosaurus* (Lehman y Coulson,

2002) y opistocélica en *Opisthocoelicaudia* (Borsuk- Bialynicka, 1977) género que extiende la opistocelia a toda la serie caudal anterior. La cara articular dorsoventralmente comprimida se observa solo en *Pellegrinisaurus* y *Saltasaurus* (Salgado, 1996; Powell, 1992).

Clado N°.- Sinapomorfía (cambio)

Clado	N°.- Sinapomorfía (cambio)
Sauropoda	<p>165. Procesos transversales caudales (costillas) desaparecen en la caudal 15 (0 → 1).</p> <p>172. Relación de longitud anteroposterior / altura dorsoventral de los cuerpos vertebrales caudales anteriores <0.6 (1) (0 → 1).</p> <p>178. Cresta hiposfenal en las vértebras caudales anteriores: presente (0 → 1)</p> <p>180. Extensión dorsoventral del extremo proximal del proceso transversal en las caudales anteriores muy extendido (alcanza desde el cuerpo vertebral al arco neural) (0 → 1)</p> <p>200. Persistencia del arco hemal (W147): al menos hasta el 80% de la cola (0); desaparece alrededor de la caudal 30 (1) (0 → 1)</p> <p>201. Morfología de los arcos hemales de las vértebras caudales medias y distales procesos anterior y posterior alargados de manera que el arco hemal es anteroposteriormente más largo que alto dorsoventralmente ('con forma de resbalón') (0 → 2)</p> <p>204. Extremos distal de los arcos hemales sin fusionar (abierto) (1) (0 → 1)</p>
Eusauropoda	<p>179. Morfología del proceso transversal en las vértebras caudales anteriores proceso triangular o aliforme (conectado a través de una lámina al arco neural) solo en la primera caudal (0 → 1).</p>
Omeisauridae	<p>200. Persistencia del arco hemal al menos hasta el 80% de la cola (1 → 0)</p>
<i>Cetiosaurus</i> + (<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda))	<p>177. Fosa postespinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores presente (0 → 1)</p>
<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda)	<p>179. Morfología del proceso transversal en las vértebras caudales anteriores proceso triangular o aliforme hasta la caudal 4 o posteriores (1 → 3).</p> <p>203. Unión de los extremos proximales del canal hemal mediante una barra ósea ('Crus' bridging) ausente en todos los arcos hemales (0 → 2)</p>
<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda	<p>175. Lamina preespinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores presente (0 → 1)</p>

	<p>176. Lamina postespinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores presente (0 → 1)</p> <p>177. Fosa postespinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores ausente (1 → 0).</p>
Diplodocoidea	<p>164. Relación de la altura de la espina neural / altura dorsoventral de la cara articular posterior de los cuerpos vertebrales dorsales posteriores, sacros y caudales anteriores >3.0. (0 → 2).</p> <p>174. Contacto entre la laminas espinopre y espinopostzigapofisial (sprl y spol) en los arcos vertebrales de las caudales anteriores presente (0 → 1)</p> <p>183. Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas cuadros anteriores >1.0 (más ancho que largo) (0 → 1)</p> <p>184 Relación de la longitud / altura del cuerpo vertebral en las vértebras caudales ≥ 2.0. (0 → 1)</p>
Rebbachisauridae	<p>178. Cresta hiposfenal en las vértebras caudales anteriores ausente (1 → 0)</p> <p>179. Morfología del proceso transversal en las vértebras caudales anteriores simple, proceso aplanado (0) (3 → 0)</p>
Flagellicaudata	<p>163 Número de vértebras caudales ≥ 61 (2). (1 → 2).</p> <p>166. Morfología de la cara articular del cuerpo vertebral del la primera caudal procélico (0 → 1)</p> <p>168. Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales caudales anteriores (excluyendo la primera) ligeramente procélico (0 → 1)</p> <p>173. Lámina espinoprezigapofisial (sprl) en los arcos vertebrales de las caudales presente y extendiéndose hasta la zona lateral de la espina (0 → 1)</p> <p>203. Unión de los extremos proximales del canal hemal mediante una barra ósea ('Crus' bridging) presente en los arcos hemales proximales pero ausente en los medios y proximales (2→1)</p>
Dicraeosauridae	<p>167. Espina en la primera vértebra caudal con un complejo sistema de láminas que recuerdan a las espinas dorsales ("dorsalizadas") (0 → 1).</p>
Diplodocidae	<p>164. Relación de la altura de la espina neural / altura dorsoventral de la cara articular posterior de los cuerpos vertebrales dorsales posteriores, sacros y caudales anteriores 2.0-3.0 (2 → 1).</p> <p>181. Lámina diapofisial (= laminas centrodiapofisial anterior y posterior y láminas pre y postzigapofisiales) en los procesos transversos de las caudales anteriores presente (0 → 1)</p> <p>182. Morfología de la lámina centrodiapofisial anterior en los procesos transversos de las caudales anteriores dividida (0 → 1)</p>

<p>Macronaria</p>	<p>179. Morfología del proceso transversal en las vértebras caudales anteriores proceso triangular o aliforme (conectado a través de una lámina al arco neural) solo en la primera caudal (3 → 1)</p> <p>201. Morfología de los arcos hemales de las vértebras caudales medias y distales desarrollan un pequeño proceso posterior (2 → 1)</p> <p>204. Extremos distal de los arcos hemales fusionado (1 → 0)</p>
<p><i>Galvesaurus</i> + (<i>Phuwiangosaurus</i> + (<i>Aragosaurus</i> + (<i>Tastavinsaurus</i> + <i>Venenosaurus</i>))) + Titanosauriformes</p>	<p>189. Posición del arco neural sobre el cuerpo vertebral en las vértebras caudales medias localizado principalmente o completamente sobre la mitad anterior del cuerpo vertebral (0 → 1)</p>
<p><i>Galvesaurus</i> + (<i>Phuwiangosaurus</i> + (<i>Aragosaurus</i> + (<i>Tastavinsaurus</i> + <i>Venenosaurus</i>)))</p>	<p>166. Morfología de la cara articular del cuerpo vertebral de la primera caudal procélico (0 → 1)</p> <p>168. Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales caudales anteriores (excluyendo la primera) ligeramente procélico (0 → 1)</p> <p>175. Lamina preespinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores ausente (1 → 0)</p> <p>203. Unión de los extremos proximales del canal hemal mediante una barra ósea ('Crus' bridging) presente en los arcos hemales proximales pero ausente en los medios y proximales (2 → 1)</p> <p>204. Extremos distal de los arcos hemales sin fusionar (abierto) (0 → 1)</p>
<p><i>Aragosaurus</i> + (<i>Tastavinsaurus</i> + <i>Venenosaurus</i>)</p>	<p>202. Relación de la altura dorsoventral del canal / longitud total del arco hemal ≥ 0.30 (0 → 1)</p>
<p><i>Titanosauriformes</i></p>	<p>201. Morfología de los arcos hemales de las vértebras caudales medias y distales simples o curvados anteroventralmente (formando un proceso posterior) (1 → 0)</p>
<p>Somphospondily</p>	<p>162. Estructura ósea interna en las vértebras caudales esponjiforme (con grandes celdillas internas) (0 → 1).</p> <p>166. Morfología de la cara articular del cuerpo vertebral de la primera caudal opistocélico (0 → 2)</p> <p>167. Espina en la primera vértebra caudal con un complejo sistema de láminas que recuerdan a las espinas dorsales ("dorsalizadas") (0 → 1)</p> <p>168. Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales caudales anteriores (excluyendo la primera) fuertemente procélico (0 → 2)</p> <p>172. Relación de longitud anteroposterior / altura dorsoventral de los cuerpos vertebrales caudales anteriores ≥ 0.6 (1 → 0)</p> <p>177. Fosa postespinal en los arcos vertebrales de las</p>

caudales anteriores presente (0 → 1)

178. Cresta hiposfenal en las vértebras caudales anteriores ausente (1 → 0)

185. Cresta afilada en la superficie lateral de las vértebras caudales medias en la zona de unión del arco neural y el cuerpo vertebral presente (0 → 1)

187. Surco longitudinal ventral en los cuerpos vertebrales de las caudales anteriores y medias presente (0 → 1)

202. Relación de la altura dorsoventral del canal / longitud total del arco hemal ≥ 0.30 (0 → 1)

Tabla 4.2.3:

Sinapomorfías relativas al registro vertebral caudal que caracterizan los principales clados de saurópodos resultantes del presente estudio. El cambio de carácter que significa la sinapomorfía está marcado por una flecha (→: cambio ambiguo; ➔: cambio no-ambiguo).



4.6 ESCÁPULA

4.6.1 DESCRIPCIÓN

Se ha recuperado la escápula derecha incompleta de *Galvesaurus*, en la que están erosionados los extremos distal y proximal. En ella se observa la lámina escapular o lámina distal de la escápula, más alargada y mucho menos expandida dorsoventralmente que la zona proximal, o lámina proximal de la escápula. Esta mayor expansión dorsoventral de la lámina proximal, al menos un 300% respecto a la lámina escapular, es consecuencia de una marcada proyección hacia dorsal, de manera que el margen posterior de la zona acromial de la lámina proximal forma un ángulo casi recto con el margen acromial de la lámina distal. En la zona ventral de la lámina proximal de la escápula la proyección es mucho más gradual, de manera que en el margen ventral de la escápula la transición entre las láminas proximal y distal de la escápula se produce a través de una línea curva cóncava y sin puntos de inflexión.

En la lámina proximal se observa la ausencia del margen anterior de la escápula, lo que no permite conocer con exactitud el ángulo que forma la articulación con el coracoides respecto al eje longitudinal de la escápula. Tampoco se ha conservado la fosa glenoidea ni el punto más dorsal del acromion, cuya ubicación en la figura 4.6.1 es estimada, pese a lo cual es posible deducir que el acromion se situaría anteroposteriormente más cercano al nivel del glenoide que al punto medio de la lámina escapular. La ausencia de la práctica totalidad de la zona proximal hace que tampoco se haya conservado la zona donde debería estar la cresta acromial, ni por supuesto la zona anterior a ella, lo que impide saber con exactitud acerca de la existencia de ninguna fosa o depresión en esta zona de la escápula, aunque se podría intuir su presencia al observarse que la zona central de la lámina proximal es más delgada que la zona de los márgenes dorsal y ventral.

La lámina escapular se proyecta hacia distal y dorsoventralmente es menos expandida que la lámina proximal. No está completa en su extremo distal, por lo que es difícil deducir la morfología del dicho extremo y si bien no se observan indicios de ninguna expansión dorsoventral la morfología del margen dorsal de la lámina escapular está ligeramente erosionado, lo que indicaría una muy ligera expansión dorsal, aunque de menor entidad que la de otros saurópodos (figura 4.6.1). En sección transversal la lámina escapular, en la que no se observa ninguna cresta longitudinal, es totalmente plana. El margen ventral es ligeramente más grueso y redondeado mientras que el margen acromial es más delgado en sección transversal.

Como en la mayoría de los saurópodos la escápula presenta una morfología cóncava en vista medial ya que el plano medio de la lámina escapular forma un ángulo con el plano de la lámina proximal, el cual así mismo presenta una morfología cóncava en vista medial. Esto permite a la escápula adaptarse al la zona craneal de la caja torácica (Upchurch *et al.*, 2004).

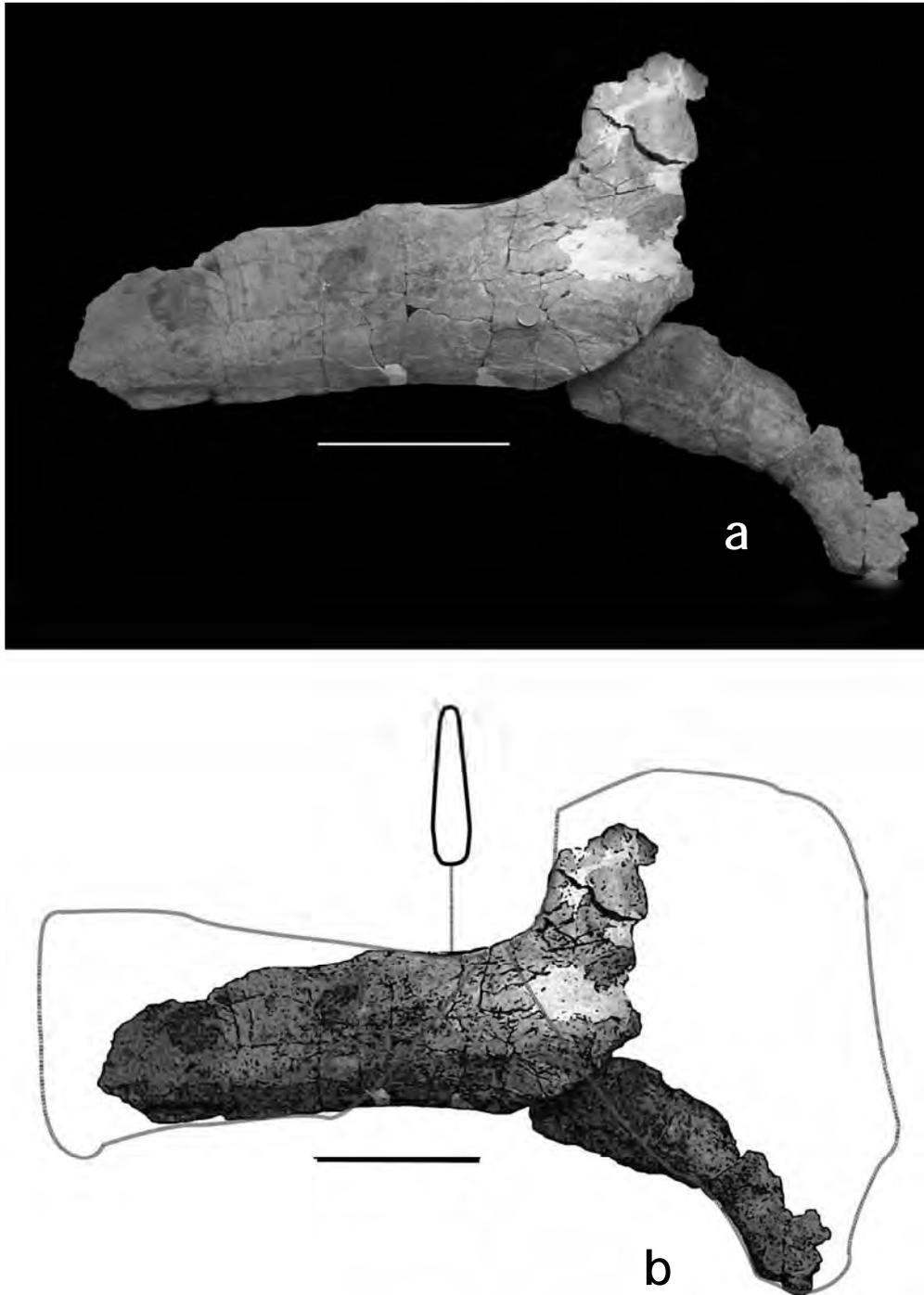


Figura 4.6.1:
Fotografía de la escápula de Galvesaurus en vista lateral (a). Dibujo del contorno estimado de la escápula de Galvesaurus y su sección en la lámina escapular (b). Escala 20 cm.

Medida	cm
Longitud máxima de la escápula	101
Longitud máxima estimada	135
Máxima expansión dorsoventral conservada	21,7
Mínima expansión dorsoventral conservada	68,2

Tabla 4.6.1:
Medidas de la escápula de Galvesaurus herreroi.

Nº	Carácter	Est.
207	Posición del punto más dorsal del proceso acromial de la escapula: más cercano al nivel de la fosa glenoidea que al nivel de la zona media del cuerpo de la escápula (0); equidistante o más cercano al punto medio del cuerpo de la escápula que el de la fosa glenoidea (1).	(0)
208	Tamaño del acromion de la escapula: pequeño y estrecho (0); ancho (profundidad dorsoventral al menos un 150% la profundidad mínima de la lámina escapular) (1).	(1)
209	Cresta deltoidea (= cresta del proceso acromial): ausente (0); presente (1).	(?)
210	Morfología de la parte del acromion posterior a la cresta deltoidea: plana o convexa y su grosor mediolateral se reduce hacia el margen posterior (0); forma otra fosa (1).	(?)
211	Orientación de la lamina escapular respecto a la articulación con el coracoides: aproximadamente perpendicular (0); aproximadamente en un ángulo de 45° (1).	(?)
212	Morfología de la lámina escapular: borde acromial (dorsal) no expandido (paralelo al eje longitudinal del cuerpo) (0); borde acromial con una expansión dorsal redondeada y situada posteriormente al acromion pero cranealmente al extremo distal (1); forma de raqueta en el extremo distal (expandida dorsoventralmente) (2).	(?)
213	Orientación de la fosa glenoidea de la escápula: plana y orientada lateralmente (0); fuertemente orientada medialmente (1).	(?)
214	Sección de la zona proximal de la lámina escapular: plana o rectangular (0); en forma de D (1).	(0)
215	Cresta dorsal en la superficie medial de la lámina escapular: ausente (0); presente (1).	(?)
216	Cresta ventral en la superficie medial de la lámina escapular: ausente (0); presente (1).	(?)

Tabla 4.6.2:
Caracteres utilizados en el estudio filogenético referentes a la escápula y su estado (Est.) en Galvesaurus herreroi. Tomados de Harris (2006; ver Anexo 1).

4.6.2 DISCUSIÓN Y COMPARACIÓN DE LA ESCÁPULA

La escápula de los saurópodos en su condición plesiomórfica está formada, según Upchurch *et al.*, (2004), por dos partes principales: una lámina ósea redondeada y ligeramente expandida en la zona proximal denominada lámina proximal de la escápula y una lámina más estrecha y alargada en la zona distal conocida como lámina escapular (figura 4.6.2).

En la cara lateral de la zona proximal se aloja una fosa no demasiado profunda. La cara medial también está ligeramente excavada y la parte central de esta lámina proximal es bastante estrecha haciéndose más gruesa ventralmente, en especial hacia el glenoide (figura 4.6.3a). El glenoide es una superficie con forma subtriangular orientada anteroventralmente que articula con la zona posterior de el extremo proximal del húmero. Dorsalmente a él, y en el extremo anterior de la escápula se sitúa una superficie rugosa que articula con el coracoides.

La lámina escapular, recta en vista lateral, se proyecta considerablemente hacia distal y su dimensión dorsoventral es mucho menor que la de la zona proximal, a

excepción de la parte más distal donde se expande ligeramente en sentido dorsoventral. El margen ventral es redondeado y más grueso que el dorsal, cuya terminación es más aguda. La zona distal se curva medialmente respecto a la lámina proximal, lo que hace que toda la escápula sea cóncava en la cara medial con el fin de adaptarse a la convexa zona anterior de la caja torácica.

La parte conservada de la escápula de *Galvesaurus* retiene la mayoría de los caracteres plesiomórficos comunes a todos los saurópodos, mostrando únicamente dos caracteres derivados que permiten su comparación con el resto de taxones de Sauropoda: la expansión dorsoventral de la zona del acromion al menos un 150% de la mínima

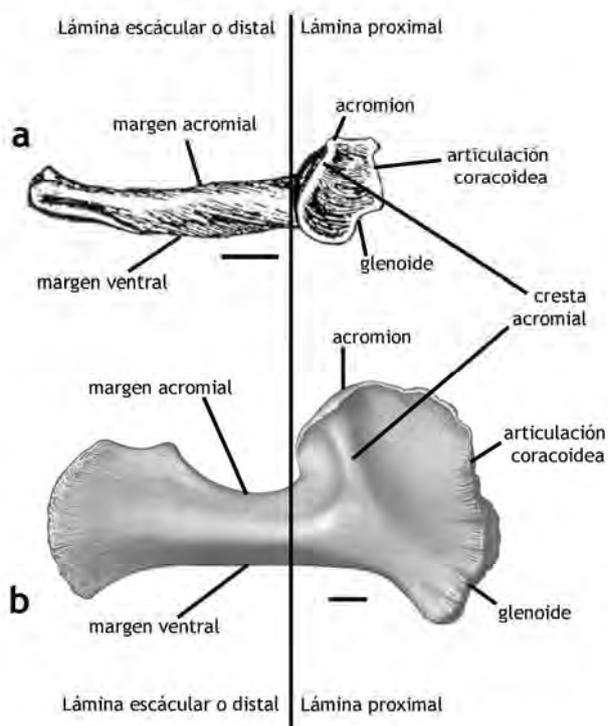


Figura 4.6.2: Detalle de las características generales de la escápula de los saurópodos señalados sobre la escápula de *Kotasaurus* (a) y *Camarasaurus grandis* (b). Tomado de Yadagiri, 2001 (a) y modificado de Ostrom y McIntosh, 1966 (b).

expansión dorsoventral de la escápula y la sección de la lámina proximal de la escápula con morfología plana (carácter que constituye una reversión, como se discute más adelante).

No se ha preservado en *Galvesaurus* la cresta acromial, un pequeño borde que limita la fosa situada en la cara lateral del proceso proximal de la escápula en su zona caudal y que se extiende hasta el margen dorsal para formar el proceso acromial o acromion (figura 4.6.2). Según Upchurch *et al.* (2004) esta cresta estaría presente en todos los saurópodos, sin embargo en este trabajo es considerada una sinapomorfía de *Barapasaurus* + (*Patagosaurus* + ((*Omeisauridae*) + (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda))))), debido a no estar presente en *Shunosaurus* (Harris, 2006) y a que *Kotasaurus*, el único saurópodo no neosaurópodo que la posee (Yadagiri, 2001) (figura 4.6.2a) no ha sido incluido en el estudio filogenético. Esto presenta dos escenarios posibles, que su presencia se trate de una convergencia en *Kotasaurus*, o que como dicen Upchurch *et al.* (2004), sea un carácter diagnóstico de todos los saurópodos y sea revertido en *Shunosaurus*, al igual que lo está en *Turiasaurus* (Royo-Torres *et al.*, 2006) y *Omeisauridae* (Harris, 2006) entre los eusaurópodos. Según Wilson (2002) otro carácter sinapomórfico de *Barapasaurus* y todos los saurópodos más derivados es la expansión de la zona acromial de la escápula, que esta vez sí se puede observar en *Galvesaurus*, lo cual se confirma en este trabajo donde este carácter diagnostica a *Barapasaurus* + (*Patagosaurus* + ((*Omeisauridae*) + (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda)))) (figura 4.6.2b).

La lámina escapular fuertemente convexa en su cara lateral y plana o ligeramente convexa en su cara medial, de manera que presenta una sección en forma de D (figura 4.6.3c), caracterizaría según Upchurch *et al.* (2004) a todos los saurópodos y según Wilson (2002) sería una sinapomorfía de *Jobaria* + Neosauropoda. Sin embargo se

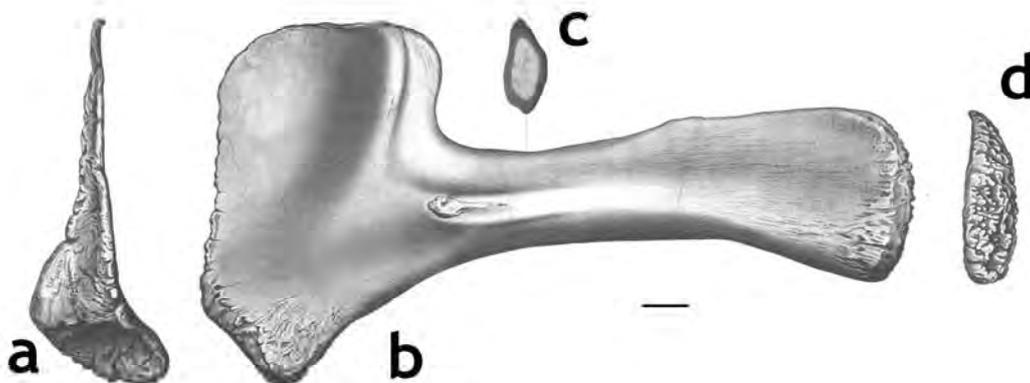


Figura 4.5.3:

Escápula izquierda de Apatosaurus en vista anterior (a), en la que se observa la orientación hacia medial del glenoide, lateral (b), posterior (d) y un detalle de la sección de la lámina escapular en su zona proximal y su morfología en D (c). Tomado de Ostrom y McIntosh, (1966).

trata, según el presente estudio cladístico, de una sinapomorfía de *Patagosaurus* + ((Omeisauridae)+ (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda))))). *Galvesaurus* presenta el estado plesiomórfico para este carácter, lo que es considerado como una reversión, al igual que ocurre con los Titanosauria como se discute más adelante. Además entre los eusaurópodos no neosaurópodos las escápulas de *Patagosaurus* y *Cetiosaurus* se diferencian de la de *Galvesaurus* en la presencia de una expansión dorsal redondeada en el borde acromial de la lámina escapular (Bonaparte, 1986; Upchurch y Martin, 2003), carácter desconocido en este último al no haberse preservado el extremo distal de la lámina escapular.

Galvesaurus no presenta más apomorfías para la escápula que las mencionadas y que comparte también con todos los neosaurópodos. Es posible sin embargo realizar una comparación en base a los caracteres derivados que presentan los distintos grupos internos de Neosauropoda.

Entre los diplodócidos, el único grupo que está definido por sinapomorfías relativas a la escápula es Rebbachisauridae. Una de ellas es la presencia de una lámina escapular expandida dorsal y ventralmente (denominado “morfología de raqueta” por Harris,

2006; figura 4.6.4a) y que contrasta con el borde distal no expandido que se observa en otros diplodocoideos como *Apatosaurus* o *Diplodocus* (figura 4.6.6b). También sinapomórfico para los rebaquisáuridos y presente de forma convergente en *Diplodocus* y *Barosaurus* es la situación del acromion, que se sitúa en una posición muy posterior. El estado derivado de este carácter, definido por Harris (2006), lo presentan aquellos

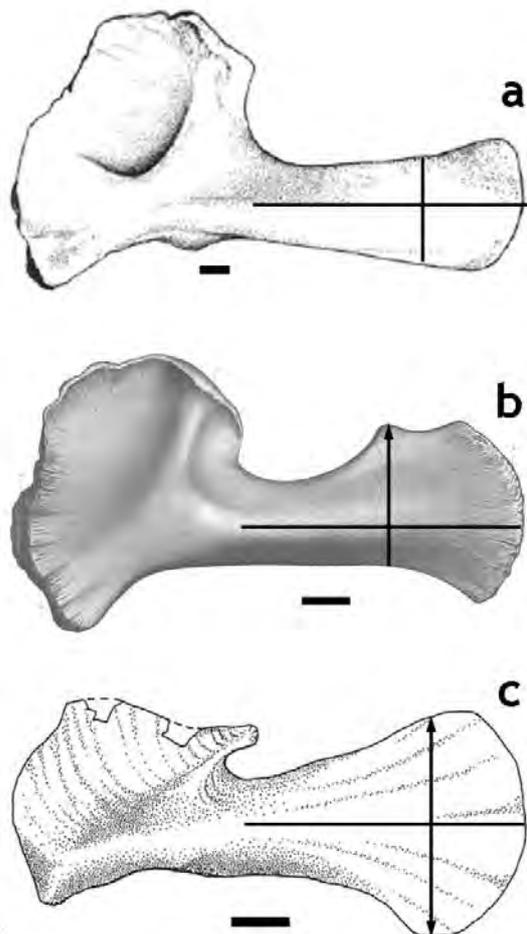


Figura 4.6.4: Ilustración del carácter 212 sobre la expansión dorsoventral de la lámina escapular. Escápulas de *Ligabuesaurus* (a), *Camarasaurus* (b) y *Rayososaurus* (c) en el que se observa el extremo distal de las escápula sin expansión dorsoventral, con expansión únicamente del borde acromial, o con expansión tanto del borde acromial como del borde ventral (conocido como “morfología de raqueta”) respectivamente. Tomados de Bonaparte et al., 2005 (a), Ostrom y McIntosh, 1966 (b) y de Bonaparte, 1996 (c). Barra de escala: 10 cm.

saurópodos cuyo acromion se sitúa anteroposteriormente más alejado del glenoide que del punto medio de la lámina escapular (ver figura 4.6.5). Se observan además otros caracteres apomórficos en la escápula de diversos géneros de diplodocoideos y que no están presentes en *Galvesaurus*, tales como la orientación hacia medial de la superficie del glenoide presente en *Apatosaurus* (Ostrom y McIntosh, 1966; figura 4.6.3) y la presencia de una cresta dorsal en la cara medial de la lámina escapular como la que se observa en *Suuwassea* (Harris y Dodson, 2004).

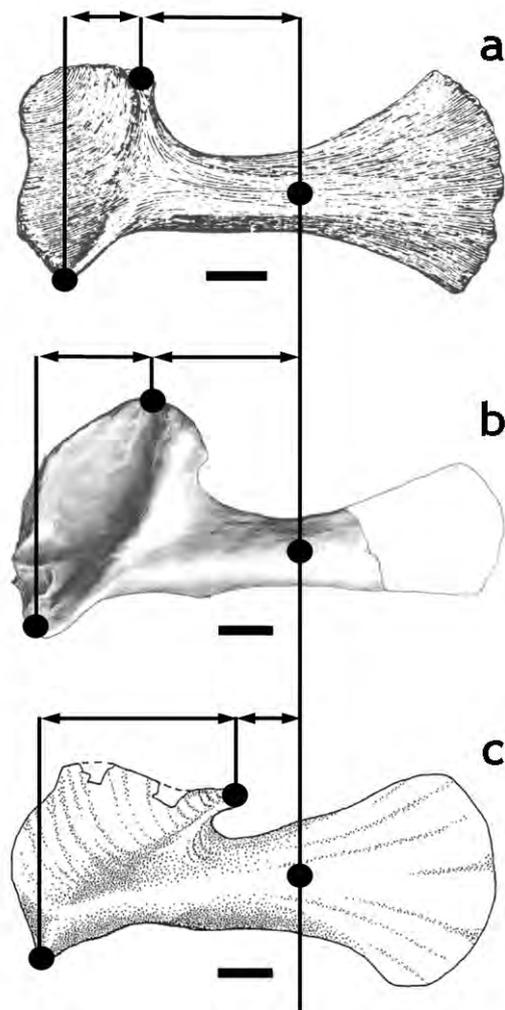


Figura 4.6.5: Escápula de *Haplocanthosaurus* (a), *Mamenchisaurus* (b) y *Rayososaurus* (c) en el que se observa la situación del glenoide más cercano anteroposteriormente al acromion (a y b) o más cercano al punto medio de la lámina escapular. Tomados de Hatcher, 1903 (arriba), Ouyang y He, 2002 (b) y Calvo y Salgado, 1995 (c). Barra de escala: 10 cm.

La expansión del borde acromial dorsal de la lámina escapular (figura 4.6.4b) es un carácter presente en varios Macronaria como en el clado *Lourinhasaurus* + *Jobaria* (para el que se considera sinapomórfico) y otros géneros como *Camarasaurus*, *Aragosaurus*, *Cedarosaurus*, *Paluxysaurus* y *Brachiosaurus* (Ostrom y McIntosh, 1966; Sanz *et al.*, 1987; Tidwell *et al.*, 1999; Rose, 2007; Janensch, 1947) aunque son

considerados convergencias y no un carácter común a todos los macronarios, ya que la escápula de los titanosaurios no posee ninguna expansión (figura 4.6.6).

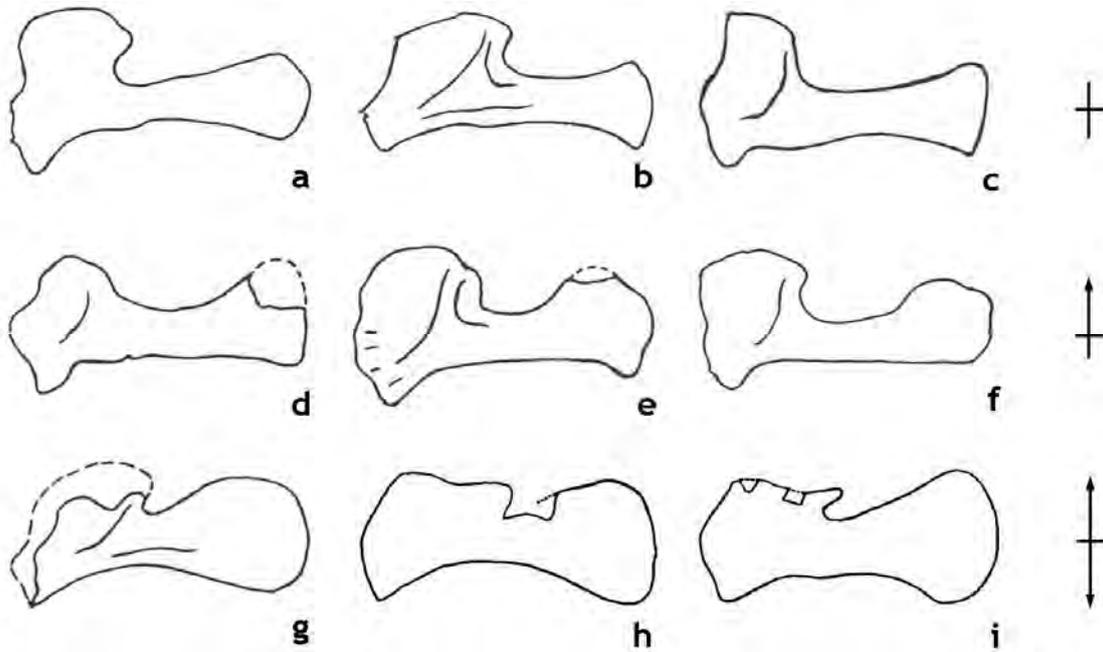


Figura 4.6.6:

Escápulas de *Euhelopus* (a), *Diplodocus* (b) y *Alamosaurus* (c), con el margen acromial la lámina escapular no expandida; de *Cetiosaurus* (d), *Camarasaurus* (e), y *Brachiosaurus* (f), con el margen acromial expandido; y de *Rebbachisaurus* (g), *Limaysaurus* (h) y *Rayososaurus* (i) con el margen acromial y ventral de la lámina escapular expandidos ("forma de raqueta") (g, h, i). Tomado de McIntosh, 1990 (a-g) y de Salgado et al., 2004 (h-i). Sin escala.

El clado *Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*) está caracterizado por que la articulación escapulocoracoidal y el eje central de la lámina escapular forman un ángulo de alrededor de 45° (figura 4.6.7), carácter convergente con Titanosauria, como se discute a continuación.

La sinapomorfía que define a Titanosauriformes es la presencia de una pequeña cresta dorsal en la cara medial de la lámina escapular, carácter distribuido de forma desigual entre los diferentes grupos de saurópodos (y ausente en *Galvesaurus*). Dentro de los Titanosauriformes, el taxón Somphospondily ha sido definido por Wilson (2002) por dos sinapomorfías relativas a la escápula (y que se confirman en el presente estudio): su sección rectangular, compartida con *Galvesaurus* y que se trata de una reversión, y la superficie del glenoide orientada hacia, carácter no conservado en *Galvesaurus* y que debido a convergencias se puede también observar en *Apatosaurus* (figura 4.6.3). El presente estudio revela otros dos caracteres sinapomórficos para Somphospondily. Uno es la presencia de una cresta ventral en la superficie medial de la

lámina escapular y el otro, que se trata de una nueva reversión, de la morfología plana de la zona posterior al acromion.

Entre los titanosaurios los caracteres sinapomórficos se reducen a la presencia de un ángulo de 45° entre el eje central de la lámina escapular y la articulación escapulocoracoidal, aunque según Wilson este carácter solo define al clado Nemegtosauridae + (*Isasaurus* + Saltosauridae), pese a que no se observa este carácter en *Ophistocoelicaudia* (Harris, 2006) por lo que podría estar revertido en dicho género. La adquisición de nuevo de la sección en forma de D de la lámina escapular, es una sinapomorfía de Opisthocoelicaudinae (Wilson, 2002).

Existen además diversos caracteres derivados distribuidos de forma desigual entre los géneros de titanosaurios tales como la presencia de crestas en posición dorsal en la cara medial de *Alamosaurus* y en posición dorsal y ventral en la cara medial de la escápula de *Ophistocoelicaudia* (Harris, 2006). Son estos dos mismos géneros, *Alamosaurus* y *Ophistocoelicaudia*, excepciones entre los titanosaurios al observarse en ellos aplanada la zona posterior a la cresta acromial (Gilmore, 1922; Borsuk-Bialynicka, 1977, Upchurch *et al.*, 2004), carácter primitivo, al igual que en *Galvesaurus*.

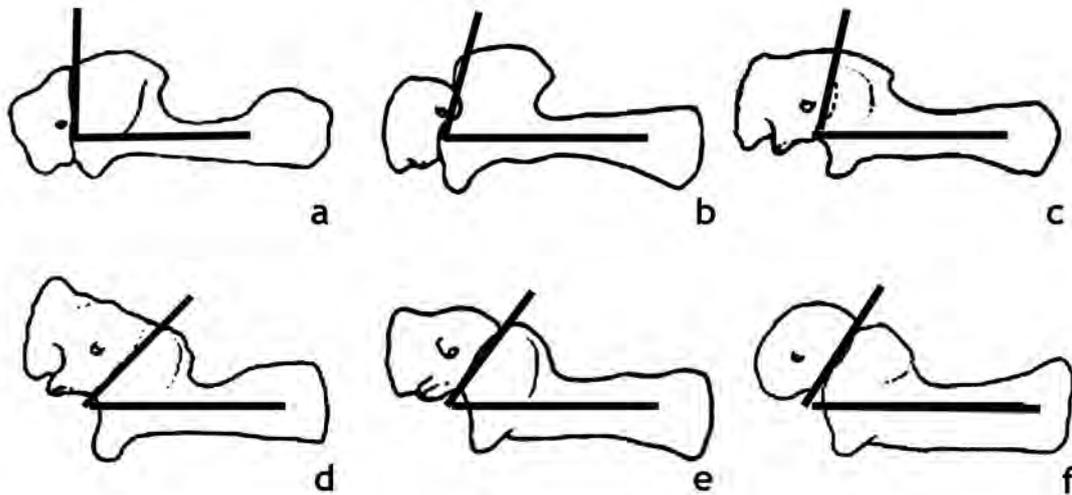


Figura 4.6.7:

Escápulas de titanosauriformes mostrando las diferentes orientaciones de la articulación escapulocoracoidal respecto al eje longitudinal de la lámina escapular: ángulo de aproximadamente 90° en *Brachiosaurus* (a), *Euhelopus* (b) y *Opisthocoelicaudia* (c); ángulo de aproximadamente 45° en *Neuquensaurus* (d), *Saltasaurus* (e) e *Isasaurus* (f). Modificado de McIntosh, 1990 (a) y de Lehman y Coulson, 2002 (b-f).

Tabla 4.6.3 (página siguiente):

Sinapomorfías relativas a la escápula que caracterizan los principales clados de saurópodos resultantes del presente estudio. El cambio de carácter que significa la sinapomorfía está marcado por una flecha (→: cambio ambiguo; ➔: cambio no-ambiguo).

Clado	Nº.- Sinapomorfia (cambio)
<i>Barapasaurus</i> + (<i>Patagosaurus</i> + ((<i>Omeisauridae</i>) + (<i>Cetiosaurus</i> + (<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda))))))	208. Tamaño del acromion de la escapula ancho (profundidad dorsoventral al menos un 150% la profundidad mínima de la lámina escapular) (0 → 1). 209. Cresta deltoidea (= cresta del proceso acromial) presente (0 → 1).
<i>Patagosaurus</i> + ((<i>Omeisauridae</i>) + (<i>Cetiosaurus</i> + (<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda))))	214. Sección de la zona proximal de la lámina escapular en forma de D (0 → 1).
Omeisauridae	209. Cresta deltoidea (= cresta del proceso acromial) ausente (1 → 0).
Neosauropoda	210. Morfología de la parte del acromion posterior a la cresta deltoidea cóncava, forma otra fosa (0 → 1).
Rebbachisauridae	207. Posición del punto más dorsal del proceso acromial de la escapula equidistante o más cercano al punto medio del cuerpo de la escápula que el de la fosa glenoidea (0 → 1). 212. Morfología de la lámina escapular con forma de raqueta en el extremo distal (expandida dorsoventralmente) (0 → 2).
<i>Lourinhasaurus</i> + <i>Jobaria</i>	212. Morfología de la lámina escapular con borde acromial con una expansión dorsal redondeada y situada posteriormente al acromion pero cranialmente al extremo distal (0 → 1).
<i>Aragosaurus</i> + (<i>Tastavinsaurus</i> + <i>Venenosaurus</i>)	211. Orientación de la lamina escapular respecto a la articulación con el coracoides aproximadamente en un ángulo de 45° (0 → 1).
Titanosauriformes	215. Cresta dorsal en la superficie medial de la lámina escapular presente (0 → 1).
Somphospondily	210. Morfología de la parte del acromion posterior a la cresta deltoidea plana o convexa y su grosor mediolateral se reduce hacia el margen posterior (1 → 0) 213. Orientación de la fosa glenoidea de la escápula fuertemente orientada medialmente (0 → 1). 214. Sección de la zona proximal de la lámina escapular plana o rectangular (1 → 0) 216. Cresta ventral en la superficie medial de la lámina escapular presente (0 → 1).
Titanosauria	211. Orientación de la lamina escapular respecto a la articulación con el coracoides aproximadamente en un ángulo de 45° (0 → 1).

4.7 HÚMERO

4.7.1 DESCRIPCIÓN

Se ha estudiado el húmero derecho (CLH-1) e izquierdo (CLH-4). El derecho es más largo que el izquierdo (tabla 4.7.1). Esta diferencia puede ser el resultado de diferencias tafonómicas, pero también puede ser consecuencia de las labores de preparación del húmero derecho, cuya articulación proximal aparentemente ha sido pegada en una posición más alta de su posición anatómica real, lo que causa esta diferencia de longitud. Por esa razón la descripción se ha realizado fundamentalmente con el húmero izquierdo que es el que se considera completo y bien preparado. CLH-1 y CLH-4 tienen una forma general recta, lo cual es típico de los saurópodos (McIntosh, 1990), con una diáfisis menos expandida en sentido anteroposterior que lateromedial y elíptica en sección. La diáfisis presenta en su cara anterior una estrecha depresión longitudinal.

Los extremos articulares son lateromedialmente expandidos, estando el proximal (cuya dimensión lateromedial es el 33% de la longitud total del húmero) más expandido que el distal (cuya dimensión lateromedial representa el 25% de la longitud) y siendo la relación entre ellas de 0,73. Ambos extremos están girados respecto a la diáfisis (en sentido posteromedial-anterolateral en extremo proximal y posterolateral-anteromedial el extremo distal), de manera que sus ejes más largos (lateromediales) no se encuentran en un mismo plano y forman un ángulo entre sí de unos 30°.

Medida (en cm)	CLH4	CLH1
Longitud (L)	76,1	81,9
Anchura del extremo proximal (AEP)	26,5	23,2
Anchura del extremo distal	19	18
Relación Anchura Extremo Proximal/ Longitud (AEP/L)	0,35	0,29
Relación Anchura Extremo Distal/ Longitud (AED/L)	0,25	0,22
Relación Anchura Extremo Proximal /Anchura Extremo Distal (AEP/AED)	1,39	1,29
Relación Longitud Cresta Deltopectoral/Longitud	0,29	-
Distancia desde el extremo proximal hasta el Ápex de la Cresta Deltopectoral (relación)	0.41	-
Anchura mínima de la diáfisis	11,6	10,3

Tabla 4.7.1:
Medidas de los húmeros de Galvesaurus.

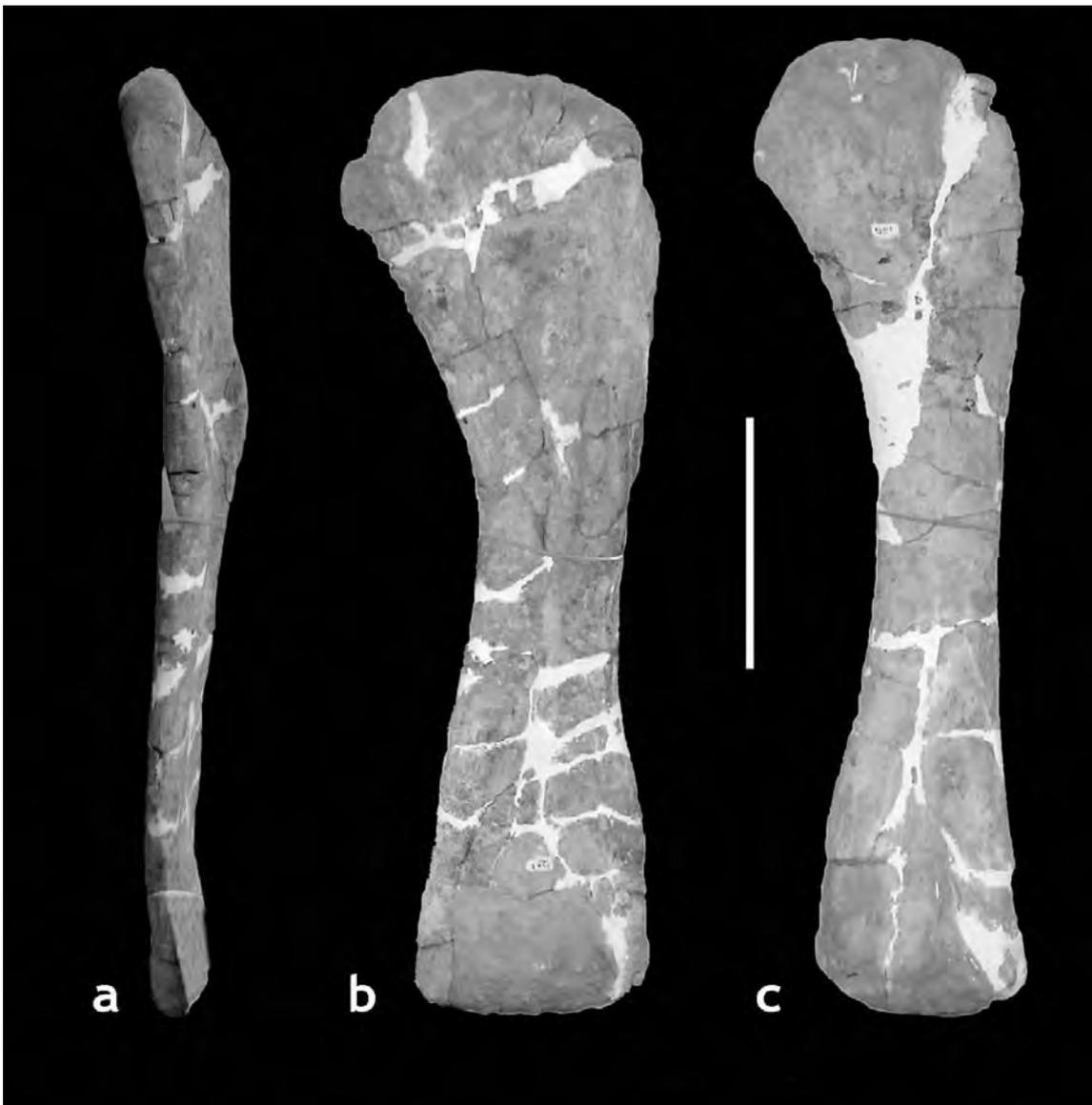


Figura 4.7.1:
Húmero Galvesaurus. CLH-4, húmero izquierdo, en vista medial (a) y anterior (b). CLH-1, húmero derecho, en vista posterior (c). Escala: 40 cm.

El extremo proximal del húmero es rugoso, convexo lateromedialmente en vista anterior y posterior y su conexión con el margen lateral es suave y redondeada, no abrupta (sin formar ningún ángulo recto) y carece de proceso supracoracoideo en esta esquina proximolateral. Presenta una muesca bien desarrollada en la zona proximomedial que podría ser consecuencia de la erosión o bien una estructura homologa al canal trioseo de otros saurisquios, como las aves, y aunque no tuviese la misma función se encuentra en similar posición anatómica. La zona central de la articulación proximal se proyecta ligeramente hacia posterior, aunque no tanto como para quedar suspendida sobre la cara caudal del húmero, pero sí lo suficiente como para que la convexidad de la zona proximal posterior sea un poco más marcada en esa zona.

La zona proximal anterior es cóncava lateromedialmente, casi plana dorsoventralmente y carece de ningún margen óseo correspondiente a la inserción para el músculo coracobraquial (*Corocobrachialis brevis* de Borsuk-Bialynicka, 1977). La zona proximal es semicircular en sección y se ensancha, sobre todo en la zona medial, de manera que el lado lateral es ligeramente convexo. La cabeza articular proximal es asimétrica ya que se proyecta ligeramente hacia medial.

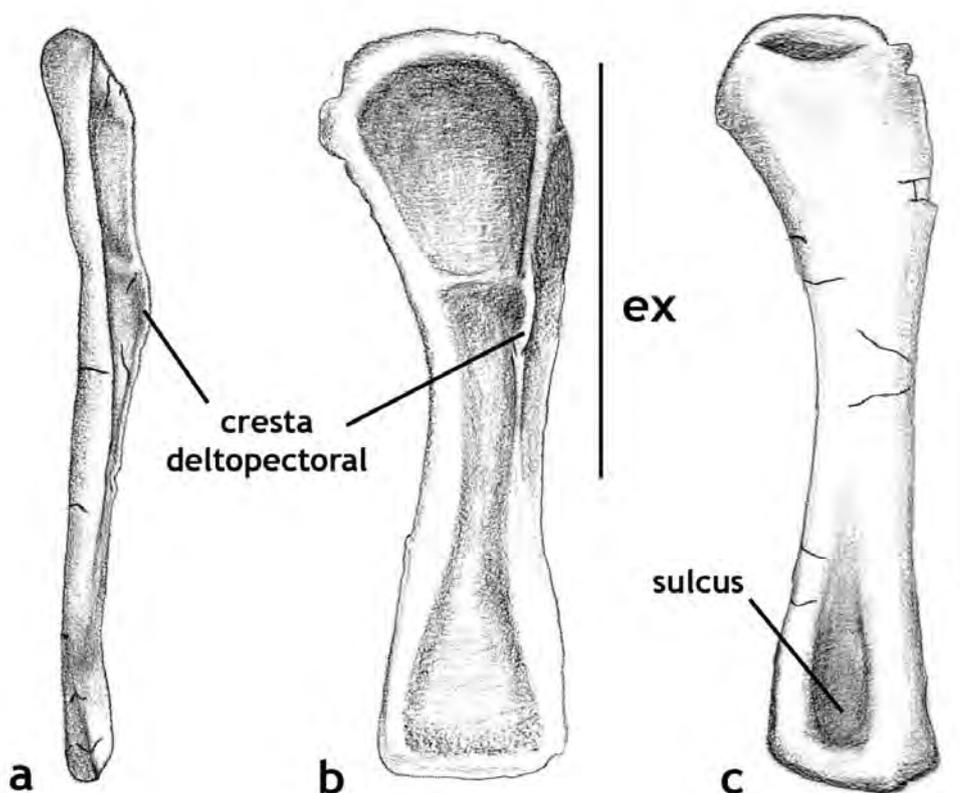


Figura 4.7.2:
 Dibujo de los húmeros de *Galvesaurus*. CLH-4, húmero izquierdo, en vista medial (a) y anterior (b). CLH-1, húmero derecho, en vista posterior (c). Escala: 40 cm. ex: extensión de la cresta deltopectoral.

La cresta deltopectoral representa un engrosamiento anteroposterior del margen lateral del húmero, que se origina en su extremo proximolateral y discurre hasta la zona media de la diáfisis ocupando un 59% de la longitud del húmero. Es relativamente reducida en comparación con la de los prosaurópodos y su mayor resalte o ápex se sitúa en una posición relativamente proximal. La cresta deltopectoral es estrecha a lo largo de toda su longitud y discurre completamente por la parte lateral de la cara anterior del

húmero. No se observa la presencia de ninguna depresión en la zona lateral de la cresta deltopectoral.

Nº	Carácter	Est.
225	Proceso anterolateral prominente en el húmero: presente (extreme proximal del húmero marcadamente convexo en vista anterior) (0); ausente (extreme proximal del húmero plano o suavemente sinusoidal en vista anterior) (1).	(0)
226	Tubérculo supracoracoideo en la zona proximolateral del húmero: ausente (0); presente (1).	(0)
227	Desarrollo de la cresta deltopectoral del húmero: prominente (0); reducida a una cresta baja o borde óseo (1)	(1)
228	Posición de la cresta deltopectoral del húmero: restringida al margen lateral del húmero (0); discurre hacia medial a través de la cara anterior del húmero (1).	(0)
229	Morfología de la cresta deltopectoral del húmero: relativamente estrecha en toda su longitud (0); marcadamente expandida distalmente (1).	(0)
230	Sección del húmero en la zona media de la diáfisis: circular (0); elíptica con el eje más largo orientado lateromedialmente (1).	(1)
231	Extensión de la superficie articular distal del húmero: restringido al extremo distal (superficie articular plana) (0); expuesta en porciones anteriores y posteriores de la diáfisis del húmero (formando una superficie articular convexa) (1).	(0)
232	Superficie posterodistal del húmero: ligeramente cóncava (0); profundamente cóncava, situado entre prominentes crestas óseas verticales (1).	(0)
233	Morfología de la superficie articular distal del húmero: dividida (0); plana (cóndilos indiferenciables) (1).	(1)

Tabla 4.7.2:

Caracteres utilizados en el estudio filogenético referentes al húmero y su estado (Est.) en Galvesaurus herreroi. Tomados de Harris (2006; ver Anexo 1).

El extremo distal es rugoso, ligeramente convexo en sentido lateromedial y anteroposterior. La cara articular se limita al extremo distal, sin extenderse a las caras anterior y/o posterior del húmero. No se observan estriaciones verticales.

El cóndilo radial (lateral) está ligeramente más desarrollado que el cóndilo ulnar o (medial) y están separados por una somera fosa del olécranon, que provoca que la cara

posterior de la zona distal sea ligeramente cóncava entre dos pequeñas crestas que descienden hacia los cóndilos. No existen evidencias de división entre ambos epicóndilos. La cara anterior de la zona distal del húmero es ligeramente convexa, pero sin llegar a mostrar ninguna prominencia triangular, ni ninguna proyección en la zona media como en el caso de otros saurópodos como en la mayoría de los titanosaurios (Upchurch *et al.*, 2004).

4.7.2 DISCUSIÓN Y COMPARACIÓN DEL HÚMERO

El húmero de los saurópodos basales es según Upchurch *et al.* (2004), un hueso recto en vista anterior con extremos proximal y distal lateromedialmente expandidos. El extremo proximal es convexo y con una ligera proyección hacia medial. La zona central de articulación se proyecta ligeramente hacia atrás sobresaliendo por la cara posterior del húmero y constituyendo la parte anteroposteriormente más gruesa. La cara anterior del húmero en su zona proximal es ligeramente cóncava. La diáfisis es recta, aunque la zona proximal se inclina ligeramente hacia atrás. Una cresta deltopectoral reducida se sitúa en el margen anterolateral y discurre por el tercio superior de la diáfisis. La sección de esta diáfisis justo debajo de la cresta deltopectoral es elíptica (más expandida lateromedialmente). La parte distal suele ser cóncava en su cara posterior, dejando un

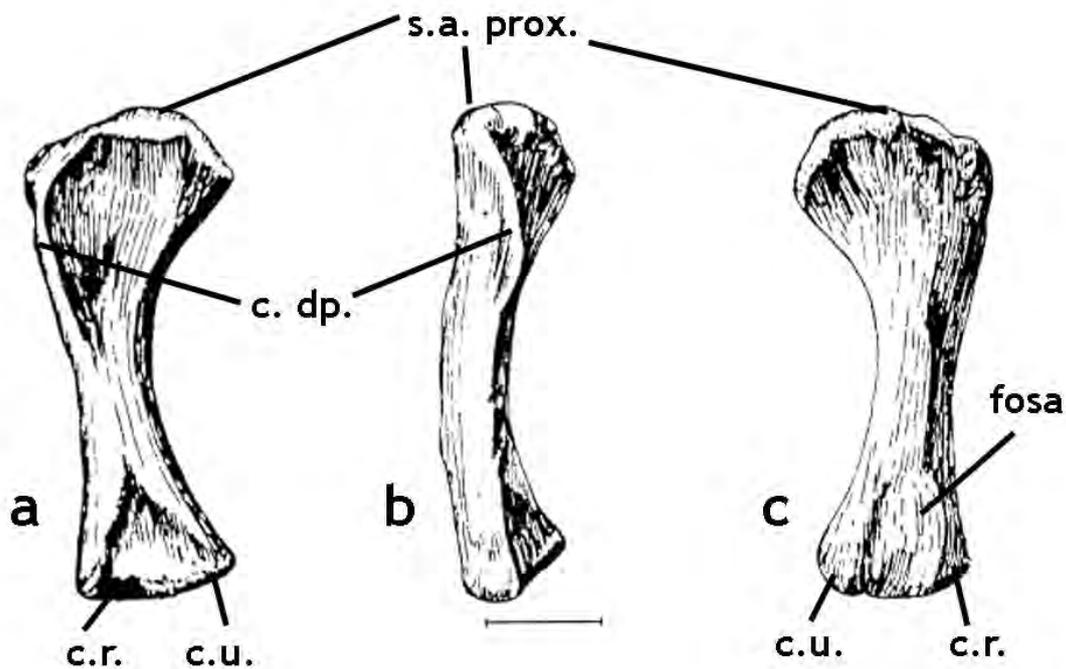


Figura 4.7.3:

Principales puntos homólogos del húmero de los saurópodos marcados sobre el húmero derecho de Kotasaurus en vista anterior (a); lateral (b) y posterior (c). Modificado de Yadagiri (2001). Abreviaturas: s.a. prox.: superficie articular proximal; c. dp.: cresta deltopectoral; c.r: cóndilo radial; c.u.: cóndilo ulnar; fosa: fosa del olecranon.

pequeño surco entre dos pequeñas crestas que descienden hasta los cóndilos ulnar y radial (situados medial y lateralmente respectivamente), y plano o ligeramente convexo transversalmente en su cara anterior. La superficie articular distal es plana o ligeramente convexa y rugosa (figura 4.7.3).

Al revisar los caracteres relativos al húmero incluidos en la presente hipótesis cladística (tomados de Harris, 2006) se puede observar que el húmero de *Galvesaurus* presenta una gran mayoría de caracteres plesiomórficos y tres únicos caracteres apomórficos, que por otro lado ya está presentes en los saurópodos más primitivos. Estos son la cresta deltopectoral reducida, sinapomorfía de Sauropoda según Wilson (2002) y confirmada en este trabajo; la superficie articular distal del húmero plana y sin cóndilos, carácter que no se ha conservado en *Vulcanodon* (motivo por el que según Wilson (2002) constituye una sinapomorfía del clado Eusauropoda) y la sección elíptica de la diáfisis, que pese a no estar definida como sinapomorfía se observa en todos los saurópodos con algunas excepciones que se analizan más adelante. Este último carácter aparece revertido para los prosaurópodos, por lo que podría ser considerado una sinapomorfía de Sauropodomorpha, aspecto que sin embargo se escapa de los objetivos de este trabajo. Esta combinación de caracteres podría indicar que el húmero de *Galvesaurus* es morfológicamente el de un saurópodo primitivo. Sin embargo dicha combinación es compartida por la mayoría de los saurópodos conocidos con excepción de algunos clados muy derivados. Sin embargo existen una serie de características del húmero de los saurópodos que pese a no estar incluidas en el presente análisis cladístico, pueden aportar un significado sistemático a algunas de las peculiaridades que el húmero de *Galvesaurus* comparte con otros saurópodos.

Una similitud entre los húmeros de *Galvesaurus* y *Vulcanodon* (Cooper, 1984), para muchos autores el saurópodo más primitivo descrito (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004; Harris, 2006), es la diferencia de orientación entre los planos lateromediales de los extremos distal y proximal, los cuales forman un ligero ángulo entre sí. En una gran parte de los saurópodos, el plano lateromedial del húmero es único, y aunque en algunos géneros se observe girado esta característica se distribuye de forma bastante irregular entre los clados ya que además de en *Galvesaurus* y *Vulcanodon* se observa en otros como *Patagosaurus*, *Diplodocus* y *Saltasaurus* (Bonaparte, 1986; Gilmore, 1932; Powell, 1992).

Taxón	Ap/L	Ad/L	Ad/Ap	Referencia
<i>Brachiosaurus</i>	0,28	0,24	0,84	Janensch, 1961
<i>Paralititan</i>	0,31	0,32	1,02	Smith <i>et al.</i> , 2001
<i>Galvesaurus</i>	0,33	0,25	0,73	Este trabajo
<i>Cetiosaurus</i>	0,36	0,23	0,68	Upchurch y Martin, 2003
<i>Turiasaurus</i>	0,37	0,21	0,57	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
<i>Dicraeosaurus</i>	0,38	0,31	0,64	Janensch, 1961
<i>Rapetosaurus</i>	0,38	0,26	0,71	Curry-Rogers, 2005
<i>Mamenchisaurus</i>	0,39	0,28	0,68	Ouyang y He, 2000
<i>Rebbachisaurus</i>	0,39	0,23	0,58	Calvo y Salgado, 1995
<i>Magyarosaurus</i>	0,40	0,29	0,74	Jianu y Weishampel, 1998
<i>Kotasaurus</i>	0,41	0,32	0,74	Yadagiri, 2001
<i>Amargasaurus</i>	0,41	0,28	0,67	Salgado y Bonaparte, 1991
<i>Camarasaurus</i>	0,42	0,30	0,71	Ostrom y McIntosh, 1966
<i>Barosaurus</i>	0,44	0,34	0,78	Janensch, 1961
<i>Saltasaurus</i>	0,47	0,37	0,81	Powell, 1992
<i>Opisthocoelicaudia</i>	0,56	0,41	0,77	Borsuk-Bialynicka, 1977
<i>Apatosaurus</i>	0,52	0,39	0,80	Ostrom y McIntosh, 1966
<i>Losillasaurus</i>	-	0,27	-	Casnovas <i>et al.</i> , 2001

Tabla 4.7.3:

Relaciones que miden la robustez del húmero en algunos saurópodos. Abreviaturas: Ap/L: relación entre la anchura lateromedial en la zona proximal con la longitud del húmero; Ad/L: relación entre la anchura lateromedial en la zona distal con la longitud del húmero; Ad/Ap: relación entre la anchura lateromedial en la zona proximal y la zona distal.

Otra característica del húmero de los saurópodos y que en este caso diferencia el de *Galvesaurus* del de saurópodos y eusaurópodos basales es la expansión lateromedial de los extremos proximal y distal del húmero, la cual se cuantifica al relacionarla con la longitud proximodistal (figura 4.7.4; tabla 4.7.3). Esta relación mide la gracilidad del húmero en cada uno de sus extremos. Los índices de gracilidad en el extremo proximal rondan valores de 0.4 y en el extremo distal de 0.3 (anchura en los extremos proximal y distal de un 40% y un 30% de la longitud total del húmero respectivamente) en los prosaurópodos y en los saurópodos más primitivos (tabla 4.7.3). A partir de ese punto se observan dos tendencias: el robustecimiento del húmero, aumentando esa relación hasta

valores superiores al 50% en el extremo proximal y cercanos o superiores al 40% en el extremo distal. Estos valores se observan en saurópodos como *Apatosaurus*, *Saltasaurus* y *Opisthocoelicaudia* (Ostrom y McIntosh, 1966; Powell, 1992; Borsuk-Bialynicka, 1977). O la adquisición de una estructura más grácil, con valores inferiores al 30% y 25% en los extremos proximal y distal respectivamente, la cual se observa en especialmente en *Brachiosaurus* (Janensch, 1961) (figura 4.7.4a). *Galvesaurus* presenta valores del 33% y 25%, lo que lo sitúa entre los saurópodos más gráciles y lo diferencia de la condición primitiva.

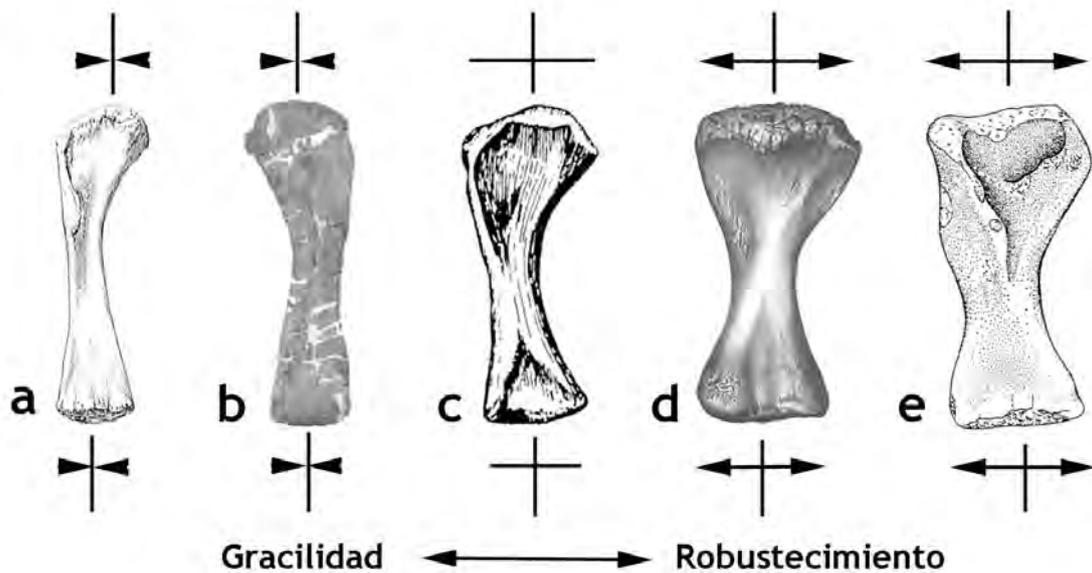


Figura 4.7.4:

Representación gráfica de las tendencias evolutivas hacia la gracilidad o robustecimiento en los húmeros de los saurópodos a partir de la condición primitiva. Húmeros gráciles son el de *Brachiosaurus* (a) y *Galvesaurus* (b). La condición primitiva la presenta *Kotasaurus* (c). El robustecimiento se ilustra con *Apatosaurus* (en vista posterior, d) y *Opisthocoelicaudia* (e). Tomados de Janensch, (1961); este trabajo; Yadagiria (2001); Ostrom y McIntosh (1966); Borsuk-Bialynicka, (1977).

Otras diferencias respecto a *Galvesaurus* con los eusaurópodos no neosaurópodos son que estos, a excepción de *Patagosaurus*, muestran los extremos proximal y distal en un mismo plano lateromedial; y una cresta deltopectoral más corta en comparación con la longitud total del húmero que la de *Galvesaurus* una de las más largas ente los saurópodos, al ocupar un 59% de la longitud del húmero. Esta medida, que suele rondar el 40% en los saurópodos, es también anormalmente grande en eusaurópodos no neosaurópodos como *Turiasaurus* (49%; Royo-Torres *et al.* 2006), *Mamenchisaurus* (52%; Ouyang y He, 2000) y especialmente *Cetiosaurus* (56%; Upchurch y Martin, 2003), muy cercano al valor de *Galvesaurus*.

En *Cetiosaurus* se observa que posee una hendidura en la zona medial del extremo proximal similar a la de *Galvesaurus*. Sin embargo esta estructura no es el proceso supracoracoideo del húmero (como indica Sánchez-Hernández, 2005), ya que éste proceso está situado en la zona lateral del extremo proximal (ver figura 4.7.9). Por el contrario podría tratarse de la contribución del húmero un canal trioseo similar al de las aves. Este carácter no está descrito en otros saurópodos, pero su presencia en otros saurisquios podría indicar que se trata de un carácter de este clado, sin descartar una homoplasia.

En el húmero del eusaurópodo no neosaurópodo *Losillasaurus* se observa una superficie distal con cóndilos indiferenciados, aplanada e incluso algo cóncava (figura 4.7.6) al igual que en *Galvesaurus* y en todos los saurópodos que muestran el estado plesiomórfico. Esto contradice a Harris (2006), quien en su matriz de caracteres indica que *Losillasaurus* tendría los cóndilos distales bien diferenciados.

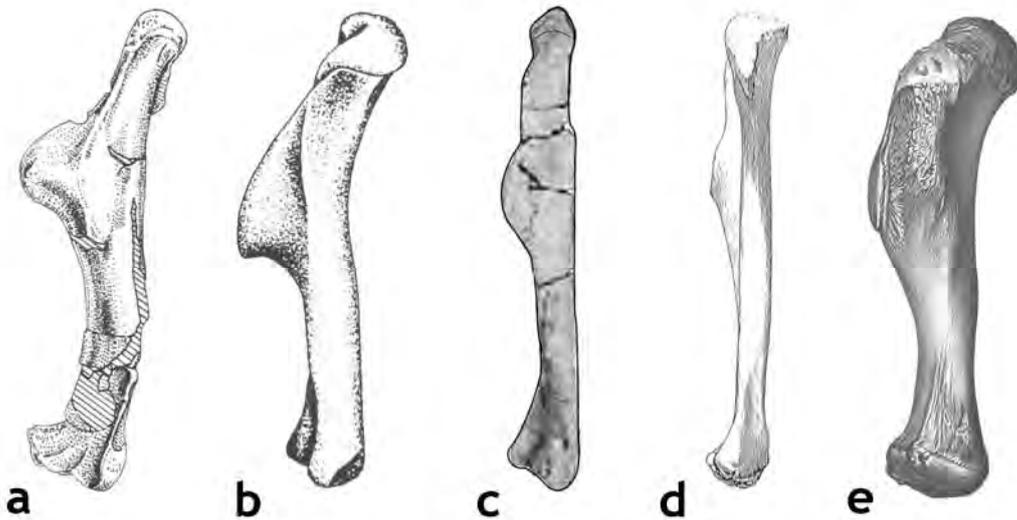


Figura 4.7.5:

Prominencia de la cresta deltopectoral en diversos saurisquios. Prominentes en el terópodo Fukuiraptor (a) y el prosaurópodo Plateosaurus (b); reducida en los saurópodos Turiasaurus (c), Brachiosaurus (d) y Apatosaurus (e). Modificado de Azuma y Currie (2000); Huene (1926); Royo-Torres et al. (2006); Janensch (1961) y Ostrom y McIntosh (1966).

Los húmeros de *Galvesaurus* y *Turiasaurus* presentan valores de gracilidad similares, siendo ligeramente más grácil este último en su extremo distal y el húmero de *Galvesaurus* en su extremo proximal. Las dimensiones de anchura de la diáfisis, tanto anteroposterior como lateromedial son también semejantes en ambos géneros (tabla 4.7.3). La principal diferencia entre ambos radica, como se comenta anteriormente, en las dimensiones dorsoventrales de la cresta deltopectoral, a la que también, según la

descripción de *Turiasaurus* (Royo-Torres *et al.*, 2006) se asigna un carácter primitivo en cuanto a su prominencia. Sin embargo a la vista de las figuraciones (figura 4.7.5), se observa que la cresta deltopectoral presenta un desarrollo semejante al de otros saurópodos como *Brachiosaurus* (Janensch, 1961), sin alcanzar un desarrollo tan marcado como el de Prosauropoda o Theropoda, taxones a los que se le asigna el estado primitivo (Harris, 2006; Upchurch *et al.*, 2004; Wilson, 2002). Este es un carácter para el que solo se han definido dos estados en los estudios filogenéticos tradicionales y que admite un estado intermedio, aspecto que debería ser valorado en el futuro.

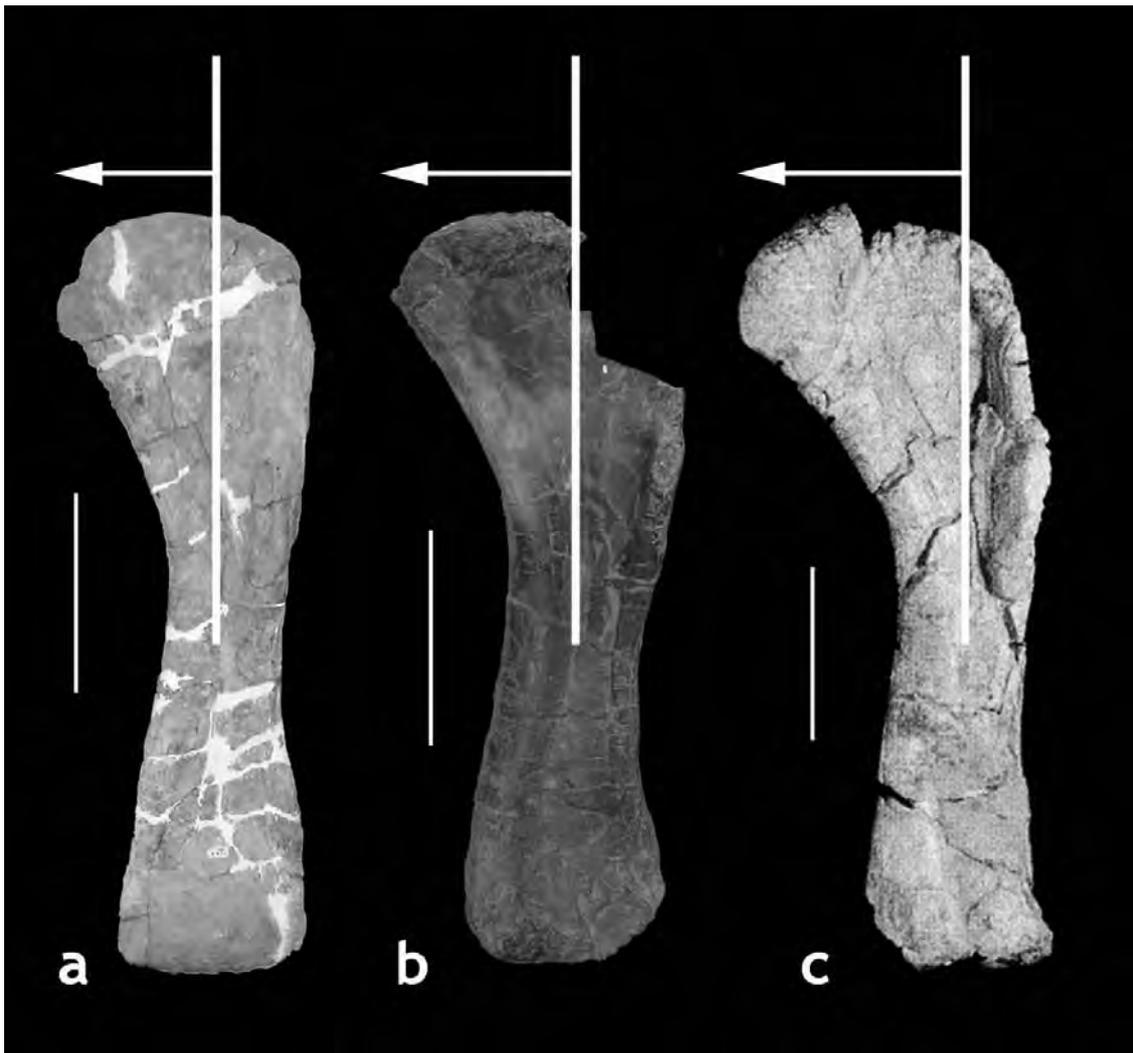


Figura 4.7.6:

Figuraciones de los húmeros izquierdos de *Galvesaurus* (a), *Losillasaurus* (b) y *Turiasaurus* (c, tomado de Royo-Torres *et al.*, 2006) mostrando las diferencias entre la proyección medial de la zona proximal del húmero.

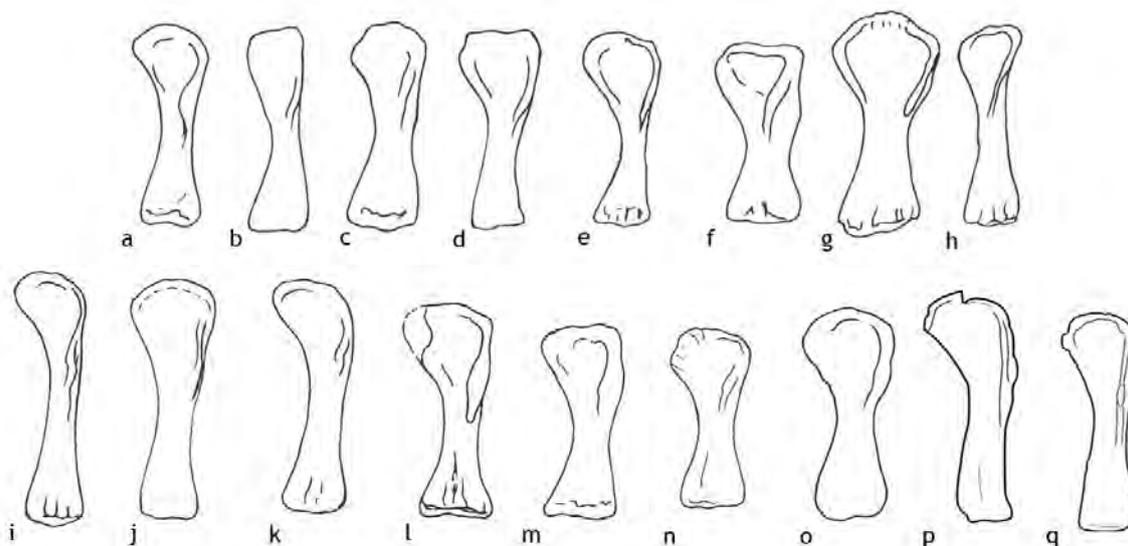


Figura 4.7.7:

Aspecto general de los húmeros de saurópodos. Cetiosaurus (a), Shunosaurus (b), Omeisaurus (c), Euhelopus (d), Camarasaurus (e), Opisthocoelicaudia (f), Apatosaurus louisiae (g), Diplodocus (h), Brachiosaurus (i), Barosaurus (j), Laplatasaurus (k), Alamosaurus (l), Saltasaurus (m), Dicraeosaurus (n); Mamenchisaurus (o); Turiasaurus (p) y Galvesaurus (q). a-o: modificado de McIntosh (1990); p: modificado de Royo-Torres et al., 2006.

Royo-Torres *et al.* (2006) también indican, mediante la asignación en la matriz del estado correspondiente a ambos caracteres, que la articulación distal del húmero está expuesta en la zona anterior y posterior del húmero y que esta articulación distal está dividida para diferenciar los cóndilos radial y ulnar. Estos caracteres son distintos a los mostrados por *Galvesaurus*, y suponen según el presente estudio cladístico, caracteres autapomórficos de *Turiasaurus* convergentes con diversos clados de Titanosaurios, lo cual requerirá en futuras investigaciones de este taxón especial atención. Otro carácter que diferencia a *Turiasaurus* de *Galvesaurus* es la marcada proyección hacia medial de la zona proximal del húmero (figura 4.7.6). Esta característica es uno de los caracteres diagnósticos que Royo-Torres *et al.* (2006) asignan al clado Turiasauria, pesar de que únicamente está presente en *Turiasaurus*. Como se observa en la figura 4.7.6 *Galvesaurus* muestra esta zona mucho menos desplazada y *Losillasaurus*, pese a no estar su húmero completo en la zona proximal, presenta una morfología más semejante a la de *Galvesaurus* que a la de *Turiasaurus* a juzgar por la curvatura de la cara medial de la diáfisis en vista anterior. Este carácter, que no se utiliza en los análisis cladísticos hasta la fecha, sería indicativo de un paso ancho en los saurópodos (Carrano, 2005), y su estudio en profundidad podría modificar la posición filogenética de *Turiasaurus*. La distribución de la orientación de la cabeza del húmero entre los saurópodos es distinta

entre los diferentes clados como se puede observar en la figura 4.7.7, siendo marcadamente proyectada hacia medial en géneros como *Opisthocoelicaudia*, *Brachiosaurus*, *Laplatasaurus*, *Alamosaurus*, *Saltasaurus* y el ya mencionado *Turiasaurus* (Borsuk-Bialynicka, 1997; Janensch, 1961; Lydekker, 1879; Lehman y Coulson, 2002; Powell, 1992; Royo-Torres *et al.*, 2006) (figura 4.7.7 f, i, k, l, m.).

El único carácter que *Galvesaurus* comparte con la mayoría de los eusaurópodos no neosaurópodos es la proyección hacia posterior del margen posterior del extremo distal del húmero. Esta proyección se encuentra muy marcada únicamente en *Mamenchisaurus*, para formar una convexidad que se prolonga desde el extremo proximal y por una tercera parte de la cara caudal del húmero.

Al comparar el húmero de *Galvesaurus* con los del clado Neosauropoda se encuentra también la misma combinación de caracteres plesiomórficos y autapomórficos para los diplodocoideos y los macronarios basales (no Somphospondily) con algunas excepciones. Las diferencias con Rebbachisauridae están en la diáfisis del húmero, cuya



Figura 4.7.8:
Húmero de *Suuwassea emilieae* mostrando una protuberancia anterior del extremo distal (tomado de Harris y Dodson, 2004)

es sección circular, lo que constituye una reversión y una sinapomorfía del clado. En *Lymaisaurus* se observa además que el extremo articular proximal es plano o sinuoso (carácter que comparte con Somphospondily) en lugar de convexo (Calvo y Salgado, 1995). En flagellicaudatas como *Suuwassea* se observa además un tubérculo para la inserción del músculo coracobraquial y una articulación distal no solo no es plana para no presentar los cóndilos divididos si no que es además convexa en sentido lateromedial y anteroposterior (Harris y Dodson, 2004). Otras características hacen que el húmero de *Galvesaurus* sea diferente al de los diplodocoideos, como la posición de la cabeza articular proximal, que en este grupo se muestra totalmente alineada con el eje próximo-distal (excepto *Suuwassea* que se desplaza ligeramente hacia medial), mientras que en *Galvesaurus* la posición de la cabeza articular es centro-medial. Esto hace así mismo que el lado lateral del extremo proximal sea más convexo en el caso de los diplodocoideos que en *Galvesaurus* (y *Suuwassea*). Finalmente es también muy diferente la estructura y medidas de los húmeros de la mayoría de los

diplodocoideos, que en contraste con los de *Galvesaurus*, se encuentran entre los más

robustos de los saurópodos (a excepción del extremo distal de *Rebbachisaurus* que comparativamente es de los más estrechos, pero cuya relación con *Galvesaurus* está descartada). Algunas similitudes entre el húmero de *Galvesaurus* y por ejemplo el de *Diplodocus*, son que ambos tienen dispuestos sus extremos proximal y distal en ángulo (Gilmore, 1932) o su proyección hacia posterior de la zona central del extremo proximal es muy semejante, cosa que también ocurre en *Apatosaurus* (Ostrom y McIntosh, 1966). Este último género sin embargo dispone sus extremos proximal y distal en un mismo plano al contrario que *Galvesaurus* y *Diplodocus*.

Las principales diferencias al comparara el húmero de *Galvesaurus* con el de los integrantes de Macronaria se encuentran con los clados Somphospondily y Titanosauria. El primero está caracterizado por dos sinapomorfías relativas al húmero ausentes en *Galvesaurus*: extremo proximal plano o sinuoso y con un extremo proximolateral recto o abrupto (también sinapomórfico según Wilson, 2002) (figura 4.7.9) y una marcada concavidad en la cara posterior del húmero en su zona distal, de modo que se sitúa entre dos marcadas crestas que descienden hasta los cóndilos radial y ulnar. Titanosauria se caracteriza por la que la cresta deltopectoral discurre en su parte ventral por la cara anterior del húmero (figura 4.7.10).

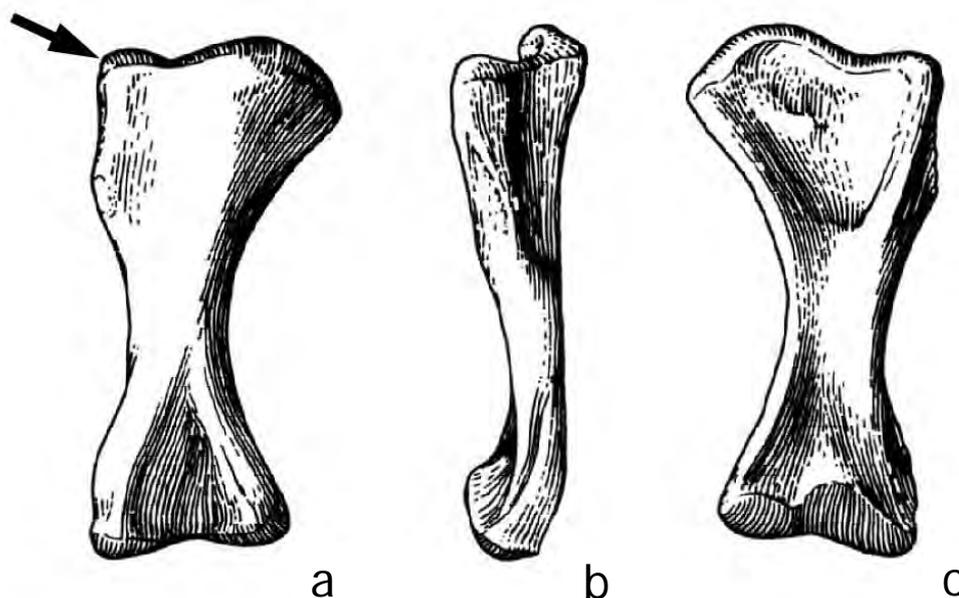


Figura 4.7.9:
Húmero de Saltasaurus en vista posterior (a), medial (b) y anterior (c), en el que se observa la presencia de un tubérculo para el músculo Corocobrachialis brevis y la extensión de la articulación distal hasta el extremo anterior (Tomado de Powell, 1992)

Entre los titanosaurios la presencia de un tubérculo, probablemente para la inserción del músculo coracobraquial (*Corocobrachialis brevis* de Borsuk-Bialynicka, 1977) y ausente en *Galvesaurus*, es considerado en la presente hipótesis como una

sinapomorfía de *Isisaurus* + Saltosauridae (figura 4.7.9). Otro carácter, la división entre los cóndilos en la superficie articular distal, está presente en *Rapetosaurus* y Saltosauridae (Currie-Rogers *et al.*, 2001; Powell, 1992; Borsuk-Bialynicka, 1977). Se trata de un carácter revertido que también se observa en macronarios como *Phuwiosaurus* y *Cedarosaurus* (Martin *et al.*, 1999; Tidwell *et al.*, 1999) pero no en *Galvesaurus*. Como tampoco se observa el engrosamiento de la cresta deltopectoral hacia ventral, un carácter solo presente en *Alamosaurus* y Saltosauridae (Lehman y Coulson, 2002; Powell, 1992; Borsuk-Bialynicka, 1977).

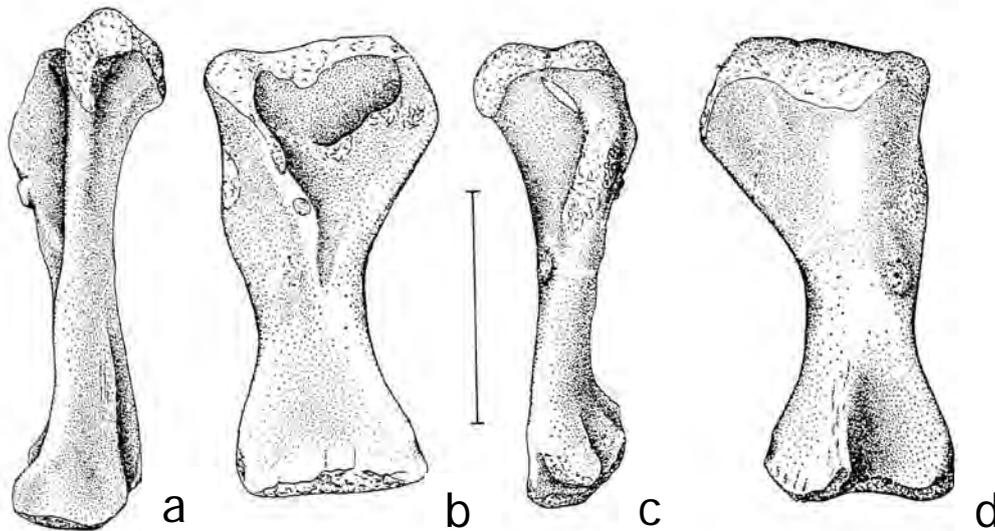


Figura 4.7.10: Húmero de *Opisthocoelicaudia* en vista lateral (a), anterior (b), medial (c) y posterior (d), en el que se observa la situación de la cresta deltopectoral que se extiende hacia la zona medial de la cara anterior (tomado de Borsuk-Bialynicka, 1977).

Pero además existen otras diferencias considerables de *Galvesaurus* con algunos integrantes del clado Somphospondily no incluidas en el análisis cladístico utilizado, pero que pueden aportar un significado sistemático, como una marcada proyección medial de la cabeza proximal del húmero, que es una de las explicaciones que se dan para atribuir un paso más ancho a este clado. En el caso de *Galvesaurus*, esta proyección medial no es tan marcada, como se comenta anteriormente. Otro carácter que diferencia a *Galvesaurus* de Somphospondily es la gracilidad del húmero, ya que géneros como *Saltasaurus* y *Opisthocoelicaudia* muestran una expansión lateromedial de los extremos proximal y distal del 50 y 40% respectivamente de la longitud total del húmero frente al 30 y 25 % de *Galvesaurus*.

Las mayores similitudes del húmero de *Galvesaurus* se encuentran repartidas entre los de *Brachiosaurus* y *Camarasaurus*. Las proporciones de gracilidad sí que son

compartidas por *Galvesaurus* y *Brachiosaurus* (Janensch, 1961), al igual que la consabida combinación de caracteres derivados y primitivos que presenta *Galvesaurus* y que también comparten a priori todos los macronarios no Somphospondyli incluyendo a *Camarasaurus*. Este último muestra sin embargo unas proporciones de robustez semejantes a la de los saurópodos primitivos. (0,42 para el extremo distal y 0,3, frente a los 0,32 y 0,25 de *Galvesaurus*).

Por el contrario *Galvesaurus* comparte con *Camarasaurus* la posición centro-medial del extremo proximal del húmero (Ostrom y McIntosh, 1966), más lateral en *Brachiosaurus* (y que por tanto podría ser un carácter de titanosauriformes, a los que Wilson y Carrano les asignan el denominado “paso ancho”) y la forma plana de la articulación distal que en *Brachiosaurus* es ligeramente convexa (Janensch, 1961) (figura 4.7.4).

Los tres géneros comparten la forma recta del extremo lateral de la zona proximal. Pero *Galvesaurus* es diferente a *Brachiosaurus* y *Camarasaurus* en la expansión de la cresta deltopectoral, que ocupa en estos solo un 40 % de la longitud del húmero (por un 59% en *Galvesaurus*) y en la torsión de ambos extremos del húmero, que es inexistente en *Brachiosaurus* y *Camarasaurus*.

Clado	Nº.- Sinapomorfía (cambio)
Sauropoda	227. Desarrollo de la cresta deltopectoral del húmero reducida a una cresta baja o borde óseo (0 → 1) 233. Morfología de la superficie articular distal del húmero plana (cóndilos indiferenciables) (0 → 1).
Rebbachisauridae	230. Sección del húmero en la zona media de la diáfisis elíptica con el eje más largo orientado lateromedialmente (0 → 1)
Somphospondily	225. Proceso anterolateral prominente en el húmero ausente (extremo proximal del húmero plano o suavemente sinusoidal en vista anterior) (0 → 1) 232. Superficie posterodistal del húmero profundamente cóncava, situado entre prominentes crestas óseas verticales (0 → 1)
Titanosauria	228. Posición de la cresta deltopectoral del húmero discurre hacia medial a través de la cara anterior del húmero (0 → 1).

Tabla 4.7.3:

Sinapomorfías relativas al húmero que caracterizan los principales clados de saurópodos resultantes del presente estudio. El cambio de carácter que significa la sinapomorfía está marcado por una flecha (→: cambio ambiguo; ➔: cambio no-ambiguo)

4.8 PLACA ESTERNAL

4.8.1 DESCRIPCIÓN

Se conserva una placa esternal (CLH-7) que está incompleta en sus márgenes lateral y medial, por lo que no es posible determinar si es izquierda o derecha. La ausencia de dichos márgenes tampoco permite confirmar su forma externa aunque al conservarse los márgenes anterodorsal y posteroventral, ambos suavemente redondeados se podría intuir una morfología redondeada u ovalada de la placa esternal. Sin embargo al estar incompleta se ha decidido no definir este carácter de forma definitiva y dejarlo como desconocido en la matriz de caracteres (“?”).

Los márgenes anterodorsal y posteroventral son ligeramente rugosos. La placa presenta una superficie anteroposteriormente cóncava y otra convexa, lo que implicaría que se trata respectivamente de los lados dorsal y ventral de la misma (según Upchurch *et al.*, 2004). Tanto en el margen anterior como posterior, presenta un ligero engrosamiento, más marcado en el lado anterior y especialmente en la parte dorsal y central del mismo donde, sin llegar a ser una cresta, el engrosamiento puede alcanzar los 10 cm. Lateromedialmente es plana en la cara ventral, en la que no existe ninguna cresta, y ligeramente convexa en la zona dorsal, lo que podría indicar una morfología en forma de silla de montar (según Upchurch *et al.*, 2004) o simplemente ser un efecto del mencionado engrosamiento central de la placa en su lado dorsal. En el resto de la placa el grosor dorsoventral se mantiene sin grandes variaciones y no es superior a 4 cm. La longitud anteroposterior de la placa es de 64 cm.

Nº	Carácter	Est.
221	Morfología de la placa esternal: ovalada (0); triangular debido a la presencia de proyección anterolateral (1); elíptica con un margen lateral cóncavo (2)	?
222	Relación de la longitud máxima de la placa esternal / longitud del húmero: <0.75 (0); ≥ 0.75 (1)	(0)
223	Cresta en la superficie ventral de la placa esternal: ausente (0); presente (1).	(0)
224	Expansión posterolateral de la placa esternal produciendo un perfil reniforme (en forma de riñón) en vista dorsal: ausente (0); presente (1)	(0)

Tabla 4.8.2:

Caracteres utilizados en el estudio filogenético referentes a la placa esternal y su estado (Est.) en Galvesaurus herreroi. Tomados de Harris (ver Anexo 1).

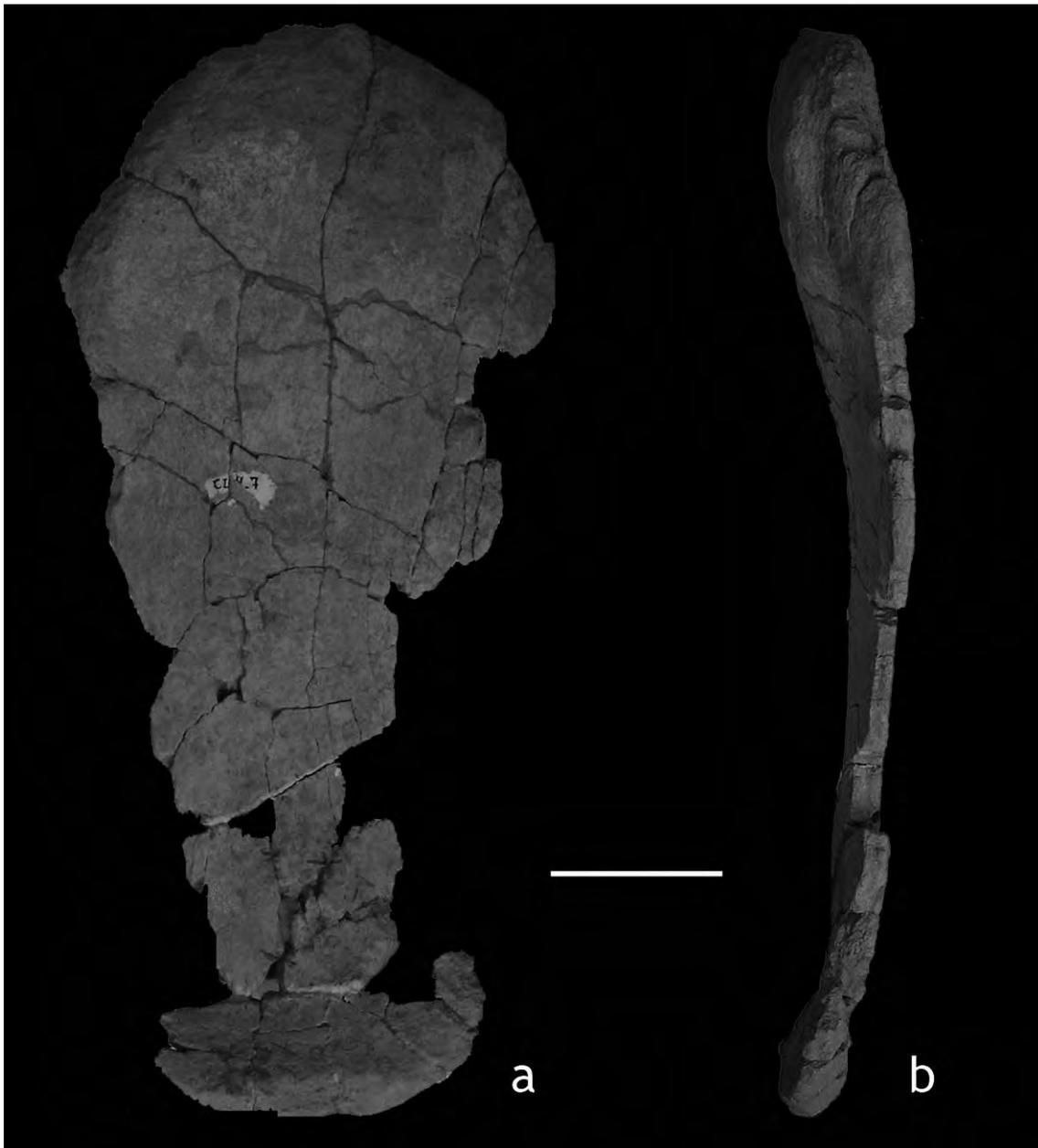


Figura 4.8.1:
Placa esternal de Galvesaurus herreroi en vista dorsal (a) y lateral (b). Escala 10 cm.

Medidas (en cm)	CLH-7
Longitud máxima	64
Anchura máxima conservada	29
Grosor máximo	10

Tabla 4.8.1:
Medidas de la placa esternal.

4.8.2 DISCUSIÓN Y COMPARACIÓN DE LA PLACA ESTERNAL

La placa esternal de *Galvesaurus* presenta una combinación de caracteres plesiomórficos que es compartida por la mayoría de saurópodos basales (Upchurch *et al.*, 2004): longitud inferior al 75% de la longitud del húmero, ausencia de cresta en la superficie ventral y morfología “reniforme” ausente.

Esta combinación está presente en la mayor parte de saurópodos no incluidos en Somphospondily de los que se ha conservado algún carácter de la placa esternal (a solo 19 de los 39 incluidos en el presente estudio cladístico se ha podido asignar al menos un carácter de este elemento anatómico). Sin embargo para este clado se han detectado dos sinapomorfías relativas a la placa esternal. Una es la presencia de una cresta ventral en la placa esternal, aunque para Wilson (2002) es sinapomórfico de Titanosauria, lo cual es bastante lógico al no estar preservado este carácter en *Euhelopus* (según la matriz de Harris, 2006), el único Somphospondily no titanosaurio incluido en el presente análisis. La otra es la morfología general de la placa en vista dorsal o ventral, la cual presenta forma de riñón. Esta última es también un carácter sinapomórfico convergente con Rebbachisauridae. Puesto que la presencia de una placa esternal alargada (de forma que su longitud máxima sea al menos un 75% de la longitud máxima del húmero) es según este trabajo una sinapomorfía de *Alamosaurus* + (*Isasaurus* + Saltasauridae), lo único que confirma la revisión de los caracteres de la placa esternal de *Galvesaurus* es que éste no está incluido Somphospondily.

Sin embargo existe otro carácter para el que se ha asignado el estado desconocido a *Galvesaurus* (“?”), que merece la pena ser discutido ya que según algunos autores (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004) es el más diagnóstico para la placa esternal de los saurópodos. Se trata de la morfología externa de la placa esternal: ovoide, triangular o elíptica y con una concavidad en la cara medial. La morfología ovoide es el carácter plesiomórfico presente en los saurópodos primitivos (Upchurch *et al.*, 2004) y es a simple vista y comparando las morfologías externas del resto de placas esternales conservadas, la que mejor encajaría con las zonas conservadas de la placa esternal de *Galvesaurus*.

La placa esternal en forma triangular es una sinapomorfía de Fagellicaudata (figura 4.8.2) según el presente estudio cladístico, aunque es consecuencia de una reversión ya que la forma elíptica y con una concavidad medial sería una sinapomorfía de *Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda), lo cual es coherente con la presencia de esta morfología no solo en *Losillasaurus* y *Turiasaurus* (Casanovas *et al.*, 2001; Royo-Torres *et al.*, 2006), sino también en el rebaquisáurido *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) en el macronario *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903) y en el titanosauriforme *Brachiosaurus* (Janensch, 1947). Existen dos excepciones importantes

a esta morfología, una podría ser *Galvesaurus* (en caso de confirmarse la morfología ovalada) y la otra es sin ninguna duda *Camarasaurus* (Gilmore, 1925), para los que este estado constituiría una reversión. Por otro lado la hipótesis de Wilson (2002) considera esta morfología de la placa esternal como una sinapomorfía de Titanosauria, lo que significaría una convergencia con *Brachiosaurus*, *Haplocanthosaurus*, *Limaysaurus*, *Turiasaurus* y *Losillasaurus*. Esta divergencia de resultados es originada por las pocas placas esternales conservadas, especialmente entre los macronarios basales introducidos en este estudio. Futuros hallazgos contribuirán a mejorar el conocimiento de la placa esternal de los saurópodos y su implicación filogenética.

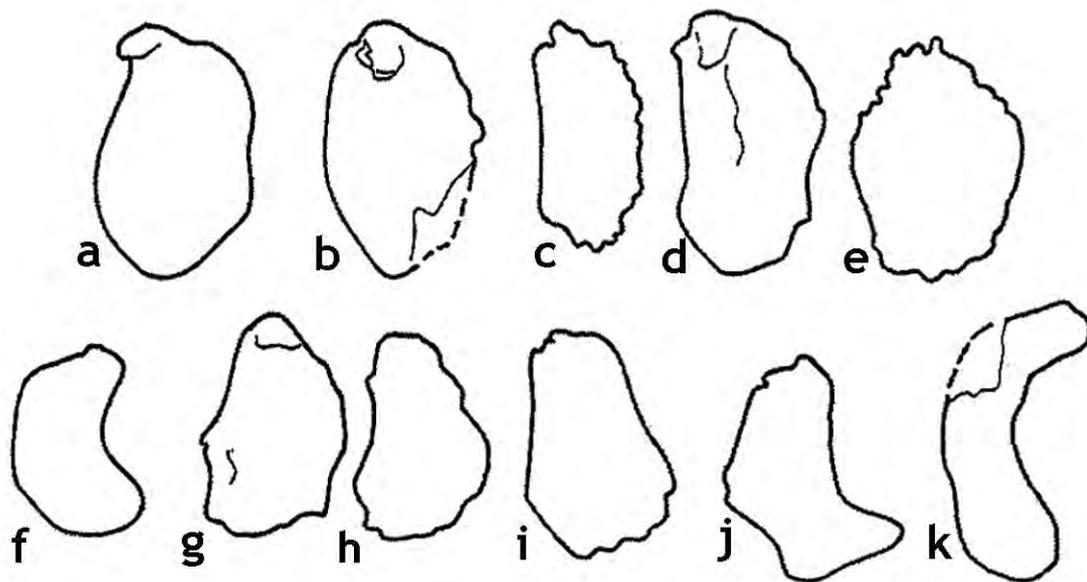


Figura 4.8.2:

Placas esternales en vista ventral. Shunosaurus (a), Cetiosaurus (b), Haplocanthosaurus (c), Brachiosaurus (d), Camarasaurus (e), Opisthocoelicaudia (f), Apatosaurus (g), Diplodocus (h), Barosaurus? (i), Alamosaurus (j), "Titanosaurus" (k). Modificado de McIntosh (1990).

4.9 ISQUION

4.9.1 DESCRIPCIÓN

Se ha conservado bastante completo el isquion derecho de *Galvesaurus herreroi* (CLH-7). Se trata de un isquion robusto diferenciado en dos zonas principales: proximal y distal. La proximal (“proximal blade” de Wilson (2002), Upchurch *et al.* (2004) y Harris (2006) entre otros autores) presenta un contorno rectangular más expandido en sentido dorsoventral, en el que se sitúa no demasiado bien diferenciadas las ramas iliaca y púbica. Desde ellas se proyectan respectivamente el pedúnculo púbico, hacia dorsal, y el pedúnculo iliaco hacia anterior. La zona distal, que constituye la rama isquiática, es alargada, estrecha y posteroventralmente proyectada. La longitud del isquion medida entre el extremo distal de la rama isquiática y el extremo dorsal de la sínfisis púbica (IsL, tabla 4.9.1) es de 64,85 cm.

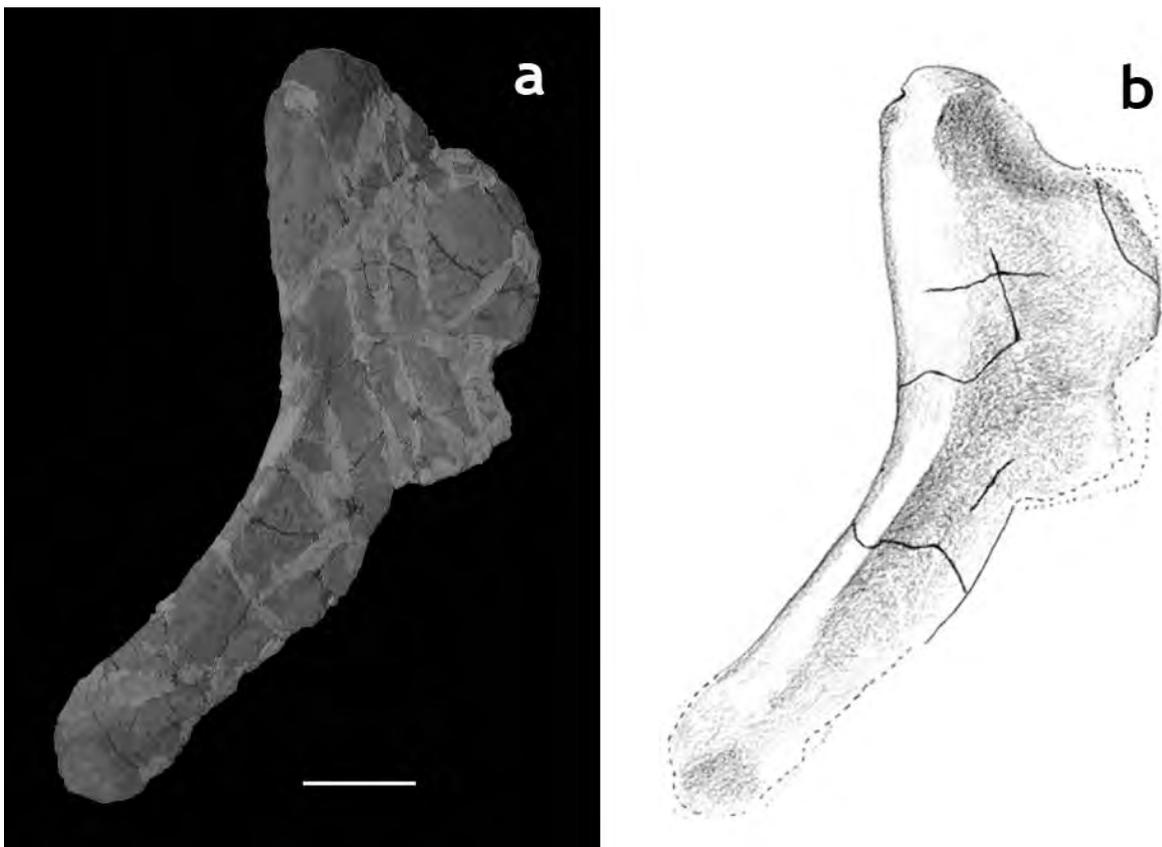


Figura 4.9.1:

Fotografía (a) y dibujo (b) del isquion de *Galvesaurus* CLH-7 en vista lateral. La barra de escala mide 10 cm.

El pedicelo púbico es ligeramente cóncavo en su cara medial y ligeramente convexo en su cara lateral, lo que implica que el extremo ventral del pedicelo púbico se curve ligeramente hacia medial. Lateromedialmente el isquion presenta un grosor constante, relativamente estrecho, que disminuye ligeramente hacia ventral. El pedicelo iliaco se proyecta hacia dorsal y constituye un ensanchamiento de la lámina proximal del isquion, más evidente en la cara lateral y apenas perceptible en la cara medial. La proyección relativa del pedicelo iliaco (IsProII/IsLP) es de 1,15. La sínfisis iliaca se sitúa horizontalmente y muestra un contorno subtriangular, más ancho en el margen anterior, estrechándose hacia posterior hasta constituir el contacto con el acetábulo. La cara lateral del proceso iliaco carece de tubérculo o prominencia.

Nº	Carácter	Est.
270	Tuberosidad (tubérculo) en la superficie lateral del proceso iliaco del isquion: ausente (0); presente (1)	(0)
271	Proyección hacia el ilion de la línea del eje longitudinal de la rama isquiática: discurre por la parte baja del acetábulo o la parte alta de la sínfisis púbica (-60° con la horizontal) (0); discurre a través de la parte alta del margen del acetábulo o se aproxima al borde anterior de la sínfisis iliaca (-80° con la horizontal) (1).	(0)
272	Morfología del isquion en la zona posterior al proceso púbico: divergente (se observa una "hendidura" sagital en vista dorsal) (0); no divergente (1).	(0)
273	Morfología del la rama isquiática: extensión anteroposterior aumenta medialmente pero no lateralmente (0); en forma de lamina (extensión semejante en ambos lados medial y lateral) (1).	(1)
274	Relación de la anchura mediolateral del extreme distal del isquion / longitud anteroposterior del isquion: ≤ 0.15 (0); >0.15 (1)	(0)
275	Relación de la anchura mediolateral: / grosor anteroposterior del extremo distal del isquion: <2.0 (0); ≥ 2.0 (1).	(1)
276	Morfología en sección de la articulación de ambos extremos distales de los isquiones: en forma de V (formando un ángulo muy marcado entre ellos) (0); aplanado (casi coplanar) (1).	(1)
277	Expansión del extremo distal del isquion: ligera (0); marcada dorsoventralmente (1).	(0)

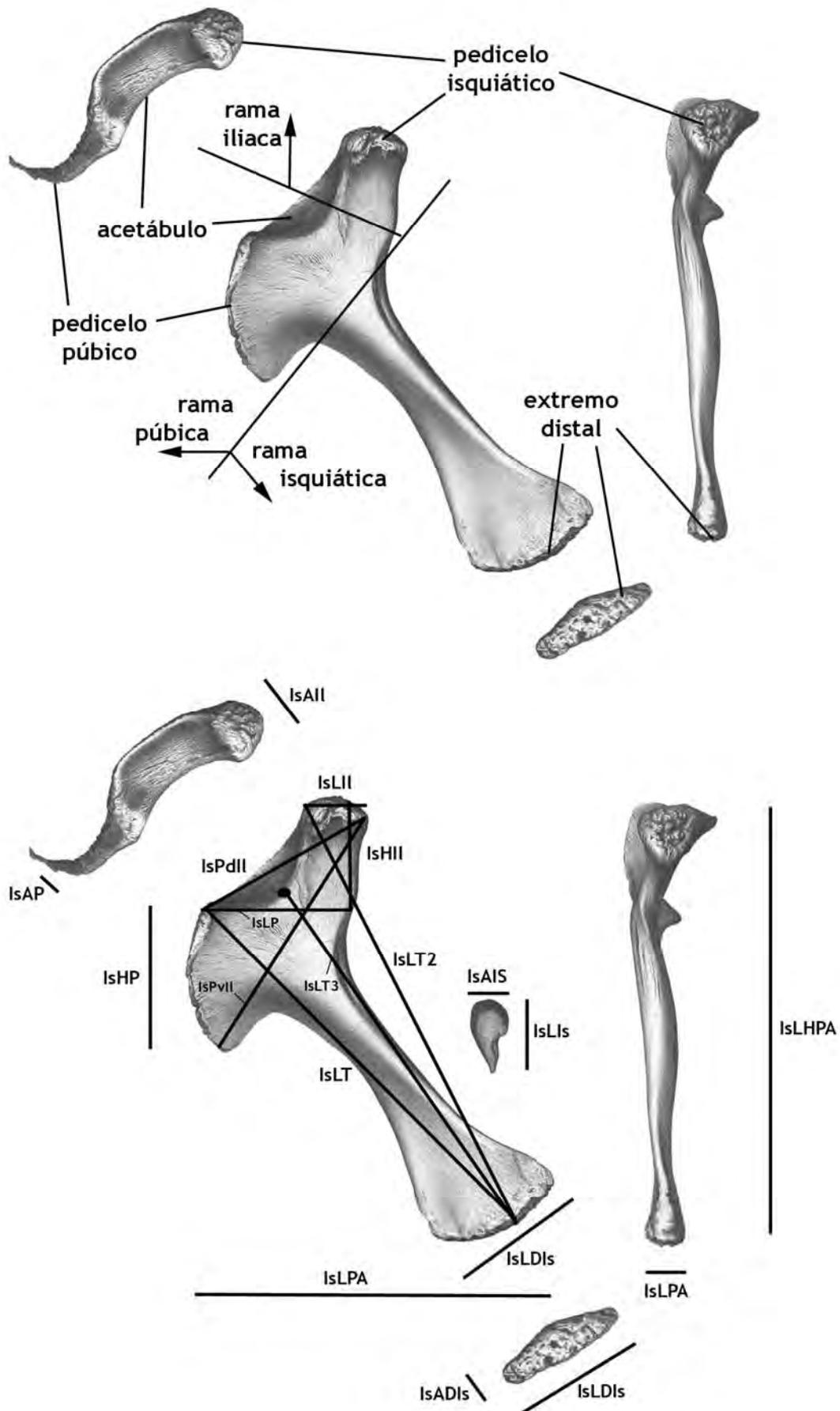
Tabla 4.9.2:

Caracteres utilizados en el estudio filogenético referentes al isquion y su estado (Est.) en Galvesaurus herreroi. Tomados de Harris (2006; ver Anexo 1).

Los ejes principales de las ramas púbica e iliaca y su intersección en la lámina proximal del isquion se sitúan casi en un mismo plano, aunque es perceptible una ligera concavidad en la cara lateral y una ligera convexidad en la cara medial de dicha lámina proximal que implica que la zona posterior de la misma se curve ligeramente hacia lateral en su zona posterior.

La rama isquiática está prácticamente completa y se proyecta en sentido posteroventral, de manera que una prolongación de su eje longitudinal atraviesa la zona dorsal del pedicelo púbico. Se observa un giro del plano principal de la rama isquiática respecto a la parte posterior de la lámina proximal. Debido a este, y pese a que no se ha conservado la sínfisis isquiática, se puede interpretar que la unión de las ramas distales de ambos isquiones de *Galvesaurus* formaría un ángulo bajo, mostrando un perfil casi coplanar. La morfología del isquion de *Galvesaurus* y la disposición de su rama isquiática respecto a la lámina proximal, permite también deducir que la articulación entre los isquiones no se extiende a lo largo su zona ventral al completo, si no que se reduce a la lámina isquiática sin incluir la superficie ventral de la lámina proximal de forma que en vista dorsal se observaría una morfología en V entre los extremos anteriores de ambos isquiones. La diáfisis de la rama isquiática presenta una sección subrectangular, con su eje mayor (unas 5 veces) situado en dirección laterodorsal-ventromedial, algo más gruesa y redondeada en la zona lateral-laterodorsal y más estrecha en la zona ventromedial-medial, que es donde se situaría la articulación con el otro isquion. La parte más distal conservada del isquion tiene una forma convexa en lateral y presenta el mismo tamaño que la zona media de la diáfisis, por tanto sin engrosamientos distales.





Abrv.	Medida (en cm.)	Valores CLH7
IsL	Longitud Total, medida entre el extremo dorsal de la sínfisis isquiática y el extremo distal de la rama iliaca	64,85
IsLT2	Longitud Total (respecto al ilion), medida entre el extremo anterior de la sínfisis iliaca y el extremo distal de la rama isquiática	69,4
IsLT3	Longitud Total desde el acetábulo, medida entre la zona central del acetábulo respecto a las sínfisis iliaca y púbica del isquion y el extremo distal de la rama iliaca	64,7
IsLII	Longitud anteroposterior de la sínfisis iliaca	11,8
IsAII	Expansión lateromedial de la sínfisis iliaca	5,1
IsHII	Expansión dorsoventral del pedicelo iliaco: entre el borde dorsal de la sínfisis púbica y la sínfisis iliaca	10
IsPdII	Distancia entre el extremo dorsal de la sínfisis púbica y el extremo posterior de la sínfisis iliaca.	23,5
IsLP	Longitud anteroposterior del pedicelo púbico	9,18*
IsAP	Expansión lateromedial del pedicelo púbico	4,5
IsHP	Expansión dorsoventral del pedicelo púbico	21,41
IsPvII	Distancia entre el extremo ventral de la sínfisis púbica y el extremo posterior de la sínfisis iliaca.	43,53
IsAIs	Expansión lateromedial (o dorsolateral-ventromedial) de la diáfisis del pedicelo isquiático	4,33
IsLIIs	Expansión anteroposterior (o anteroventral-posterodorsal) de la diáfisis del pedicelo isquiático	8,3
IsADIs	Expansión lateromedial (o dorsolateral-ventromedial) del extremo distal del pedicelo isquiático	-
IsLDIs	Expansión anteroposterior máxima del extremo distal del pedicelo isquiático	-
IsLPA	Longitud anteroposterior en posición anatómica	44,2*
IsHPA	Expansión dorsoventral total en posición anatómica	67,7
^Is	Ángulo formado por la rama isquiática	37°

Figura 4.9.2 (página anterior):

Partes del isquion de los saurópodos y medidas tomadas en el isquion de Galvesaurus representadas sobre el isquion Apatosaurus. Tomado de Ostrom y McIntosh (1966).

Tabla 4.9.1:

Medidas del isquion de Galvesaurus. * significa estimado.

4.9.2 COMPARACIÓN Y DISCUSIÓN DEL ISQUIÓN

Dimensiones relativas del isquion de los saurópodos

Además de los caracteres incluidos en el estudio cladístico existen otras características del isquion de los saurópodos que permiten precisar la posición sistemática del isquion de *Galvesaurus*, la cuales se discuten a continuación.

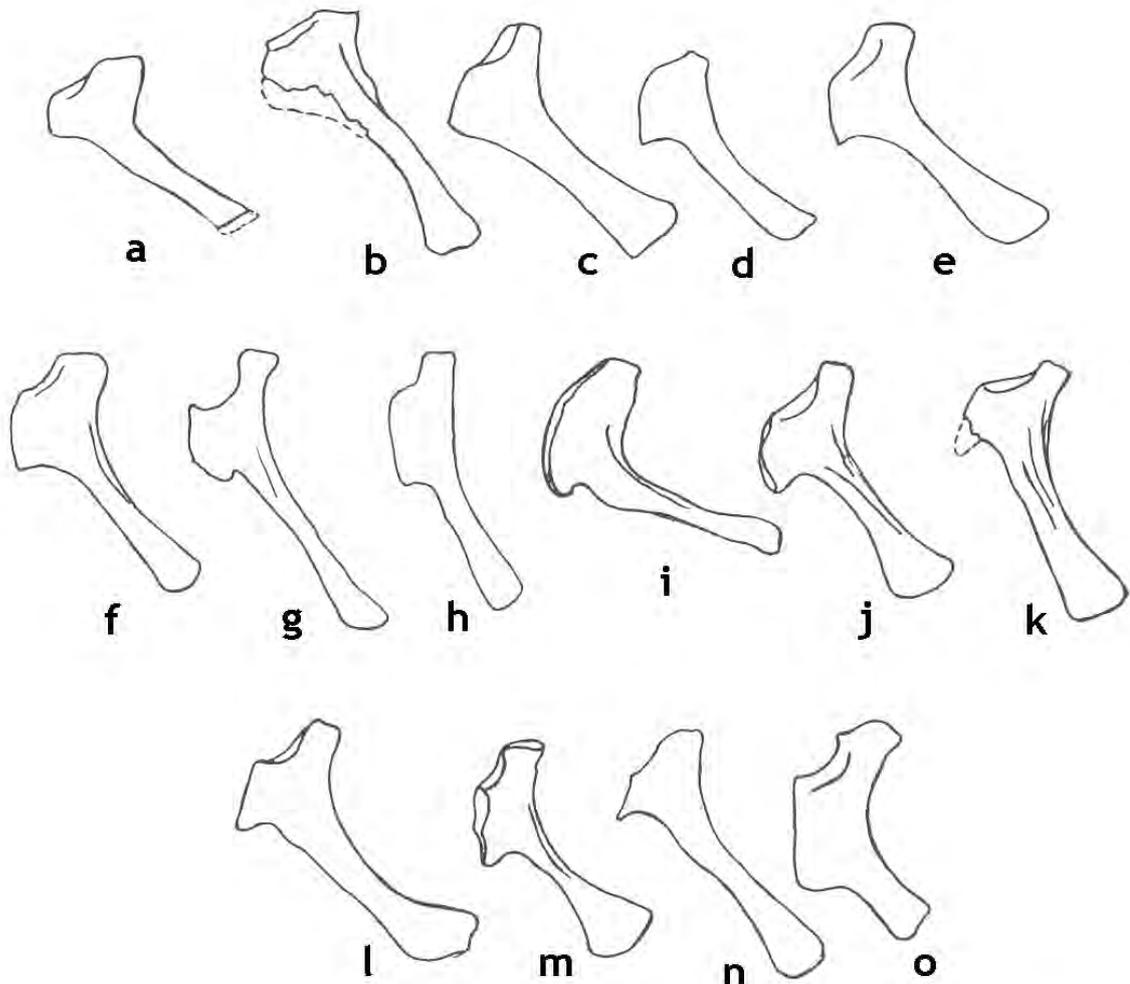


Figura 4.9.3:

Aspecto general de los ísquiones de saurópodos. Vulcanodon (a), Barapasaurus (b), Shunosaurus (c), Omeisaurus (d), Euhelopus (e), Cetiosaurus (f), Haplocanthosaurus priscus (g), Brachiosaurus (h), Camarasaurus (i), Apatosaurus (j), Diplodocus (k), Barosaurus lentus (l), Dicraeosaurus (m), Mamenchisaurus (n) y Alamosaurus (o). Modificado de McIntosh (1990).

El isquion de los saurópodos muestra dos zonas claramente diferenciadas: la rama isquiática, que se proyecta en dirección posteroventral, y el área proximal, en posición anterior y dorsal donde se disponen las ramas púbica e iliaca. En los saurópodos primitivos la rama isquiática es estrecha y alargada y la lámina proximal presenta un

desarrollo anteroposterior y dorsoventral relativamente reducido (figura 4.9.3a, b). Sin embargo en algunos de los clados más derivados, se va reduciendo el desarrollo relativo de la rama isquiática respecto a la lámina proximal haciéndose ambas más robustas, especialmente en las zonas de unión de los isquiones entre sí y con los otros huesos que forman la cadera que adquieren más protagonismo en la estructura del isquion: las sínfisis púbica, iliaca e isquiática. El paulatino acortamiento de los huesos y el aumento de las superficies de articulación entre ellos parece indicar un aumento de la robustez de las caderas en algunos saurópodos derivados (figura 4.9.3o).

Existen tres parámetros o relaciones que pueden cuantificar este carácter:

- *Longitud relativa del isquion (IsL/IsPvII)*: es un modo de cuantificar la longitud del isquion, y por tanto el desarrollo de la rama isquiática, en relación con la robustez y el desarrollo de la lámina proximal en la que se sitúan las ramas iliaca y púbica. Por ello, la longitud del isquion (IsL), de desarrollo principalmente posteroventral, se compara con la distancia entre el extremo ventral de la sínfisis púbica (el punto homólogo más anteroventral de la lámina proximal) y el extremo distal de la sínfisis iliaca (el punto homólogo más posterodorsal de dicha lámina), que suponen los puntos homólogos más alejados entre sí y que por tanto mejor dimensionan la lámina proximal. Una relación similar ya fue propuesta por Salgado *et al.* (1997), quienes comparan la longitud del isquion (IsL en este trabajo) con la distancia entre el extremo dorsal de la sínfisis púbica y el extremo distal de la sínfisis iliaca (IsPdII en este trabajo). Sin embargo esta relación ilustra la longitud del isquion únicamente respecto a la rama iliaca y no respecto a toda la lámina proximal del isquion, por lo que en este trabajo se ha modificado esta relación con el fin de añadir el componente dorsoventral de la rama púbica (bien representada por la dimensión de la sínfisis púbica) y comparar la longitud total del isquion con la totalidad de la lámina proximal de forma que sea más representativa de la morfología, dimensiones e importancia relativa de las zonas homologas de las dos partes más representativas de la estructura del isquion y su importancia en la cintura pélvica de los saurópodos. Observando los valores que presenta este índice se pueden encontrar cuatro grandes grupos entre los saurópodos: los que presentan valores superiores a 1,7 como *Vulcanodon* y *Patagosaurus* (Cooper, 1984; Bonaparte, 1986); los que están entre 1,7 y 1,3 como por ejemplo *Haplocanthosaurus*, *Dicraeosaurus*, *Apatosaurus* y *Camarasaurus* (Hatcher, 1903; Janensch, 1961; Ostrom y McIntosh, 1966); los que se muestran índices entre 1,3 y 1 como por ejemplo *Brachiosaurus*, *Aragosaurus* y *Venenosaurus* (Janensch, 1961; Sanz *et al.*, 1987; y Tidwell *et al.*, 2001); y los que presentan una rama isquiática muy corta con

valores inferiores a 1, como *Andesaurus*, *Rapetosaurus* y *Saltasaurus* (Calvo y Bonaparte, 2001; Curry Rogers y Forster, 2001; Powell, 1992).

- *Expansión dorsoventral relativa de la sínfisis púbica (IsHP/IsLP)*: es también un modo de evaluar y comparar la altura dorsoventral de la sínfisis púbica del isquion en relación con la longitud anteroposterior de la lámina púbica (a la altura del extremo dorsal de la sínfisis púbica), que es la que marca la anchura anteroposterior de esta zona del isquion que es la lámina proximal. Los valores que muestran los saurópodos para esta relación, que ya es utilizada en la hipótesis filogenética de Salgado *et al.* (1997), permite agruparlos en aquellos cuyo índice es inferior o superior a 0,8.
- *Expansión relativa del pedicelo iliaco del isquion (IsProIl/IsLP)*: es una forma de cuantificar las dimensiones del pedicelo iliaco y su papel en la lámina proximal del isquion: Para ello se hace una relación de su proyección posterodorsal (tomada desde el extremo dorsal de la sínfisis púbica hasta el extremo distal de la sínfisis iliaca) con la dimensión anteroposterior de la rama púbica del isquion a la altura del extremo dorsal de la sínfisis púbica. En esta relación se utilizan los índices c y a de Salgado *et al.* (1997), que estos autores sin embargo no ponen en relación. Los saurópodos presentan valores entre 1 y 1,75, proponiendo en este trabajo su agrupación entre los que presentan un índice inferior o superior a 1,3.

Discusión y comparación

De los caracteres utilizados en este trabajo para la elaboración del estudio cladístico, que corresponden a la hipótesis filogenética de Harris (2006), el isquion de *Galvesaurus* retiene la mayoría de caracteres plesiomórficos. Únicamente presenta tres estados derivados dos de los cuales, la dimensión anteroposterior del isquion en su extremo distal (IsLDIs) al menos dos veces superior a su dimensión lateromedial en dicho extremo (IsADIS) y la morfología laminar de la rama isquiática, que muestra una sección rectangular a diferencia de los prosaurópodos que muestran una sección triangular (de manera que distalmente la expansión anteroposterior aumenta en la zona medial, pero no en la zona lateral), son sinapomorfías de Sauropoda. El tercer carácter apomórfico es la articulación entre los ísquiones, que es relativamente plana, o al menos no forma un ángulo muy marcado.

La no existir caracteres derivados compartidos se realiza además una comparación de los índices que cuantifican la morfología y dimensiones relativas de los ísquiones

anteriormente mencionados. Al hacerlo con las de saurópodos basales como *Vulcanodon* y *Barapasaurus* se observa que la longitud relativa del isquion de éstos es alta (siempre superior a 1,7), siendo inferior la del isquion de *Galvesaurus* (1,42) lo que implica que éste sería más derivado. Lo mismo ocurre con las expansiones relativas de la sínfisis púbica y del pedicelo iliaco menos reducidas en *Galvesaurus*, con índices 0,95 y 1,15, respectivamente frente a valores que rondan los 0,5 y 1 en los saurópodos más primitivos (tabla 4.9.3).

Taxón	<i>Is/IsPvII</i>	<i>IsHP/IsLP</i>	<i>IsPdII/IsLP</i>	Referencia
<i>Barapasaurus</i>	2,07	0,8	1	Jain, 1989
<i>Patagosaurus</i>	1,95	0,8	1,07	Bonaparte, 1986
<i>Diplodocus</i>	1,89	0,8-0,9	1,2	Hatcher, 1901
<i>Cetiosaurus</i>	1,81	0,8	1,1	McIntosh, 1990
<i>Mamenchisaurus</i>	1,77	1,33	1,16	Ouyang y He, 2002
<i>Vulcanodon</i>	1,76	0,5	1,06	Cooper, 1984
<i>Losillasaurus</i>	1,69 (est)	0,95	1,25	Casnovas <i>et al.</i> , 2001
<i>Phuwiangosaurus</i>	1,65	0,97	1,43	Martin <i>et al.</i> , 1999
<i>Euhelopus</i>	1,57	0,83	1,15	Young, 1939
<i>Haplocanthosaurus</i>	1,57	0,36	1,36	Hatcher, 1903
<i>Camarasaurus</i>	1,45	1,3	1,16	Osborn y Mook, 1921
<i>Apatosaurus</i>	1,43	1,06-1,28	1,25	Upchurch <i>et al.</i> , 2005
<i>Galvesaurus</i>	1,42	0,95	1,14	Este trabajo
<i>Brachiosaurus</i>	1,27	1,5-1,9	1,31	Janensch, 1961
<i>Aragosaurus</i>	1,17	1,6	1,3	Sanz <i>et al.</i> , 1987
<i>Tastavinsaurus</i>	1,10	1,6-1,7	1,41	Royo-Torres, 2005
<i>Venenosaurus</i>	1,08	1,4	1,26	Tidwell <i>et al.</i> , 2001
<i>Aeolosaurus</i>	1,07	1,13	1,33	Gilmore, 1946
<i>Isasaurus</i>	0,79	1,8	1,36	Jain y Bandyopadhyay, 1997
<i>Andesaurus</i>	0,82	1,5	1,36	Calvo y Bonaparte, 1991
<i>Saltasaurus</i>	0,7	1,1	1,75	Powell, 1992

Tabla 4.9.3:
Parámetros de caracterización de las dimensiones de los isquiones de diversos saurópodos.

A excepción de la articulación plana entre isquiones, la mayoría de los eusaurópodos no neosaurópodos también comparten con *Galvesaurus* el mismo

conjunto de caracteres plesiomórficos y apomórficos para el isquion. Sin embargo las dimensiones relativas del isquion son ligeramente distintas, especialmente en el caso de su longitud relativa, más corto en el caso de *Galvesaurus* y con un índice bastante inferior al que presentan eusaurópodos no neosaurópodos como *Patagosaurus* y

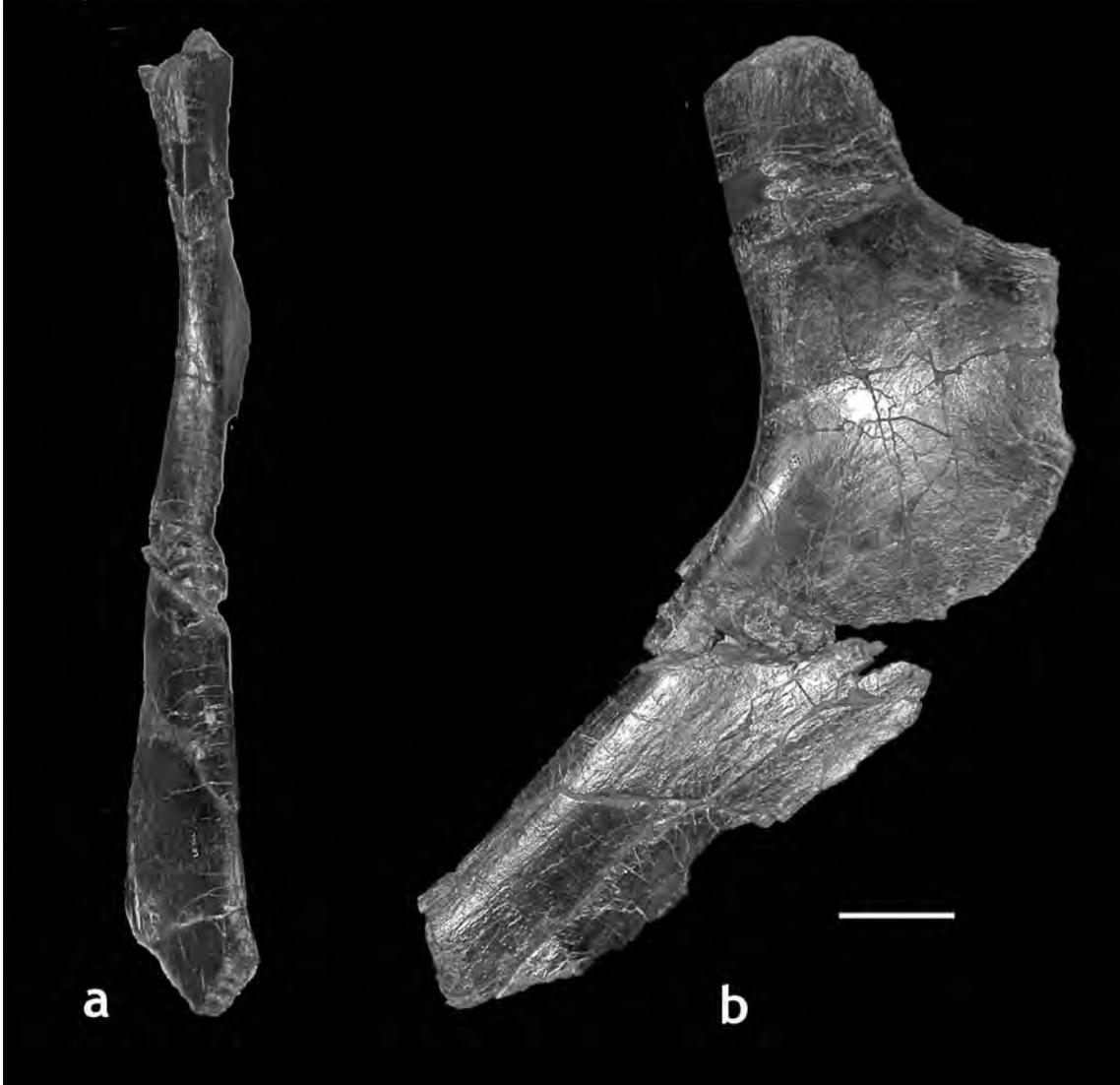


Figura 4.9.4:
Isquion derecho de Losillasaurus en vista posterior (a) y lateral (b). Escala 10 cm.

Cetiosaurus (Bonaparte, 1986; McIntosh, 1990) y en la expansión dorsoventral relativa de la sínfisis púbica en la que estos muestran valores de 0,8 o inferiores, frente a los 0,95 de *Galvesaurus*. Los valores más semejantes entre *Galvesaurus* y los eusaurópodos no neosaurópodos se producen en la expansión relativa del pedicelo iliaco, con valores similares y cercanos a 1,15. En este aspecto destaca *Losillasaurus* (Casanovas *et al.*, 2001), que muestra valores que rondan el 1,25, lo que indica una proyección del pedicelo iliaco relativamente alta. Las diferencias entre los ísquiones de *Galvesaurus* y

Losillasaurus, el único saurópodo de la formación Villar del Arzobispo del que se ha conservado este hueso, son también evidentes en el caso de su longitud relativa, más reducida en *Galvesaurus*, si bien existe similitud en la expansión relativa de la sínfisis púbica en los ísquiones de ambos géneros.

Pero la similitud más importante entre *Galvesaurus* y *Losillasaurus* (figura 4.9.5) es la presencia de una articulación plana (casi coplanar) entre ambos ísquiones, lo que constituye una sinapomorfía del clado *Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda)

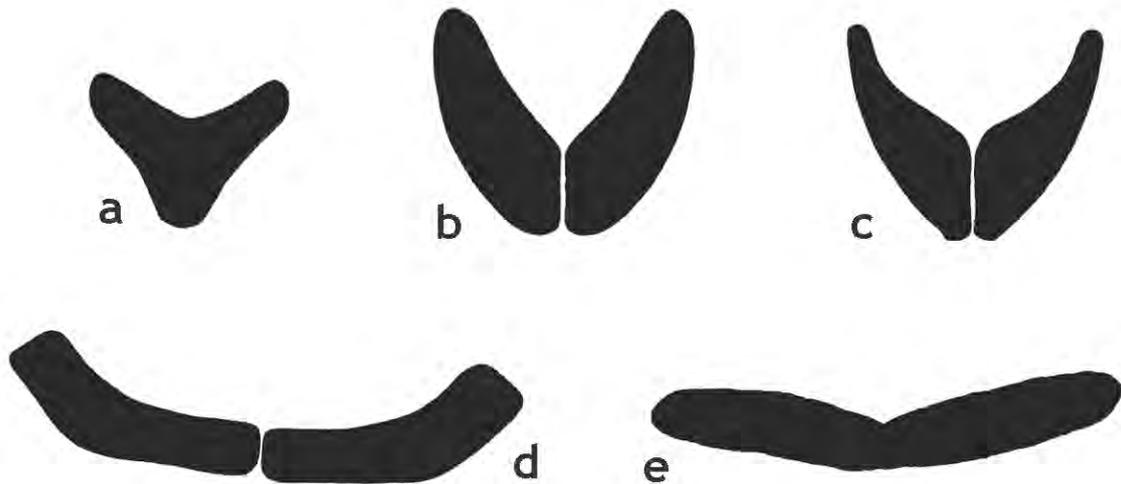


Figura 4.9.5:

Perfiles de ambos ísquiones en su extremo distal de los saurópodos *Vulcanodon* (a), *Barosaurus* (b), *Dicraeosaurus* (c), *Brachiosaurus* (d) y *Rebbachisaurus* (e). Tomado de Upchurch (1998).

De entre los neosaurópodos, las diferencias que se observan entre el ísquion de *Galvesaurus* y el de los diplodocoideos son evidentes, siendo la primera de ellas el carácter recientemente mencionado, ya que la articulación entre los ísquiones de *Fagellicaudata* forma un ángulo muy marcado entre ellos (Harris, 2006), lo que significa una reversión de la articulación coplanar que caracteriza a los neosaurópodos y a *Losillasaurus*. Existen dos sinapomorfías más que caracterizan a *Fagellicaudata*, la sección triangular en la diáfisis de la rama isquiática, lo que supone la reversión de este carácter apomórfico en el resto de los saurópodos y propio de los prosaurópodos en su estado primitivo (Wilson, 2002) y el extremo distal del ísquion dorsoventralmente expandido, característica que no se repite en ningún otro saurópodo, ni por supuesto en *Galvesaurus*. Además de eso las diferencias entre las proporciones de los ísquiones de los diplodocoideos y el de *Galvesaurus* son visibles, pero no tan marcadas como con

otros grupos, ya que presentan valores solo ligeramente distintos para la expansión dorsoventral relativa de la sínfisis isquiática, un poco más larga en *Galvesaurus* y para la proyección relativa del pedicelo iliaco, ligeramente más marcado en diplodocoideos como *Diplodocus* y *Apatosaurus* (Hatcher, 1901; Upchurch *et al.*, 2005) En el caso de la longitud relativa de la rama isquiática los valores que se observan en *Galvesaurus* son muy similares a los de los diplodocoideos, a excepción de *Diplodocus*, cuya rama isquiática está entre las más largas de los saurópodos (tabla 4.9.3; Hatcher, 1901)

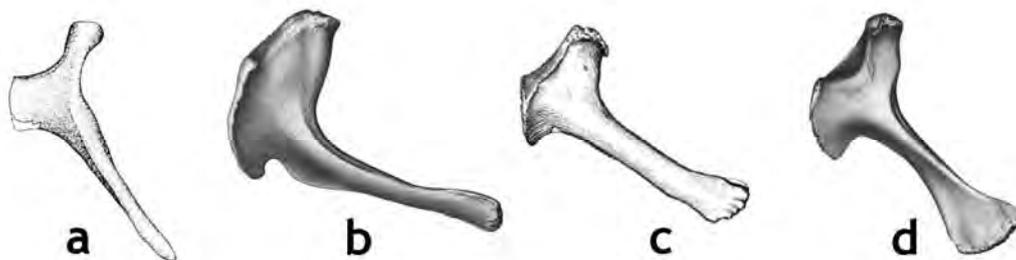


Figura 4.9.6:

Ísquiones con el extremo distal anteroposteriormente no expandido: Limaysaurus (a), Camarasaurus (b), Ferganasaurus (c) y con el extremo distal expandido: Apatosaurus (d). Tomado de Calvo y Salgado (1995), Ostrom y McIntosh (1966), Alifanov y Averianov (2005), Ostrom y McIntosh (1966).

Las diferencias morfológicas entre el isquion de *Galvesaurus* y el de algunos macronarios basales como *Haplocanthosaurus* son bastante marcadas, ya que este presenta un isquion bastante más primitivo que *Galvesaurus*, con mayor longitud relativa de la rama isquiática, menor expansión dorsoventral de la sínfisis púbica y menor proyección del pedicelo iliaco.

En cambio además de los mismos caracteres, el isquion de *Galvesaurus* comparte con el de otros macronarios basales como *Camarasaurus* la similitud en cuanto a proporciones y dimensiones. Ambos presentan índices muy similares de longitud relativa del isquion (1,42 y 1,45 respectivamente) y de la proyección del pedicelo iliaco (1,15 y 1,16, respectivamente). Además en ambos casos la expansión dorsoventral de la sínfisis púbica es superior a 0,8, siendo sin embargo ligeramente superior en *Camarasaurus* (1,3) que en *Galvesaurus* (0,95).

Paradójicamente las diferencias son más marcadas entre *Galvesaurus* y los integrantes no titanosaurios del clado *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))) + Titanosauriformes ya que en ellos la longitud relativa del isquion comienza a ser algo inferior a 1,42 en *Brachiosaurus* (1,27),

Aragosaurus (1,17), *Tastavinsaurus* (1,14) y *Venenosaurus* (1,08) (datos tomados de Janensch, 1961; Sanz *et al.*, 1987; Royo-Torres, 2005; Tidwell *et al.*, 2001). También en todos los géneros mencionados se supera el indicador de la proyección de pedicelo iliaco (entre 1,26 y 1,41 frente a 1,15 en *Galvesaurus*) y especialmente distinto es la proyección del pedicelo iliaco, que alcanza el índice de 1,41 en *Tastavinsaurus*.

Otra diferencia con *Venenosaurus* y Titanosauriformes como *Brachiosaurus* y *Lapparentosaurus* (Tidwell *et al.*, 2001; Janensch, 1961; Upchurch *et al.*, 2004) es que el eje longitudinal de la rama isquiática forma un ángulo superior a 60° con la horizontal, de forma que su proyección hacia dorsal atraviesa la zona posterior del acetábulo o incluso la sínfisis iliaca (ver figura 4.9.7).

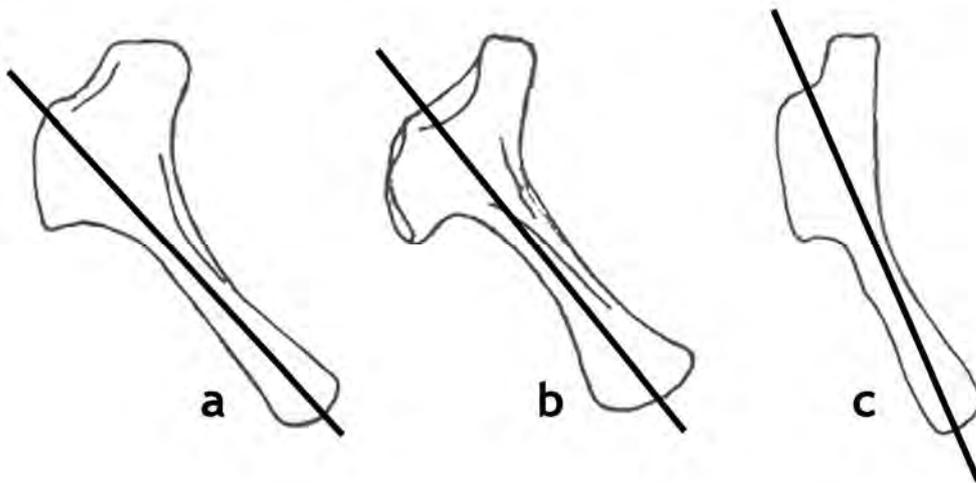


Figura 4.9.7:

Eje de la rama isquiática del ilion y su proyección imaginaria hacia dorsal atravesando el pedicelo púbico o la parte baja del acetábulo en Cetiosaurus (a) y Apatosaurus (b) o atravesando la parte alta del acetábulo en Brachiosaurus (c). Modificado de McIntosh, (1990).

La relación entre la anchura lateromedial del extremo distal del isquion con su longitud próximo distal es $>0,15$, claramente ausente en *Galvesaurus*, es un carácter sinapomórfico de Somphospondily. Pero las mayores diferencias se dan entre el isquion de *Galvesaurus* y el de los integrantes de Titanosauria, no solo porque la extensión de la sínfisis entre ambos ísquiones se extiende por toda la zona ventral de la lámina proximal (de manera que en vista dorsal no se observa un surco en forma de V en la zona anterior de la unión de los ísquiones) (figura 4.9.9), sino también por que las dimensiones y proporciones del isquion de *Galvesaurus* difieren también de forma considerable con las de los saurópodos del grupo Titanosauria. Destaca que la longitud relativa de la rama isquiática es mucho menor (con valores inferiores o ligeramente superiores a la unidad)

y el desarrollo del pedicelo iliaco y la sínfisis púbica son mucho mayores que los valores que presenta el isquion de *Galvesaurus* (ver tabla 4.9.3)

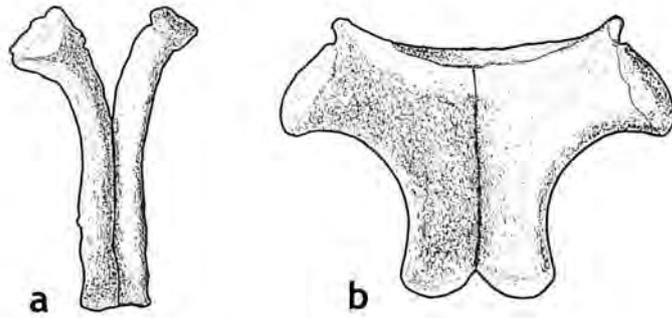


Figura 4.9.8: Ísquiones de *Vulcanodon* (a) en el que se observa un surco en forma de V en vista dorsal y de *Alamosaurus* (b), en el que no se observa dicho surco. Tomado de Upchurch (1998).

Clado	Nº.- Sinapomorfía (cambio)
Sauropoda	273. Morfología del la rama isquiática en forma de lamina (extensión semejante en ambos lados medial y lateral) (0 → 1). 275. Relación de la anchura mediolateral: / grosor anteroposterior del extremo distal del isquion ≥ 2.0 (1). (0 → 1).
<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda))	276. Morfología en sección de la articulación de ambos extremos distales de los ísquiones (aplanado (casi coplanar) (0 → 1).
Fagellicaudata	273. Morfología del la rama isquiática extensión anteroposterior aumenta medialmente pero no lateralmente (1 → 0). 276. Morfología en sección de la articulación de ambos extremos distales de los ísquiones en forma de V (1 → 0). 277. Expansión del extremo distal del isquion marcada dorsoventralmente (0 → 1).
Somphospondily	274. Relación de la anchura mediolateral del extreme distal del isquion / longitud anteroposterior del isquion >0.15 (0 → 1).
Titanosauria	272. Morfología del isquion en la zona posterior al proceso púbico no divergente (0 → 1).

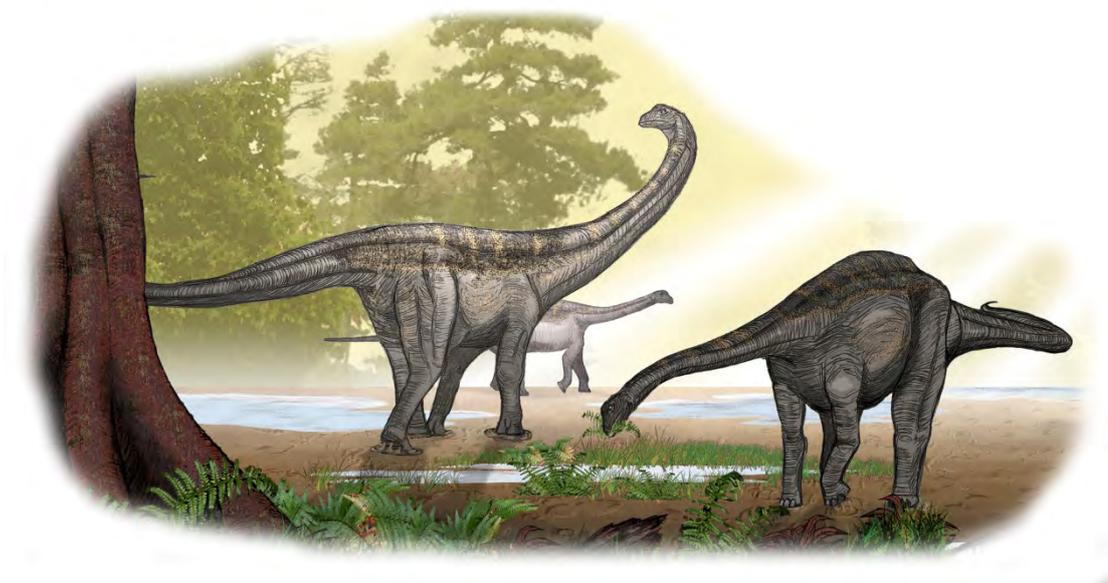
Tabla 4.9.4: Sinapomorfías relativas a los ísquiones que caracterizan los diferentes clados de saurópodos. El cambio de carácter que significa la sinapomorfía está marcado por una flecha (→: cambio ambiguo; ➔: cambio no-ambiguo)

análisis filogenético

5.1 Una perspectiva general sobre la filogenia de los saurópodos.....209

5.2 Hipótesis filogenética.....219

5.3 Posición filogenética de Galvesaurus y sus implicaciones.....252



capítulo 05

5.1 UNA PERSPECTIVA GENERAL SOBRE LA FILOGENIA DE LOS SAURÓPODOS

5.1.1 INTRODUCCIÓN

Los saurópodos son un grupo de dinosaurios saurisquios cuadrúpedos y fitófagos que incluyen a los animales más grandes que han poblado las tierras emergidas en la historia de la vida (Upchurch *et al.*, 2004).

Aparecen en el Triásico superior y sus fósiles son relativamente abundantes en los sedimentos del Jurásico y del Cretácico de todas las masas continentales con excepción de la Antártida (Weishampel *et al.*, 2004). El registro más antiguo de saurópodos lo constituyen los restos de *Blikanasaurus cromptoni* Galton y Heerden 1985, procedente del Carniense superior-Noriense inferior (Triásico Superior) de Sudáfrica (Galton y Heerden, 1985). El saurópodo más moderno registrado será alguno de los numerosos titanosaurios encontrados en sedimentos maastrichtienses, y más posiblemente se trate de *Magyarosaurus dacus* Nopsca 1915, del Maastrichtiense superior de Rumanía (Nopsca, 1915) o de *Isasaurus colberti*, del Maastrichtiense superior de India (Jain y Bandyopadhyay, 1997). Hay que destacar que en los Pirineos, los saurópodos se encuentran hasta el Maastrichtiense superior (Canudo, 2001b; Vila *et al.*, 2007) lo que implica que, antes de su extinción a finales del Cretácico, los integrantes de este grupo habitaron nuestro planeta aproximadamente unos 150 millones de años (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004).

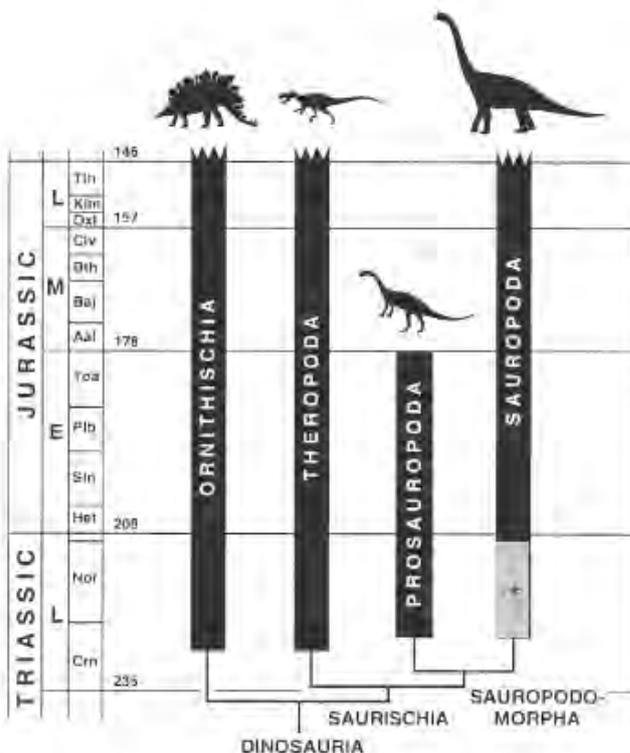


Figura 5.1.1:
Árbol genealógico de los dinosaurios (tomado de Wilson, 2002).

5.1.2 SINAPOMORFÍAS DEL CLADO SAUROPODA

Los saurópodos son "reptiles" arcosaurios, dinosaurios, saurisquios y sauropodomorfos. El clado Sauropoda puede ser definido como el taxón basado en el tallo ("stem-based" en inglés) que incluye a los sauropodomorfos más próximos a *Saltasaurus* que a *Plateosaurus* (Wilson y Sereno, 1998; ver figura 5.1.1).

Las sinapomorfias que permiten diferenciarlos de otros sauropodomorfos son:

- Presencia del sistema de láminas centrodiapofisiales en las cervicales anteriores y medias (Upchurch *et al.*, 2004)
- Cuatro o más vértebras sacras por adicción de una caudosacra (Jain *et al.*, 1975; Upchurch, 1995; Wilson y Sereno, 1998; Wilson 2002; Upchurch *et al.*, 2004)
- Los procesos transversos en las caudales anteriores ocupan el centro vertebral y el arco neural (Upchurch, 1998; Wilson, 2002)
- Postura cuadrúpeda (Marsh, 1878; Wilson, 2002)
- Cresta deltopectoral del húmero reducida (Raath, 1972; McIntosh, 1990; Wilson, 2002)
- Extremo proximal de la ulna trirrariado y con una fosa radial profunda (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004)
- Extensión anterior del proceso proximal de la ulna más largo (Wilson, 2002)
- Olécranon de la ulna reducido o ausente (Wilson y Sereno, 1998)
- Cóndilo distal del radio subrectangular y con un margen posterior plano para alojar a la ulna (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004)
- Relación entre el húmero y el fémur de 0,70 o superior (Marsh, 1878, 1882; Romer, 1956; Gauthier, 1986; Upchurch, 1995, 1998; Wilson, 2002). Upchurch *et al.* (2004) modifican esta sinapomorfia y la cuantifican comparando la longitud total del miembro anterior, que debe ser al menos 0,6 veces la longitud del miembro posterior.
- Ilion con un pedúnculo isquiático reducido (Jain *et al.*, 1975; McIntosh, 1990; Wilson, 2002)
- Lámina isquiática igual o más grande que la lámina púbica (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002)

- Lámina distal del isquion comprimida, de manera que la máxima altura sea al menos 3 veces la máxima altura (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004)
- Cuarto trocánter del fémur reducido a una pequeña cresta (Marsh, 1878; Riggs, 1904; Raath, 1972; Gauthier, 1986; McIntosh, 1990; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004)
- Zona media de la diáfisis del fémur elíptica en sección, con un diámetro lateromedial al menos un 150% del diámetro en sentido anteroposterior. (Raath, 1972; Gauthier, 1986; McIntosh, 1990; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004)
- Zona media y distal de la diáfisis del fémur recta en vista anterior (Upchurch *et al.*, 2004)
- Relación de la longitud de la tibia respecto al fémur inferior a 0,7 (Upchurch *et al.*, 2004)
- Cresta cnemial de la tibia reducida (Upchurch *et al.*, 2004)
- Ausencia de la fosa del astrágalo y del foramen nutricio en la base de la cara anterior del proceso ascendente del astrágalo (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002, Upchurch *et al.*, 2004)
- Tarso distal 3 y 4, ausente o sin osificar (Marsh, 1882; Raath, 1972; Gauthier, 1986; Wilson, 2002)
- Cóndilo distal del metatarso I forma un ángulo dorsomedial con el eje de la diáfisis (Wilson, 2002)
- Metatarsos I y V con cóndilo proximal de tamaño semejante al de los metatarsos II y IV (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002)
- Longitud del metatarso V al menos un 70% de la longitud del metatarso IV (Cruickshank, 1975; Van Heerden, 1978; Gauthier, 1986; Wilson, 2002)
- Ungueal del dedo I del pie más larga que el metatarso V (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002)
- Ungueal del dedo I del pie estrecha y dorsoventralmente expandida (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002)
- Relación de la longitud del metacarpo V, respecto al metacarpo III superior a 0,9 (Upchurch *et al.*, 2004)

- Una zona de inserción ligamentosa estriada y triangular en la parte proximal de la diáfisis de los metacarpos (Upchurch *et al.*, 2004)
- Relación entre la longitud del metacarpo III con la de la tibia superior a 0,4 (Upchurch *et al.*, 2004)
- Superficie proximal de los metatarsos I y V mayor que la de II, III, y IV (Upchurch *et al.*, 2004)
- Relación entre la longitud del metatarso III con la del metatarso V igual o superior a 0,85 (Upchurch *et al.*, 2004)

5.1.2 ANÁLISIS CLADÍSTICOS MÁS RECIENTES

Los saurópodos son uno de los primeros dinosaurios conocidos, de hecho el primer saurópodo descrito, *Cetiosaurus* (el “reptil ballena”), fue obra de Richard Owen en 1841. A pesar de esto, su registro conocido es bastante fragmentario y la mayoría de las especies y géneros descritos están representadas por un solo ejemplar incompleto. Las razones hay que buscarlas en su gran tamaño, que plantea problemas tafonómicos de conservación de ejemplares completos y también problemas de excavación en ocasiones insalvables. Si a un material fragmentario se une una historia evolutiva larga (Triásico Superior-Cretácico Superior) y una distribución prácticamente global, nos encontramos la tradicional dificultad de clasificar los saurópodos (McIntosh, 1990) y obtener una sistemática estable.

En los últimos 15 años se ha realizado un enorme esfuerzo en esta dirección, y se han presentado nuevas y significativas propuestas filogenéticas (Salgado *et al.*, 1997; Wilson y Sereno, 1998; Sanz *et al.*, 1999; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004; Curry-Rogers, 2005) basadas en análisis cladísticos. La comparación y evaluación de los resultados de dichos análisis es complicada debido a que la selección y codificación de caracteres utilizada es muy diferente así como los taxones utilizados y su número (Wilkinson *et al.*, 2000). Aún así esto ha permitido identificar algunos de los principales clados (Eusauropoda, Neosauropoda, Titanosauriformes, Diplodocoidea, etc.), aunque las autapomorfias que los caracterizan varían según los autores (ver por ejemplo Salgado *et al.*, 1997; Wilson, 2002, y Upchurch *et al.*, 2004). Esto provoca que algunos taxones ocupen posiciones significativamente diferentes del cladograma. Algunos casos significativos son *Euhelopus* o *Jobaria*. Esta situación se da sobre todo en taxones del final del Jurásico y del Cretácico Inferior debido a la escasez de información de las radiaciones de algunos clados de neosaurópodos como los Macronaria basales.



Figura 5.1.3:
Filogenia de los saurópodos según Salgado et al. (1997) (a) y según Wilson (2002) (b).

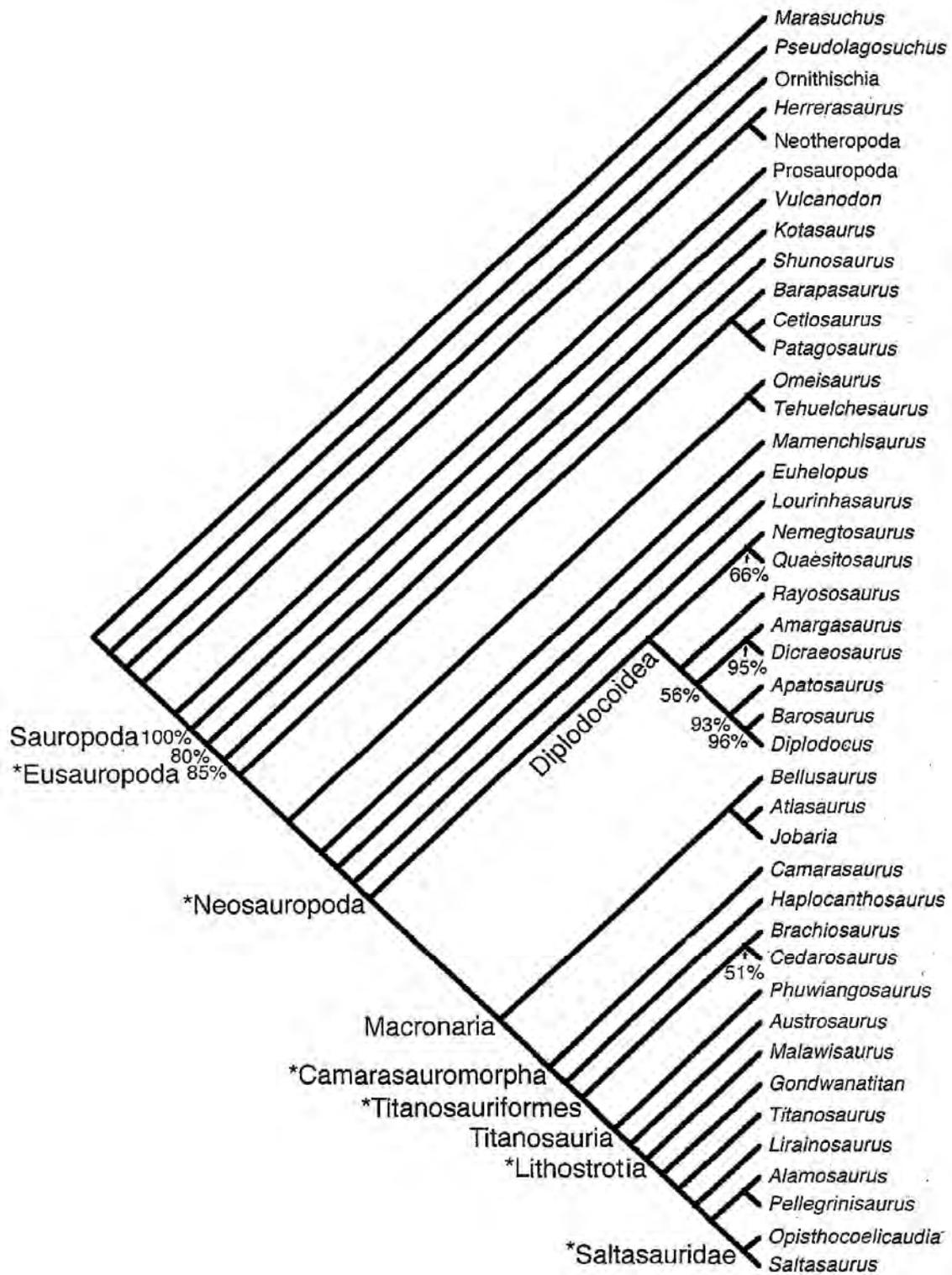


Figura 5.1.3:
Filogenia de los saurópodos según Upchurch et al. (2004).

El análisis de Harris (2006)

Los taxones utilizados y el listado y matrices de caracteres utilizados en las hipótesis varían según los autores. Hay caracteres que son utilizados solo por algunos de ellos y algunos de los que son comunes a todos se definen y evalúan utilizando distintos criterios y estableciendo diferentes estados derivados. Harris (2006) elabora un nuevo análisis filogenético con el fin de resolver la posición del Flagellicaudata *Suuwassea emiliae* en tricotomía con Dicraeosauridae + Diplodocidae (Harris y Dodson, 2004). Para ello propone una matriz de caracteres que combina las que proponen en sus

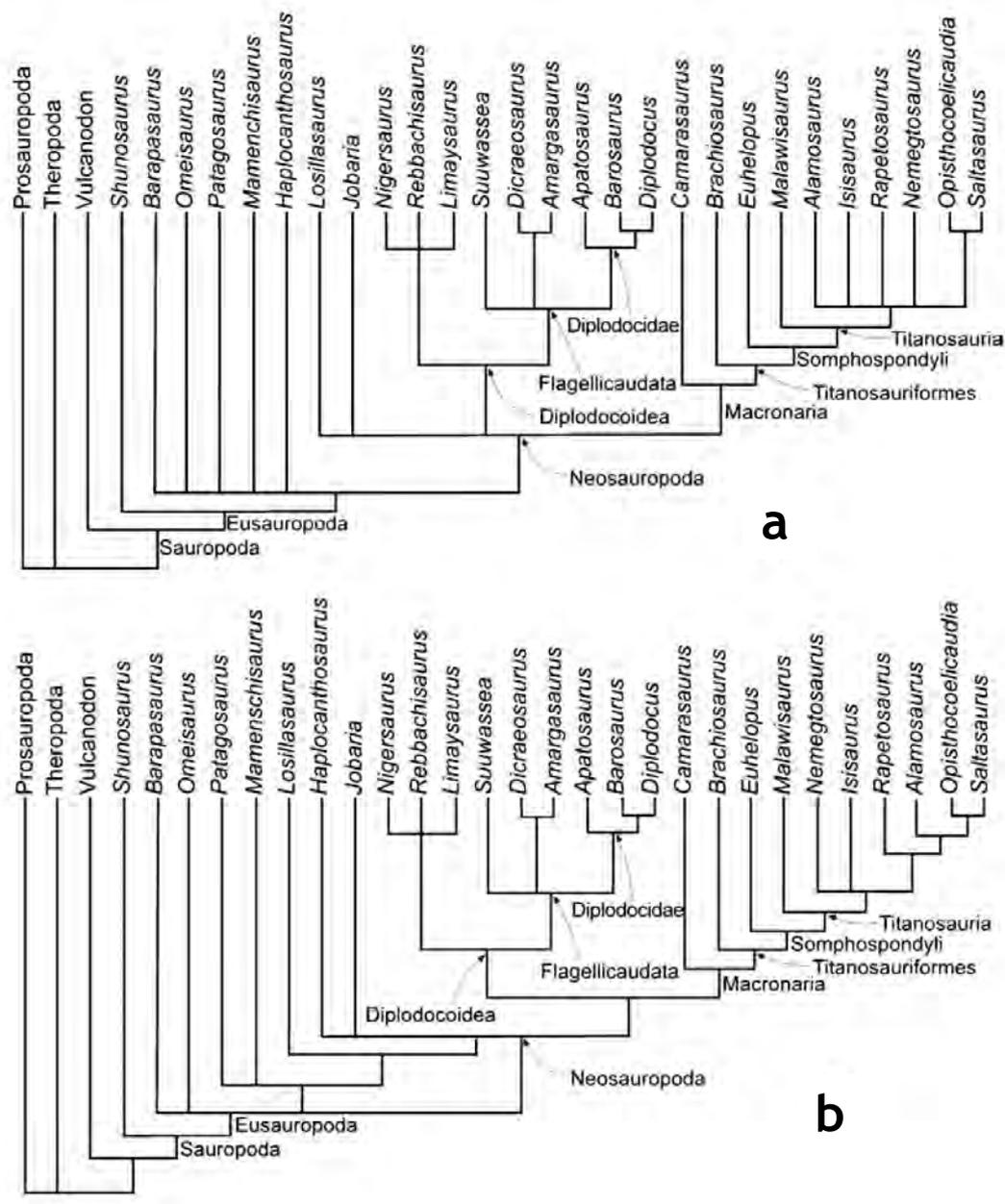


Figura 5.1.4: Filogenia de los saurópodos según Harris (2006). Árbol estricto (a) y consensuado al 50% (b).

estudios filogenéticos Calvo y Salgado (1995), Salgado (1999), Wilson (2002) y Upchurch *et al.* (2004). Para identificar los caracteres propuestos por cada uno de estos autores en listado de caracteres (ver anexo 1) se han identificado con las iniciales C, S, W y U respectivamente. En este estudio además, Harris (2006) unifica caracteres que considera duplicados en uno solo. Cuando se trata de caracteres no idénticos pero similares, selecciona preferentemente aquel en que los estados están claramente diferenciados. Además actualiza algunos taxones respecto al trabajo de Harris y Dodson (2004). El resultado es una matriz de 331 caracteres en la que se utilizan los mismos taxones que en la hipótesis de Wilson (2002) añadiendo *Suuwassea*, objeto de estudio del mencionado trabajo, y *Losillasaurus*, con el fin de clarificar la pertenencia de este género en los diplodocoideos, grupo en el que fue incluido cuando fue descrito (Casanovas *et al.*, 2001). El resultado de este estudio es la matriz de caracteres más amplia y completa de las elaboradas hasta el momento para los saurópodos (ver anexos 1 y 2).

Es por ello que el estudio filogenético realizado en este trabajo se ha llevado a cabo utilizando como base la hipótesis filogenética de Harris (2006), la cual combina y unifica las hipótesis más importantes de los últimos años, y que de alguna manera significaban tres tendencias ligeramente diferenciadas (Calvo y Salgado, 1995; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004). La inclusión de *Losillasaurus* en su estudio, procedente de la misma formación geológica que *Galvesaurus* y por tanto objeto de comparación directa, es otra de las causas de la utilización de la hipótesis de Harris (2006).

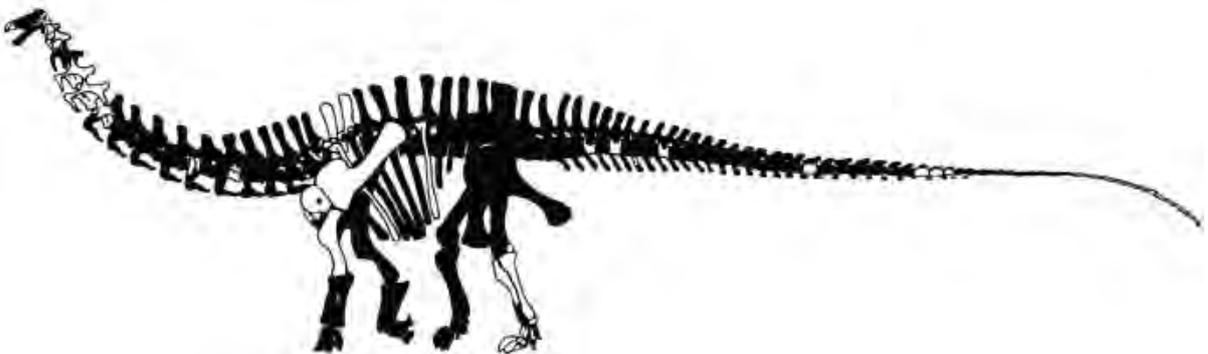


Figura 5.1.5:

Reconstrucción de Suuwassea emilieae Harris y Dodson, 2004, con los elementos anatómicos conservados indicados en blanco (tomado de Harris, 2006).

5.2 HIPÓTESIS FILOGENÉTICA

5.2.1 ANTECEDENTES A ESTA HIPÓTESIS

Hasta el momento, y con motivo de la descripción de *Galvesaurus* (Barco *et al.*, 2005) y descripciones del material asignado a este género, el autor del presente trabajo ha realizado dos análisis filogenéticos previos. El primero de ellos, basado únicamente en el estudio de una parte del esqueleto axial, concluyó que *Galvesaurus* era un neosaurópodo basal (Barco, 2003, 2005; Barco *et al.*, 2005). El segundo, en el que se incluyeron nuevos datos sobre el registro axial y algunos datos previos sobre el resto del material conservado, se observó que *Galvesaurus* podría estar incluido dentro del clado Macronaria (Barco *et al.*, 2006a).

Otros autores que han tenido acceso a una parte del registro han incluido a *Galvesaurus* en distintos clados de Eusauropoda, asignándolo a Cetiosauridae (Sánchez-Hernández, 2005) y a Turiasauria (Royo-Torres *et al.*, 2006).

5.2.2 TAXONES UTILIZADOS EN EL ESTUDIO FILOGENÉTICO

En los estudios filogenéticos anteriormente elaborados por el autor de este trabajo (Barco, 2003; 2005; Barco *et al.*, 2005; Barco *et al.*, 2006a) se utilizó la matriz de Wilson (2002) y los taxones en ella incluidos con algunas excepciones puntuales.

Así mismo Harris (2006) utiliza en su hipótesis, en la que se basa el presente estudio, los mismos taxones que Wilson (2002), a excepción de *Neuquensaurus* e incluyendo a *Losillasaurus* y a *Suuwassea*. Por ello y con el fin de mantener la homogeneidad con respecto a anteriores análisis de *Galvesaurus* se ha decidido mantener el listado de taxones de Harris (2006), con ligeras modificaciones en la misma que se detallan y justifican a continuación.

Turiasaurus, al igual que *Galvesaurus* y *Losillasaurus* proceden de la formación Villar del Arzobispo, por lo que merece una comparación directa con *Galvesaurus*. Pero principalmente ha sido incluido en el estudio con el objetivo de comprobar la validez de la hipótesis filogenética de Royo-Torres *et al.*, (2006) quienes incluyen a estos tres saurópodos en el clado Turiasauria.

La inclusión de *Aragosaurus* y *Tastavinsaurus* responde principalmente a su proximidad geográfica, temporal y taxonómica con *Galvesaurus*, ya que ambos provienen del Cretácico Inferior (Hauteriviense-Barremiense y Aptiense-Albiense, respectivamente) de la Cordillera Ibérica en Teruel (Galve y Peñarroya de Tastavins) y según los estudios realizados sobre ellos ambos han sido clasificados como

Titanosauriformes basales (Canudo *et al.*, 2001b; Canudo *et al.*, 2008b). Puesto que *Galvesaurus* ha sido previamente clasificado como un posible macronario no titanosauriforme, la comparación con los Titanosauriformes ibéricos parece lo más adecuado.

Algo similar sucede con *Venenosaurus* y *Cedarosaurus*, titanosauriformes basales del Cretácico Inferior (Berriasiense-Hauteriviense y Barremiense de Utah, según Tidwell *et al.*, 2001; 1999) de EE.UU. y cuyas afinidades evolutivas con *Galvesaurus* e incluso con otros saurópodos ibéricos son de gran interés y pueden incluso contribuir a clarificar la relación paleobiogeográfica de Iberia y Norteamérica a finales del Jurásico. *Cedarosaurus* no se incluye en la hipótesis definitiva ya que aporta cierta inestabilidad al cladograma, si bien si que se analizan y exponen algunas conclusiones al respecto.

Lourinhasaurus es también un saurópodo ibérico y muy cercano en el tiempo a *Galvesaurus* (proviene del Kimmeridgiense de Portugal; Dantas *et al.*, 1998), por lo que se ha decidido incluir también en el estudio filogenético.

Se ha añadido también a *Phuwiangosaurus*, clasificado hasta el momento como un titanosaurio basal del Cretácico Inferior de Laurasia (Martin *et al.*, 1994), que ya fue incluido en anteriores estudios de *Galvesaurus* (Barco *et al.*, 2006a) y que además aporta estabilidad a la matriz obtenida.

Se ha añadido también a *Cetiosaurus* del Jurásico Medio de Inglaterra (Upchurch y Martin, 2003) con el fin de corroborar, como ya se adelanta en trabajos anteriores (Barco *et al.*, 2006a), que *Galvesaurus* no pertenece a la familia Cetiosauridae.

En nuestras propuestas anteriores no se usó a *Nigersaurus*, un rebaquisáurido del Cretácico Inferior de Níger, a pesar de ser usado por Wilson (2002). La razón era porque este taxón estaba principalmente representado por caracteres del esqueleto craneal (el cual no se ha conservado en *Galvesaurus*; Barco *et al.*, 2006a). Se ha mantenido en este trabajo ya que los últimos estudios incluyen nuevos datos sobre el esqueleto postcraneal (Serenó *et al.*, 2007) los cuales aportan mucha estabilidad al cladograma. Además en el primer estudio filogenético de *Galvesaurus* (Barco, 2003, 2005), basado solo en el esqueleto axial y el que le situó entre los neosaurópodos basales, algunos de los árboles más parsimoniosos situaban al saurópodo de Cuesta Lonsal-1 (*Galvesaurus*), entre los rebaquisáuridos (Barco, 2005; figura 5), por lo que merece la pena cualquier dato que pueda contribuir a aclarar estos aspectos.

En resumen se han usado 39 taxones incluidos en la matriz: 37 géneros de saurópodos utilizados como grupos internos, y los clados Theropoda y Prosauropoda utilizados como grupos externos.

5.2.3 LA MATRIZ DE CARACTERES

Los caracteres incluidos en la matriz utilizada en el presente trabajo y su polaridad han sido tomados de Harris (2006) con algunas ligeras modificaciones que se detallan en las próximas líneas.

Nuevos caracteres

Recientemente, Sereno *et al.* (2007), realiza una revisión de la posición sistemática de *Nigersaurus* y otros rebaquisáuridos, proponiendo una nueva matriz de caracteres donde se analizan los diplodocoideos basales. Puesto que, como se comenta anteriormente, es importante estudiar al máximo las posibles relaciones entre *Galvesaurus* y los rebaquisáuridos, se han incluido en este trabajo dos caracteres definidos por Sereno *et al.* (2007) que se han conservado en *Galvesaurus* y que pueden ayudar a clarificar esta relación y sobre todo reforzar la consistencia de los resultados. Estos caracteres son:

- Carácter 332 (carácter 50 de Sereno *et al.*, 2007): lámina lateral accesoria que conecta la lámina postzigodiapofisial y la espinoprezigapofisial en las cervicales posteriores. Esta lámina se encuentra exclusivamente en los rebaquisáuridos *Limaysaurus* y *Cathartesaura*, además de estar presente en *Galvesaurus*.
- Carácter 333 (carácter 98 de Sereno *et al.*, 2007): pedúnculo iliaco del isquion estrecho y separado por un “cuello”. Carácter presente únicamente en *Nigersaurus* y *Limaysaurus* (y ausente en *Galvesaurus*).

La codificación de estos caracteres ha sido tomada de la matriz de Sereno *et al.* (2007).

Así mismo, en el estudio y definición de *Tastavinsaurus sanzi*, Canudo *et al.* (2008b) utilizan una serie de caracteres de especial importancia en el estudio de los macronarios y titanosauriformes basales, que es la zona del cladograma donde a priori se situaba *Galvesaurus*. Se han utilizado 6 caracteres de los utilizados en dicho trabajo debido a que eran los que aportaban mayor estabilidad al cladograma. Son los siguientes:

- Carácter 334 (carácter 236 de Canudo *et al.*, 2008b): Presencia de grandes cavidades neumáticas en las costillas dorsales: ausentes (0); presentes (1). Este carácter es derivado únicamente en *Venenosaurus* y *Tastavinsaurus* (Canudo *et al.*, 2008b).
- Carácter 335 (carácter 244 de Canudo *et al.*, 2008b): Tibia más o menos recta (0) o con el final distal girado en relación al proximal (1). Este carácter según

Canudo *et al.* (2008b) se observa en *Brachiosaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Saltasaurus*, *Phuwiangosaurus*, *Venenosaurus* y *Tastavinsaurus*.

- Carácter 336 (carácter 245 de Canudo *et al.*, 2008b): Forma del extremo distal de la fibula: elíptico (0), rectangular (1), triangular (2). Canudo *et al.* (2008b) asignan el primer estado derivado a *Brachiosaurus* y *Tastavinsaurus* y el segundo a *Saltasaurus* y *Phuwiangosaurus*.
- Carácter 337 (carácter 246 de Canudo *et al.*, 2008b): Desarrollo mediolateral del trocánter lateral de la fibula: sin proyección (0), con proyección (1). El carácter derivado únicamente está presente en *Saltasaurus* y *Opisthocoelicaudia* (Canudo *et al.*, 2008b)

La codificación de estos caracteres ha sido tomada de la matriz de Canudo *et al.* (2008b), a excepción de *Aragosaurus* la cual se basa en observaciones personales y en Canudo *et al.* (2001a).

Caracteres de *Galvesaurus*

De los 337 caracteres que contiene la matriz de este trabajo para *Galvesaurus* se han codificado 87 caracteres, de los cuales 60 hacen referencia al esqueleto axial (un 59,4% de los que se incluyen en la matriz) y 27 al esqueleto apendicular (un 21 % de los que se incluyen en la matriz), no existiendo registro alguno relativo al cráneo (ver tabla 5.2.1). Esto supone que el 74% del registro de *Galvesaurus* está ausente (“missing data” según Wilson, 2002; ver tabla 5.2.1). Aunque no se ha definido un umbral máximo de caracteres ausentes a partir de los que un taxón puede ser incluido con fiabilidad en un análisis cladístico (Kearney y Clark, 2003) 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). A este respecto Wiens (2003) indica que la ausencia de caracteres bien identificados es un factor más determinante a la hora de cuestionar la fiabilidad de un estudio cladístico que la ausencia de datos de estado para un taxón determinado.

La polaridad de los caracteres asignados a *Galvesaurus* se basa en las características de cada uno de los elementos anatómicos descritos en el capítulo anterior los cuales son consecuencia de una observación directa y detallada de los mismos por parte del autor. Estas características han sido evidentes y claras para la mayoría de los caracteres, si bien existen algunos ligeramente conflictivos que es necesario comentar.

Tabla 5.2. (página siguiente):

% de caracteres ausentes (“missing data”) en los saurópodos incluidos en el estudio filogenético respecto al total de los codificados, ordenados de menor a mayor número de caracteres ausentes.

	Presentes				% ausentes			
	Craneal	Axial	Apend.	TOTAL	Craneal	Axial	Apend.	TOTAL
TOTAL	104	102	131	337	0%	0%	0%	0%
<i>Camarasaurus</i>	104	101	131	336	0%	1%	0%	0%
<i>Brachiosaurus</i>	103	97	127	327	1%	5%	3%	3%
<i>Diplodocus</i>	103	102	112	317	1%	0%	15%	6%
<i>Apatosaurus</i>	83	102	130	315	20%	0%	1%	7%
<i>Shunosaurus</i>	95	95	123	313	9%	7%	6%	7%
<i>Omeisaurus</i>	87	92	124	303	16%	10%	5%	10%
<i>Mamenchisaurus</i>	78	89	90	257	25%	13%	31%	24%
<i>Dicraeosaurus</i>	61	99	95	255	41%	3%	27%	24%
<i>Rapetosaurus</i>	78	76	83	237	25%	25%	37%	30%
<i>Jobaria</i>	77	70	89	236	26%	31%	32%	30%
<i>Opisthocoelicaudia</i>	0	76	124	200	100%	25%	5%	41%
<i>Limaysaurus</i>	36	73	78	187	65%	28%	40%	45%
<i>Euhelopus</i>	59	45	76	180	43%	56%	42%	47%
<i>Saltasaurus</i>	21	82	77	180	80%	20%	41%	47%
<i>Patagosaurus</i>	27	73	70	170	74%	28%	47%	50%
<i>Cetiosaurus</i>	5	85	74	164	95%	17%	44%	51%
<i>Malawisaurus</i>	39	74	47	160	63%	27%	64%	53%
<i>Alamosaurus</i>	4	69	74	147	96%	32%	44%	56%
<i>Haplocanthosaurus</i>	0	92	50	142	100%	10%	62%	58%
<i>Tastavinsaurus</i>	0	74	66	140	100%	27%	50%	58%
<i>Barapasaurus</i>	3	66	70	139	97%	35%	47%	59%
<i>Phuwiangosaurus</i>	0	65	66	131	100%	36%	50%	61%
<i>Suuwassea</i>	33	44	47	124	68%	57%	64%	63%
<i>Isisaurus</i>	0	76	44	120	100%	25%	66%	64%
<i>Barosaurus</i>	0	77	42	119	100%	25%	68%	65%
<i>Amargasaurus</i>	33	46	39	118	68%	55%	70%	65%
<i>Turiasaurus</i>	9	47	54	110	91%	54%	59%	67%
<i>Vulcanodon</i>	0	23	84	107	100%	77%	36%	68%
<i>Nemegtosaurus</i>	91	0	6	97	13%	100%	95%	71%
<i>Nigersaurus</i>	54	24	15	93	48%	76%	89%	72%
<i>Losillasaurus</i>	4	56	27	87	96%	45%	79%	74%
<i>Galvesaurus</i>	0	59	26	85	100%	42%	80%	75%
<i>Cedarosaurus</i>	0	45	38	83	100%	56%	71%	75%
<i>Aragosaurus</i>	0	28	50	78	100%	73%	62%	77%
<i>Venenosaurus</i>	0	23	42	65	100%	77%	68%	81%
<i>Lourinhasaurus</i>	0	14	42	56	100%	86%	68%	83%
<i>Andesaurus</i>	0	37	12	49	100%	64%	91%	85%
<i>Rebbachisaurus</i>	0	21	12	33	100%	79%	91%	90%

Los caracteres 139, 140 y 141 de la matriz de Harris (2006, coincidentes a su vez con los caracteres 96, 97 y 98 de la matriz de Wilson, 2002) hacen referencia a las láminas que unen la parapófisis con otras regiones homólogas de las vértebras dorsales, como centro vertebral, diapófisis y prezigapófisis (el denominado anteriormente complejo de láminas centro-diapo-parapofisiales). Según Barco (2003, 2005) estos caracteres no deberían ser aplicables en el caso de *Galvesaurus* ya que el ascenso de la parapófisis hacia el arco neural presenta un desarrollo diferente al identificado como habitual por Wilson (1999) para el resto de los saurópodos, por lo que en esos trabajos se les asignó a estos caracteres el estado “inaplicable” (9) a falta de un estudio más exhaustivo. Sin embargo la presencia de estos puntos homólogos (centro vertebral, parapófisis y diapófisis) se ha constatado en las dorsales de *Galvesaurus* y por tanto la existencia o no de láminas que los conectan y refuerzan debe tener un significado filogenético. Por ello en el actual trabajo sí que se les ha asignado una polaridad a estos caracteres.

Otro carácter que puede resultar conflictivo es el carácter 154 (carácter 92 de Wilson, 2002), cuyo estado derivado, hace referencia a la mayor expansión anteroposterior que lateromedial de la espina neural de las vértebras dorsales posteriores. Éste era asignado a todos los géneros de saurópodo incluidos en el análisis de Wilson (2002) lo cual parecía incorrecto para algunos de los saurópodos más primitivos. Aun así, en trabajos previos (Barco, 2003, 2005; Barco *et al.*, 2005, 2006a) se mantuvo la codificación de Wilson (2002), asignándole a *Galvesaurus* el estado primitivo. En este trabajo el estado de *Galvesaurus* no ha cambiado, aunque sí lo ha hecho la codificación para otros géneros, aspecto que fue corregido por Harris (2006) y se refleja en la matriz de caracteres.

El carácter 138 describe la existencia de una cavidad debajo de las prezigapófisis en las dorsales de los saurópodos que se suele formar como consecuencia de la existencia de una lámina centroprezigapofisial dividida. En *Galvesaurus* sí que se observa dicha cavidad y es consecuencia de una división de la cprl pero muy cercana al centro vertebral, tanto que en anteriores trabajos esta lámina ha ido considerada como lámina accesoria. Sea como fuere lo que es indudable es la presencia de una cavidad neumática debajo de las prezigapófisis dorsales por lo que a *Galvesaurus* se le asigna para el estado 138 de Harris (2006) el estado derivado.

El carácter 196, que hace referencia a la proyección hacia posterior de las costillas cervicales, se ha modificado en este trabajo con respecto a Barco (2003, 2005) y Barco *et al.* (2005, 2006a), donde se estima que la proyección posterior de la misma es muy fina y en ningún momento debió de superar la proyección posterior de su correspondiente cervical. Formalmente este carácter se le debe asignar un “?”, ya que la

costilla no se ha conservado entera y la poca superficie de sección no es un criterio válido, pudiendo existir costillas muy finas y proyectadas posteriormente.

Revisión de caracteres asignados a Galvesaurus por otros autores

Como se detalla en el capítulo 3, otros autores han accedido a una parte del material de *Galvesaurus* y han elaborado y publicado su propia matriz (Royo-Torres *et al.*, 2006). Estos autores elaboran una hipótesis filogenética para el estudio de *Turiasaurus* basada en Upchurch *et al.* (2004) en la que incluyen a *Galvesaurus*. Los caracteres asignados en dicho trabajo se basan exclusivamente en observaciones sobre una parte del material de *Galvesaurus* constituido por los elementos anatómicos depositados en la exposición de Galve. En ese estudio no se incluyeron los datos obtenidos a partir de los restos excavados por el equipo de la Universidad de Zaragoza con motivo de la realización de esta tesis y depositados en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza. Por estas razones, Royo-Torres *et al.* (2006) no codifican correctamente 27 de los 87 caracteres utilizados en este estudio para *Galvesaurus* (lo que supone algo más de un 31%), los cuales se detallan a continuación.

Existen caracteres que, a pesar de no haber quedado registrados en *Galvesaurus* (y por tanto a los que se debiera haber asignado “?”), han sido codificados por Royo-Torres *et al.* (2006) como derivados (caracteres 112, 115 y 133) o primitivos (caracteres 134, 135, 218 y 275):

- Carácter 112 (coincidente con el carácter 108 de la matriz de Upchurch *et al.*, 2004): se trata de un carácter referente a las cervicales anteriores, la relación altura centro vertebral respecto a la longitud anteroposterior del centro vertebral [<1.25 (0); ≥ 1.25 (1)], las cuales no se conservan en *Galvesaurus*. A pesar de ello Royo-Torres *et al.* (2006) asignan un carácter derivado.
- Carácter 115 (carácter multiestado que agrupa los caracteres 111 y 112 de Upchurch *et al.*, 2004): hace referencia a la altura del arco neural respecto al centro vertebral [<1.0 (0); ≥ 1.0 (1)] en la cervicales medias, que en el caso de *Galvesaurus* no han preservado el arco neural. A pesar de ello Royo-Torres *et al.* (2006) codifican el equivalente al estado derivado.
- Carácter 133 (coincidente con el carácter 123 de la matriz de Upchurch *et al.*, 2004): se trata de un carácter que evalúa la forma del pleurocelo en las vértebras dorsales anteriores [redondeado (0); angulado o agudo (1)], las cuales no se han preservado para *Galvesaurus*. Royo-Torres *et al.* (2006) asignan sin embargo un estado derivado.

- Carácter 134 (asignación de caracteres modificada respecto al carácter 126 de Upchurch *et al.*, 2004): el carácter de la matriz de Upchurch *et al.* (2004) asignado por Royo-Torres *et al.* (2006) indica que la superficie ventral del centro vertebral de las dorsales [ventralmente convexa (0); plana (1); con cresta sagital (creando dos superficies encaradas ventrolateralmente) (2); ventralmente cóncava con cresta sagital en el *sulcus* resultante (3)] en *Galvesaurus* es convexo, cuando dicha vértebra únicamente conserva la parte de la cara ventral anexa a la cara posterior y por tanto no es posible asignar este carácter (ver figura 4.3.1).
- Carácter 135 (coincidente con el carácter 134 de Upchurch *et al.*, 2004): este carácter hace referencia a la bifurcación de la lámina centroprezigapofisial (cprl) [consiste en una lámina simple (0); bifurcada hacia la zona dorsal (=fosa infraprezigapofisial presente) (1)] en las vértebras dorsales anteriores, las cuales no están conservadas en *Galvesaurus*. Royo-Torres *et al.* (2006) le asignan a pesar de ello el estado primitivo (0).
- Carácter 136 (coincidente con el carácter 158 de Upchurch *et al.*, 2004): este carácter hace referencia a la orientación de la espina [dorsal o posterodorsal (0); anterodorsal (1)] en las vértebras dorsales anteriores, las cuales no están conservadas en *Galvesaurus*. Royo-Torres *et al.* (2006) le asignan a pesar de ello el estado primitivo (0).
- Carácter 209 (coincidente con el carácter 201 de Upchurch *et al.*, 2004): menciona la presencia [ausente (0); presente (1)] de la cresta acromial en la escápula. Royo-Torres *et al.* (2006) le asignan el estado primitivo (0) a pesar de que no se ha conservado la zona de la escápula donde se podría observar.
- Carácter 210 (coincidente con el carácter 202 de Upchurch *et al.*, 2004): referente a la zona del acromion posterior a la cresta acromial [plana o convexa y su grosor mediolateral se reduce hacia el margen caudal (0); forma otra fosa (1)] en la escápula. Royo-Torres *et al.* (2006) le asignan el estado primitivo (0) a pesar de que no se ha conservado completo y no se puede observar con claridad.
- Carácter 212 (coincidente con el carácter 206 de Upchurch *et al.*, 2004): carácter que describe la lámina escapular en su extremo dorsal y distal [borde acromial (dorsal) no expandido (paralelo al eje longitudinal del cuerpo) (0); borde acromial con una expansión dorsal redondeada y situada posteriormente al acromion pero anteriormente al extremo distal (1); forma de raqueta en el extremo distal (expandida dorsoventralmente)], los cuales no han quedado

preservados a pesar de los cual Royo-Torres *et al.* (2006) le asignan el estado primitivo.

- Carácter 218 (coincidente con el carácter 208 de Upchurch *et al.*, 2004): este carácter hace referencia a la zona anterodorsal del coracoides [redondeado (márgenes anterior y dorsal son continuos) (0); rectangular (ambos márgenes se unen formando un marcado ángulo) (1)], la cual no ha quedado preservada. Royo-Torres *et al.* (2006) asignan un estado primitivo, que indica un margen anterodorsal redondeado.
- Carácter 221 (coincidente con el carácter 210 de Upchurch *et al.*, 2004): La morfología de la placa esternal, a la que hace referencia este carácter [ovalada (0); triangular debido a la presencia de proyección anterolateral (1); elíptica con un margen lateral cóncavo (2)], no se puede concretar para *Galvesaurus*. A pesar de ello Royo-Torres *et al.* (2006) le asignan un estado derivado de segundo orden (2).
- Carácter 275 (coincidente con el carácter 260 de Upchurch *et al.*, 2004): este carácter referente a la expansión lateromedial del extremo distal del isquion respecto a su grosor anteroposterior [< 2.0 (0); ≥ 2.0 (1)], no ha quedado conservado en *Galvesaurus*. A pesar de ello Royo-Torres *et al.* (2006) le asigna el estado primitivo.

Por otro lado Royo-Torres *et al.* (2006) codifican como caracteres ausente (?) algunos que sí han quedado registrados en *Galvesaurus* y que presentan un estado primitivo (caracteres 131, 154, 159, 169, 172 y 231) o derivado (caracteres 121, 128, 156, 158 y 208).

- Carácter 121 (coincidente con el carácter 119 de Upchurch *et al.*, 2004): este carácter evalúa si la lámina espinopostzigapofisial (spol) es vertical o inclinada (Upchurch, 1998) [cercano a la vertical (0); se inclina anterodorsalmente-posteroventralmente (1)]. En el caso de *Galvesaurus* esta lámina a pesar de ser muy corta refleja una trayectoria muy inclinada, incluso casi horizontal.
- Carácter 131 (coincidente con el carácter 138 de Upchurch *et al.*, 2004): carácter que describe la inclinación el proceso transversal [lateral o ligeramente dorsal (0); fuertemente dorsolateral (aproximadamente a 45° con la horizontal) (1)]. Como se menciona en la descripción de la vértebra dorsal, el proceso transversal, a pesar de no estar completo, no se podría proyectar mucho más hacia dorsal de los que lo hace y por tanto no podrías alcanzar los 45° , por lo que se le asigna un estado primitivo (0).

- Carácter 128 (carácter multiestado que agrupa los caracteres 156 y 157 de Upchurch et al., 2004): La lámina espinodiapofisial, a cuya existencia hace referencia este carácter [ausente (0); presente solo en las dorsales posteriores (1); presente en las dorsales posteriores y medias (2)] está presente tanto en las dorsales anteriores como en las medias, por lo que el estado asignado en el presente trabajo es el derivado de segundo orden (2).
- Carácter 154 (coincidente con el carácter 152 de Upchurch et al., 2004): La espina neural dorsal posterior de *Galvesaurus* es claramente más expandida anteroposteriormente que lateromedialmente, por lo que se le asigna el estado primitivo (0) [≤ 1.0 (más larga que ancha) (0); >1.0 (más ancha que larga) (1)].
- Carácter 156 (carácter multiestado que agrupa los caracteres 161 a 163 de Upchurch et al., 2004): este carácter hace referencia al número de vértebras sacras [≤ 3 (0); 4 (1); 5 (2); ≥ 6 (3).], las cuales han sido recientemente preparadas y alcanzan el número de 5, por lo que se le asigna a *Galvesaurus* el segundo estado derivado (2).
- Carácter 158 (coincidente con el carácter 164 de Upchurch et al., 2004): la anchura del sacro, que es lo que evalúa este carácter, es superior a cuatro veces la longitud media de los centros vertebrales sacros, por lo que se le asigna un estado derivado (1) [<4.0 (0); ≥ 4.0 (1)].
- Carácter 159 (coincidente con el carácter 165 de Upchurch et al., 2004): relativo a la presencia de pleurocelos en el sacro [ausente (0); presente (1)], por lo que a *Galvesaurus* cuyas vértebras sacras no poseen pleurocelos se le asigna el estado primitivo (0).
- Carácter 169 (coincidente con el carácter 172 de Upchurch et al., 2004): La caudal anterior CL-8 muestra claramente una cara articular subcircular y por tanto un estado primitivo (0).
- Carácter 172 (coincidente con el carácter 177 de Upchurch et al., 2004): Este carácter hace referencia a la relación entre la longitud y la altura del centro vertebral [≥ 0.6 (0); <0.6 (1).], considerándose primitivo un valor superior a 0,6, como presenta *Galvesaurus* (0).
- Carácter 208 (coincidente con el carácter 200 de Upchurch et al., 2004): Referente al tamaño del acromion de la escápula [pequeño y estrecho (0); ancho (profundidad dorsoventral al menos un 150% la profundidad mínima de la lámina escapular) (1)], el cual es claramente ancho en *Galvesaurus* a pesar de no haberse conservado en su totalidad.

- Carácter 231 (coincidente con el carácter 222 de Upchurch *et al.*, 2004): referente a la superficie de articulación distal del húmero [restringido al extremo distal (superficie articular plana) (0); expuesta en porciones anteriores y posteriores de la diáfisis del húmero (formando una superficie articular convexa) (1)], la cual es plana anteroposteriormente en *Galvesaurus* y no se curva de manera que se observe en las cara anterior y posterior del húmero, por lo que presenta el estado primitivo (0).

Así mismo Royo-Torres *et al.* (2006) asignan el estado derivado a un carácter claramente primitivo en *Galvesaurus* (141).

- Carácter 141 (modificado del carácter 137 en Upchurch *et al.*, 2004): referente a la presencia de una lámina centroparapofisial posterior en las dorsales medias y posteriores [ausente (0); presente (1)], la cual está ausente en *Galvesaurus*. Sin embargo Royo-Torres *et al.* (2004) asignan el estado derivado.

Finalmente, Royo-Torres *et al.* (2006) asignan un estado primitivo, o menos derivado, a caracteres que son claramente derivados (108, 110 y 189):

- Carácter 108 (modificado del carácter 110 de Upchurch *et al.*, 2004): este carácter hace referencia a la presencia y naturaleza de los pleurocelos cervicales [ausente (0); simple, sin dividir (1); simple y sin dividir en las cervicales anteriores pero dividido por un septo óseo en las cervicales posteriores, produciendo numerosos forámenes laterales visibles (2) complejo (con numerosos forámenes visibles lateralmente) en todas las cervicales (3)]. Royo-Torres *et al.*, (2006) asignan el equivalente al estado 1, que implica la presencia de profundos pleurocelos no divididos, cuando *Galvesaurus* posee claramente un pleurocelo dividido en la cervical GAL00/CL/48 por lo que debe asignarse el segundo estado derivado (2).
- Carácter 110 (modificado del carácter 109 en Upchurch *et al.*, 2004): la asignación a este carácter de un estado primitivo por parte de Royo-Torres *et al.* (2006) implicaría que no existe un área excavada en la zona dorsal de las parapófisis cervicales de *Galvesaurus* [ausente (0); presente y confluyente con la superficie neumática lateral (1); presente pero separada de la superficie neumática lateral por un margen (2)], cuando en realidad no solo existe dicha zona (que supondría el estado 1), sino que además está separada del pleurocelo, lo que supone codificar con el segundo estado derivado (2) a este carácter.

- Carácter 189 (coincidente con el carácter 185 de Upchurch *et al.*, 2004): Este carácter evalúa la situación del arco neural de las caudales medias [más o menos en el punto medio (con una significativa porción situada a cada lado del punto medio) (0); localizada mayormente o completamente sobre la mitad anterior del cuerpo vertebral (1).], que en el caso de *Galvesaurus* no se sitúa en la zona media como indican Royo-Torres *et al.* (2006), sino que se sitúa claramente en la zona anterior.

Caracteres relativos a otros taxones

Incluidos en la matriz de Harris (2006)

Puesto que la base de este estudio filogenético es la matriz de Harris (2006) se ha revisado la polaridad de los taxones incluidos en ella y se han realizado algunas modificaciones consistentes en la reinterpretación de algunos caracteres y la inclusión de otros nuevos. Estas se han basado en nuevos trabajos y observaciones personales.

Entre los cambios se encuentran las relativas al rebaquisáurido *Nigersaurus* para el cual, y basándose en la descripción de nuevo material realizada por Sereno *et al.* (2007), se ha incluido la polaridad para algunos caracteres codificados como “?” por Harris (2006, quien a su vez toma los datos de Sereno *et al.*, 1999): 8 craneales, 12 axiales y 5 apendiculares para un total de 25 nuevos caracteres. Así mismo se ha modificado la polaridad de 3 caracteres: el ángulo formado por el rostral y el margen dorsal de la órbita el cual es marcadamente agudo (estado 1; carácter 19) y no obtuso o recto (estado 0); la relación entre la expansión dorsoventral del supraoccipital con respecto a la expansión dorsoventral del *foramen magnum*, la cual es aproximadamente la unidad y ligeramente menor (estado 2; carácter 63) en lugar de ser el doble (estado 0); y la relación entre la longitud del centro vertebral de las cervicales medias con respecto a la altura de dicho centro en su cara posterior, la cual es superior a 4 (estado 1, carácter 114) y no inferior (estado 0).

La polaridad de caracteres de *Camarasaurus* presentaba algunas erratas en el material publicado por Harris (2006) consecuencia posiblemente de una transcripción errónea de los datos de la matriz a la publicación definitiva, las cuales se han detectado, comprobado y corregido.

Se ha detectado una errata en *Alamosaurus* (carácter 212), que describe la expansión dorsal del margen acromial de la escápula, el cual no se observa en dicho taxón y sin embargo aparece como segundo estado derivado (2, extremo distal en “forma de raqueta”) en la matriz de Harris (2006). También se ha detectado una errata en *Haplocanthosaurus*, ya que el carácter 108, referente a la existencia de pleurocelos en

las vértebras cervicales, es codificado por Harris (2006) de manera que en algunas cervicales no existe pleurocelo y en las que si existe está sin dividir, cuando todas las cervicales de *Haplocanthosaurus* tienen pleurocelo e incluso alguno de ellos está dividido (ver figura 4.2.5).

Revisión de caracteres asignados a Losillasaurus por otros autores

Harris y Dodson (2004) elaboraron una hipótesis filogenética en la que incluyeron a *Losillasaurus*, basándose en la descripción original del material y en la matriz publicada por Casanovas *et al.* (2001). Esta hipótesis fue utilizada por Barco *et al.* (2006a) en su estudio de las cervicales de *Galvesaurus* sin incluir ninguna modificación respecto a *Losillasaurus* taxón para el que se tomaron los datos disponibles. Harris (2006) introduce sin embargo algunas ligeras modificaciones que afectan a algunos caracteres de *Losillasaurus*.

Por ello, en el presente trabajo basado en la hipótesis filogenética de Harris (2006), se han utilizado como punto de partida la polaridad propuesta por dicho autor, aunque se han modificado algunos en base a observaciones personales sobre el holotipo de *Losillasaurus*. Se ha revisado un fragmento de cráneo, las vértebras cervicales, dorsales, sacras y caudales, el húmero izquierdo, el radio izquierdo, la ulna izquierda, dos metápodos y el isquion izquierdo. Esto ha motivado la modificación de 38 caracteres, 3 para el cráneo, 4 para las vértebras cervicales, 20 para las vértebras dorsales, 3 para las vértebras caudales, 1 para el húmero, 1 para la ulna, 1 para el radio y 5 para el isquion.

La principal modificación que permitió la revisión del material de *Losillasaurus* ha sido la de asignar polaridad a 25 caracteres (67, 69, 114, 115, 124, 125, 126, 128, 129, 143, 147, 152, 169, 171, 177, 187, 233, 234, 260, 270, 271, 273 y 276) a los que Harris (2006) había asignado el estado “?” (no registrado). De entre ellos destacan los siguientes:

- Carácter 67: evalúa la orientación del proceso paraoccipital [caudolateral (0); lateromedial (1)], el cual es claramente lateromedial en *Losillasaurus*.
- Carácter 69: hace referencia a la relación entre la longitud del proceso basipterigoide y su diámetro basal máximo [≤ 2 (0); 2.01-3.99 (1); ≥ 4.0 (2)], al cual Harris y Dodson (2004) le asignan el estado 0 y Harris (2006) el estado ausente (“?”). Una revisión del material permite observar que la base del basipterigoide está bastante engrosada, aunque no lo suficiente como para alcanzar un diámetro superior a las 4 veces su longitud, por lo que a este carácter se le debe asignar el primer estado derivado (1).

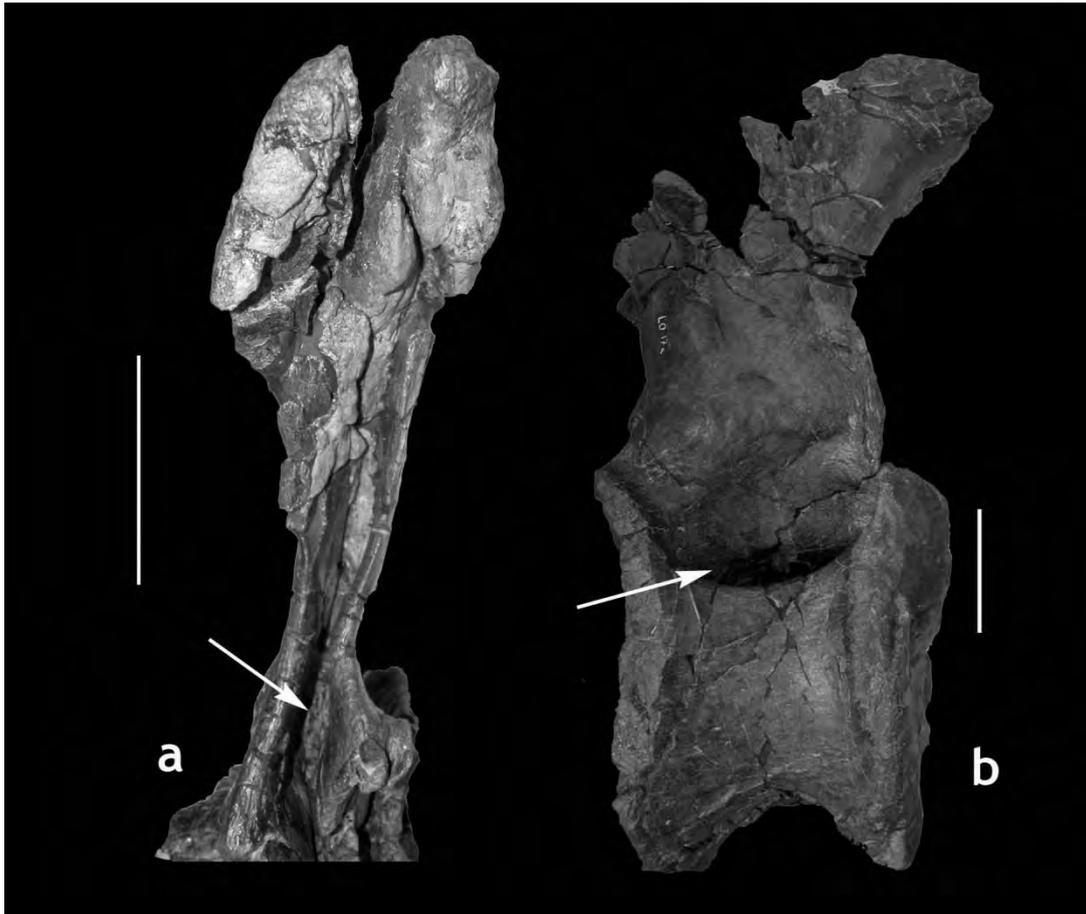


Figura 5.2.1:

Detalle de algunos caracteres presentes en Losillasaurus: presencia de una fosa postespinal en la caudal Lo5 (a), y detalle de la ubicación del pleurocelo en la dorsal Lo-17(b). Escala 10 cm.

- Carácter 114: la relación entre la longitud y la altura (en su cara posterior) del centro vertebral cervical [<4.0 (0); ≥ 4.0] es claramente inferior a 4 en Lo-3 y Lo-4, por lo que debe ser codificado como primitivo (0).
- Carácter 124: el pleurocelo de *Losillasaurus* está claramente al mismo nivel que la cara lateral del centro vertebral, por lo que presenta el primer estado derivado (1). [ausente (0); situado al mismo nivel que la cara lateral del centro (1); situado en el interior de una fosa neumática (2)].
- Carácter 126: el hiposfeno está presente al menos en las dorsales medias de *Losillasaurus* (ver figura 4.3.10), por lo que el estado asignado es el derivado de primer o segundo orden (1/2, que significa 1 ó 2). [ausente (0); presente solo en dorsales medias y/o posteriores (1); presente en toda la serie dorsal (2)]

- Carácter 143: las dorsales medias de *Losillasaurus* presentan una lámina espinoprezigapofisial y no presentan lámina preespinal, lo que significa un estado derivado de segundo orden (2) para este carácter. [ausentes (0); presencia de lámina preespinal ausencia de lámina espinopostzigapofisial (1); presencia de lámina espinopostzigapofisial ausencia de lámina preespinal (2); ambas presentes y se conectan mediante una lámina accesoria (3); ambas presentes e inconexas (4)]
- Carácter 147: no se observa una cavidad supraneural, por lo que se asigna el estado primitivo (0) [ausente (0); presente pero no abierto lateralmente (1); presente y abierto lateralmente (2)].
- Carácter 169: a pesar de estar ligeramente deformadas, la morfología de la cara articular de las vértebras caudales anteriores de *Losillasaurus* a las que hace referencia este carácter es claramente subcircular y por tanto se le debe asignar el estado primitivo (0), a pesar de que Harris (2006) le asignan un estado “?”.
- Carácter 177: se observa claramente una fosa postespinal en las caudales anteriores [ausente (0); presente (1)], por lo que se debe asignar un estado derivado (1).
- Carácter 276: a juzgar por la morfología de Lo-20, la articulación de la rama isquiática de los ísquiones de *Losillasaurus* presentarían una morfología aplanada [en forma de “V” (0); plana (casi coplanar) (1)].

Algunos de estos caracteres mencionados (a excepción de 7 en los que mantienen “?”) ya fueron asignados en el trabajo en el que Royo-Torres *et al.* (2006) definen al clado Turiasauria y en el que incluyen los caracteres de *Losillasaurus* según la matriz de Upchurch *et al.* (2004). Sin embargo, al revisar dicha matriz para adaptar sus caracteres y polaridades a la de Harris (2006) se han detectado que 19 de ellos no están correctamente codificados y han debido ser modificados, aspecto que se discute a continuación. La matriz de Harris (2006) también introduce algunos caracteres que tras una estricta revisión ha sido necesario cambiar. Estas modificaciones se han realizado en los siguientes caracteres:

- Carácter 74: la región entre los procesos basipterigoides [ligeramente cóncava (0); fosa profunda (1)] de *Losillasaurus* es cóncava (0) y no forma una fosa profunda (1) como indica Harris (2006) en su matriz.
- Carácter 109: el carácter codifica la morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales cervicales [con crestas sagitales prominentes (0); planas o

ligeramente convexas medialmente (1); cóncavas ventralmente (con *sulcus* longitudinal) (2)]. En el caso de *Losillasaurus* se observa una ligera, no prominente, cresta que además no ocupa más que el tercio posterior del centro vertebral, únicamente en la cervical más anterior conservada. En el resto de cervicales se observa un centro vertebral ligeramente convexo, e incluso plano en algunas zonas, por lo que se asigna el estado derivado de primer orden (1), a diferencia de Harris (2006) y Royo-Torres *et al.* (2006) quienes codifican el estado primitivo (0).

- Carácter 116: este carácter describe la morfología de la lámina centroprezigapofisial justo por debajo de la prezigapófisis [simple (0); dividida (= presencia de fosa infraprezigapofisial); consistente en dos láminas paralelas] en las vértebras cervicales medias y posteriores, la cual es claramente simple en *Losillasaurus*, por lo que se le asigna en este estudio el estado primitivo (0). Harris (2006) y Royo-Torres *et al.* (2006) codifican sin embargo el primer estado derivado (1).
- Carácter 130: aunque Harris (2006) indica en este carácter la existencia de lámina postespinal en las vértebras dorsales [ausente (0); presente (1)], esta no está presente en *Losillasaurus*, por lo que se asigna el estado primitivo (0).
- Carácter 141: como se puede observar en Lo-11, la lámina centroparapofisial posterior está presente en las dorsales de *Losillasaurus* (figura 4.3.10) por lo que se le asigna el estado derivado (1) en contra de la opinión de Harris (2006), quien asigna el estado primitivo [ausente (0), presente (1)].
- Carácter 142: evalúa el extremo distal del proceso transversal en las vértebras dorsales [transición suave e ininterrumpida hacia la superficie dorsal del proceso transversal (0); posee una zona elevada bien diferenciada con su propia superficie encarada dorsalmente y que se conecta con la superficie dorsal del resto del proceso transversal solo por una zona con marcada pendiente (1)] el cual muestra en el caso de *Losillasaurus* una zona bien diferenciada orientada hacia laterodorsal. Esto constituye el estado derivado (1) que se asigna en la matriz a diferencia de Royo-Torres *et al.* (2006), que no consideran este carácter y le asigna el estado primitivo (0, que implica una transición gradual entre el proceso transversal y su extremo distal) y de Harris (2006) quien le asigna un “?”.
- Carácter 146: La conexión entre las láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial en las dorsales medias y posteriores [ausente (0); presente

- (1)] si que se observa con claridad en *Losillasaurus*. Harris (2006) asigna sin embargo un estado primitivo (0) (figura 4.3.10).
- Carácter 154: cuantifica la relación entre la dimensión lateromedial y anteroposterior de las espinas dorsales posteriores [≤ 1.0 (0); >1.0 (1)]. Royo-Torres *et al.* (2006) asignan un estado derivado (1), si bien se observa claramente en Lo-18 que la longitud de la espina es claramente superior a la anchura (0) (figura 4.3.10).
 - Carácter 155: referente a la morfología de la espina neural en las dorsales posteriores [rectangular en toda su expansión dorsoventral y sin apenas expansión lateral (0); se expande progresivamente en sentido mediolateral a lo largo de toda su expansión ventrodorsal (1)]. A pesar de que Harris (2006) le asigna un estado derivado (1), Lo-18 permite observar que este carácter debe ser codificado con el estado primitivo (0).
 - Carácter 179: cuantifica la presencia del proceso triangular, o aliforme (conectado vía lámina al arco neural) en las vértebras caudales [ausente, solo un simple proceso aplanado (0); presente solo en la primera caudal (1); presente hasta la 3ª caudal (2); presente hasta la caudal 4 o posteriores (3)] de *Losillasaurus* (figura 4.3.10). Según Royo solo estaría en la primera caudal, sin embargo a la vista del material y de que hay al menos 4 caudales anteriores que lo poseen por lo que asignamos el estado (3).
 - Carácter 227: evalúa el tamaño de la cresta deltopectoral [prominente (0); reducida a una cresta baja o borde óseo (1)], la cual según Royo-Torres *et al.* (2006) es prominente (y por tanto primitiva, 0), aunque no se diferencia en prominencia de la de *Camarasaurus* o *Brachiosaurus* (por ejemplo) a los que se les asigna el estado derivado (Upchurch *et al.* 2004; Harris, 2006). Por ello se decide asignarle el carácter derivado (1)
 - Carácter 232: evalúa si la superficie caudal del húmero en su zona distal muestra una ligera concavidad (0) o profunda de forma que los cóndilos distales se separan por un pequeño surco (1). *Losillasaurus* muestra claramente el estado primitivo (0), ya que la concavidad se intuye pero no marca un profundo surco que separe los cóndilos, a pesar de ello Royo-Torres *et al.* (2006) quien le asigna un estado derivado (1).
 - Carácter 231: describe la articulación distal del húmero [se restringe a la zona distal (0) o se expone ligeramente en vista anterior y posterior formando una articulación distal convexa (1)]. El carácter asignado por Royo-Torres *et al.*

(2006) es el derivado (1), aunque se observa claramente que la articulación distal del húmero se restringe al extremo distal (0).

- Carácter 240: la morfología del cóndilo distal del radio de *Losillasaurus*, es bastante aplanado caudalmente y sobre todo no difiere del de otros saurópodos como *Apatosaurus* o *Camarasaurus* a los que se les asigna el estado derivado [redondeado (0); subrectangular (aplanado caudalmente articulando en el lado anterior de la ulna)], por lo que se decide asignar el estado derivado a *Losillasaurus* (1) en contra del estado primitivo (0) que asignan Harris (2006) y Royo-Torres *et al.* (2006).
- Carácter 272: la morfología de la zona proximal del isquion entre el pedicelo púbico y el pedicelo isquiático [divergente (0); no divergente (1)] se muestra divergente en *Losillasaurus* por lo que permite asignarle el estado primitivo (0). Harris (2006) asignó sin embargo el estado derivado (1).

Por último se han modificado algunos caracteres que Harris (2006), o Royo-Torres *et al.* (2006), o ambos han asignado una polaridad para *Losillasaurus* a pesar de ser confusos o no estar conservados en el holotipo, ni descritos en la descripción original. Se trata de los caracteres 132, 133, 134, 135, 136, 147, 153, 166, 185, 188, 189, 225, 226, 243, 244 y 245. Entre ellos destacan:

- Caracteres 132, 133, 134, 135 y 136: hace referencia a las dorsales anteriores, las cuales no han quedado preservadas. Sin embargo Royo *et al.* (2006) y Harris (2006) les asignan distintos estados.
- Carácter 138: este carácter se refiere a la morfología de la lámina centroprezigapofisial por debajo de la prezigapófisis [simple (0); dividida (= presencia de fosa infraprezigapofisial)] en las vértebras dorsales medias y posteriores. A pesar de que Royo *et al.* (2006) le asignan el estado primitivo (0), ni las prezigapófisis ni la zona inmediatamente inferior ha quedado preservada.
- Carácter 185: permite reconocer la ausencia (0) o presencia de una cresta en la superficie lateral del cuerpo vertebral de las caudales medias. Royo-Torres *et al.* (2006) le asignan un 0, a pesar de no existir caudales medias.
- Carácter 188: evalúa la morfología de las caras articulares de las caudales medias [anficélico/anfiplático (0); procélico (1); opistocélico (2)], si bien no se han conservado caudales medias, a pesar de lo cual Royo-Torres *et al.* (2006) asigna a este carácter el estado primitivo (0, anficélico/anfiplático).

- Carácter 189: mediante el cual se evalúa la posición de la unión del arco con el cuerpo vertebral [en la zona media (0); todo o la mayor parte en la zona anterior del cuerpo (1)]. Royo-Torres *et al.* (2006) le asignan el estado primitivo (0), a pesar de no conservarse caudales medias en *Losillasaurus*.
- Carácter 225: este carácter hace referencia a la forma de la zona anterolateral del húmero y a la presencia de un proceso que hace que sea convexo en vista anterior (0) o su ausencia que motiva un extremo distal plano o ligeramente sinusoide en vista anterior (1). Sin embargo esta zona está erosionada en *Losillasaurus*, a pesar de lo cual Royo-Torres *et al.* (2006) y Harris (2006) codifican este estado como primitivo (0).
- Carácter 226: hace referencia a la presencia del tubérculo supracoracoideo en la zona proximolateral del húmero. Harris y Dodson (2004) le asignaron el estado primitivo (0) al igual que Royo-Torres *et al.* (2006). Posteriormente Harris (2006) rectifica modifica dicho estado a “?”, que es el carácter que debe asignarse ya que la zona proximolateral del húmero está completamente erosionada, como se aprecia en Casanovas *et al.* (2001, lámina VI-figura 1).
- Carácter 243: este carácter se codifica a partir del número de carpos osificados [≥ 3 (0); 2 (1); 1 (2); ninguno (3)], los cuales no es posible cuantificar al no estar conservados todos (se asigna “?”). Royo-Torres *et al.* (2006) asignan sin embargo el segundo estado derivado (2).
- Carácter 244: referente a la morfología de los cárpales [redondeados (0); en forma de bloque, con superficie articular ventral y dorsal plana (1)]. Entre los que han quedado preservados se observa el estado derivado (1).

Caracteres no incluidos en Harris (2006) y modificados respecto a otros autores

Además de los caracteres de *Galvesaurus*, se han introducido en la matriz de caracteres aquellos relativos a los nuevos taxones incluidos en el presente estudio filogenético respecto al de Harris (2006): *Aragosaurus*, *Cetiosaurus*, *Cedarosaurus* (aunque no se incluye en la hipótesis filogenética final sí que se realizan sobre el algunas observaciones), *Lourinhasaurus*, *Phuwiangosaurus*, *Tastavinsaurus*, *Turiasaurus* y *Venenosaurus*

En el caso de *Aragosaurus* los caracteres se han codificado en base a observaciones personales y a los datos extraídos de los trabajos de Sanz *et al.* (1987), Royo-Torres *et al.* (1999) y de Canudo *et al.* (2001a). Los caracteres de *Cetiosaurus*, *Lourinhasaurus* y *Phuwiangosaurus*, han sido codificados a partir de la matriz presentado por Upchurch *et*

al. (2004). Los caracteres de *Tastavinsaurus* han sido codificados a partir de la matriz y descripción realizada por Canudo *et al.* (2008b). Este último trabajo también se ha tomado como referencia para los caracteres de *Venenosaurus* y *Cedarosaurus*.

Los caracteres de *Turiasaurus* se han tomado y adaptado de la matriz presentada por Royo-Torres *et al.* (2006), y de la descripción y figuraciones de los materiales presentadas en dicho trabajo, con las cuales se han contrastado los caracteres de la matriz. Puesto que no todo el material existente de *Turiasaurus* ha sido descrito, ni codificado en la matriz, los caracteres de los que se desconoce su polaridad, se han codificado como ausentes (?) a pesar de que dicho material pueda existir y su descripción completa aporte en el futuro nuevos datos. Al contrastar la matriz de caracteres con la descripción y figuraciones del material de *Turiasaurus*, se han observado también algunas diferencias. En ese caso se han tenido en cuenta siempre los caracteres descritos en el texto y se han modificado incluso sobre la polaridad de la matriz. Los cambios realizados sobre la matriz presentada por Royo-Torres *et al.* (2006) afectan a los siguientes caracteres de la matriz utilizada en este trabajo:

- Carácter 100 (carácter multiestado que agrupa a los caracteres 82 y 83 de Upchurch *et al.*, 2004): La asignación de caracteres que realizan Royo-Torres *et al.* (2006) en su matriz (estado derivado para ambos caracteres) implica la ausencia de dentículos en los márgenes mesial y distal [presentes (0); ausentes solo en el margen distal (1); ausentes tanto en los márgenes mesial como distal (2)], sin embargo en la descripción menciona claramente que los dientes de *Turiasaurus* tienen dentículos, aunque aislados y muy reducidos, en ambos lados. Por ello en este trabajo se asigna el estado primitivo (0) a este carácter.
- Carácter 103 (carácter no presente en Upchurch *et al.* 2004): este carácter considera derivada la presencia de surcos longitudinales en el lado lingual del diente [ausente (0); presente (1)], la cuales no se observan en la figura 2 de Royo-Torres *et al.* (2006). Esto permite asignarle el estado 0.
- Carácter 119 (carácter no presente en Upchurch *et al.* 2004): este carácter, que evalúa la presencia de espinas cervicales bifurcadas, distingue entre si dicha bifurcación solo está presente en cervicales posteriores (1), si lo está también en las cervicales medias (2), o también se encuentra en las anteriores (3). El carácter utilizado por Upchurch *et al.* (2004) solo evalúa la presencia o ausencia de dicha bifurcación. Royo-Torres *et al.* (2006) indican que la presencia de espinas bifurcadas se extiende a las 6 cervicales conservadas sin indicar su posición en la serie. En el caso de que sean las 6 más posteriores, al menos una de ellas se incluye en la serie media por lo que este carácter presenta al menos el estado derivado de segundo orden (2), pudiendo alcanzar el tercero (3) en caso

- de que alguna de ellas sean anterior o cual se desconoce hasta la descripción en detalle del material de *Turiasaurus*. Se codifica por tanto el estado 2/3 (o sea 2 ó 3).
- Carácter 184 (coincidente con el carácter 179 de Upchurch *et al.*, 2004): este carácter no es codificado por Royo-Torres *et al.* (2006), a pesar de la existencia de las vértebras caudales medias (ver capítulo 4.5). En base a la figuración (Royo-Torres *et al.*, 2006; figura 1-T) se puede asignar a este carácter que cuantifica la relación de la longitud / altura del cuerpo vertebral en las vértebras caudales medias [<2.0 (0); ≥ 2.0 (1)] el estado primitivo (0).
 - Carácter 188 (coincidente con el carácter 175 de Upchurch *et al.*, 2004): este carácter también hace referencia a las vértebras caudales medias, en concreto a la morfología de la cara articular [anficélico/anfiplático (0); procélico (cónico) (1); opistocélico (2)] el cual es claramente opistocélico a la vista de Royo-Torres *et al.* (2006) (figura 1T). Este carácter no es codificado por Royo-Torres *et al.* (2006) al considerar a esta vértebra como una caudal posterior, aspecto que se discute en el capítulo 4.5 de este trabajo.
 - Carácter 189 (coincidente con el carácter 175 de Upchurch *et al.*, 2004): con este carácter se evalúa la posición del arco neural en las caudales medias [más o menos en el punto medio (con una significativa porción situada a cada lado del punto medio) (0); localizada mayormente o completamente sobre la mitad anterior del cuerpo vertebral (1)], que el caso de *Turiasaurus* presenta el estado primitivo (0) a la vista de Royo-Torres *et al.* (2006) (figura 1T), quienes tampoco codifican este carácter.
 - Carácter 227 (coincidente con el carácter 219 de Upchurch *et al.*, 2004): a la vista de las figuraciones la cresta deltopectoral del húmero [prominente (0); reducida a una cresta baja o borde óseo (1)] es semejante a la de otros géneros como *Camarasaurus* y *Brachiosaurus*, a los cuales Harris en su matriz les asigna el estado derivado. Se asigna por tanto un estado derivado en lugar del primitivo (0) que asignan Royo-Torres *et al.* (2006).
 - Carácter 254 (carácter multiestado que agrupa a los caracteres 238 y 239 de Upchurch *et al.*, 2004): este carácter hace referencias al número de falanges en los dedos de la mano [2-3-4-3-2 o más (0); reducida a 2-2-2-2-2 o menos (1); completamente ausente o no osificadas (2)]. A pesar de que Royo-Torres *et al.* (2006) insertan un “?” en los caracteres que evalúan este carácter, se puede deducir claramente que se trata de una fórmula 2-2-2-2-2, lo cual implicaría el estado derivado. Esto se hace a pesar de faltar el dedo V (por lo que Royo-

- aquella en la que el más primitivo es *Rebbachisaurus* agrupándose *Nigersaurus* y *Limaysaurus* en un clado más derivado (árboles 1 y 4) Este último clado está definido por una única sinapomorfía, la que supone la reversión (0) del carácter 140 [expresado en adelante como 140(0)] y que supone la pérdida (teórica, ya que en *Limaysaurus* este carácter es desconocido (“?”)) de la lámina centroparapofisial anterior en *Nigersaurus* y *Limaysaurus*.
- otra en la que el más primitivo es *Nigersaurus* y *Rebbachisaurus* se agrupa en un clado con *Limaysaurus* (árboles 2 y 5). Las sinapomorfías que lo definen son 19(0), 25(0), 174(0), 218(1), 225(1) y 332 (1), siendo los estados primitivos consecuencia de reversiones (ver apéndice 1 para conocer la definición de los caracteres).
- y una tercera en la que el más primitivo es *Limaysaurus* y los otros dos rebaquisáuridos incluidos en el estudio, *Nigersaurus* y *Rebbachisaurus* se unen en un clado (árboles 3 y 6) definido por las siguientes sinapomorfías: 30(0), 70(1), 114(1), 116(1), 143(3), 278(0), 279(0), siendo los estados primitivos consecuencia de reversiones (ver apéndices 1 y 3 para conocer la definición de los caracteres y la definición concreta de la sinapomorfías).

La otra variación la protagonizan los géneros *Patagosaurus*, *Mamenchisaurus* y *Omeisaurus*, que se agrupan en dos combinaciones distintas:

- aquella en la que, al igual que en la hipótesis de Wilson (2002), *Mamenchisaurus* y *Omeisaurus* se agrupan en un clado (Omeisauridae) y *Patagosaurus* se sitúa en una posición menos derivada como grupo hermano del clado teórico Omeisauridae + (*Cetiosaurus* + todos los saurópodos más derivados –SMD-). Las sinapomorfías que definirían a este clado serían 126(2), 154(0), 241(1) y 262(0). Por otro lado Omeisauridae estaría definido por 100(1), 102(1), 105(6), 114(1), 116(1), 138(1), 200(0), 209(0), 293(1), 296(0) y 307(1), siendo los estados primitivos y el estado (1) del carácter 100 a reversiones (en los apéndices 1 y 3 respectivamente se detalla la definición de los caracteres y de la sinapomorfías). Esta combinación se puede observar en los árboles 1, 2 y 3 (figura 5.2.2).
- y una segunda en la que es *Mamenchisaurus* el más primitivo y se sitúa como grupo hermano del clado Omeisaurus + (*Patagosaurus* + SMD). Las sinapomorfías que definen a este último clado son 19(1), 21(1), 31(1), 123(1), 131(1), 143(1), 243(2), 287(0) y 299(0), correspondiendo los estados primitivos a reversiones. El clado *Patagosaurus* + SMD se define por las siguientes

sinapomorfias: 35(2), 36(1), 43(1), 82(2), 91(1), 100(2), 102(0), 105(4), 112(0), 114(0), 147(2), 158(1), 177(1), 209(1), 245(1), 258(1), 293(0), 300(1), 301(1), 302(1) y 324(2). Los detalles sobre los caracteres y la definición de la sinapomorfias se incluyen en los apéndices 1 y 3 respectivamente).

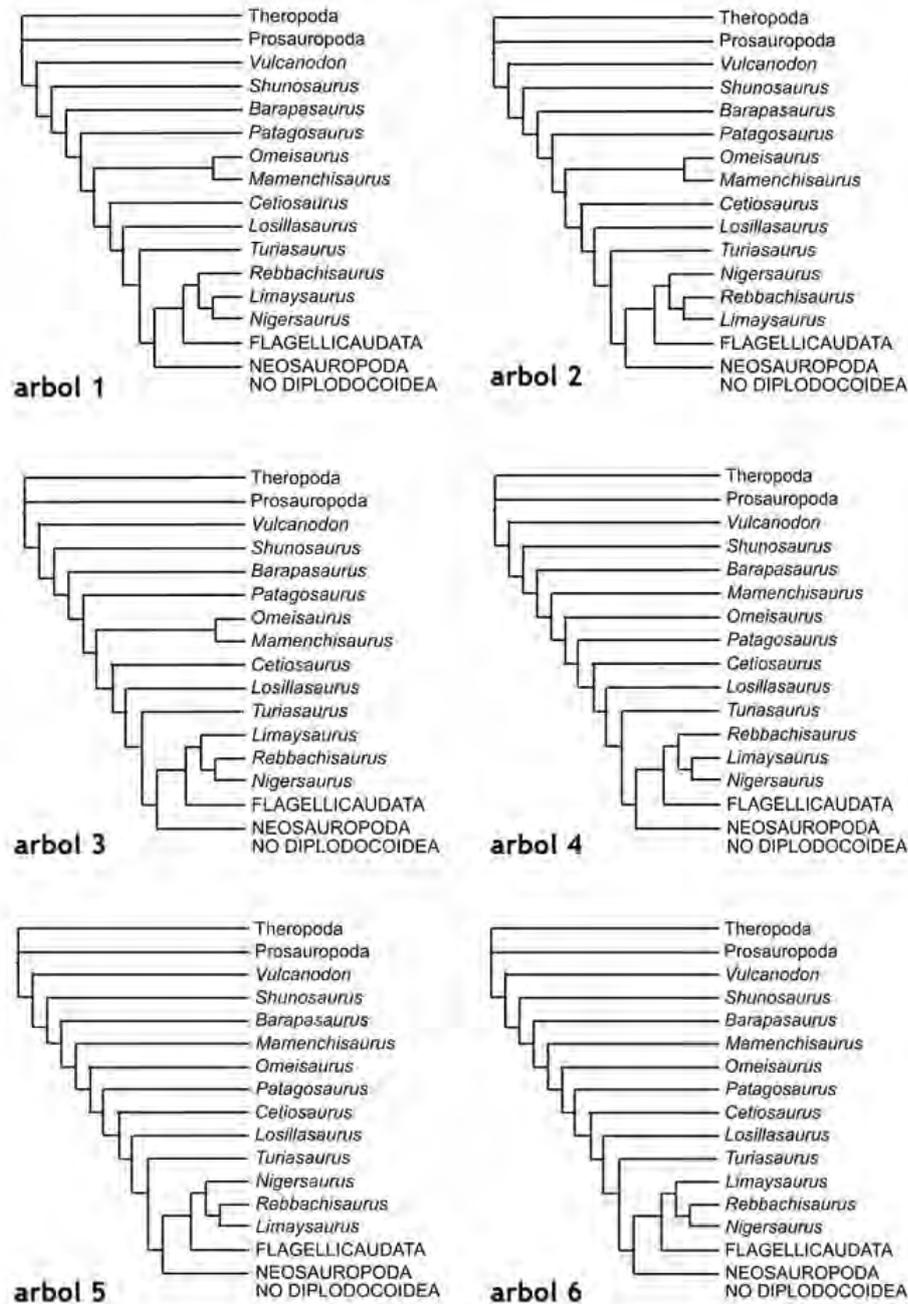


Figura 5.2.2:

Simplificación de los 6 árboles igual de parsimoniosos resultantes del estudio filogenético de Galvesaurus herreroi (según la matriz incluida en el Anexo 2) en los que se observan las distintas posiciones que adquieren los saurópodos Mamenchisaurus, Patagosaurus, Omeisaurus, Rebbachisaurus, Limaysaurus y Nigersaurus.

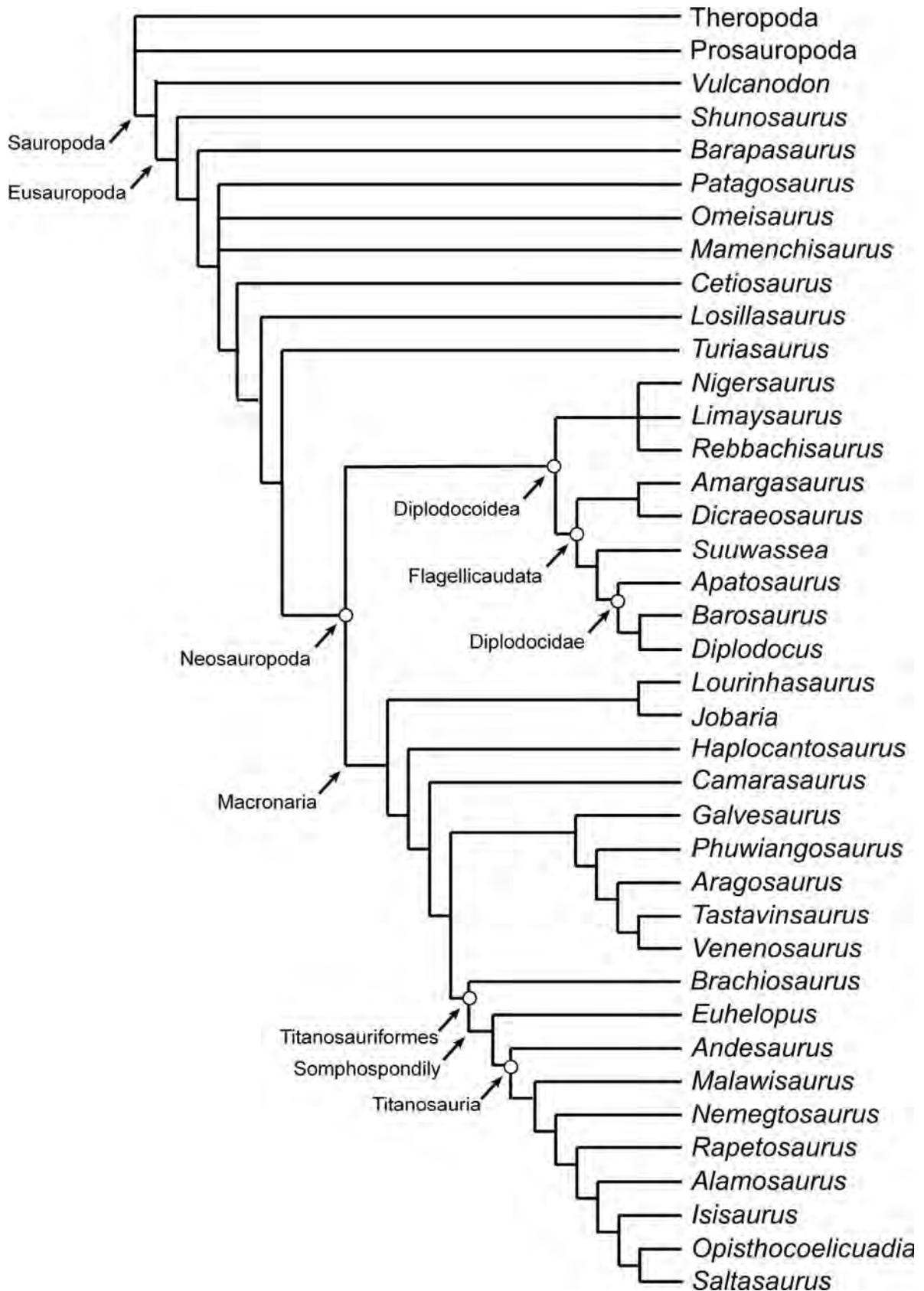


Figura 5.2.3:
 Relaciones filogenéticas de *Galvesaurus herreroi*. Cladogramas estricta y semiestrictamente consensuados (ambos son idénticos) según la matriz incluida en el Anexo 2.

Torres *et al.*, 2006, asignan “?”) ya que se descarta el estado derivado que presenta tres falanges en los dedos II y IV y 4 falanges en el dedo V.

5.2.4 MATERIALES Y MÉTODOS DEL ANÁLISIS CLADÍSTICO

Una vez modificados los caracteres y polaridades detalladas en los anteriores capítulos se elaboró una matriz cuyo análisis cladístico se ha realizado usando la aplicación PAUP* 4.0b10 (Swofford, 2002), usando 39 taxones y 337 caracteres morfológicos. Tanto el listado de caracteres como la matriz está recogida en los anexos 1 y 2 respectivamente de este trabajo.

Se ha realizado una búsqueda heurística con 1000 árboles como máximo y usando los siguientes ajustes del Paup: *Parsimony optimality criterion, starting trees obtained via stepwise addition, 1 tree held at each step during stepwise addition, branch-swapping algorithms (three-bisection-reconnection, TBR), addition sequence simple (reference taxon=ancestor), steepest descent option not in effect, branches collapsed (creating polytomies) if maximum branch length is zero, multrees option in effect, topological constraints not enforced.*

A excepción de 6 caracteres; 6, 14, 89, 93, 279 y 284 están ordenados, al igual que en la hipótesis de Harris (2006), que es en la que se basa este estudio. Los 331 restantes están desordenados.

5.2.5 RESULTADOS:

El análisis produjo 6 árboles igual de parsimoniosos (figura 5.2.2), con una longitud de 918. El índice de consistencia (CI) es 0,460. El índice de homoplasia (HC) es 0,5403. El índice de retención (RI) es 0,650. El índice de consistencia reescalado (RC) es 0,299. En los 6 árboles se observan alternancias en la posición en el cladograma únicamente para 6 géneros, permaneciendo inmutables los clados Macronaria y Flagellicaudata, así como las posiciones de *Vulcanodon*, *Shunosaurus*, *Barapasaurus*, *Cetiosaurus*, *Losillasaurus* y *Turiasaurus*.

Las variaciones se producen en dos zonas del cladograma. Una de ellas protagonizan los rebaquisáuridos para los que resultan tres posiciones que se observan en dos árboles cada una (figura 5.2.2):

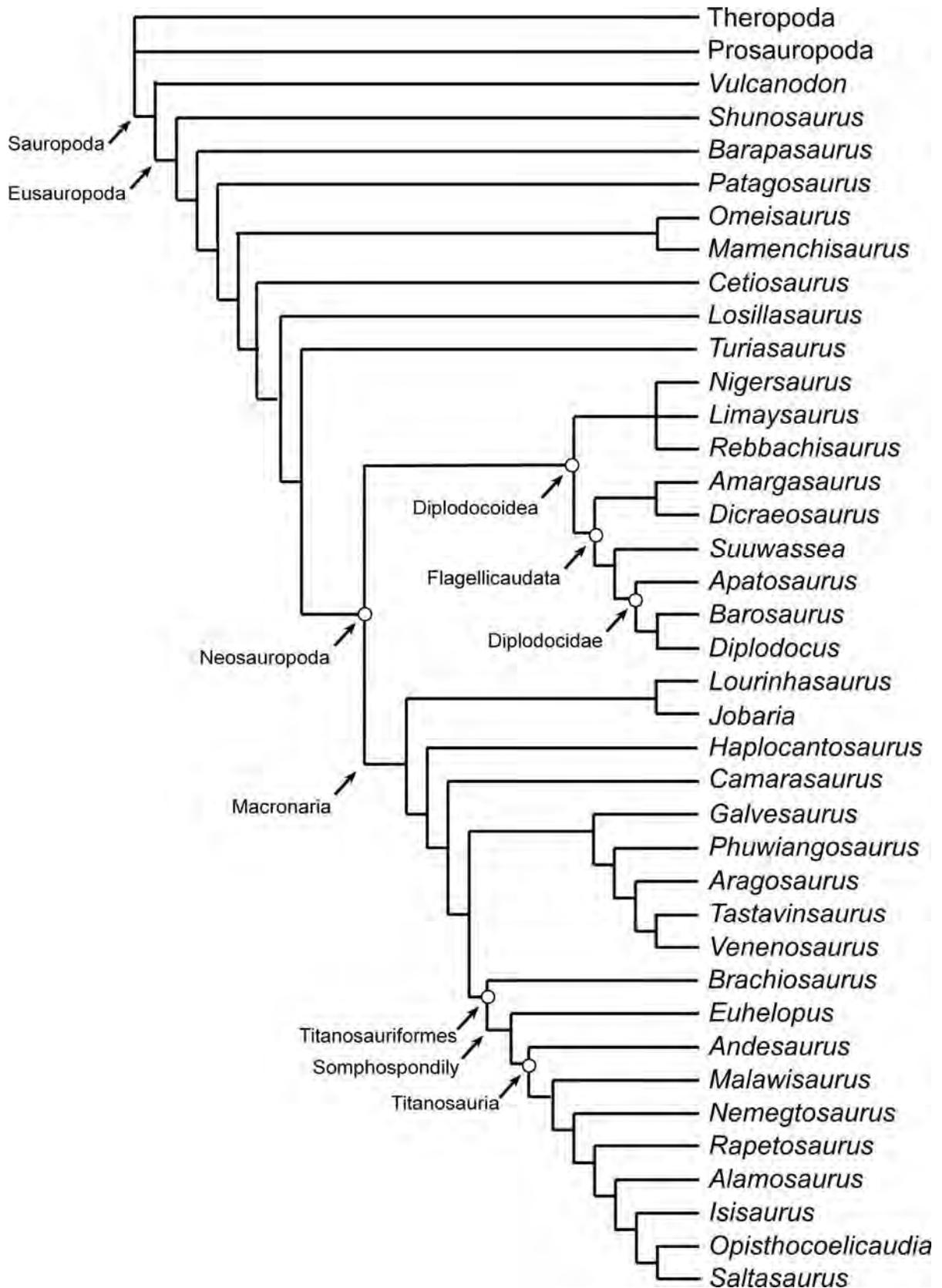


Figura 5.2.4:
 Relaciones filogenéticas de Galvesaurus herreroi. Cladograma consensuado al 50% según la matriz incluida en el Anexo 2.

Al computar los árboles de consenso las diferentes opciones anteriormente mencionadas han supuesto que los tres géneros de rebaquisáuridos se sitúan en una tricotomía tanto en los cladogramas estrictamente consensuado (“strict consensus tree” en inglés) y semiestrictamente consensuado (“strict consensus tree” en inglés), los cuales son idénticos (figura 5.2.3). Así mismo *Patagosaurus*, *Omeisaurus* y *Mamenchisaurus* se sitúan en una cuatricomía con el clado *Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda)).

Esta última cuatricomía se deshace en el cladograma de consenso de Adams, modificándose por una tricotomía de *Patagosaurus*, *Mamenchisaurus* y *Omeisaurus* + (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda))). La tricotomía de los rebaquisáuridos se mantiene en el cladograma de consenso de Adams. Finalmente en el cladograma consensuado al 50% (figura 4.5.4), se retiene el clado Omeisauridae como clado más derivado que *Patagosaurus*, que se sitúa como grupo hermano de Omeisauridae+ (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda))).

Para conocer la consistencia de los clados generados en esta hipótesis se ha realizado un análisis bootstrap con 200 réplicas sobre la matriz de caracteres, que ha generado un cladograma Bootstrap consensuado al 50%. En él se observa que solo algunos clados superan valores de Bootstrap superiores al 50%: Sauropoda (100%), Eusauropoda (94%), *Barapasaurus* + (*Patagosaurus* + ((Omeisauridae)+ (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda)))) (75%), Diplodocoidea (70%) y Titanosauria (63%). Los grupos internos de Diplodocoidea también superan los valores del 50% a excepción de Fagellicaudata, que se sustituye por una tricotomía que incluye *Suuwassea*, *Dicraeosauridae* y *Diplodocidae*. En el interior de Titanosauria también se observa una politomía constituida por *Alamosaurus*, *Rapetosaurus*, *Nemegtosaurus*, *Isisaurus* y *Saltasaurus* + *Opisthocoelicaudia*.

Los géneros *Barapasaurus*, *Patagosaurus*, *Omeisaurus*, *Mamenchisaurus*, *Cetiosaurus*, *Losillasaurus*, *Turiasaurus*, *Haplocanthosaurus*, *Jobaria*, *Lourinhasaurus*, *Camarasaurus*, *Galvesaurus*, *Aragosaurus*, *Phuwiangosaurus*, *Tastavinsaurus*, *Venenosaurus*, *Brachiosaurus* y *Euhelopus* se sitúan en una gran politomía ya que ninguno de los clados resultantes en los cladogramas de consenso se sostienen con valores de bootstrap superiores al 50%. Esto prueba algo que ya se discute en otros puntos de este trabajo: la consistencia y buen conocimiento que se tienen de las relaciones filogenéticas de dos grandes grupos de saurópodos: los diplodocoideos y los titanosaurios. Existiendo aun numerosas dudas y datos que aportar para mejorar el conocimiento en dos puntos del cladograma: la radiación de Neosauropoda, que hace referencia a los neosaurópodos basales y sus relaciones con sus ancestros eusaurópodos no neosaurópodos y la radiación de Macronaria, que implica mejorar el conocimiento de

los macronarios basales, y su relación filogenética tanto con los neosaurópodos basales como con los Titanosauriformes y Titanosaurios basales.

Relaciones filogenéticas de *Galvesaurus*

El principal objetivo de este trabajo es situar a *Galvesaurus* en la filogenia de los saurópodos, lo cual se ha conseguido con el estudio cladístico precedente.

En los 6 cladogramas igualmente parsimoniosos (y por tanto en los cladogramas de consenso estricto, semiestricto y de Adams) *Galvesaurus* ocupa la misma posición, lo que significa que ésta posición es relativamente estable.

En todas aparece incluido en un clado sin definir que incluye a *Galvesaurus* como taxón más primitivo y grupo hermano de otro clado que incluiría a *Aragosaurus*, *Phuwiangosaurus*, *Venenosaurus* y *Tastavinsaurus* (figuras 5.2.3 y 5.2.4). Las sinapomorfias que definen a este clado son 108(2), 126(1), 166(1), 168(1), 175(0), 194(1), 203(1), 204(1), 241(0), 252(0), 294(1), 296(0), 316(1), 326(0) y 327(0) siendo los caracteres 108, 126, 175, 203, 252, 296, 316, 326 y 327 revertidos desde estado inmediatamente más derivado y el 241 revertido desde el segundo estado derivado al primitivo (ver tabla 5.2.3 y anexos 1 y 3. En el anexo 3 se detallan las sinapomorfias que definen las relaciones internas de este clado). Se trata de un clado de macronarios más derivados que *Camarasaurus* y que son un grupo externo de Titanosauriformes. El clado se definiría como un clado basado en el tallo que incluiría a todos los Macronaria más cercanos a *Venenosaurus* que a *Opisthocoelicaudia*.

Ya Royo-Torres menciona la existencia de un clado que denomina “Titanosauriformes de Laurasia” (Royo-Torres, 2005) y que comparte con el generado en este trabajo la inclusión de *Aragosaurus* y *Tastavinsaurus*. Este taxón que en trabajos posteriores ha sido denominado Laurasiformes (Royo-Torres, en prensa) incluye también a *Lourinhasaurus* y *Cedarosaurus* y no incluye a *Phuwiangosaurus*, *Venenosaurus* ni por supuesto a *Galvesaurus* (que este autor considera un eusaurópodo). Según los resultados que aquí se presentan la *Lourinhasaurus* sería un neosaurópodo basal, pero *Cedarosaurus*, como se detalla más adelante podría ser también un integrante del clado *Galvesaurus* + (*Aragosaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))). Si bien las sinapomorfias que definirían este clado son bastante distintas de las que definen a Laurasiformes (Royo-Torres, en prensa) y los taxones incluidos en ambas hipótesis son ligeramente distintos, en lo que ambas coinciden es en la existencia de un clado de macronarios más derivados que *Camarasaurus* y excluidos de Titanosauriformes cuyo origen pudo estar en Laurasia en algún momento del Jurásico Superior. Es previsible que el conocimiento de este clado mejore con los nuevos hallazgos, ya que por el momento los taxones que lo integran

solo superan el 25 de caracteres registrados en el caso de *Tastavinsaurus* (42%) y *Phuwiangosaurus* (39%). *Galvesaurus* solo registra el 25%, *Aragosaurus* el 23% y *Venenosaurus* el 19%. El registro de *Cedarosaurus* (25%) y *Lourinhasaurus* (17%) es también relativamente escaso (ver tabla 5.2.1).

nº c.	Descripción sinapomorfía
108	Morfología de las fosas neumáticas laterales de las vértebras cervicales: simple y sin dividir en las cervicales anteriores pero dividido por un septo óseo en las cervicales posteriores, produciendo numerosos forámenes laterales visibles (2)
126	Articulación hiposfeno-hipantro en las vértebras dorsales: presente únicamente en las dorsales medias y/o caudales (1)
166	Morfología de la cara articular del cuerpo vertebral del la primera caudal: procélica (1)
168	Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales caudales anteriores (excluyendo la primera): ligeramente procélico (1)
175	Lamina prespinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores: ausente (0).
194	Relación entre longitud /anchura del cuerpo vertebral de las caudales más distales: 4.01-4.99 (1)
203	Unión de los extremos proximales del canal hemal mediante una barra ósea ('Crus' bridging): presente en los arcos hemales proximales pero ausente en los medios y proximales (1)
204	Extremos distal de los arcos hemales: sin fusionar (abierto) (1)
241	Relación de la anchura distal / en la diáfisis del radio: <1.50 (0)
252	Relación de la longitud del metacarpo V:longitud del metacarpo más largo: <0.90 (0)
294	Relación de las dimensiones lateromedial en el extremo distal / zona media de la diáfisis en la tibia de la tibia: ≥ 2.0 (1).
296	Terminación distal de la Tibia: más expandida lateromedialmente que anteroposteriormente (0)
316	Relación de la longitud del metatarso III / longitud de la tibia: 0.26-0.39 (1)
326	Longitud de la ungueal del dedo I del pie relativa a la ungueal del dedo II del pie: semejante (0)
327	Relación de la longitud de la ungueal del dedo I del pie; longitud del metatarso I: <1.0 (0)

Tabla 5.2.2:

Sinapomorfías que definen el clado Galvesaurus + (Aragosaurus + (Phuwiangosaurus + (Tastavinsaurus + Venenosaurus))) resultante del estudio cladístico de Galvesaurus según la matriz de caracteres incluida en el Anexo 2. nº c. indica el número de carácter.

Comparación con la hipótesis de Harris (2006)

Se ha considerado necesario hacer una comparación de los resultados obtenidos con la hipótesis de Harris (2006) ya que es la utilizada como base de este estudio y un alto porcentaje de datos son idénticos. De los 13.143 caracteres codificados en este trabajo (337 para 39 taxones) 3.033 (los pertenecientes a 9 taxones) no habían sido utilizados por Harris (2006) y solo en 64 se ha modificado su polaridad. Esto implica que el 76,4% de los índices codificados en este trabajo son idénticos a la hipótesis de Harris, 2006).

A la vista de los resultados se observa que la topología de los cladogramas obtenidos es muy similar a la de Harris (2006), siendo la principal diferencia la aparición del clado anteriormente comentado *Galvesaurus* + (*Aragosaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))) como clado más derivado que *Camarasaurus* y excluido de Titanosauriformes. Entre los titanosaurios solo se observa un cambio, ya que para Harris (2006) *Isisaurus* se sitúa en una politomía con *Nemegtosaurus* y ambos como grupo externo a *Rapetosaurus* y todos los saurópodos más derivados, mientras que en el presente estudio *Isisaurus* se sitúa como grupo hermano de *Saltasaurus* + *Opisthocoelicaudia*.

Entre el resto de los neosaurópodos las diferencias son solo dos. La primera es la inclusión de *Suuwassea* en Diplodocidae (según Upchurch *et al.* (2004) clado basado en el nodo que incluye a aquellos saurópodos más relacionados con *Diplodocus* que con *Dicraeosaurus*) rompiéndose la tricotomía indicada por Harris y Dodson (2004) y Harris (2006). La segunda es la modificación de la posición de *Haplocanthosaurus*, que pasa de ser un neosaurópodo incluido en un grupo hermano de Diplodocoidea + (*Jobaria* + *Macronaria*) (Harris, 2006) a un grupo hermano de *Macronaria* y como taxón más derivado que *Jobaria* + *Lourinhasaurus*.

Otra diferencia obvia, ya que aun no había sido definido cuando Harris (2006) publica su hipótesis, es la inclusión de *Turiasaurus* como un eusaurópodo no neosaurópodo más derivado que *Losillasaurus*. Es precisamente este género, *Losillasaurus*, una de las más importantes diferencias, ya que, aunque sigue siendo considerado un eusaurópodo no está relacionado con *Mamenchisaurus* como indicaba Harris (2006) si no que se sitúa como grupo hermano de *Turiasaurus* y todos los saurópodos más derivados. *Mamenchisaurus* sin embargo se agrupa con *Omeisaurus*, como ya indicó Wilson (2002) en la familia Omeisauridae.

La posición de los saurópodos más primitivos que Omeisauridae es idéntica en la hipótesis de Harris (2006) a la resultante del estudio realizado en este trabajo.

Adición de *Cedarosaurus* y omisión de *Phuwiangosaurus*

Puesto que *Cedarosaurus* es un titanosauriforme del Barremiense de Utah (Tidwell *et al.*, 1999), que en recientes estudios (Canudo *et al.*, 2008b) han sido relacionados con algunos taxones de macronarios y titanosauriformes basales utilizados en el estudio filogenético como *Venenosaurus* y *Tastavinsaurus*, y que Royo-Torres lo incluye en Laurasiformes, género que al igual que el clado *Galvesaurus* + (*Aragosaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))) resultante del presente estudio, se elaboró también un estudio filogenético que incluyese a *Cedarosaurus*.

El resultado al incluirlo aumenta considerablemente la inestabilidad, ya que genera 1.974 árboles igual de parsimoniosos, lo que produce un árbol estrictamente y semiestricamente consensuado con numerosas politomías. Sin embargo, y por eso se ha decidido incluir este árbol a modo informativo en este trabajo, el árbol consensuado al 50% al incluir a *Cedarosaurus* (figura 5.2.5) es prácticamente idéntico a la hipótesis filogenética inicial (la que se incluye en la figura 5.2.4), con unas ligeras variaciones en la posición de *Aragosaurus* y *Phuwiangosaurus* quienes intercambian sus posiciones. Esto, aunque no permite presentar esta hipótesis como estable, confirma la existencia de un clado de macronarios basales no titanosauriformes cuyas relaciones se podrán precisar en el futuro a la luz de nuevos conocimientos.

Con el fin de intentar estabilizar el cladograma al introducir a *Cedarosaurus* se decidió omitir a *Phuwiangosaurus*, con el resultado de la generación de solo 181 árboles igual de parsimoniosos (muchos menos de los 1.974 que se generaban al mantener a ambos géneros). Las diferencias vuelven a ser muy ligeras y se concentran en el clado que incluye a *Galvesaurus* y del que forman parte los géneros modificados.



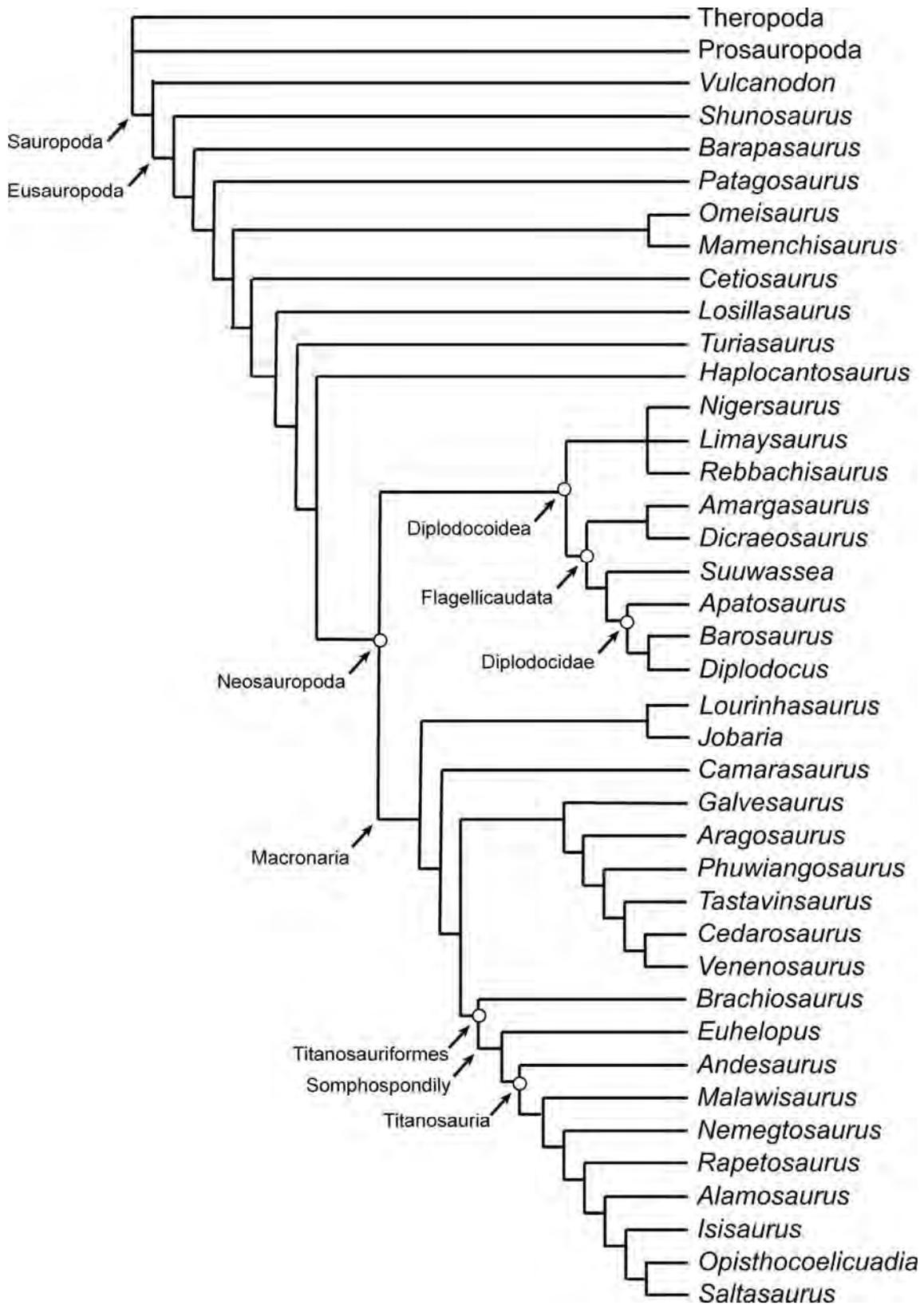


Figura 5.2.5:
 Relaciones filogenéticas de Galvesaurus herreroi tras incluir al saurópodo Cedarosaurus.
 Cladograma consensuado al 50%. según la matriz incluida en el Anexo 2.

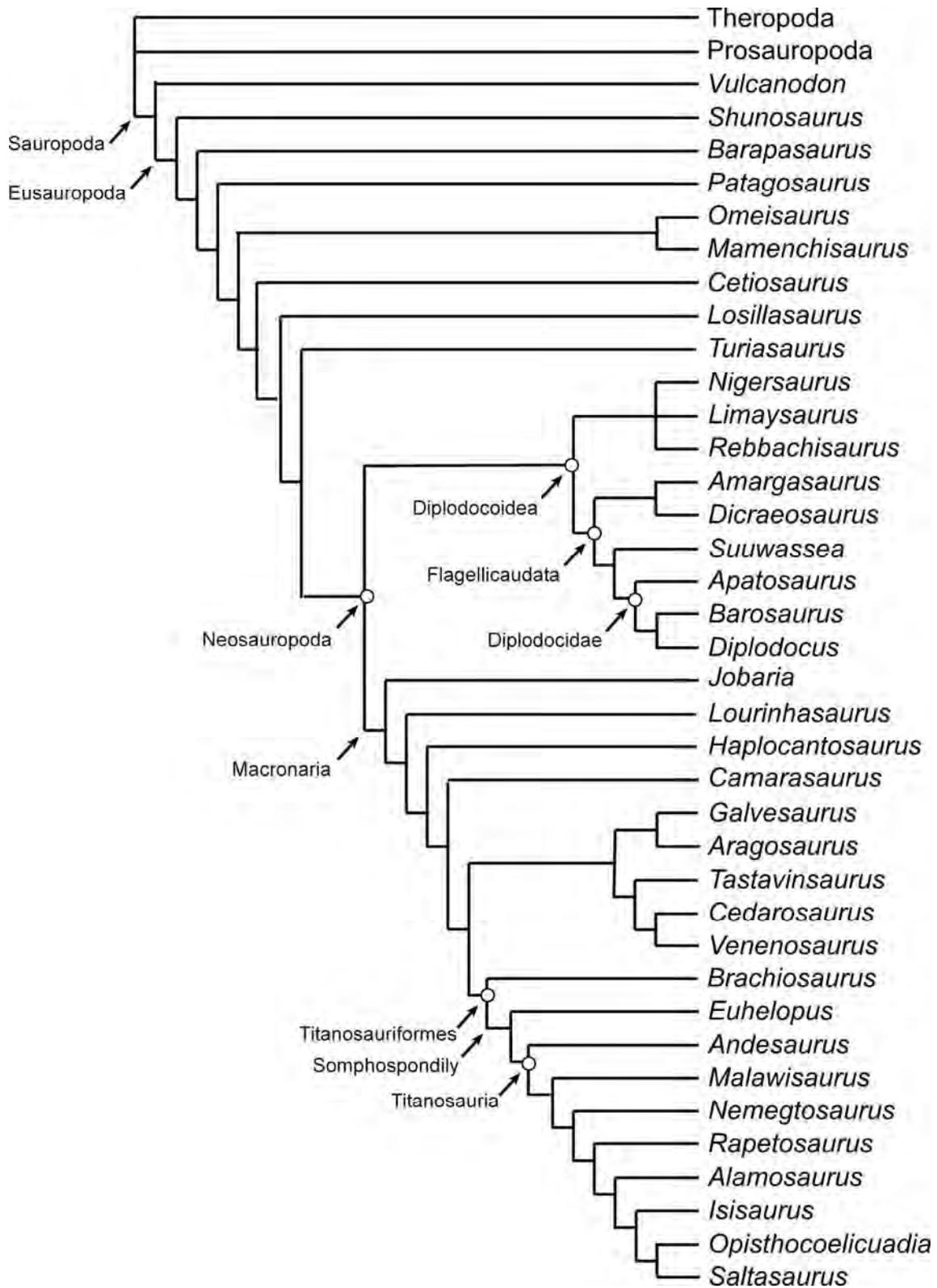


Figura 5.2.6: Relaciones filogenéticas de *Galvesaurus herreroi* tras incluir a *Cedarosaurus* y excluir a *Phuwiangosaurus*. Cladograma consensuado al 50%. según la matriz incluida en el Anexo 2.

5.3 POSICIÓN FILOGENÉTICA DE *GALVESAUROS* Y SUS IMPLICACIONES

5.3.1 ANÁLISIS DE LOS RESULTADOS

Caracteres sinapomórficos en *Galvesaurus*

Se han codificado un 25% (85 de 337) de los caracteres de la matriz para *Galvesaurus*, 38 de los cuales presentan un estado derivado o apomórfico. De ellos, una gran mayoría (35) constituyen además sinapomorfías de los distintos clados de saurópodos. Hay además 4 caracteres plesiomórficos que al tratarse de reversiones son sinapomorfías aumentando a 39 el número de caracteres sinapomórficos en *Galvesaurus*. Esto motiva su clasificación filogenética como un macronario no titanosauriforme más derivado que *Camarasaurus* a la espera de clarificar la definición del clado *Galvesaurus* + (*Aragosaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))).

Las sinapomorfías que incluyen a *Galvesaurus* en Sauropoda son la presencia de cuerpos vertebrales cervicales opistocélicos, un arco neural alto en las cervicales medias (más que el centro vertebral en su cara posterior), la orientación anterodorsal-posteroventral del margen caudal de la espina neural cervical, el arco neural más alto que la cara posterior del centro vertebral en las dorsales, la presencia en dicho arco neural dorsal de lámina prezigoparapofisial y de una cavidad neumática infradiapofisial, la altura de la espinas sacras que dobla la longitud anteroposterior de los cuerpos vertebrales sacros, el extremo proximal del proceso transversal de las caudales anteriores que se extiende desde el centro vertebral hasta el arco neural, la cresta deltopectoral del húmero reducida, los cóndilos distales del húmero indiferenciados formando una superficie articular plana, la sección de la rama isquiática con sección rectangular y el extremo distal del isquion engrosado anteroposteriormente al menos el doble de la dimensión lateromedial. La presencia de procesos transversos orientados a 45° en las dorsales y de los cuerpos vertebrales caudales al menos 0,6 veces más largos que la altura del cuerpo son sinapomorfías de Sauropoda que no están presentes en *Galvesaurus* pero que posteriormente se revierten en clados más derivados que sí incluyen a este género. Lo mismo ocurre con la presencia de procesos transversos en las caudales anteriores conectados con el arco neural a través de una lámina, carácter que constituye una sinapomorfía de Eusauropoda y cuya ausencia en *Galvesaurus* se explica por ser una reversión del clado terminal, o carácter autapomórfico.

Aunque *Galvesaurus* carece de las sinapomorfías que definen a Eusauropoda según el estudio cladístico realizado (al no compartir caracteres apomórficos con *Shunosaurus*), sí que posee varias de las que caracterizan al clado *Barapasaurus* +

(*Patagosaurus* + ((Omeisauridae)+ (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda))))), y que por tanto explican su inclusión en él. Son la excavación profunda de los arcos neurales dorsales en su cara anterior, la presencia de láminas espinodiapofisiales en las dorsales medias y posteriores, la costilla cervical situada ventrolateralmente en el cuerpo vertebral (de manera que el tubérculo y el capitulo forman un ángulo inferior a 90°), la presencia de barra iliaca y el acromion de la escápula dorsoventralmente expandido (al menos un 150% de la misma expansión en la zona proximal de la lámina escapular). Presenta además un carácter primitivo cuya reversión es considerada también sinapomórfica para este clado: la laminación bien desarrollada en los arcos neurales cervicales.

Galvesaurus presenta otras tres apomorfías que permiten incluirlo en (*Patagosaurus* + ((Omeisauridae)+ (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda)))) al ser consideradas en el presente estudio como sinapomorfías del clado. Son la presencia de lámina espinoprezigapofisial y ausencia de lámina prespinal en las dorsales medias y posteriores, las láminas espinopostzigapofisiales presentes y separadas entre sí y la presencia de vértebras sacras. Este clado también está caracterizado por la sección en forma de D de la lámina escapular en su zona anterior. La causa de su ausencia en *Galvesaurus* se explica, a la vista del estudio cladístico, por una reversión de este carácter en el clado terminal la cual está también presente en Somphospondily de forma convergente.

La espina neural más ancha que larga en las dorsales posteriores es un carácter que se observa en saurópodos más primitivos, pero que es revertido (volviéndose más larga que ancha, como ocurre en *Galvesaurus*) en el clado (Omeisauridae)+ (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda))) constituyendo una sinapomorfía para el mismo. Sin embargo este carácter vuelve a adquirir el estado derivado en clados más derivados (*Turiasaurus* + Neosauropoda) para posteriormente revertirse de nuevo (*Haplocanthosaurus* + Macronaria, punto en el que para *Galvesaurus* sí que constituye una sinapomorfía. Este carácter aun vuelve a adquirir el estado derivado en *Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*) por un lado y Titanosauria por otro.

El sacro ancho, incluyendo las costillas sacras que se puede observar en *Galvesaurus* (al menos 4 veces más ancho que la longitud media de los cuerpos vertebrales sacros) es un carácter suficiente para que queda incluido en (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda))), clado de que es considerado una sinapomorfía.

La ausencia de barra que conecte los extremos proximales de los ísquiones sería una característica que agruparía a (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda)), incluyendo por tanto a *Galvesaurus* aunque no hay registro de arcos hemales anteriores en *Losillasaurus* ni en *Turiasaurus* y de *Galvesaurus* solo se han conservado los medios

por lo que esta sinapomorfia es solo teórica y podría considerarse un artefacto del análisis cladístico.

Galvesaurus estaría incluido en el clado *Turiasaurus* + Neosauropoda al presentar una neummatización del pleurocelo dorsal de forma que se ramifica intensamente en el interior del cuerpo vertebral, dejando incluso un delgado septo de hueso entre los pleurocelos de ambos lados, carácter sinapomórfico del clado. Existen tres sinapomorfias de este clado que no posee *Galvesaurus* dos de las cuales son revertidas en el clado más derivado *Haplocanthosaurus* + Macronaria: la marcada anchura de la espina neural dorsal, ya comentada; y la presencia de lámina prespinal con ausencia de lámina espinodiapofisial en las dorsales. La tercera es la presencia de pleurocelos en las vértebras sacras, cuya reversión constituye un carácter exclusivo de *Galvesaurus*.

Las sinapomorfias de Neosauropoda presentes en *Galvesaurus*, y que permiten incluirlo en este taxón, son la presencia de una zona dorsal de la parapófisis cervical separada neummatizada y separada además del pleurocelo por una lámina de hueso y la presencia de una cavidad neumática debajo de las prezigapófisis de las dorsales medias y posteriores.

Galvesaurus no presenta ninguna de las sinapomorfias que caracterizan a Diplodocoidea. Sí que muestra sin embargo la presencia de centros vertebrales ligeramente procélicos y la ausencia de barra ósea que conecte a los extremos proximales de los arcos hemales al menos en las caudales medias, caracteres sinapomórficos ambos de Fagellicaudata, aunque adquiridos de forma convergente con *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))). El contacto entre las láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial (spdl+spol) en las vértebras dorsales medias es considerado en esta hipótesis como una sinapomorfia de Diplodocidae, convergente con Titanosauria y presente no solo en *Galvesaurus*, sino también en otros géneros como *Losillasaurus* y *Haplocanthosaurus* a modo de carácter autapomórfico. *Galvesaurus* también presenta los procesos transversos de las dorsales horizontales al igual que Diplodocidae aunque este hecho es una convergencia de este clado con Macronaria. Entre los caracteres sinapomórficos de Diplodocidae que no están presentes en *Galvesaurus* y que por tanto justifican su exclusión de este clado se encuentran las espinas neurales de las dorsales posteriores, sacras y caudales anteriores altas (más del doble de la altura de la cara posterior del cuerpo vertebral) en los diplodócidos o muy altas (más del triple de la altura de la cara posterior del cuerpo vertebral) en el resto de diplodocoideos o las caudales medias muy alargadas (anteroposteriormente más del doble de la altura del cuerpo).

Galvesaurus no comparte sinapomorfias con (*Lourinhasaurus* + *Jobaria*) + *Haplocanthosaurus* + *Macronaria* pero comparte dos con *Haplocanthosaurus* + *Macronaria*, ambas revertidas: la anchura de la espina neural dorsal inferior a su longitud y la presencia de lámina espinodiapofisial con ausencia de lámina prespinal en las dorsales.

La presencia de procesos triangulares colgantes en las espinas neurales dorsales posteriores que se proyectan lateralmente más allá del extremo lateral de las postzigapófisis y la sección de las costillas dorsales mucho más expandidas anteroposteriormente que lateromedialmente (al menos el triple) son sinapomorfias de *Macronaria* presentes en *Galvesaurus*.

Las sinapomorfias que incluyen a *Galvesaurus* en el clado *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))) + Titanosauriformes son la presencia de un pequeño surco en la cara ventral de los cuerpos vertebrales cervicales, la presencia de vértebras cervicales medias muy alargadas (al menos 4 veces más largas que la altura de los cuerpos vertebrales en su cara posterior) y la ubicación del arco neural caudal en posición anterior. Estos dos últimos caracteres han sido considerados sinapomórficos de Titanosauriformes por otros autores (Wilson, 2002), sin embargo al incluir en la presente hipótesis filogenética varios taxones de macronarios que no utiliza Wilson (2002), se ha constatado que ambos caracteres son diagnósticos de otros clados ligeramente menos derivados de macronarios, lo cual deberá ser tenido en cuenta en futuras investigaciones.

En *Galvesaurus* han quedado registradas cuatro de las sinapomorfias que caracterizan a *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))) : la presencia de un pleurocelo dividido en las vértebras cervicales (carácter revertido respecto a Neosauropoda, caracterizado por la presencia de pleurocelos complejos y con numerosos forámenes), la presencia de la articulación hiposfeno-hipantro en las dorsales medias (carácter revertido respecto a Omeisauridae+ (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda))) que lo presentan en todas las dorsales), caudales anteriores ligeramente opistocélicas y ausencia de una barra ósea que conecta los extremos anteriores de los arcos hemales al menos en las caudales medias. El resto de caracteres diagnósticos de este clado son teóricos, ya que no han quedado registrados en *Galvesaurus*, aspecto que se podrá resolver cuando se conozcan nuevos registros de saurópodos incluidos en este clado.

La ubicación de *Galvesaurus* como taxón más primitivo del clado *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))) responde a que no posee ninguna sinapomorfia de las que definen los clados internos del mismo. Por el contrario algunas de esas sinapomorfias presentan estados distintos en

Galvesaurus. Aunque se puede ver un listado completo en el anexo 3, es conveniente destacar todas las sinapomorfias de *Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*), ninguna de las cuales están presentes en *Galvesaurus*: ausencia de surco en la cara ventral de las cervicales (carácter revertido respecto a *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*)))); presencia de cervicales medias cortas (carácter revertido respecto a *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))) + Titanosauriformes); orientación fuertemente dorsolateral del proceso transversal en las dorsales (carácter sinapomórfico de Sauropoda y posteriormente revertido en Macronaria); ausencia de cavidad neumática en la parte ventral de las prezigapófisis (carácter revertido respecto a Neosauropoda); presencia de cavidad neumática infradiapofisial en las dorsales (carácter convergente con algunos taxones terminales como *Camarasaurus* y *Diplodocus*, que lo tienen además cerrado y comunicado con el exterior solo por un foramen, o como *Cetiosaurus* y *Patagosaurus*, que lo muestran abierto al exterior); ausencia de procesos triangulares colgantes (revertido); sacro estrecho (revertido) y espinas bajas sacras (revertido).

Por otro lado, de las sinapomorfias presentes en Titanosauriformes *Galvesaurus* no presenta ninguna, siendo las más significativas la presencia de lámina postespinal (convergente con Diplodocoidea) y prespinal (también presente en Diplodocoidea, pero en ese caso sin láminas espinoprezigapofisiales), la presencia de lámina centroparapofisial posterior en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores (adquirido de nuevo tras estar presente en *Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda) y ausente como consecuencia de una reversión en *Haplocanthosaurus* + Macronaria), todas ellas ausentes en *Galvesaurus* y que permiten excluirlo de dicho taxón.

Como es de esperar los caracteres sinapomórficos que comparte *Galvesaurus* con Somphospondily son convergencias. Este es el caso de la longitud anteroposterior del cuerpo vertebral en las caudales anteriores inferior a 0,6 veces su altura en la cara posterior, carácter revertido de forma convergente con *Galvesaurus* y otros géneros para los que constituye una autapomorfia como por ejemplo *Suuwassea* y *Losillasaurus* entre otros. Otro carácter compartido, que es también revertido y convergente entre ambos clados (Somphospondily y *Galvesaurus*) es la presencia de una sección plana y dorsoventralmente expandida de la lámina escapular. Entre los caracteres sinapomórficos de Somphospondily ausentes en *Galvesaurus* destacan cuatro reversiones: la ausencia de surco en la cara ventral del cuerpo vertebral cervical, la presencia de una cavidad neumática en la zona dorsal de las parapófisis cervicales aunque comunicada con el pleurocelo, pleurocelo poco ramificado hacia el interior del

cuerpo vertebral y los procesos triangulares colgantes presentes pero poco proyectados lateralmente. Esto permite confirmar la exclusión de *Galvesaurus* de este clado.

Los únicos caracteres sinapomórficos de Titanosauria sinapomórficos de *Galvesaurus* son la presencia de láminas espinodiapofisiales en las dorsales posteriores y medias, lo cual es una sinapomorfia de *Barapasaurus* + (*Patagosaurus* + ((*Omeisauridae*) + (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + Neosauropoda))))), si bien esta revertida en el nodo Titanosauriformes caracterizado por la pérdida de esta lámina en las dorsales posteriores, y la presencia de del contacto entre las láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial (spdl+spol) en las vértebras dorsales medias es considerado como una convergencia como se explica anteriormente.

Tabla 5.2.3 (páginas siguientes):

Caracteres apomórficos presentes en Galvesaurus que constituyen sinapomorfías (no convergentes) de los clados de saurópodos resultantes del presente estudio filogenético. Extraídos de listado completo de sinapomorfías que se detalla en el anexo 3, indicando si el carácter fue definido por Calvo y Salgado (1995), Salgado (1999), Wilson (2002), Upchurch et al. (2004) o Harris (2006). Para ello se indica C, S, W, U y H, respectivamente seguido de un número que indica el número asignado por cada uno de estos autores a dicho carácter en sus trabajos.

A la derecha se indica el cambio de estado que supone la sinapomorfía, Si el símbolo marcado es una flecha normal (→) indica que se trata de un cambio ambiguo y si el símbolo es una flecha gruesa (➔) indica que el cambio es no-ambiguo.

Nº c	Clado / carácter sinapomórfico			
Sauropoda				
107	Morfología de las caras articulares de los cuerpos vertebrales cervicales (W82, U103): anficélicos/anfipláticos (0); opistocélicos (1)	0	→	1
115	Relación altura dorsoventral del arco neural / altura dorsoventral de la cara articular posterior en las vértebras cervicales medias (W87, U111-112, C16): <1.0 (0); ≥ 1.0 (1)	0	→	1
121	Orientación del margen caudal del proceso espinoso respecto al eje anteroposterior del cuerpo vertebral en las cervicales posteriores (U119): cercano a la vertical (0); se inclina anterodorsalmente-posteroventralmente (1)	0	→	1
137	Relación de la altura dorsoventral del arco neural / altura dorsoventral del cuerpo vertebral en las dorsales (W93, U132, C20, C24, C28, S9): ≤ 1.0 (0); >1.0 (1)	0	→	1
140	Lámina prezigoparapofisial en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores (W97): ausente (0); presente (1)	0	→	1
145	Fosa infradiapofisial en las vértebras dorsales (W103, U144): ausente (0), presente (1)	0	→	1
160	Relación entre la longitud proximodistal de las espinas sacras / longitud anteroposterior de los cuerpos vertebrales (W111): <2.0 (0); 2.0-3.49 (1); ≥ 3.50 (2)	0	→	1
180	Extensión dorsoventral del extremo proximal del proceso transversal en las caudales anteriores (W127): poco extendido (solo alcanza el cuerpo vertebral) (0); muy extendido (alcanza desde el cuerpo vertebral al arco neural) (1)	0	→	1
227	Desarrollo de la cresta deltopectoral del húmero (W160, U219): prominente (0); reducida a una cresta baja o borde óseo (1)	0	→	1
233	Morfología de la superficie articular distal del húmero (W164): dividida (0); plana (cóndilos indiferenciables) (1)	0	→	1
273	Morfología de la rama isquiática (W194, U260): extensión anteroposterior aumenta medialmente pero no lateralmente (0); en forma de lamina (extensión semejante en ambos lados medial y lateral) (1).	0	→	1
275	Relación de la anchura mediolateral / grosor anteroposterior del extremo distal del isquion (U260): <2.0 (0); ≥ 2.0 (1)	0	→	1
<i>Barapasaurus</i> + (<i>Patagosaurus</i> + ((<i>Omeisauridae</i>) + (<i>Cetiosaurus</i> + (<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + <i>Neosauropoda</i>))))))				
111	Laminación (especialmente centrodiapofisial) de los arcos neurales cervicales (W81, U115-116): bien desarrollada con láminas y fosas bien definidas (1); rudimentaria, con láminas diapofisiales solo ligeramente desarrolladas o ausentes (1).	1	→	0
125	Cara anterior de los arcos neurales de las vértebras dorsales (U136): plano o ligeramente excavado (0); profundamente excavado (1)	0	→	1

128	Vértex dorsales con lamina espinodiapofisial (W99, U156-157): ausente (0); presente solo en las dorsales posteriores (1); presente en las dorsales posteriores y medias (2).	0	→	2
139	Lámina centroparapofisial anterior en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores (W96, U133): ausente (0); presente (1)	0	→	1
157	Barra iliaca (W109): ausente (0); presente (1).	0	→	1
195	Ángulo entre el tubérculo y el capítulo en las costillas cervicales (W139, U121): mayor de 90° (0); menor de 90° (costilla situada ventrolateralmente al cuerpo vertebral) (1).	0	→	1
208	Tamaño del acromion de la escápula (W150, U200): pequeño y estrecho (0); ancho (profundidad dorsoventral al menos un 150% la profundidad mínima de la lámina escapular) (1)	0	→	1
<i>Patagosaurus</i> + ((<i>Omeisauridae</i>) + (<i>Cetiosaurus</i> + (<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + <i>Neosauropoda</i>))))				
143	Laminación en la cara anterior de la espina (no bifurcada) de la vértebras dorsales medias y posteriores (U148, C26): inexistente (0); lámina prespinal presente, craneal lámina espinoprezigapofisial (sprl) ausente (1); lámina prespinal ausente, lámina espinoprezigapofisial (sprl) presente (2); láminas prespinal y espinoprezigapofisial (sprl) presentes y conectadas bien directamente (convergiendo) o a través de una lámina accesoria (3); láminas prespinal y espinoprezigapofisial (sprl) presentes e inconexas (4).	0	→	2
144	Postzigapófisis de la vertebras dorsales medias y posteriores sujetas dorsalmente por (W100, W101, U147, U150): sin sujeción o únicamente sujetas por la espina (0); láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y sin ninguna conexión con la lámina postespinal a través de lámina accesoria alguna (1); láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y sin ninguna conexión con la lámina postespinal a través de lámina accesoria alguna (2)	0	→	1
156	Número de vértebras sacras (W108, U161-163): ≤ 3 (0); 4 (1); 5 (2); ≥ 6 (3).	1	→	2
<i>Omeisauridae</i> + (<i>Cetiosaurus</i> + (<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + <i>Neosauropoda</i>))))				
154	Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas dorsales posteriores no bifurcadas (W92, U152): ≤ 1.0 (más larga que ancha) (0); >1.0 (más ancha que larga) (1).	1	→	0
<i>Cetiosaurus</i> + (<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + <i>Neosauropoda</i>))				
158	Relación de la máxima anchura lateromedial a través de vértebras y costillas / media de la longitud del cuerpo vertebral sacro (U164): <4.0 (0); ≥ 4.0 (1).	0	→	1
203	Unión de los extremos proximales del canal hemal mediante una barra ósea ('Crus' bridging) (W145, U194-195, C34, S18): presente en los	0	→	2

	arcos hemales proximales hasta los más distales (0); presente en los arcos hemales proximales pero ausente en los medios y proximales (1); ausente en todos los arcos hemales (2)		
<i>Losillasaurus</i> + (<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda)			
276	Morfología en sección de la articulación de ambos extremos distales de los ísquiones (W195, U258, C43, S22): en forma de V (formando un ángulo muy marcado entre ellos) (0); aplanado (casi coplanar) (1)	0	→ 1
<i>Turiasaurus</i> + Neosauropoda			
123	Fosa neumática lateral en la mayoría de las vértebras dorsales (W78, U128-129, C22): ausente (0); presente como simple aunque profunda fosa (1); presente en forma de excavación profunda ramificada hacia el interior de centro y la base del arco neural (dejando una simple lámina ósea en el cuerpo vertebral) (2)	1	→ 2
Neosauropoda (Bonaparte, 1986b)			
110	Fosa en la superficie dorsal de las parapófisis de las vértebras cervicales (U109): ausente (0); presente y confluyente con la superficie neumática lateral (1); presente pero separada de la superficie neumática lateral por un margen (2)	1	→ 2
138	Lámina centroprezigapofisial (cp1) en las vértebras dorsales medias y posteriores (U135): consiste en una lámina simple (0); bifurcada hacia la zona dorsal (=fosa infraprezigapofisial presente) (1)	0	→ 1
<i>Haplocanthosaurus</i> + <i>Macronaria</i>			
141	Lámina centroparapofisial posterior en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores (W98, U137): ausente (0); presente (1)	1	→ 0
144	Postzigapófisis de la vertebras dorsales medias y posteriores sujetas dorsalmente por (W100, W101, U147, U150): sin sujeción o únicamente sujetas por la espina (0); láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y sin ninguna conexión con la lámina postespinal a través de lámina accesoria alguna (1); láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y sin ninguna conexión con la lámina postespinal a través de lámina accesoria alguna (2)	2	→ 1
154	Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas dorsales posteriores no bifurcadas (W92, U152): ≤ 1.0 (más larga que ancha) (0); >1.0 (más ancha que larga) (1).	1	→ 0
Macronaria			
131	Orientación del proceso transversal en la vértebras dorsales (U138, S35): lateral o ligeramente dorsal (0); fuertemente dorsolateral (aproximadamente a 45° con la horizontal) (1).	1	→ 0
148	Proceso triangular aliforme que se proyecta lateralmente desde el	1	→ 2

	extreme distal de la espina en las vértebras dorsales medias y posteriores (no bifurcadas; W102, U153-154): ausente (0); presente, pero no se proyecta lateralmente más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (1); presente y muy proyectado lateralmente, más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (2)		
199	Forma de la sección de las costillas dorsales (W142): subcircular (0); en forma de “tablón” (dimensión anteroposterior >3x dimensión mediolateral) (1).	0	→ 1
<i>Galvesaurus + (Phuwiangosaurus + (Aragosaurus + (Tastavinsaurus + Venenosaurus))) + Titanosauriformes</i>			
109	Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales cervicales (U106-107): con quilla sagital prominente (0); plana o medianamente convexa ventralmente (1); cóncava ventralmente (con surco longitudinal presente) (2).	1	→ 2
114	Relación longitud del cuerpo vertebral / altura de la cara articular posterior en las vertebrales cervicales medias (W86, U102): <4.0 (0); ≥ 4.0 (1).	0	→ 1
189	Posición del arco neural sobre el cuerpo vertebral en las vertebrales caudales medias (U185, C35): más o menos en el punto medio (con una significativa porción situada a cada lado del punto medio) (0); localizada mayormente o completamente sobre la mitad anterior del cuerpo vertebral (1)	0	→ 1
<i>Galvesaurus + (Phuwiangosaurus + (Aragosaurus + (Tastavinsaurus + Venenosaurus)))</i>			
108	Morfología de las fosas neumáticas laterales de las vertebrales cervicales (W78, W83, U110, C15, S33): ausente (0); simple, sin dividir (1); simple y sin dividir en las cervicales anteriores pero dividido por un septo óseo en las cervicales posteriores, produciendo numerosos forámenes laterales visibles (2) complejo (con numerosos forámenes visibles lateralmente) en todas las cervicales (3).	3	→ 2
126	Articulación hiposfeno-hipantro en las vertebrales dorsales (W106, U145, C23, S15): ausente (0); presente únicamente en las dorsales medias y/o posteriores (1); presente desde las dorsales anteriores hasta las posteriores (2).	2	→ 1
168	Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales caudales anteriores (excluyendo la primera) (W118, U173-174, C30, S16): anfiplático o platicélico (0); ligeramente procélico (1); fuertemente procélico (2); opistocélico (3).	0	→ 1
203	Unión de los extremos proximales del canal hemal mediante una barra ósea ('Crus' bridging) (W145, U194-195, C34, S18): presente en los arcos hemales proximales hasta los más distales (0); presente en los arcos hemales proximales pero ausente en los medios y proximales (1); ausente en todos los arcos hemales (2).	2	→ 1

***Galvesaurus* no es un cetiosáurido**

Sánchez-Hernández (2005) incluye a *Galvesaurus* en Cetiosauridae sin argumentaciones basadas en propuestas filogenéticas. Llega a esta conclusión tras comparar distintos caracteres primitivos y derivados de *Galvesaurus* y discutir su distribución entre los clados de neosaurópodos descartando su inclusión en ellos y concluyendo que por tanto se trata de un eusaurópodo. A continuación comprueba que *Galvesaurus* posee caracteres sinapomórficos de Sauropoda y que comparte tres sinapomorfias con Eusauropoda: cóndilos distales del húmero planos, vértebras cervicales opistocélicas y presencia de chevrones en las caudales medias y posteriores. Finalmente concluye que *Galvesaurus* se sitúa en una posición basal en la filogenia de los saurópodos, cerca de algunos géneros de eusaurópodos basales y dentro de la familia Cetiosauridae en el sentido de Upchurch *et al.* (2004).

La inclusión en Cetiosauridae se basa en que *Galvesaurus*, *Cetiosaurus oxionensis* y *Patagosaurus* comparten tres “rasgos estructurales”: ausencia de pleurocelos en las vértebras caudales, espinas sin dividir (supongo que se refiere a las espinas neurales de las vértebras presacras) y arcos hemales simples (supongo que se refiere a la ausencia de proyección anterior en el extremo distal de los arcos hemales de las caudales medias, conocidos en inglés como “forked chevrons”). También menciona que *Galvesaurus* comparte con *Patagosaurus* la presencia de láminas centropostzigapofisial y diapopostzigapofisial láminas alargadas en la vértebras dorsales anteriores (en el sentido de Wilson, 2002). Relaciona 13 caracteres que *Galvesaurus* comparte con *Cetiosaurus oxionensis* entre los que destacan: vértebras dorsales y caudales anficélicas, espinas neurales en forma de pirámide en al menos las vértebras caudales, presencia de “excavación lateral accesoria” y de la lámina accesoria infrapostzigapofisial, escápula con sección oval en la “parte anterior” (supongo que se refiere a la base de la lámina distal o escapular), morfología similar del húmero, rama iliaca del isquion corta (entendiendo que se refiere al pedicelo iliaco), ligero borde acetabular del isquion, parte distal del isquion (supongo que se refiere a la rama isquiática) no o ligeramente expandida, arcos hemales en forma de Y “unforked”, arcos hemales más anchos en vista lateral que anteroposteriormente (pudiéndose referir a que la sección es más expandida lateromedialmente que anteroposteriormente) por debajo del canal hemal; pleurocelos sin lámina oblicua en las vértebras dorsales; pleurocelos ausentes en al menos las vértebras caudales; y la presencia de crestas longitudinales en caudales medias y anteriores.

Se deduce de la propuesta de Sánchez-Hernández (2005) que los caracteres que comparten *Galvesaurus* y *Cetiosaurus* deben ser “considerados como sinapomorfias de ambos géneros”. Esto podría significar que *Galvesaurus* y *Cetiosaurus* forman un clado

interno en Cetiosauridae, ya que las únicas sinapomorfias de un género son los caracteres derivados que compartiría con otras especies del mismo género. Además de los trece caracteres compartidos mencionados añade otra nueva sinapomorfia del clado, ya que según Sánchez-Hernández (2005) *Galvesaurus* posee uno de los caracteres que fueron considerados por Upchurch y Martin (2002) como autapomorfia de *Cetiosaurus oxionensis*: la presencia de una estructura en “forma de lengua” en las dorsales.

Menciona también al menos 15 caracteres presentes en *Cetiosaurus*, *Patagosaurus* y *Barapasaurus* que no están presentes en *Galvesaurus* con el objetivo de demostrar que, en base a estas similitudes y diferencias, *Galvesaurus* está estrechamente relacionado con *Cetiosaurus* y *Patagosaurus* pero es un nuevo género, que a pesar de poseer un registro muy pobre puede ser clasificado:

“Así, en *Galvesaurus* todas las vértebras dorsales y caudales son cóncavas en ambas caras articulares, como las descritas en el género *Cetiosaurus*. *Galvesaurus* difiere de Brachiosauridae, Titanosauridae y Diplodocoidea en la articulación de al menos las vértebras caudales y la ausencia de pleurocelos en las caudales. *Galvesaurus* comparte con *Cetiosaurus* y algunos titanosaurios algunos caracteres incluyendo el tejido esponjoso. Sin embargo como los caracteres que [*Galvesaurus*] comparte con titanosaurios son comunes a *Cetiosaurus*, pero no así al revés [supongo que significa que los que comparte con *Cetiosaurus* no se encuentran en los titanosaurios], *Galvesaurus* es considerado cercano a este neosaurópodo con el que comparte algunas sinapomorfias”

Discusión

Los representantes de Cetiosauridae se sitúan en la base de la radiación Eusauropoda (Upchurch *et al.*, 2004) y por tanto fuera de Neosauropoda. Así mismo los representantes de esta familia son saurópodos típicos del Jurásico Medio (Upchurch y Martin, 2002) y su supuesta presencia en niveles del tránsito Jurásico-Cretácico de la Península Ibérica supondría una revolución paleobiogeográfica.

El estudio filogenético previo sería suficiente razón para demostrar que *Galvesaurus* no es un Cetiosauridae. Sin embargo y puesto que la afirmación de Sánchez-Hernández no se basa en un estudio cladístico, se ha considerado oportuno analizar los argumentos utilizados para esa clasificación y justificar su exclusión de este clado.

El único criterio utilizado por Sánchez-Hernández (2005) para incluir a *Galvesaurus* entre los eusaurópodos no neosaurópodos es que comparte 3 sinapomorfias con Eusauropoda. Este hecho, el de compartir sinapomorfias con Eusauropoda, es una condición necesaria para estar incluido en dicho clado, definido por Upchurch *et al.*

(2004) como un clado basado en el nodo que incluye al ancestro común de *Saltasaurus* y *Shunosaurus* y todos los descendientes de dicho ancestro, lo cual incluiría a *Galvesaurus*. Pero el poseer estas sinapomorfias no es indicativo de ser un eusaurópodo no neosaurópodo. *Galvesaurus* es, efectivamente, un eusaurópodo (al igual que es un reptil, un dinosaurio y un saurópodo), aunque algo más derivado como demuestra el análisis cladístico.

También es cierto que *Galvesaurus*, comparte con *Patagosaurus* y *Cetiosaurus* lo que Sánchez-Hernández (2005) denomina “rasgos estructurales”, que en realidad son caracteres primitivos (plesiomórficos) que *Galvesaurus* comparte por definición no solo con esos géneros, sino también con todos los saurópodos que no han desarrollado un estado derivado para estos caracteres (simplesiomorfias). Por ejemplo, las espinas presacras sin dividir se encuentran en géneros tan dispares taxonómicamente como *Cetiosaurus*, *Haplocanthosaurus*, *Limaysaurus*, *Brachiosaurus* (aunque Sánchez-Hernández en una parte del texto atribuye a este género la presencia de una espina bífida) y *Saltasaurus* (Harris, 2006). Esto implica que dichos rasgos estructurales no son suficientes para agrupar a *Galvesaurus* con los eusaurópodos no neosaurópodos.

La presencia de láminas centropostzigapofisiales y postzigodiapofisiales alargadas en las vértebras dorsales anteriores es una autapomorfia de *Patagosaurus* (Wilson, 2002) que según Sánchez-Hernández (2005) comparte con *Galvesaurus*. La discusión sobre lo diferentes que son las dorsales de ambos géneros es irrelevante en este punto ya que no se han conservado dorsales anteriores de *Galvesaurus*.

De los 13 caracteres que según Sánchez-Hernández (2005) menciona en su discusión y que *Galvesaurus* comparte con *Cetiosaurus* solo uno de ellos es un carácter derivado compartido. Se trata de la presencia de una lámina accesoria que conecta la lámina postzigodiapofisial con la lámina centrodiapofisial anterior, si bien este carácter, como la presencia de numerosas láminas accesorias en diferentes grupos de saurópodos, aparece en clados muy diversos.

Otros dos caracteres son acertados aunque la rama isquiática distal sin expandir y la ausencia de pleurocelos en las vértebras caudales son caracteres primitivos (simplesiomórficos) y por tanto no diagnósticos ya que no se trata de caracteres revertidos (como se indica anteriormente son compartidos por definición por todos los saurópodos que no han sufrido modificaciones hacia el estado derivado).

Del resto de caracteres supuestamente compartidos existen al menos tres que son bastante ambiguos o de difícil interpretación: la morfología similar del húmero, un “ligero borde acetabular del isquion” y la rama iliaca del isquion “corta”. Otros no se han conservado en *Galvesaurus* y no es posible compararlos con *Cetiosaurus*. Entre los

ausentes se encuentra la existencia de un pleurocelo dividido en la vértebras dorsales, algo que no se puede comprobar en *Galvesaurus* al estar el pleurocelo incompleto, pero que de existir sería el primer saurópodo que lo presentaría ya que en realidad el carácter que define a los pleurocelos de las dorsales hace referencia a su profundidad y ramificación hacia el interior del cuerpo y el arco neural, pero no a la presencia de pleurocelos divididos, carácter al que se atribuye significado en las vértebras cervicales.

Y por último se encuentran aquellos caracteres cuya interpretación en *Galvesaurus* es simplemente errónea:

- vértebras dorsales y caudales anficélicas: esto es cierto en el caso de las caudales medias (ya que las anteriores son ligeramente opistocélicas), aunque se trataría de un estado primitivo (simplesiomórfico) y por tanto no diagnóstico. Sin embargo no se ha conservado la cara anterior de la única dorsal por lo que en teoría no se puede saber este carácter sin elaborar un estudio y una discusión previa como la presentada en el capítulo 4.3 del presente trabajo en el que queda claramente probado que se trata de una dorsal opistocélica.
- espinas neurales en forma de pirámide en al menos las vértebras dorsales: este carácter es una autapomorfia de *Cetiosaurus oxionensis*, (Upchurch y Martin, 2002). Esta morfología es consecuencia del acortamiento de la espina en sentido anteroposterior y de la presencia de láminas espinopre- y espinopostzigapofisiales prominentes en su base y que se reducen gradualmente hacia el extremo de la espina, formándose profundas excavaciones en las caras lateral, anterior y posterior de la espina de las cervicales posteriores y las dorsales anteriores (ver figura 4.3.9). Esta morfología no se puede observar en las cervicales de *Galvesaurus* y aunque las vistas anterior y posterior de la vértebra dorsal CLH-16 podrían ser engañosas, las diferencias se discuten en el capítulo 4.1, donde se especifica que esta vértebra se trata de una dorsal media y por tanto no comparable con este carácter de *Cetiosaurus*.
- presencia de “excavación lateral accesoria”: con este carácter Upchurch y Martin (2002) se refieren a la existencia de una cavidad lateral profunda a cada lado del arco neural inmediatamente debajo del proceso transversal dejando solo una lámina de hueso en la zona media de las dorsales anteriores y medias. Esta cavidad se sitúa claramente en la zona lateral del arco neural. En *Galvesaurus* en cambio sí que existe una cavidad neumática bajo los procesos transversos, pero esta es consecuencia de que las láminas centrodiapofisiales anterior y posterior se proyectan mucho hacia lateral y, aunque podría tener el mismo significado funcional que en *Cetiosaurus* (y en muchos otros saurópodos que la poseen) no se trata del mismo carácter.

- arcos hemales sin proyección caudal en la zona distal: además de ser un estado simpliomórfico, no se ha conservado en *Galvesaurus* el extremo distal de ningún arco hemal.
- arcos hemales más expandidos lateromedialmente que anteroposteriormente por debajo del canal hemal: esta característica hace seguramente referencia a que justo bajo el canal hemal la dimensión lateromedial sería superior a la anteroposterior en *Galvesaurus*. Sin embargo, una observación en detalle del arco hemal demuestra que es justamente lo contrario, más expandida anteroposteriormente que lateromedialmente.
- presencia de crestas longitudinales en caudales medias y anteriores: estas crestas no están presentes en *Galvesaurus*. Aunque sí que se mantiene un pequeño tubérculo en CLH15 este se considera un vestigio del proceso transversal (ver capítulo 4.5)
- escápula con sección oval “en la parte anterior”: este carácter que sin duda hace referencia a la sección de la lámina escapular es erróneo para *Galvesaurus*. Aunque en un momento del texto Sánchez-Hernández (2005) indica que la única diferencia entre las escápulas de *Galvesaurus* y *Cetiosaurus* es la sección de la lámina escapular (“presentan escápulas similares excepto por la sección de la lámina escapular”), posteriormente menciona que ambos géneros comparten una morfología ovalada de dicha sección. La sección de la lámina escapular de *Galvesaurus* es claramente plana en ambas caras lateral y medial, con una dimensión dorsoventral marcadamente mayor que lateromedial (figura 4.6.1)

Aunque luego no lo menciona en la discusión Sánchez-Hernández (2005) menciona en la descripción de los huesos que *Galvesaurus* presenta una de las autapomorfias de *Cetiosaurus oxionensis*: la presencia de estructura en “forma de lengua” en las dorsales, la cual incluso define como una sinapomorfia “común entre ambos géneros”. Sin embargo aquí incurre en un error, ya que aunque esa estructura existiese en CLH-16 (que no es así como se pone de manifiesto en el capítulo 4.3) no sería válida ya que la autapomorfia definida por Upchurch y Martin (2002) y Upchurch *et al.*, (2004) hace referencia a las vértebras caudales anteriores y no a las vértebras dorsales.

Por otro lado es posible excluir a *Galvesaurus* de Cetiosauridae en base a dos puntos principales. El primero de ellos es que *Galvesaurus* no presenta ninguna de las sinapomorfias que Upchurch *et al.* (2004) asignan a esta familia:

- presencia de profundos pleurocelos, pero sin dividir. *Galvesaurus* presenta el pleurocelo dividido al menos en las cervicales medias (como GAL00/CL/48, ver

figura 4.2.4). El hecho de que presenten dividido el pleurocelo en las cervicales medias y sin dividir en las cervicales posteriores está presente en neosaurópodos como *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1902).

- Existencia de una cavidad neural abierta al exterior por un pequeño foramen, al menos en las vértebras dorsales. No están conservadas las dorsales posteriores de *Galvesaurus* y en las medias, no existe ninguna cavidad excavada en el arco como la de *Cetiosaurus* (aunque si una cavidad neumática, pero de construcción muy diferente, ver capítulo 4.3 y más abajo).
- Existencia de una excavación lateral profunda a cada lado del arco neural inmediatamente debajo del proceso transversal dejando solo una lámina de hueso en la zona media de las dorsales anteriores. No se han conservado dorsales anteriores de *Galvesaurus*. La dorsal media que se ha conservado presenta una profunda cavidad bajo los procesos transversos, pero esta es consecuencia de que las láminas centrodiapofisiales anterior y posterior se proyectan mucho hacia lateral más que de una excavación en el arco neural como la que se puede observar en *Cetiosaurus*.

El segundo es que *Galvesaurus* presenta numerosos caracteres derivados que permanecen primitivos en Cetiosauridae. Entre ellos destaca el gran desarrollo de los pleurocelos cervicales, ya que en *Galvesaurus* los centros cervicales están neummatizados por amplias *camerae* que se extienden prácticamente por todo el interior del centro vertebral y separándose la izquierda de la derecha por una lámina, sin embargo los pleurocelos de Cetiosauridae no se extienden hacia el interior del cuerpo vertebral (Upchurch y Martin, 2002), lo cual es típico de saurópodos primitivos que no han alcanzado el grado de neummatización de las vértebras presente en saurópodos más derivados como los neosaurópodos. Otros caracteres derivados presentes en *Galvesaurus* y ausentes en Cetiosauridae son la lámina lateral accesoria que conecta la lámina postzigodiapofisial (podl) y la espinoprezigapofisial (sprl) en las cervicales posteriores; presencia de una excavación en la zona dorsal de la parapófisis separada del pleurocelo por un septo de hueso; relación longitud del centro vertebral / altura en la cara posterior superior a 4 al menos en las cervicales medias, contacto entre láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial en las dorsales medias; proceso triangular aliforme en las espinas dorsales; sacro compuesto de 5 vértebras fusionadas; caudales anteriores ligeramente procélicas; posición anterior del arco neural en las caudales; ausencia de barra (“crus bridging”) que conecta los extremos proximales de los chevrones en las caudales medias; rama isquiática con sección rectangular; y extremos distales de los isquion casi coplanares.

Se demuestra por tanto que las pruebas aportadas por Sánchez-Hernández (2005) para asignar a *Galvesaurus* a la familia Cetiosauridae no se sostienen, ya que se basan en su mayoría en caracteres mal identificados y erróneamente interpretados, y cuando no es así, constituyen simplesiomorfias o sinapomorfias de Eusauropoda. Por el contrario se aportan pruebas que permiten excluir a *Galvesaurus* de esta familia de eusaurópodos.

5.3.2 EL CLADO TURIASAURIA

Basándose en el análisis filogenético elaborado para determinar la posición filogenética de *Turiasaurus riodevensis*, Royo-Torres *et al.* (2006) definen el taxón Turiasauria. Se trata de un clado basado en el tallo, que incluye a todos los eusaurópodos más relacionados con *Turiasaurus riodevensis* que con *Saltasaurus loricatus*. Los saurópodos integrantes de este clado son, según estos autores, los tres saurópodos definidos hasta el momento en la formación Villar del Arzobispo: *Turiasaurus riodevensis*, *Losillasaurus giganteus* y *Galvesaurus herreroi*. La diagnosis de Turiasauria incluye cuatro caracteres: espinas neurales verticales en las vértebras cervicales, ausencia de lámina pre y postespinal en las vértebras dorsales, ausencia de cresta acromial en la escápula y extremo proximal del húmero desviado (girado) lateralmente.

***Galvesaurus* no es un Turiasauria**

Royo-Torres *et al.* (2006) sitúan a *Galvesaurus* como un eusaurópodo no neosaurópodo miembro del clado Turiasauria. Sin embargo la hipótesis filogenética aquí presentada demuestra que *Galvesaurus* es un taxón más derivado incluido en Macronaria. Esta significativa diferencia de la posición filogenética de *Galvesaurus* con respecto a la propuesta por Royo-Torres *et al.* (2006), es consecuencia de las interpretaciones inadecuadas de algunos caracteres, así como de no haber tenido acceso a todo el material.

Entre los caracteres que provocan esta diferencia los hay de tres tipos. Aquellos cuya correcta codificación contribuye a situar a *Galvesaurus* en grupos más inclusivos que los eusaurópodos no neosaurópodos como por ejemplo la situación del arco neural de las vértebras caudales, que se sitúan en posición anterior (y no en posición media como indican Royo-Torres *et al.*, 2006) lo que según algunos autores constituye una sinapomorfia de los saurópodos Titanosauriformes (Wilson, 2002) y en este trabajo se ha identificado como una sinapomorfia de *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* +

(*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))), lo que indudablemente sitúa a *Galvesaurus* en una posición bastante más derivada.

Otro tipo son aquellos caracteres muy restrictivos de los eusaurópodos no neosaurópodos o de algunos de los clados que integran este grupo como Cetiosauridae, Omeisauridae y especialmente Turiasauria y cuya asignación no es acertada en el estudio cladístico de Royo-Torres *et al.* (2006). Esta es otra de las causas por las que en dicho estudio *Galvesaurus* era considerado un eusaurópodo turiasaurio. En la revisión realizada se ha detectado que algunos de los caracteres asignados por Royo-Torres *et al.* (2006), en realidad no se han conservado, o bien su estado se ha modificado de manera que la polaridad resultante era compartida con diversos clados de saurópodos y por tanto no eran exclusivos de los eusaurópodos no neosaurópodos o de los clados que los integraban.

Entre estos caracteres modificados para *Galvesaurus* destacan:

- La presencia de pleurocelo dividido en la vértebras cervicales de *Galvesaurus* (carácter 108; Harris, 2006) presente en varios saurópodos, pero ausente en Turiasauria y Cetiosauridae (clado para el que constituye una sinapomorfía, ver capítulo anterior). Royo-Torres *et al.* (2006) asignaron a *Galvesaurus* el carácter que implicaba tener un pleurocelo sin dividir, el cual hubiese compartido con *Losillasaurus* y *Turiasaurus* (Harris, 2006; Royo-Torres *et al.*, 2006), lo que contribuyó a que en su hipótesis filogenética se incluyese a *Galvesaurus* en Turiasauria.
- La presencia de la zona dorsal de las parapófisis cervicales excavadas y separadas del pleurocelo, carácter que muestra una diversa distribución entre algunos neosaurópodos como *Camarasaurus*, *Brachiosaurus* e incluso *Diplodocus* (carácter 110; Harris, 2006). Este carácter es claramente distinto al que se observa en *Cetiosaurus* y *Patagosaurus* (Upchurch *et al.*, 2004; Harris, 2006) y especialmente en los Turiasauria *Turiasaurus* (Royo-Torres *et al.*, 2006) y *Losillasaurus* que presentan una excavación dorsal en las parapófisis pero no separada del pleurocelo por medio de ningún septo de hueso, carácter que Royo-Torres *et al.* (2006) habían asignado a *Galvesaurus*.
- Tampoco se conocen las cervicales anteriores de *Galvesaurus* a pesar de lo cual Royo-Torres *et al.* (2006) le asignan el carácter que implica que la altura dorsoventral del arco neural es inferior a 1,25 veces la altura del centro vertebral en vista posterior (carácter 112; Harris, 2006), carácter que compartiría con algunos clados terminales de saurópodos basales como *Shunosaurus* y de eusaurópodos, como *Omeisaurus* y *Mamenchisaurus* y de *Euhelopus*

(considerado un eusaurópodo por Upchurch *et al.* (2004) y Royo-Torres *et al.* (2006)), los únicos entre los que saurópodos que presentan este estado derivado. Eso explicaría la ubicación de *Galvesaurus* entre los clados de saurópodos más basales en la hipótesis de Royo-Torres *et al.* (2006).

- A pesar de que no es posible determinar en *Galvesaurus* la presencia o ausencia de cresta acromial en la escápula al estar erosionada la parte más dorsal de la lámina proximal de la misma, Royo-Torres *et al.* (2006) indican su ausencia (0, carácter 2009; Harris, 2006) la cual comparte con *Turiasaurus*, *Omeisaurus* y *Shunosaurus*.
- Lo mismo sucede con el margen anteroposterior del coracoides redondeado (carácter 218; Harris, 2006), carácter que, a pesar de no haberse conservado en *Galvesaurus*, fue asignado a dicho género por Royo-Torres *et al.* (2006). Este carácter sería compartido con *Kotasaurus*, *Cetiosaurus*, *Patagosaurus* y *Omeisaurus* (Upchurch *et al.*, 2004; Harris, 2006) lo que de nuevo explicaría la afinidad de *Galvesaurus* con los taxones basales de saurópodos en la hipótesis de Royo-Torres *et al.* (2006).
- Según Royo-Torres *et al.* (2006) el margen lateral de la placa esternal de *Galvesaurus* es cóncavo, carácter que además de compartir con los titanosaurios, clado del que según Wilson (2002) es una sinapomorfía, compartiría exclusivamente con *Losillasaurus* y *Turiasaurus* (Harris, 2006; Royo-Torres *et al.* 2006) entre los saurópodos no titanosaurios y constituiría sin duda una de las razones de que estos tres taxones se agrupasen en Turiasauria. Sin embargo esta asignación es inadecuada (ver discusión en capítulo 4.8), ya que el margen lateral de la placa esternal de *Galvesaurus* no se ha conservado y una reconstrucción del mismo difícilmente permitiría asignarle dicha morfología (carácter 221; Harris, 2006).

El último tipo de caracteres modificados son aquellos en los que Royo-Torres *et al.* (2006) codifican como caracteres ausentes (“?”) algunos que sí están presentes en *Galvesaurus* y cuyo estado corregido es además distinto al de *Losillasaurus* y *Turiasaurus* e incluso de una gran mayoría de eusaurópodos no neosaurópodos. De esta forma, obviando caracteres que hacen que se distinga a *Galvesaurus* de estos taxones, también se ha contribuido a situarlo erróneamente en Turiasauria. Entre ellos se puede distinguir en *Galvesaurus* la proyección horizontal del proceso transversal de las vértebras dorsales (carácter plesiomórfico) que lo diferencia del estado derivado (orientado a 45°) presente en *Cetiosaurus*, *Omeisaurus* y *Patagosaurus* y especialmente en *Losillasaurus* y *Turiasaurus*, entre otros saurópodos (Harris, 2006; Royo-Torres *et al.*, 2006). También se obvia la morfología de la articulación distal del húmero, la cual

es plana anteroposteriormente en *Galvesaurus* y no se curva de manera que se observe en las cara anterior y posterior del húmero, por lo que en el presente estudio se la ha asignado el estado primitivo en contra del estado derivado asignado por Royo-Torres *et al.* (2006) a *Losillasaurus* y *Turiasaurus* y que contribuye de nuevo a explicar porque se agruparían en Turiasauria estos tres taxones en la hipótesis de Royo-Torres *et al.* (2006).

Galvesaurus carece de tres de los cuatro caracteres que Royo-Torres *et al.* (2006) consideran diagnósticos de Turiasauria, *Galvesaurus* solo presenta uno de ellos, ausencia de láminas pre y postespinal. Pero al igual que ocurre por definición, en todos los saurópodos, al tratarse de un carácter simplesiomórfico y que por tanto está presente en saurópodos de los más diversos clados, como por ejemplo: en el saurópodo basal *Shunosaurus*, en el eusaurópodo *Cetiosaurus*, en el neosaurópodo basal *Haplocanthosaurus*, en el macronario basal *Camarasaurus* e incluso *Phuwiangosaurus* (Harris, 2006; Upchurch *et al.*, 2004).

El resto de los caracteres diagnósticos del clado Turiasauria no están presentes o son distintos en *Galvesaurus* de lo estimado por Royo-Torres *et al.* (2006). Dos de ellos hacen de nuevo referencia a estados plesiomórficos de sendos caracteres: espinas cervicales verticales, que no se han conservado en *Galvesaurus* y por tanto no se les puede asignar un estado; y ausencia de cresta acromial, que sí se observa claramente en la escápula de *Galvesaurus*.

El cuarto de los caracteres diagnósticos no está definido ni en la hipótesis filogenética de Upchurch *et al.* (2004), que es la que utiliza Royo-Torres *et al.* (2006) como base de su estudio filogenético, ni tampoco ha sido definida o cuantificada en el mismo. Sin embargo la diferencia en la proyección lateral del húmero de *Turiasaurus* respecto al de *Galvesaurus* es evidente, presentando éste último valores similares a *Brachiosaurus* entre otros saurópodos (figura 4.7.6)

Posición filogenética de *Losillasaurus*

El estudio filogenético presentado en este trabajo indica que *Losillasaurus* es un eusaurópodo no neosaurópodo como ya habían indicado Harris y Dodson (2004) y se había confirmado en anteriores trabajos (Harris, 2006; Barco *et al.*, 2006a). Sin embargo hay dificultades en emplazar a *Losillasaurus* dentro de Turiasauria como indicaba la hipótesis de Royo-Torres *et al.* (2006), ya que no comparte un ancestro común y exclusivo con *Turiasaurus* y por tanto no forma un grupo monofilético.

Las causas de esta diferencia hay que buscarlas de nuevo en los caracteres que se han modificado con respecto al trabajo de Royo-Torres *et al.* (2006) y especialmente en

aquellos que contribuyen a agrupar a *Losillasaurus* y *Turiasaurus* en un mismo clado en la hipótesis de Royo-Torres *et al.* (2006). Aunque estos autores no publican un listado de sinapomorfias de Turiasauria ni de sus clados internos, se ha procesado la matriz publicada por estos autores y se han detectado entre los caracteres ahora corregidos a tres de los que contribuyen a agrupar a *Losillasaurus* y *Turiasaurus*. Son los siguientes:

- Carácter 231: Royo-Torres *et al.* (2006) lo consideran como una sinapomorfia de Turiasauria, según la cual *Galvesaurus* y sobre todo *Turiasaurus* y *Losillasaurus* compartirían la morfología de la articulación distal del húmero expandida hasta la cara caudal y anterior del mismo. Este carácter se ha corregido para asignarle el estado primitivo tanto en *Losillasaurus* como en *Galvesaurus*.
- Carácter 273: según Royo-Torres *et al.* (2006) este carácter está ausente (“?”) en *Turiasaurus* y *Losillasaurus* y presenta un estado primitivo en *Galvesaurus*, por lo que el cladograma toma al estado primitivo revertido como otra sinapomorfia de *Turiasaurus*. Ésta queda sin efecto al corregir este carácter, referente a la morfología en sección rectangular de la rama isquiática del isquion, el cual es derivado tanto en *Losillasaurus* como en *Galvesaurus*.
- Carácter 232: el estado derivado de este carácter que hace referencia a la presencia de una depresión en la zona posterodistal del húmero, entre ambos cóndilos, es considerado por Royo-Torres *et al.* (2006) como una sinapomorfia del nodo que contiene al ancestro común a *Turiasaurus* y *Losillasaurus*. Sin embargo la corrección de este carácter para *Losillasaurus*, a quien se le asigna el estado primitivo, deja a esta sinapomorfia sin efecto.

Al revisar los caracteres diagnósticos presentado por Royo-Torres *et al.* (2006) para Turiasauria y compararlos con *Losillasaurus* se observa que tampoco son demasiado determinantes, más bien al contrario: en *Losillasaurus* no se han conservado la verticalidad de la espina neural cervical, ni la presencia o ausencia de la cresta acromial (no existe escápula de *Losillasaurus*). Para medir la proyección lateral del húmero debería haber quedado registrada toda la zona proximal del mismo, aunque por comparación con el húmero de otros saurópodos el de *Losillasaurus* no parece más proyectado lateralmente que el de otros eusaurópodos como *Omeisaurus*, *Mamenchisaurus* o *Cetiosaurus* (ver figura 4.7.6) La ausencia de lámina pre y postespinal es, como se menciona anteriormente, un carácter plesiomórfico entre los saurópodos y su constatación en *Losillasaurus* no debe tener implicaciones diagnósticas.

Turiasauria es un clado parafilético

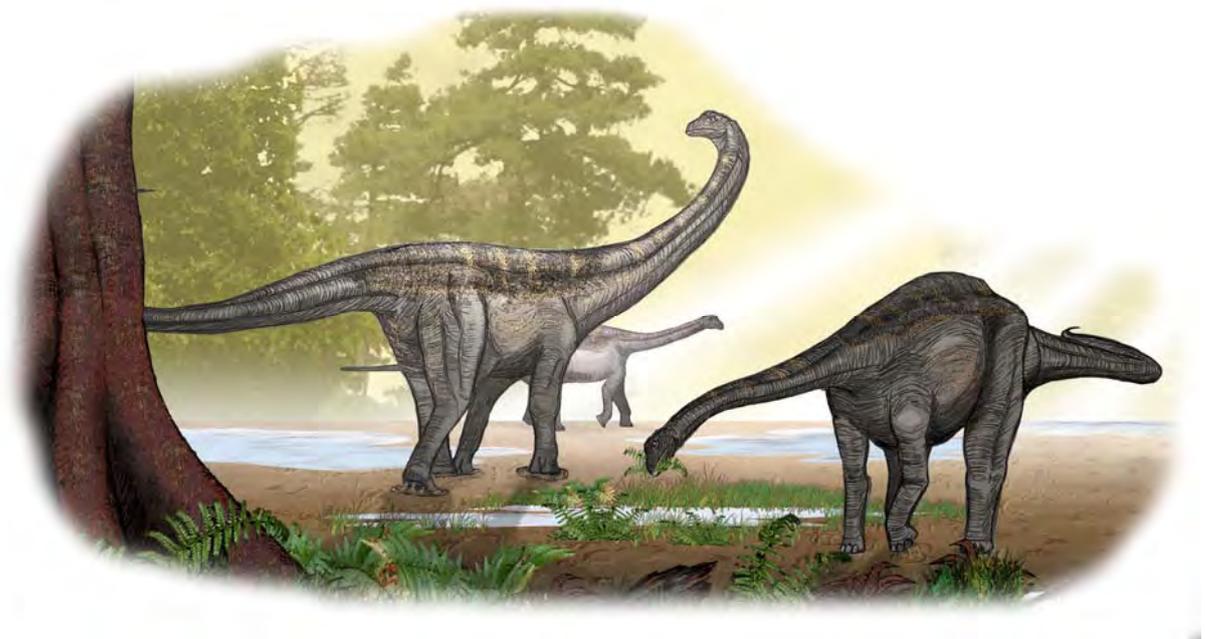
La inclusión de un gran número de caracteres asignados de forma inadecuada a los tres taxones incluidos en este clado, *Losillasaurus*, *Turiasaurus* y especialmente a *Galvesaurus*, en el estudio filogenético de Royo-Torres *et al.* (2006) ha motivado que una revisión de los mismos su situación filogenética se modifique en el cladograma de los saurópodos de forma notable.

La situación filogenética de *Galvesaurus*, claramente un macronario no titanosauriforme, y especialmente la de *Losillasaurus*, grupo hermano de *Turiasaurus* y todos los saurópodos más derivados, pero sin compartir un ancestro común exclusivo, convierte formalmente a Turiasauria en un clado parafilético, o al menos en un clado que momentáneamente solo está constituido por *Turiasaurus*. Habrá que esperar a que se publique un estudio más extenso de los materiales de *Turiasaurus* y *Losillasaurus* y a que avancen los conocimientos sobre los eusaurópodos no neosaurópodos y los neosaurópodos basales para saber si la cercanía que se observa entre *Turiasaurus* y *Losillasaurus* se mantiene.



paleobiogeografía

	6.1 Introducción.....	277
6.2 El reemplazamiento de las faunas de saurópodos y otros dinosaurios a comienzos del Cretácico.....		278
6.3 Los dinosaurios de la Península Ibérica en el tránsito Jurásico-Cretácico.....		280
	6.4 Conclusiones paleobiogeográficas.....	289



capítulo 06

6.1 INTRODUCCIÓN

La teoría de Tectónica de Placas es el marco conceptual capaz de proponer modelos para explicar observaciones tan dispares como la disposición actual de las montañas, o la distribución paleobiogeográfica de los dinosaurios durante el Mesozoico. El principal argumento de esta teoría es que las placas tectónicas, y con ellas sus masas terrestres, se mueven lateralmente. De esta manera, a lo largo de la historia terrestre los continentes se han separado y unido, y con ellos las faunas de vertebrados terrestres que vivían en ellas (Canudo, en prensa).

El desplazamiento de las placas tectónicas puede crear barreras geográficas para los dinosaurios, como la formación de montañas o de océanos, o puede producir conexiones terrestres entre las masas de tierra firme inicialmente separadas (Galton, 1977; Pereda-Suberbiola, 1994; Sereno, 1999; Escaso *et al.*, 2007a; Gheerbrant y Rage, 2006). Esto condiciona la diversidad y distribución de las faunas de dinosaurios, las cuales pueden ser interpretadas a nivel temporal por los cambios paleogeográficos condicionados por el movimiento de las placas tectónicas durante el Mesozoico.

La fragmentación de los continentes motiva la separación de las faunas y genera procesos de vicarianza. Por el contrario la reagrupación de las masas emergidas produce intercambios de faunas rápidos, casi inmediatos, que son reconocibles en el registro fósil de dinosaurios. Es por ello que la distribución de los dinosaurios son un buen indicador de las conexiones o del aislamiento entre los continentes durante el Mesozoico (Russell, 1993; Sereno *et al.*, 1994; Molnar, 1997; Le Loeuff, 1997; Mateus, 2006; Gheerbrant y Rage, 2006; Escaso *et al.*, 2007a).

El estudio del contexto paleobiogeográfico de *Galvesaurus* y sus implicaciones, dada su situación geográfica y su posición filogenética, representa una magnífica oportunidad para profundizar en este asunto en dos frentes. El primero conocer el papel de *Galvesaurus* en la evolución de los mal conocidos neosaurópodos y macronarios basales en Europa, lo que permitiría aportar información adicional a esta parte del cladograma. Pero también para aportar información adicional a la manera en que las faunas de dinosaurios han evolucionado en el contexto espacial y temporal en la Península Ibérica y su entorno pre y post fractura de Pangea a finales del Jurásico.

6.2 EL REEMPLAZAMIENTO DE LAS FAUNAS DE SAURÓPODOS Y OTROS DINOSAURIOS A COMIENZOS DEL CRETÁCICO

El tránsito Jurásico-Cretácico es un periodo fundamental en la historia evolutiva de los saurópodos, aunque poco conocido. El Jurásico Superior se caracteriza por la abundancia y diversidad de neosaurópodos en algunas partes del mundo como es la Formación Morrison (Estados Unidos) y las *Tendaguru beds* (Tanzania). En éstas se han descrito diplodocoideos basales y derivados, macronarios basales, titanosauriformes basales y posiblemente también derivados (titanosaurios). Por otro lado el Cretácico Superior está prácticamente dominado por los titanosaurios a nivel global (McIntosh, 1990; Wilson y Sereno, 1998) y los rebaquisáuridos en algunas partes de Gondwana (Sereno y Wilson, 2005). Este relevo de las faunas de saurópodos respecto al Jurásico Superior se produce a lo largo del Cretácico Inferior, pero se desconoce el modo en que ocurre debido a la escasez de ejemplares relativamente completos en este periodo, especialmente al comienzo del Cretácico. En otros grupos de dinosaurios destaca el reemplazo de los estegosaurios por los anquilosaurios entre los tireóforos y los camptosáuridos por los iguanodóntidos entre los ornitópodos medianos-grandes (Canudo, en prensa).

Sin embargo esta renovación no supuso la extinción inmediata de las típicas formas jurásicas, ya que por ejemplo los diplodocoideos y estegosaurios siguieron presentes en el Cretácico Inferior de Laurasia (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2003; 2005b), aunque estas formas jurásicas quedaron residuales y progresivamente fueron desapareciendo durante el Cretácico Inferior. Para explicar como se produce este relevo en Norteamérica existen bastantes datos (Bakker, 1998), pero esto no es extensivo a otras partes del mundo, donde el tiempo y el modo en que se produjo es bastante desconocido, debido a la escasez de registro de dinosaurios en la base del Cretácico.

El relevo de la fauna de dinosaurios pudo estar relacionado con un enfriamiento producido al final del Jurásico, detectado al menos, hasta el Berriasiense medio (Chumakov, 2003). Las conexiones entre el Tetis y los mares del norte, producirían un aislamiento termal de las latitudes medias del hemisferio norte (Chumakov, 2003), lo que permite distinguir una provincia boreal y otra tética en Laurasia. En torno al tránsito entre el Jurásico y el Cretácico se acelera la fragmentación de Pangea, con la propagación del *rifting* desde el Atlántico Central hacia el dominio del Atlántico Norte y la apertura gradual de la cuenca oceánica nordatlántica (Ziegler, 1988), quedando bien separadas la masa continental europea de la norteamericana y generándose un escenario en el que sería imposible la relación directa entre los dinosaurios de una y otra parte del océano.

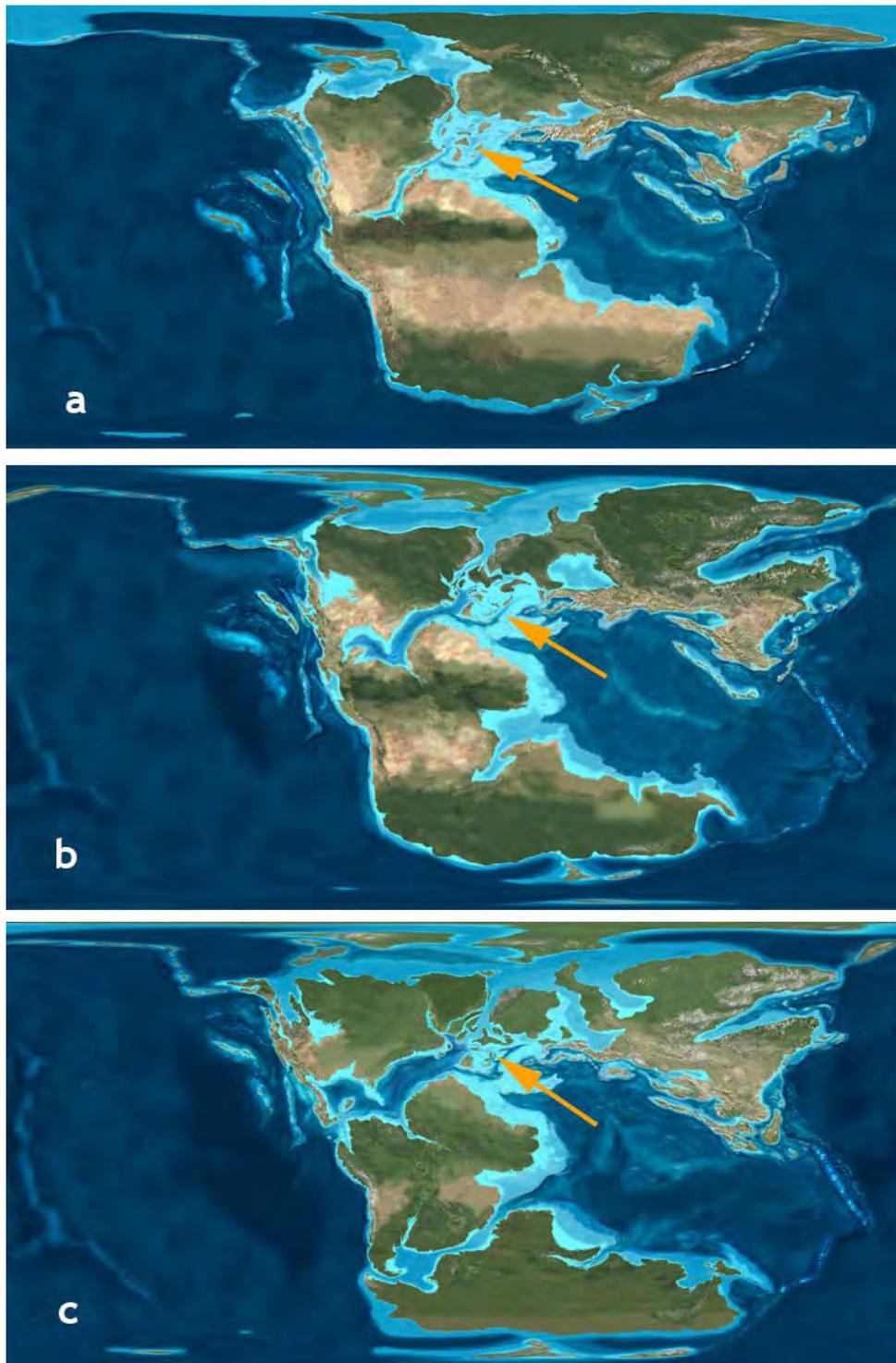


Figura 6.1:
Disposición de los continentes a principios del Jurásico Medio (a), a principios del Jurásico Superior (b) y a principios del Cretácico Inferior (c). Gráficos tomados de De Ron Blakey (<http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/>).

Su privilegiada situación paleogeográfica durante la fragmentación de Pangea hace de la Península Ibérica, situada en la denominada provincia tética de Laurasia, una de las áreas privilegiadas para investigar este relevo de faunas en el tránsito Jurásico-Cretácico.

6.3 LOS DINOSAURIOS DE LA PENÍNSULA IBÉRICA EN EL TRÁNSITO JURÁSICO-CRETÁCICO

La Península Ibérica desde la fragmentación de la Pangea ha ocupado una posición clave para entender y explicar las relaciones entre las faunas de dinosaurios de Gondwana y Laurasia, las conexiones entre Europa y Norteamérica o la presencia de endemismos (Galton, 1977; Pereda-Suberbiola, 1994; Sereno, 1999; Canudo y Salgado, 2003; Barco *et al.*, 2004c; Royo-Torres *et al.*, 2006).

La razón es la mezcla en la Península Ibérica de taxones gondwánicos, laurasiáticos y endemismos, cuya consecuencia es la ambigüedad paleobiogeográfica de la Península Ibérica desde el Jurásico Superior y durante el Cretácico (Canudo, 2006b), lo que hace de esta zona del planeta un verdadero laboratorio de la evolución de las faunas de dinosaurios.

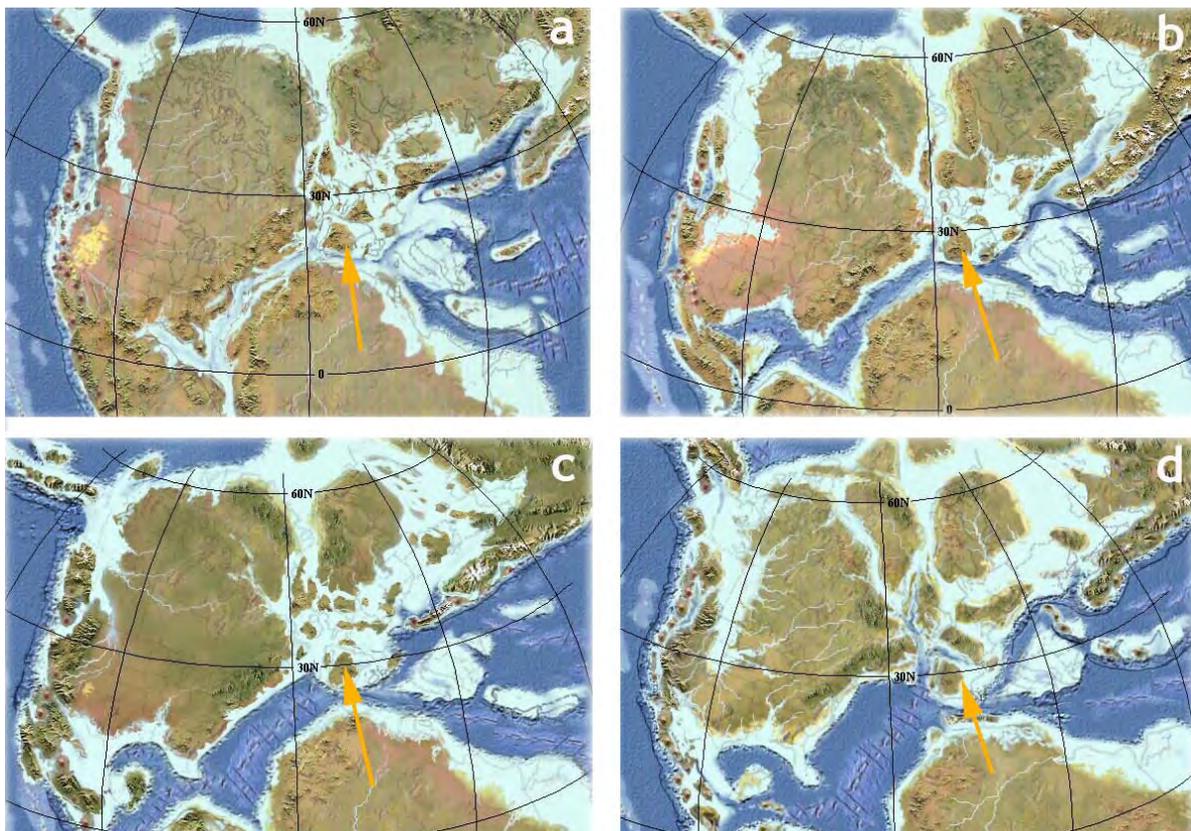


Figura 6.2:

Detalle de la ubicación de la Península Ibérica a principios del Jurásico Medio (a), a principios del Jurásico Superior (b) y a principios del Cretácico Inferior (c). Gráficos tomados de De Ron Blakey (<http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/>).

Uno de los momentos claves para entender esta ambigüedad paleobiogeográfica es el tránsito entre el Jurásico-Cretácico (figuras 6.1 y 6.2). Los modelos paleogeográficos proponen que la Península Ibérica se encuentra separada de Gondwana y de Norteamérica (Dercout, 2000; Blakey, 2004). Sin embargo, en los últimos años se han realizado singulares y abundantes descubrimientos de dinosaurios en Portugal y España que no concuerdan por completo con una simple evolución vicariante a partir del final del Jurásico, debido a que los intercambios faunísticos, las extinciones locales, y los endemismos tuvieron un papel significativo en la estructuración de las faunas de dinosaurios de la Península Ibérica (Canudo *et al.*, en prensa).

Dinosaurios de la Formación Morrison en el Jurásico Superior de Portugal

La proximidad morfológica y sistemática de algunos dinosaurios del Kimmeridgiense de Portugal y de la Formación Morrison (Estados Unidos) es una conclusión común entre los investigadores que han estudiado los dinosaurios del final del Jurásico en Portugal (Pérez-Moreno *et al.*, 1999; Rauhut, 2003; Mateus, 2006; Mateus *et al.*, 2006; Malafaia *et al.*, 2007). De hecho es hasta el momento la única evidencia de dinosaurios intercontinentales, la cual está bien documentada, según estos autores, en algunos taxones de terópodos y de tireóforos.

Hay tres géneros de terópodos descritos en la Formación Morrison reconocidos identificados también en el Jurásico Superior de Portugal: *Ceratosaurus*, *Torvosaurus* y *Allosaurus* (Antunes y Mateus, 2003). En Portugal, se ha descrito un fragmento de tibia izquierda de *Torvosaurus* y un fémur y tibia de *Ceratosaurus*. Con este material, Mateus *et al.* (2006) apuntan que el género de la Formación Morrison *Ceratosaurus dentisulcatus* Madsen y Welles 2000 también se encuentra en Portugal, aunque lo fragmentario de este material postcranial indica que estas determinaciones habría que usarlas con cautela (Ortega *et al.*, 2006).

El registro de *Allosaurus* produce menos dudas para estos autores. De hecho, se han asignado a *Allosaurus fragilis* los restos de terópodo recuperados en el yacimiento Andrés (Portugal). El taxón *A. fragilis* es abundante en la Formación Morrison y su presencia en la Península Ibérica supondría una clara evidencia de una especie transoceánica (Pérez-Moreno *et al.*, 1999; Malafaia *et al.*, 2007). Sin embargo, la asignación del terópodo del yacimiento Andrés a la especie *A. fragilis* se ha puesto en duda recientemente. Para Mateus *et al.* (2006), los restos hallados en Portugal presentan sensibles diferencias con la especie norteamericana, especialmente caracteres menos derivados, por lo que afirman que pertenecería a otra especie que describen como *Allosaurus europaeus* Mateus, Welles y Antunes, 2006. La conclusión es clara, el

género *Allosaurus* presenta una evolución vicariante en la Península Ibérica y Norteamérica en el Kimmeridgiense. Por tanto, la conexión entre los dos continentes deja de existir en un momento anterior al Kimmeridgiense.



Figura 6.3:
Reconstrucción de un allosáurido. Tomado de Canudo et al. (en prensa).

Junto a *Allosaurus fragilis*, las mejores evidencias de la presencia conjunta de especies intercontinentales en la Formación Morrison y en la Península Ibérica la han ofrecido los tireóforos. Recientemente se ha descrito un ejemplar de Stegosauridae asignado a *Stegosaurus* cf. *ungulatus* (Escaso et al., 2007). *Stegosaurus* es uno de los dinosaurios más conocidos de la Formación Morrison por sus espectaculares placas dérmicas. El ejemplar portugués se encontró en sedimentos del Kimmeridgiense – Titónico inferior, es decir en niveles de edad similar que la Formación Morrison en Norteamérica (Escaso et al., 2007a). Hasta el momento, el ejemplar de *Stegosaurus* de Portugal representa el mejor ejemplo de un taxón compartido entre la Formación Morrison y la Península Ibérica, con presencia a ambos lados del proto-Atlántico Norte en el Kimmeridgiense. Sin embargo, el material no es lo suficientemente diagnóstico para tener la certeza que se trata de la misma especie, y podría suceder lo mismo que con *Allosaurus* (Canudo, en prensa).

Los dinosaurios endémicos ibéricos

El registro de terópodos del final del Jurásico de Portugal está compuesto además por géneros encontrados exclusivamente en la Península Ibérica como *Aviatyrannis* y *Lourinhanosaurus*. *Aviatyrannis* junto *Stokesosaurus* de la Formación Morrison representan a los tiranosauroides más antiguos del registro, indicando que su origen es el Jurásico Medio-Superior de Europa / Norteamérica (Rauhut, 2003). Su presencia en ambas masas continentales se puede explicar por vicarianza, ya que el origen de este grupo podría estar en el Jurásico Medio (Rauhut, 2003).

Algo similar podría haber sucedido con los driosáuridos, hipsilofodóntidos y camptosáuridos que comparten Portugal y la Formación Morrison (Antunes y Mateus, 2003).

El grupo de dinosaurios que registra los ejemplares más completos del final del tránsito Jurásico-Cretácico en la Península Ibérica son los saurópodos, aunque son a su vez el grupo más enigmático respecto a sus relaciones sistemáticas y paleobiogeográficas. La mejor evidencia de su singularidad es la descripción de 6 taxones nuevos (*Lusotitan*, *Lourinhasaurus*, *Dinheirosaurus*, *Losillasaurus*, *Galvesaurus* y *Turiasaurus*) ninguno de los cuales se encuentra en la Formación Morrison. *Lusotitan* es el único taxón incluido en una familia (Brachiosauridae) presente en la Formación Morrison (*Brachiosaurus*), aunque la existencia de braquiosáuridos en Kimmeridgiense de África indica una clara distribución pangeática (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004). Eso implica que la presencia de *Lusotitan* en la Península Ibérica puede explicarse por una evolución vicariante sin necesidad de manejar la hipótesis de la dispersión.

Sin embargo el resto de taxones de saurópodos son claramente distintos a las familias tradicionales de la Formación Morrison. En algún caso existen formas relacionadas como *Dinheirosaurus*, un diplodocoideo menos derivado que *Diplodocus* y fuera de la familia Diplodocidae (Bonaparte y Mateus, 1999). El actual estado de conocimientos indica que los restos fósiles asignados a Diplodocidae y/o Diplodocinae en la Península Ibérica (Cuenca-Bescós *et al.*, 1997; Royo-Torres y Cobos, 2004) son demasiado fragmentarios para incluirlos en esta familia, pudiendo pertenecer a formas más primitivas fuera de Diplodocidae (Canudo, en prensa).

Por otro lado los saurópodos de la Formación Villar del Arzobispo difícilmente encajan en las familias tradicionales y menos aun en las presentes en la Formación Morrison. Canudo *et al.* (2006b) sugirieron la presencia de un linaje endémico en la Península Ibérica, que Royo-Torres *et al.* (2006) describieron a partir del estudio cladístico de los saurópodos de la Formación Villar del Arzobispo con el nombre de

Turiasauria. Estos autores proponen que Turiasauria fue linaje de eusaurópodos no neosaurópodos presente en la Península Ibérica en el tránsito Jurásico-Cretácico. Además Turiasauria podría tener una distribución en otras partes de Europa en base a la reinterpretación de restos fragmentarios como dientes asignados anteriormente a Camarasauridae (Royo-Torres *et al.*, 2006).

La filogenia de Galvesaurus y sus implicaciones paleobiogeográficas

Sin embargo el estudio filogenético realizado en este trabajo deja por el momento a Turiasauria como un taxón monoespecífico de eusaurópodos no neosaurópodos. Bien es cierto que, aunque fuera de Turiasauria, *Losillasaurus* queda como grupo hermano de *Turiasaurus* y todos los saurópodos más derivados. Por ello no se descarta que futuros descubrimientos o un avance en los conocimientos sobre la filogenia de los saurópodos puedan integrar a ambos taxones en un mismo clado que como apuntan algunos autores se trate de un clado endémico de la Península Ibérica (Canudo *et al.*, 2006b; Royo-Torres *et al.*, 2006).

El taxón que quedaría claramente excluido de Turiasauria según este estudio cladístico es *Galvesaurus*, otro taxón sin relaciones con la bien conocida fauna de saurópodos norteamericanos. Según la hipótesis filogenética presentada *Galvesaurus* estaría relacionado con un clado de macronarios basales, más derivados que *Camarasaurus* y excluidos del clado Titanosauriformes. Este clado incluye además de *Galvesaurus* del Titónico-Berriasiense a otros saurópodos neocomienses como *Venenosaurus* (Berriasiense - Hauteriviense), *Aragosaurus* (Hauteriviense - Barremiense), *Phuwiangosaurus* (Hauteriviense - Valanginiense) y *Cedarosaurus* (Barremiense) y a *Tastavinsaurus* (del Aptiense - Albiense). Aunque Canudo *et al.* (2008b) encuentran otras relaciones filogenéticas para algunos de los géneros mencionados, Royo-Torres (en prensa) define un clado al que denomina Lauriasauria, Este clado incluye a dichos saurópodos a excepción de *Phuwiangosaurus* y *Galvesaurus*, aunque los caracteres diagnósticos que lo definen son muy distintos a los que definen al clado *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Venenosaurus* + *Tastavinsaurus*)), lo que da una idea de que esta zona del cladograma dista mucho de estar resuelta y estas determinaciones deben ser tomadas con precaución (figura 6.4).

Es evidente que las hipótesis filogenéticas clásicas (Salgado *et al.*, 1997; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004; Harris, 2006) funcionan muy bien para los clados más estables (principalmente Titanosauria y Diplodocidae + Dicraeosauridae), sin embargo la inclusión de nuevos taxones “intermedios” generan diversas hipótesis. Además del clásico caso de *Euhelopus*, *Galvesaurus* viene a unirse a esta polémica de la que no están exentas los clados de eusaurópodos, neosaurópodos basales y ahora los macronarios basales.

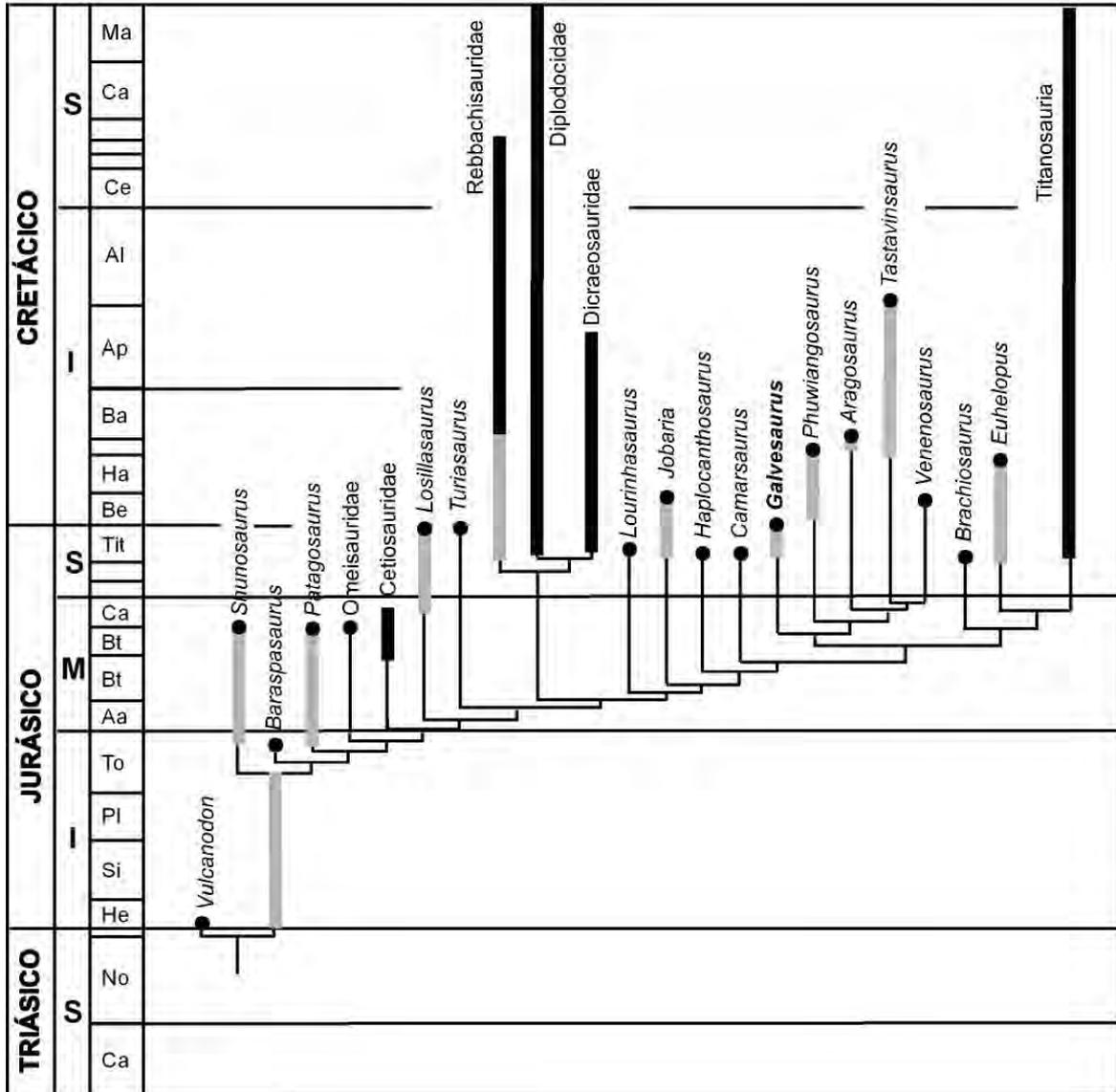


Figura 6.4:

Cladograma resultante del presente estudio filogenético integrado en la escala temporal y en el que se indica (mediante barras grises) el mínimo intervalo sin fósiles que implica dicho cladograma (“mínimum implied gap” según Wilson, 2002). Las barras y puntos negros hacen referencia a los intervalos o momentos para los que existe registro para cada taxón.

Como se comenta anteriormente las clasificaciones de macronarios basales no son todavía fiables, si bien los datos apoyan la existencia de este clado, cuyo origen podría situarse en Pangea en el Jurásico Superior (figura 6.4), y cuyos géneros conocidos podrían haber sufrido una evolución vicariante en distintos puntos de Norteamérica, Asia y la Península Ibérica. Algunas de las marcadas diferencias entre *Galvesaurus* y el resto de los saurópodos de este clado, que motiva que algunas hipótesis sitúen a *Galvesaurus* en otras zonas del cladograma, son posiblemente debidas al aislamiento que sufrió la Península Ibérica desde finales del Jurásico y que motiva la acumulación de autapomorfías en *Galvesaurus*.

Presencia de Dacentrurus en la Cordillera Ibérica

Otro dato significativo sobre los dinosaurios ibéricos es la presencia de estegosaurios distintos de *Stegosaurus* en la Península Ibérica y que no se han hallado en la Formación Morrison. Se trata del género *Dacentrurus* hallado en Portugal, Valencia, Teruel e incluso de forma tentativa en Asturias (Galton, 1991; Escaso *et al.*, 2007b; Casanovas-Cladellas *et al.*, 1995a, b, c, 1999; Cobos *et al.*, 2008; Ortega *et al.*, 2006).

Evidencias icnológicas de faunas endémicas de dinosaurios

Además de los restos directos, también hay evidencias icnológicas que sugieren la presencia de endemismos en la Península Ibérica en el Berriasiense. Se trata de la icnoasociación *Megalosauripus-Therangospodus* en la base del Cretácico de las Tierra Altas en Soria (Barco *et al.*, 2004c; 2006b). El icnogénero *Megalosauripus* (figura 6.5), producido por un gran terópodo, es relativamente abundante en el Jurásico Superior (Oxfordiense superior-Kimmeridgiense) de Europa, Asia y Norteamérica (Lockley *et al.*, 1998a). *Therangospodus* por su parte ha sido atribuida a un pequeño terópodo con comportamiento gregario (Barco *et al.* 2006c) y, además de los yacimientos sorianos, su registro se reduce al hallado en yacimientos del intervalo Oxfordiense-Kimmeridgiense de Asia y Norteamérica (Lockley *et al.*, 1998b). La distribución estratigráfica tan restringida de ambos icnogéneros ha permitido definir la icnoasociación *Megalosauripus-Therangospodus* para el Jurásico Superior (Lockley *et al.*, 1998a, b) y que para estos autores caracterizaría esta intervalo temporal.

La icnoasociación *Megalosauripus-Therangospodus* de las Tierras Altas de Soria se encuentra en la Aloformación Huérteles (Lockley *et al.*, 1998b; Barco *et al.*, 2004c; 2006b, c) datada como Berriasiense (Gómez-Fernández y Meléndez, 1994). Por ello su presencia en Soria es la primera evidencia de su persistencia en la base del Cretácico. Lockley *et al.* (1998b) sugieren que la Aloformación Huérteles tuviese una edad

Jurásico Superior, ya que a la presencia de estos dos icnogéneros de dinosaurio típicos de esa edad, se une la presencia de *Pteraichnus*, un icnogénero de pterosaurio ampliamente distribuido en el Oxfordiense-Kimmeridgiense de Norteamérica. Otros argumentos para reforzar la edad jurásica para esta aloformación es la ausencia casi total de icnitas de grandes ornitópodos ("iguanodóntidos"), que son las faunas típicas del Cretácico Inferior en los cercanos Grupos Enciso y Urbión (Moratalla y Sanz, 1997).

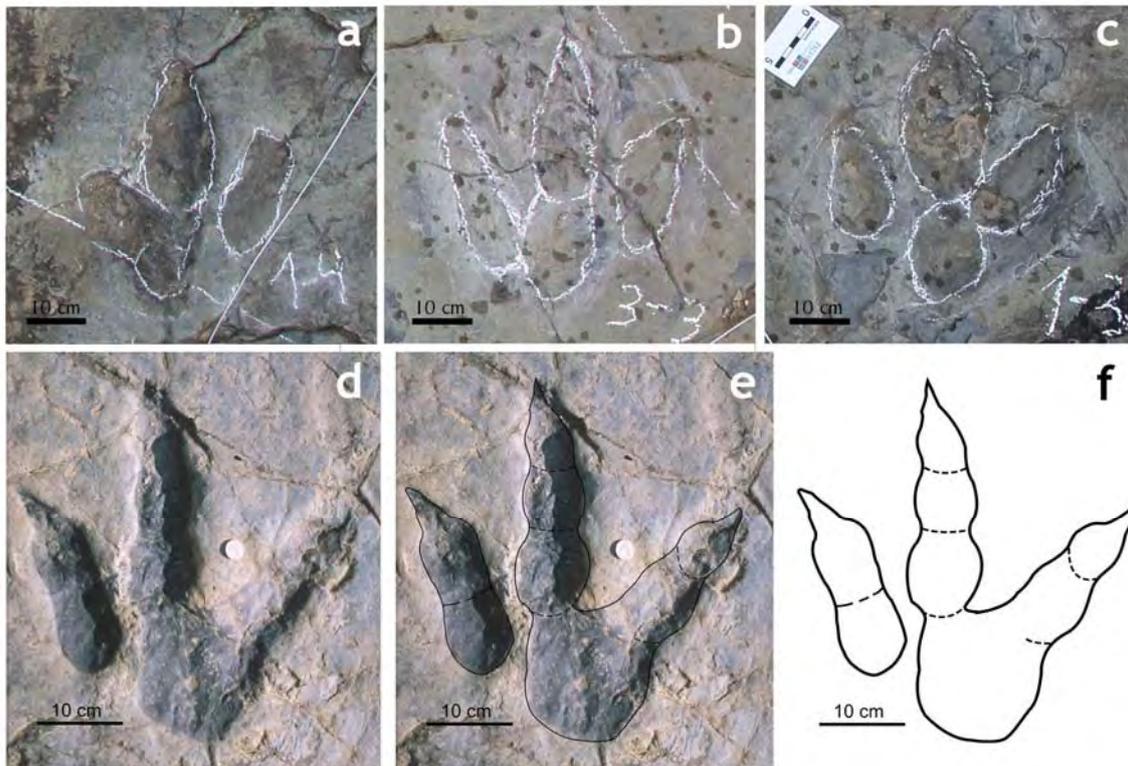


Figura 6.2:

Diferentes icnitas asignadas a *Therangospodus oncalensis* (a, b, c) e icnita asignada a *Megalosauripus sp.* (a), la misma icnita con el contorno de la impresión marcado sobre la foto (b) y solo el contorno de la icnita (c). Tomadas de Barco et al. (2006c) y Barco et al. (2004c).

Sin embargo los estudios basados en la estratigrafía secuencial datan, mediante correlación con otras partes de la Cuenca Occidental de Cameros, la Aloformación Huérteles como Berriasiense medio-superior (Gómez-Fernández y Meléndez, 1994). Esto implica que la presencia de la asociación icnológica *Megalosauripus-Therangospodus* en la Península Ibérica se mantendría hasta el Berriasiense. Hay algunas maneras de interpretar esta aparente contradicción en cuanto a la edad. En primer lugar, algunos de los argumentos para situar la Aloformación Huérteles en el Jurásico Superior parecen poco adecuados. Así la ausencia de icnitas de grandes ornitópodos carece de significado, ya que tanto los grupos Enciso y Urbión son más

modernos (no son Berriasiense) y por tanto contienen una asociación de dinosaurios distinta. Por otra, el registro paleoicnológico del Berriasiense a nivel mundial es muy escaso, por lo que es al menos arriesgado circunscribir la asociación *Megalosauripus-Therangospodus* al Jurásico Superior, pudiendo pervivir en la base del Cretácico. Existe una tercera posibilidad, que es la explorada por Barco *et al.*, (2004c) que consideraron la presencia de esta asociación en el Berriasiense de la Península Ibérica, como una prueba de la persistencia de faunas endémicas ("jurásicas") en la base del Cretácico en esta parte de Europa.



Figura 6.3:
Reconstrucción de un paisaje costero del Jurásico de la Península Ibérica (tomado de Ortega et al., 2006).



6.4 CONCLUSIONES PALEOBIOGEOGRÁFICAS

Según las reconstrucciones paleogeográficas del Jurásico Superior la Península Ibérica podría ser la isla más meridional de un archipiélago situado al sur de Europa (figuras 6.1 y 6.2). El papel de las islas en biogeografía y en evolución es fundamental, ya que es uno de los lugares donde se produce el aislamiento reproductivo y la especiación. Por el momento es difícil aún poder cuantificar la importancia de generador de nuevos taxones en el archipiélago europeo, pero la presencia de taxones endémicos, especialmente de saurópodos indica que pudo ser importante. Además Iberia no era una masa terrestre totalmente aislada biogeográficamente como prueba la presencia de dinosaurios "europeos" y "norteamericanos" en el final del Jurásico. Por otro lado, la diversidad y el tamaño de dinosaurios del Jurásico Superior de la Península Ibérica es notable y el hecho de que existen individuos de tamaño grande parece poco compatible con una total insularidad y aislamiento. Parece razonable la existencia de comunicación entre estas islas europeas, bien en momentos de bajada del mar con exposición subaérea o bien por la presencia de mares poco profundos que fácilmente fueran superados por la natación (Canudo, en prensa).

La conexión de los dinosaurios entre Norteamérica y Europa durante el Jurásico Superior ha sido propuesta en la década de los 1970 por Galton (1977) para explicar la presencia del pequeño ornitópodo *Dryosaurus* en Gondwana y Laurasia y de otros ornitópodos muy cercanos morfológicamente en Europa y Norteamérica (Galton, 1980b; Galton y Powell, 1980). Pero la cuestión se plantea si esa conexión seguía vigente al final del Jurásico, cuando los datos geotectónicos indican que el Atlántico Norte separaba Iberia de Norteamérica.

Algunos grupos de investigación se basan en datos para afirmar la presencia de esta conexión al menos para algunos tipos de dinosaurios, como el *Allosaurus fragilis* (Pérez-Moreno *et al.*, 1999) y el tireóforo estegosáurido *Stegosaurus ungulatus* (Escaso *et al.*, 2007a). El hecho de que haya bastantes dinosaurios ibéricos sin representantes en Norteamérica se puede justificar si la conexión se estableció en intervalos de tiempo cortos y/o para algunos grupos de dinosaurios. Es el modelo que propondrían Escaso *et al.* (2007) con una conexión por el corredor "Terranova-Iberia" para el Kimmeridgiense superior-Titónico inferior, momento en que se registra una regresión a nivel mundial, aunque la tendencia regresiva en el Atlántico norte continúa hasta el Berriasiense. Esta tendencia produciría nuevas áreas emergidas y la reducción de las barreras marinas entre Iberia y Terranova (Escaso *et al.*, 2007a).

Sin embargo una conexión Terranova-Iberia en el Kimmeridgiense no soluciona satisfactoriamente la presencia en Iberia de taxones filogenéticamente cercanos a los norteamericanos pero no idénticos, ya que claramente son diferentes especies, como sucede en los pequeños ornitópodos y algunos terópodos. En ese sentido Mateus *et al.* (2006) apuntan que un aislamiento anterior al Kimmeridgiense daría lugar a una especiación de dinosaurios con nuevas especies vicariantes ibéricas respecto a las norteamericanas. Este modelo explicaría mejor el conjunto de la asociación de dinosaurios presente en la Península Ibérica, que en general son más primitivos o que no están representados en la Formación Morrison, como sucede con la mayoría de los saurópodos.

Por otra parte, la evidencia de "faunas jurásicas" en la base del Cretácico de la Península Ibérica plantea interrogantes que es necesario integrar en el modelo. Existe un aislamiento implícito en la formación del archipiélago Ibérico, lo que lo convierte en lugar adecuado para la supervivencia de endemismos. Esto implica que el aislamiento pudo producirse antes del relevo faunístico que caracteriza el límite Jurásico-Cretácico, provocando la permanencia de faunas endémicas jurásicas, al menos hasta bien entrado el Berriasiense. El momento preciso en que se produjo el relevo de estas faunas jurásicas por las neocomienses, así como nuevas pruebas de este aislamiento faunístico y su ámbito geográfico, son interrogantes que deberán ser respondidos por futuras investigaciones paleontológicas.

Un tercer modelo, que es el que se propone en este trabajo, mezclaría los dos anteriores y se basaría en que la Península Ibérica no está constituida por una única isla sino por un conjunto de ellas y en la sensible diferencia de edad entre el registro de Portugal y el de la Cordillera Ibérica. Existe una isla de mayor tamaño constituida por las tierras emergidas al suroeste de la actual Iberia, representada por los depósitos hallados en Portugal sería la más cercana a los depósitos de la formación Morrison y podría mantener ocasionales conexiones o simplemente haberse separado de esta formación poco antes del Kimmeridgiense como afirman Mateus *et al.* (2006). Esto explicaría incluso que los saurópodos portugueses sean formas cercanas, aunque menos derivadas no solo a *Brachiosaurus* y *Diplodocus*, sino también según la hipótesis filogenética presentada en este trabajo a *Haplocanthosaurus* como se observa en el caso de *Lourihnasaurus*. En cambio la zona constituida por los depósitos incluidos en la Cordillera Ibérica, en el noreste de la Península Ibérica pudo haberse separado con anterioridad de la influencia de la placa norteamericana y estar más relacionada con otras islas más al norte en el archipiélago europeo o incluso con el mismo continente. Esto unido a que los hallazgos se producen en el límite Jurásico-Cretácico e incluso a principios del Cretácico, unos pocos millones de años más tarde que los encontrados en

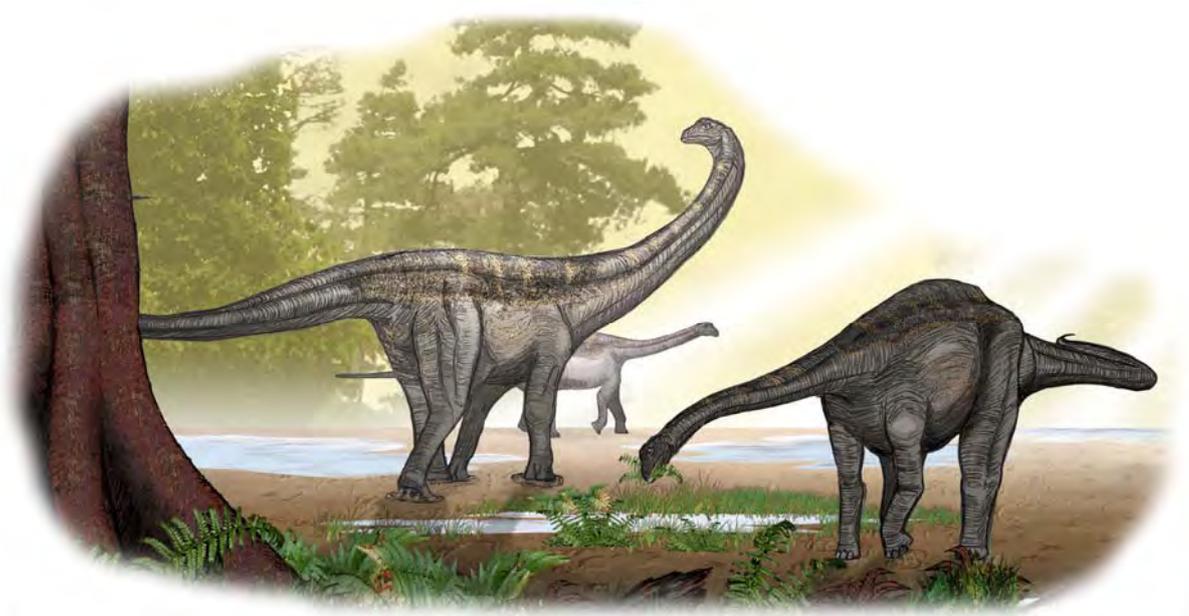
el Kimmeridgiense de Portugal y la Formación Morrison, explica la existencia de clados muy derivados como Turiasauria y *Losillasaurus*, eusaurópodos muy derivados originados en Pangea probablemente en el Jurásico Superior y que permanecen como faunas endémicas en esta zona del planeta.

Este modelo también explica la existencia de un clado de macronarios basales con presencia mayoritaria en el Cretácico Inferior y que pudo suponer el paso intermedio en el relevo de faunas de saurópodos entre los mayoritarios diplodócidos y braquiosáuridos del Jurásico Superior y los Titanosaurios del Cretácico superior. La amplia dispersión de los integrantes de este clado tras la separación de los continentes se explica por vicarizanza, pudiendo estar este clado originado en Pangea también durante el Jurásico Superior y siendo *Galvesaurus* su primer representante conocido. *Galvesaurus* cohabitó con los eusaurópodos de Turiasauria, posteriormente sustituidos por *Aragosaurus* y *Tastavinsaurus*, lo que representaría el relevo de faunas de saurópodos en el Cretácico Inferior.

Este aislamiento motivó a su vez la supervivencia de los terópodos y pterosaurios endémicos responsables de los icnotaxones *Megalosauripus*, *Therangospodus* y *Pteraichnus*, probablemente relacionados con los taxones responsables de esos mismos icnotaxones en Asia, Portugal y Norteamérica. El grado de parentesco y relación es difícil de concretar al tratarse las icnitas de un tipo de registro con un interesante pero limitado significado taxonómico.



conclusiones



capítulo 07

CONCLUSIONES

Se ha estudiado el material - tipo del dinosaurio saurópodo *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós y Ruiz-Omeñaca 2005, procedente del yacimiento de Cuesta Lonsal, situado la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense) de Galve (Teruel). La edad probable del yacimiento es Titónico.

El material estudiado son tres vértebras cervicales, dos costillas cervicales, una vértebra dorsal media, dos espinas neurales dorsales posteriores, dos costillas dorsales, el sacro, cinco vértebras caudales (dos anteriores y tres medias), un arco hemal, la escápula derecha, una placa esternal, los dos húmeros y el isquion derecho. El esqueleto de *Galvesaurus* sufrió una exposición subaérea y una depredación como sugieren los dientes mudados de diversos carnívoros y carroñeros encontrados junto al yacimiento. Posiblemente estos carnívoros son los responsables de que los huesos se dispersaran por el yacimiento de Cuesta Lonsal poco antes de ser enterrado. El medio en el que ocurrió la muerte y enterramiento de *Galvesaurus* es un medio intermareal en el contexto regresivo del final del Jurásico.

Galvesaurus es un taxón válido de dinosaurio saurópodo caracterizado por 8 autapomorfías y la combinación de 39 apomorfías y 4 plesiomorfías que constituyen un total de 43 sinapomorfías de los diferentes clados que definen la filogenia interna de Sauropoda.

El estudio cladístico se ha realizado utilizando el programa PAUP (*Phylogenetic Analysis Using Parsimony*) 4.0. Para ello que se ha utilizado una matriz de 337 caracteres basada en la elaborada por Harris (2006) a la cual se han añadido 4 caracteres más considerados relevantes para concretar el significado filogenético de *Galvesaurus*. Dicha matriz ha sido codificada para 39 taxones entre los que se han incluido, además de los utilizados por Harris (2006) y *Phuwiangosaurus*, los más relevantes de los encontrados en la Península Ibérica: *Losillasaurus*, *Turiasaurus*, *Aragosaurus*, *Tastavinsaurus*, *Lourinhasaurus* y por supuesto *Galvesaurus*.

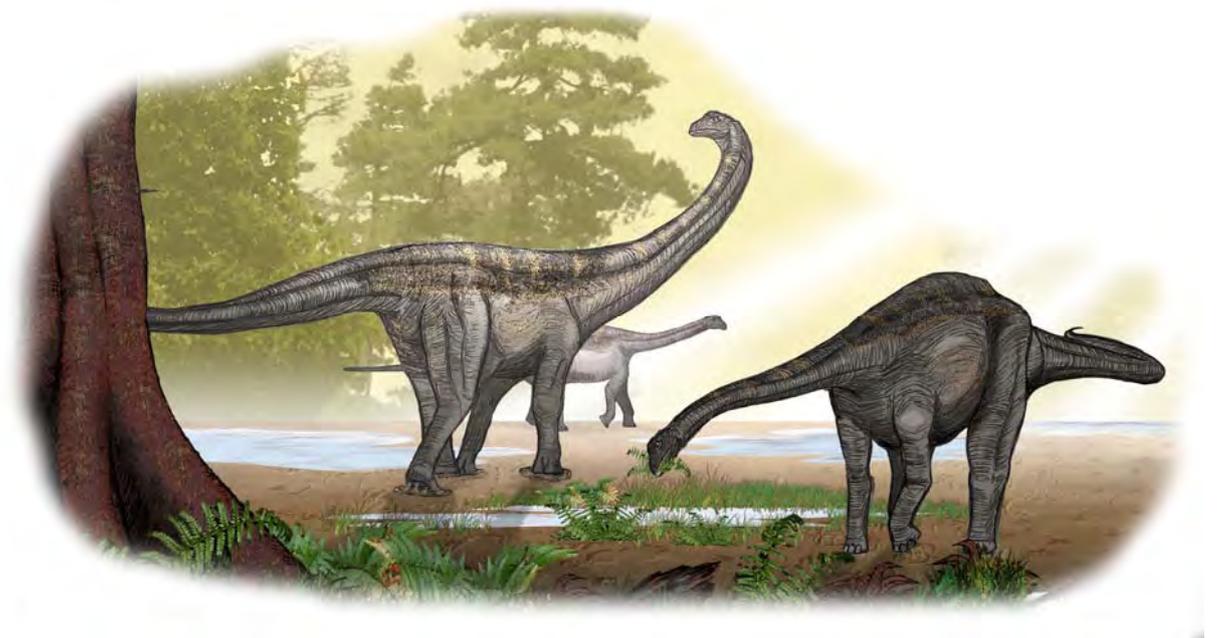
El estudio ha generado 6 árboles igual de parsimoniosos que han permitido situar a *Galvesaurus* en la filogenia de los saurópodos, confirmándose que se trata de un macronario basal y descartando cualquier afinidad con eosaurópodos no neosaurópodos, y diplodocoideos. *Galvesaurus* se sitúa junto a otros saurópodos encontrados en sedimentos neocomienses o de finales del Jurásico Superior en un clado de saurópodos más derivados que *Camarasaurus* pero no incluidos en Titanosauriformes. Hasta que futuros estudio permitan mejorar el conocimiento de las relaciones filogenéticas entre los macronarios basales el clado se ha denominado informalmente *Galvesaurus*

(*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Venenosaurus* + *Tastavinsaurus*)). El origen de este clado se situaría en Pangea y ocurrió en un momento del Jurásico Superior.

El análisis del contexto temporal y geográfico que rodea a la presencia de *Galvesaurus* en Titónico Superior de la Cordillera Ibérica, aporta nuevos datos para interpretar la ambigüedad paleobiogeográfica de las faunas de dinosaurios, especialmente las de saurópodos, encontradas en la Península Ibérica. Se concluye que las faunas de saurópodos presentes en la Cordillera Ibérica en el intervalo Titónico-Berriasiense son endémicas de esta zona y se originaron en el continente Pangea, entre el Jurásico Medio y Superior, en el caso de los eusaurópodos no neosaurópodos como *Losillasaurus* y el taxón monoespecífico Turiasauria, y en el Jurásico superior en el caso de *Galvesaurus*, y son el resultado de una evolución vicariante aislada al menos los taxones portugueses o norteamericanos.



bibliografía



- Abella, J. y Suñer, M. 2004. Un nuevo diente aislado de terópodo del yacimiento de El Chopo (Alpuente, Los Serranos, Valencia). In *Libro de Resúmenes del II Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología*, 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, R. 2003. Icnitas de dinosaurio en El Castellar (Teruel). In: *Libro de Resúmenes. XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, 16 al 18 de Octubre del 2003*. (Eds. M. V. Pardo Alonso y R. Gozalo), 28.
- Alifanov, V. R. y Averianov, A. O. 2003. *Ferganasaurus verzilini*, gen. et sp. nov., a new neosauropod (Dinosauria, Saurischia, Sauropoda) from the Middle Jurassic of Fergana Valley, Kirghizia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23** (2), 358-372.
- Amo Sanjuan, O., Canudo, J.I. y Cuenca-Bescós, G. 2000. First record of elongatoolithid eggshells from the Lower Barremian (Lower Cretaceous) of Europe (Cuesta Corrales 2, Galve Basin, Teruel, Spain). *First International symposium on Dinosaur eggs and babies. Extended abstracts*, 7-14.
- Antunes, M.T. y Mateus, O. 2003. Dinosaurs of Portugal. *Comptes Rendus Palevol*, **2** (1), 77-95.
- Aurell, 1990. *El Jurásico Superior de la Cordillera Ibérica Central (provincias de Zaragoza y Teruel), análisis de Cuenca*. Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza, 509 pp. (inérita).
- Azuma, Y. y Currie, P. J. 2000. A new carnosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Japan. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **37**, 1735-1753.
- Bádenas, B., Salas, R. y Aurell, M. 2004. Three orders of regional sea-level changes control facies and stacking patterns of shallow carbonates in the Maestrat Basin (Tithonian-Berriasian, NE Spain). *International Journal of Earth Sciences*, **93**, 144-162.
- Bakker, R. T. 1998. Dinosaur Mid-Life Crisis: The Jurassic-Cretaceous Transition in Wyoming and Colorado. In: *Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems* (Eds. S.G. Lucas, J.I. Kirkland y J.W. Estep). *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* **14**, 67-77.
- Barco, J. L. 1999. Two proximal cervical vertebrae of Sauropoda (Saurischia) in the Tithonian-Berriasian (Jurassic-Cretaceous transition) from Galve (Teruel, Spain). In: *Abstracts of the Fourth European Workshop on Vertebrate Palaeontology, Albarracín (Teruel, Spain) Junio 1999. Programme and Abstracts, Field Guide* (Eds. J.I. Canudo y G. Cuenca-Bescós), 20-21.
- Barco, J. L. 2003. *Estudio y Comparación del esqueleto axial de un saurópodo (Dinosauria, Sauropodomorpha) procedente de la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense) de Galve, Teruel*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Zaragoza, 1-116. (inérita)
- Barco, J.L. 2005. Estudio y comparación del esqueleto axial de un saurópodo (Dinosauria, Sauropodomorpha) procedente de la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense) de Galve, Teruel. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, **13**, 15-59.

- 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). In: *XVII Jornadas de Paleontología. Los fósiles y la Paleogeografía, Albarracín*. (Eds. G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene, y B. Azanza). Sociedad Española de Paleontología y Área y Museo de Paleontología de la Universidad de Zaragoza, **1**, 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). In: *XVII Jornadas de Paleontología. Los fósiles y la Paleogeografía, Albarracín*. (Eds. G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene, y B. Azanza). Sociedad Española de Paleontología y Área y Museo de Paleontología de la Universidad de Zaragoza, **1**, 247-254.
- Barco, J. I., Ruiz-Omeñaca, J. I., Canudo, J. I., Cuenca-Bescós, G., Amo Sanjuán, O., Pérez-Lorente, F., Rubio, C. y Herrero, M. A. 2004a. *Guía del Parque Paleontológico de Galve*. (Coord. J.L. Barco). Ayuntamiento de Galve y Paleoymás, Zaragoza, 109 pp.
- Barco, J. L., Canudo, J. I., Cuenca-Bescós, G. y Ruiz-Omeñaca, J. I. 2004b. New sauropod remains from the Villar del Arzobispo Formation (Upper Jurassic-Lower Cretaceous transition) of Galve (Teruel, Spain). In: *2nd EAVP Meeting. Abstracts of papers and posters with program, Excursion Guidebook*, Brno, Czech Republic (Eds. O. Dostal, R. Gregorova and M. Ivanov), 7.
- Barco, J.L., Canudo, J.I., y Ruiz-Omeñaca y J.I. 2004c. Presencia de la icnoasociación *Megalosauripus-Therangospodus* en el Berriasiense (Cretácico inferior) de la Península Ibérica (Cuenca de Cameros, Soria): implicaciones paleobiogeográficas. *Geo-Temas*, **6 (5)**, 15-18.
- Barco, J.L., Canudo, J.I., Cuenca-Bescós, G. y Ruiz-Omeñaca, J.I. 2005. Un nuevo dinosaurio saurópodo *Galvesaurus herreroi* gen. nov., sp. nov., del tránsito Jurásico-Cretácico en Galve (Teruel, NE de España). *Naturaleza Aragonesa*, **15**, 4-17.
- Barco, J.L., Canudo, J. I. y Cuenca-Bescós, G. 2006a. Descripción de las vértebras cervicales de *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós y Ruiz-Omeñaca, 2005 (Dinosauria, Sauropoda) del tránsito Jurásico-Cretácico en Galve (Teruel, Aragón, España). *Revista Española de Paleontología*, **21**, 2, 189-205.
- Barco, J.L., Canudo, J.I., Cuenca-Bescós, G. y Ruiz-Omeñaca, J.I. 2006b. Implications of the presence of the *Megalosauripus-Therangospodus* ichnoassociation (Theropoda) in the Berriasian (Early Cretaceous) of the Iberian Peninsula. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**, 3, 39A.
- Barco, J.L., Canudo, J.I., y Ruiz-Omeñaca, J.I. 2006c. New data on *Therangospodus oncalensis* from the Berriasian Fuentesalvo tracksite (Villar del Río, Soria, Spain): an example of gregarious behaviour in theropod dinosaurs. *Ichnos*, **13**, 237-248.
- Blakey R. 2004. Global Plate Tectonics and Paleogeography, <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/120moll.jpg>

- 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 (Carnosaurus, Allosauridés, Sauropodes, Cétiosauridés) du Jurassique moyen de Cerro Cándor (Chubut, Argentina). *Annales de Paléontologie*, **72**, 247-289.
- Bonaparte, J. F. 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, **30 (A)**, 73-130.
- Bonaparte, J. F. 1999. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana*, **36**, 2, 115-187.
- Bonaparte, J.F. y Mateus, O. 1999. A new diplodocid, *Dinheirosaurus lourinhanensis* gen. et sp. nov., from the Late Jurassic beds of Portugal. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, **5**, 2, 13-29.
- Bonaparte, J. F. y Powell, J. E. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous of Northwestern Argentina (Sauropoda-Coelurosauria-Carnosauria-Aves). *Mémoires de la Société Géologique de France*, **139**, 19-28.
- Bonaparte, J. F., González Riga, B. y Apesteguía, S. 2006. *Ligabuesaurus leanzai* gen. et sp. nov. (Dinosauria, Sauropoda), a new titanosaur from the Lohan Cura Formation (Aptian, Lower Cretaceous) of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, **27**, 364-376.
- Bonnan, M. F. 2004. Morphometric analysis of humerus and femur shape in Morrison sauropods: implications for functional morphology and paleobiology. *Paleobiology*, **30 (3)**, 444-470.
- Borsuk-Bialynicka, M. 1977. A new camarasaurid sauropod *Opisthocoelicaudia skarzynskii* gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologica Polonica*, **37**, 5-64.
- Britt, B. B. 1993. *Pneumatic postcranial bones in dinosaurs and other archosaurs*. Ph. D. dissertation. University of Calgary, Alberta. 383 pp.
- Britt, B. B. 1997. Postcranial Pneumaticity. In: *Encyclopedia of Dinosaurs* (Eds. P.J. Currie y K. Padian). Academic Press, San Diego. 590-593.
- Buffetaut, E. y Suteethorn, V. 1989. A sauropod skeleton associated with theropod teeth in the Upper Jurassic of Thailand: Remarks on the taphonomic and palaeocological significance of such associations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **73**, 77-83.
- Calvo, J. O. y Bonaparte, J. F. 1991. *Andesaurus delgadoi* gen. et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda) dinosaurio Titanosauridae de la Formación Rio Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, **28 (3-4)**, 303-310.
- 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. 2006. La ambigüedad paleobiogeográfica de los dinosaurios ibéricos durante el Cretácico Inferior. In: *Actas de las III Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. (Ed. Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas). Salas de los Infantes, 21-45.

- Canudo, J.I. En prensa. Dinosaurios ibéricos, final del Jurásico y la Formación Morrison. In: *Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. (Ed. Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas). Salas de los Infantes.
- Canudo, J. I. y Cuenca-Bescós, G. 1996. Two new mammalian teeth (Multituberculata and Peramura) from the Lower Cretaceous (Barremian) of Spain. *Cretaceous Research*, **17**, 215-228.
- Canudo, J. I. y Ruiz-Omeñaca, J. I. 2003. Los restos directos de dinosaurios terópodos (Excluyendo Aves) en España. En: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España* (Ed. Félix Pérez-Lorente). Instituto de Estudios Riojanos (IER, Ciencias de la Tierra, 26). Logroño, 347-373.
- Canudo, J.I. y Salgado, L. 2003. Los dinosaurios del Neocomiense (Cretácico inferior) de la Península Ibérica y Gondwana occidental: implicaciones paleobiogeográficas. In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. (Ed. Félix Pérez-Lorente). Instituto de Estudios Riojanos (IER, Ciencias de la Tierra, 26). Logroño, 251-268.
- Canudo, J. I., Cuenca-Bescós, G., Ruiz-Omeñaca, J. I. y Soria, A. R. 1996. Registro fósil de vertebrados en el tránsito Jurásico-Cretácico de Galve (Teruel). *Revista de la Academia de Ciencias de Zaragoza*, **51**, 221-236.
- Canudo, J. I., Amo, O., Cuenca-Bescós, G., Meléndez, A., Ruiz-Omeñaca, J. I. y Soria, A. R. 1997. Los vertebrados del Titónico-Barremiense de Galve (Teruel, España). *Cuadernos de Geología Ibérica*, **23**, 209-241.
- Canudo, J. I., Barco, J. L., Royo-Torres, R. y Ruiz-Omeñaca, J.I. 2001a. Precisiones sobre la posición taxonómica de *Aragosaurus ischiaticus*. In: *XVII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Los fósiles y la Paleogeografía, Albarracín*. (Eds. G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene, y B. Azanza). Sociedad Española de Paleontología y Área y Museo de Paleontología de la Universidad de Zaragoza, **1**, 239-246.
- Canudo, J. I., Barco, J. L., Royo-Torres, R. y Ruiz-Omeñaca, J. I. 2001b. Los saurópodos (Dinosauria) del Titónico (Jurásico superior) y del Cretácico de Aragón. In: *Actas de las I Jornadas internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su entorno* (Ed. Colectivo-Arqueológico de Salas). Salas de los Infantes, 309-318.
- Canudo, J. I., Aurell, M., Barco, J. L., Cuenca-Bescós, G. y Ruiz-Omeñaca, J. I. 2005. Los dinosaurios de la Formación Villar del Arzobispo (Titónico medio-Berriasiense inferior) en Galve (Teruel). *Geogaceta*, **38**, 39-42
- Canudo J.I., Ruiz-Omeñaca J.I., Aurell M., Barco J.L. y Cuenca-Bescós, G., 2006a. A megatheropod tooth from the late Tithonian-lower Berriasian (Jurassic-Cretaceous transition) of Galve (Aragon, NE Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **239** (1), 77-99.
- Canudo, J.I., Ruiz-Omeñaca, J. I., Barco, J.L., García-Ramos, J. C. y Piñuela, L. 2006b. The discovery of a singular fauna: the sauropods from the Late Jurassic and earliest Cretaceous of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26** (3), 47A.
- Canudo, J. I., Pérez-Lorente, F., Badiola, A., Barco, J. L., Cruzado-Caballero, P., Díaz-Martínez, I., Gasca, J. M., Gómez-Fernández, D., Moreno-Azanza, M. y

- Herrero-Gascón, J. 2008a. Evidencia de gregarismo en pequeños dinosaurios saurópodos del Titónico-Berriasiense (Formación Villar del Arzobispo, Galve, Teruel). In: *Libro de resúmenes. XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), Colunga, 15-18 de Octubre del 2008*. (Eds. J. I. Ruiz-Omeñaca, L. Piñuela y J. C. García Ramos). Colunga, 23-24.
- Canudo, J. I., Royo-Torres, R. y Cuenca-Bescós, G. 2008b. A new sauropod: *Tastavinsaurus sanzi* gen. et sp. nov. from the Early Cretaceous (Aptian) of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28** (3), 712-731.
- Canudo, J.I., Cuenca, G., Badiola, A., Barco, J.L., Gasca, J.M., Cruzado, P., Gómez, D. y Moreno, M. En prensa. *Los Dinosaurios de las Cuencas Mineras de Teruel* (Ed. Comarca Cuencas Mineras).
- Carrano, M. T. 2005. The evolution of sauropod locomotion: morphological diversity of a secondarily quadrupedal radiation. In: *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. (Eds. K. A. Curry Rogers and J. A. Wilson). University of California Press, Berkeley, 229-251.
- Casal, G., Martínez, R., Luna, M., Sciutto, J. C. y Lamanna, M. 2007. *Aeolosaurus colpuehuapensis* sp. nov. (Sauropoda, Titanosauria) de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior de Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **10** (1), 53-62.
- Casanovas, M.L., Santafé, J.V. y Sanz, J.L. 1983-1984. Las Icnitas de "Los Corrales del Pelejón" en el Cretácico inferior de Galve (Teruel, España). *Paleontología i Evolució*, **28**, 173-176
- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V. y Santisteban-Bove, 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., Pereda-Suberbiola, J. y Santisteban-Bové, C. 1995a. Presencia, por primera vez en España, de dinosaurios estegosaurios (Cretácico inferior de 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 Evolució*, **28-29**, 269-274.
- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V. y Pereda-Suberbiola, X. 1997. Nuevo material de estegosaurios en el Cretácico Inferior de Valencia (Aras de Alpuente, localidad de Losilla I). *Paleontología i Evolució*, **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*, **n.º extraordinario. 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). *Paleontologia i Evolució*, **32-33**, 99-122.
- Chumakov, N.M. 2003. Trends in global climate changes inferred from geological data. *Stratigraphy and Geological Correlation*, **12 (2)**, 117-138.
- Cobos, A., Mampel, L., Royo-Torres, R., Espílez E. y Alcalá, L. 2005. Nuevos yacimientos de icnitas de dinosaurios en Formiche Alto (Teruel). *Geogaceta*, **38**, 19-22.
- Cobos, A., Royo-Torres, R. y Alcalá, L. 2008. Presencia del estegosaurio *Dacentrurus* en Riodeva (Teruel). *Libro de resúmenes. XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), Colunga, 15-18 de Octubre del 2008. (Eds. J. I. Ruiz-Omeñaca, L. Piñuela y J. C. García Ramos). Colunga, 89-80.
- Cooper, M. R. 1984. Reassessment of *Vulcanodon karibaensis* Raath (Dinosauria: Saurischia) and the origin of the Sauropoda. *Palaeontologia Africana*, **25**, 203-231.
- Cruickshank, A. R. I. 1975. Origin of sauropod dinosaurs. *South African Journal of Sciences*, **71**, 89-90.
- Crusafont-Pairó, M. y Adrover, R. 1965: El primer mamífero del Mesozoico español. *Fossilia*, **5-6**: 28-33.
- Crusafont-Pairó, M. y Adrover, R. 1966. El primer representante de la clase mamíferos hallado en el Mesozoico de España. *Teruel*, **35**, 139-143.
- Cuenca, G., Ezquerro, R., Pérez, F. y Soria, A.R. 1993. *Las huellas de dinosaurios (Icnitas) de los Corrales del Pelejón*. Gobierno de Aragón, 14 pp.
- Cuenca-Bescós, G., Amo, O., Aurell, M., Buscalioni, A. D., Canudo, J. I., Laplana, C., Pérez Oñate, J., Ruiz-Omeñaca, J. I., Sanz, J. I. y Soria, A. R. 1994. Los vertebrados del tránsito Jurásico-Cretácico de Galve (Teruel). In: *Comunicaciones de las X Jornadas de Paleontología*. Madrid, 50-53.
- Cuenca-Bescós, G., Canudo, J.I. y Ruiz-Omeñaca, J.I. 1997. Dinosaurios del tránsito Jurásico-Cretácico en Aragón. In: *V Jornadas Aragonesas de Paleontología "Vida y ambientes del Jurásico"* (Eds. J.A. Gámez Vintaned, J.A., Liñán, E.). Ricla, 193-221.
- Cuenca-Bescós, G., Amo, O., Barco, J. L., Canudo, J. I., Royo-Torres, R. y Ruiz-Omeñaca, J. I. 1999. Dinosaurios de Aragón. *Zubia*, **17**, 229-251.
- Curry Rogers, K. y Forster, C. A. 2001. The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature*, **412**, 530-534
- Curry Rogers, K. 2005. Titanosauria: a phylogenetic overview. In: *The Sauropods: Evolution and Paleobiology* (Eds. K. A. Curry Rogers y J. A. Wilson). University of California Press. Berkeley, 50-103.
- Dantas, P. 1990. Dinossaurios de Portugal. *Gaia*, **2**, 17-26.
- Dantas, P.M., Sanz, J.L. y Galopin de Carvalho, A.M. 1992. Dinossáurio de Praia de Porto Dinheiro (datos preliminares). *Gaia*, **5**, 31-35.

- Dantas, P., Sanz, J.L., Marques da Silva, C., Ortega, F., Dos Santos, V.F. y Cachao, M. 1998. *Lourinhasaurus* n. gen. Novo dinossáurio saurópode do Jurássico superior (Kimmeridgiano superior-Tithoniano inferior) de Portugal. In *V Congreso Nacional de Geología*, **84**, 91-94.
- Dantas, P., Yagüe, P., Hazevoet, C.J., Ortega, F., Santos, V.F., Sanz, J.L., Cachao, M., Galopim de Carvalho, A.M. y Santos, J.J. 2000. Estudio preliminar de um novo iguanodontia basal do Jurássico superior português. *I Congresso Ibérico de Paleontologia / XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. (Eds. J.B. Diez y A.C. Balbino), 12-13.
- Dercourt, J., Gaetani, M., Vrielynck, G., Barrier, B., Biju-Duval, B., Brunet, M.F., Cadet, J.P. y Sandulescu, M. (eds.). 2000. *Atlas Peri-Tets, Palaeobiogeographical maps*. CCGM/CGMW, Paris: maps and explanatory notes, 269 p.
- Díaz, 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. F. Reif y F. Westphal). Attempto Verlag, Tübingen, 67-72.
- Díaz Molina 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
- Egger, J. G. 1902. Der Bau der Orbitolinen und verwandter Foramen. *Academie der Wissenschaften Miinchen, Mathematisch und Physik*. **21**, 585
- Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P. y Malafaia, E. 2006. Thyreophora del Jurásico superior de la Península Ibérica. In: *IV Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología*, Salamanca, 79-80.
- Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P., Malagaia, E., Pimentel, N. L., Pereda-Suberbiola, X., Sanz, J.L., Kullberg, J.C., Kullberg, M.C. y Barriga, F. 2007a. New evidence of shared dinosaur across Upper Jurassic Proto-North Atlantic: *Stegosaurus* from Portugal. *Naturwissenschaften*, **94** (5), 367-374.
- Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P., Malafaia, E., Silva, B. y Sanz, J. L. 2007b. Elementos postcraneales de *Dacentrurus* (Dinosauria: Stegosauria) del Jurásico Superior de Moçafaneira (Torres Vedras, Portugal). In: *Cantera Paleontológica*. Diputación Provincial de Cuenca, Cuenca, 157-171.
- Estes, R. y Sanchiz, B. 1982. Early Cretaceous lower vertebrates from Galve (Teruel), Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **2**(1), 21-39
- Fernández-Galiano, D. 1958. Descubrimiento de restos de dinosaurios en Galve. *Teruel*, **20**, 1-3
- Fernández-Galiano, D. 1960. Yacimientos de dinosaurios en Galve (Teruel). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geología)*, **58**, 95-96
- Gallina, P. A. y Apesteguía, S. 2005. *Cathartesaura anaerobica* gen. et sp. nov., a new rebbachisaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Huincul Formation (Upper Cretaceous), Río Negro, Argentina. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie*, **7,2**, 153-166.

- Galton, P.M. 1977. The ornithopod dinosaur *Dryosaurus* and a Laurasia-Gondwanaland connection in the Upper Jurassic. *Nature*, **268**, 230-232.
- Galton, P.M. 1980a. Partial skeleton of *Dracopelta zbyszewskii* n. gen. and n. sp. an ankylosaurian dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. *Geobios*, **13**, 3, 451-457.
- Galton, P.M. 1980b. European Jurassic ornithopod dinosaurs of the families Hypsilophodontidae and Camptosauridae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **160**, 1, 73-95.
- Galton, P. M. 1984. An early prosauropod dinosaur from the Upper Triassic of Nordwürttemberg, West Germany. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde B*, **106B**, 1-26.
- Galton, P.M. 1991. Postcranial remains of stegosaurian dinosaur *Dacentrurus* from Upper Jurassic and Portugal. *Geologica et Palaeontologica*, **25**, 299-327.
- Galton, P.M. y Powell, P. 1980. The ornithischian dinosaur *Camptosaurus prestwichii* from the Upper Jurassic of England. *Palaeontology*, **33** (2), 411-443.
- Galton, P. M. y Upchurch, P. 2004. Stegosauria. In: *The Dinosauria*, (Eds. D.B.Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska). University of California Press, 343-362.
- Galton, P. M. y Heerden, J. Van, 1985. Partial hindlimb of *Blikanosaurus cromptoni* n. gen. and n. sp., representing a new family of prosauropod dinosaurs from the Upper Triassic of South Africa. *Geobios*, **18**, 509-516.
- Gasca, J. M., Canudo, J. I. y Moreno-Azanza, M. 2008. Revisión de morfotipos dentales de los iguanodontoideos del Cretácico Inferior de Teruel. In: *Libro de resúmenes. XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), Colunga, 15-18 de Octubre del 2008*. (Eds. J. I. Ruiz-Omeñaca, L. Piñuela y J. C. García Ramos). Colunga, 127-128.
- Gauthier, J. A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. In: *The origin of Birds and the Evolution of Flight. Memoirs of the California Academy of Sciences*, (Ed. K. Padian), **8**, 1-55.
- Gheerbrant, E. y Rage, J.C. 2006. Paleobiogeography of Africa: How distinct from Gondwana and Laurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **241**, 224-246.
- Gillette, D. D. 1994. Seismosaurus. *The Earth shaker*. Ed. Columbia University Press, Nueva York, 205 p.
- Gilmore, C. W. 1922. A new sauropod dinosaur from the Ojo Alamo Formation of New Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **72**, 14, 1-9.
- Gilmore, C. W. 1925. A nearly complete articulated skeleton of *Camarasaurus*, a saurischian dinosaur from the Dinosaur National Monument, Utah. *Memoirs of the Carnegie Museum*, **X** (3-4), 347-384.
- Gilmore, C. W. 1932. On a newly mounted skeleton of *Diplodocus* in the United States National Museum. *Proceedings of the United States National Museum*, **81** (18), 1-21.

- Gilmore, C.W. 1936. Osteology of Apatosaurus with special reference to specimens in the Carnegie Museum. *Memoirs of the Carnegie Museum*, **11**, 175-300.
- Gilmore, C. W. 1946. Reptilian fauna of the North Horn Formation of central Utah. United States Geological Survey Professional Paper, 210 C, 52 p.
- Gomani, E. M. 2005. Sauropod dinosaurs from the early Cretaceous of Malawi, Africa. *Palaeontologia Electronica*, **8**, **1**, 1-37.
- Gómez Fernández, J.C. y Meléndez, N. 1994. Estratigrafía de la "Cuenca de Cameros" (Cordillera Ibérica Noroccidental, N de España) durante el tránsito Jurásico-Cretácico. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, **7**, 121-139.
- Hardenbol, J., Thierry, J., Farley, M. B., Jacquin, T., De Gracianski, P. C. y Vail, P. R., 1998. Mesozoic and Cenozoic sequence chronostratigraphic framework of European basins. In: *Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European basins* (Eds. P. C. De Gracianski, J. Hardenbol, T. Jacquin, T. y P. R. Vail). Society for Sedimentary Geology Special, **60**, charts 1-8.
- Harris, J. D. 2006. The significance of *Suuwassea emiliae* (Dinosauria: Sauropoda) for flagellicaudatan intrarelationships and evolution. *Journal of Systematic Palaeontology*, **4**, 185-198.
- Harris, J.D. y Dodson, P. 2004. A new diplodocoid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Acta Palaeontologica Polonica*, **49**, **2**, 197-210.
- 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*, **2**, 1-75.
- Hahn, G. y Hahn, R. 1992. Neue Multituberculaten-Zähne aus der Unter-Kreide (Barremium) von Spanien (Galve und Uña). *Geologica et Palaeontologica*, **26** , 143-162.
- Heerden, J. Van 1978. Herrerasaurus and the origin of sauropod dinosaurs. *South African Journal of Science*, **74**, 187-189.
- Henkel, S. y Krebs, B. 1969. Zwei Säugetier-Unterkiefer aus der Unteren Kreide von Uña (Prov. Cuenca, Spanien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaeontologie, Monatshefte*, **8**, 449-463.
- He, X., Li, K. y Cai, K. 1988. The Middle Jurassic Dinosaur Fauna from Dashanpu, Sigong, Sichuan. In: Vol IV. Sauropod Dinosaurs (2), *Omeisaurus tianfuensis* [en chino, con resumen en inglés] Sichuan Scientific and Technological Publishing House, 143 p.
- Holland, W. J. 1906. The osteology of Diplodocus Marsh. *Memoirs of the Carnegie Museum*, **2**, 225-278.
- Huene, F. von, 1926. Vollständige Osteologie eines Plateosauriden aus dem schwäbischen Keuper. *Geologische und Palaeontologische Abhandlungen, N. F.*, **15**, 129-179.

- Hulke, J. W. 1880. Supplementary note on the vertebrate of *Ornithopsis* Seeley = *Eucamerotus* Hulke. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **36**, 31-35.
- Janensch, W. 1929. Material und Formengehalt der Sauropoden in der Ausbeute der Tendaguru-Expedition. *Palaeontographica*, **Suppl. 7 (2)**, 1-34.
- Janensch, W. 1947. Pneumatizität bei Wirbeln von Sauropoden und anderen Saurischiern. *Palaeontographica*, **Suppl. 7 (3)**, 1-25.
- Janensch, W. 1950. Die Wirbelsäule von *Brachiosaurus brancai*. *Palaeontographica Suppl.*, **7 (3)**, 27-93.
- Janensch, W. 1961. Die Gliedmaszen und Gliedmaszengürtel der Sauropoden der Tendaguru-schichten. *Palaeontographica*, (**Suppl. 7**), **2**, 178-233.
- Jain, S. L. 1989. Recent dinosaur discoveries in India, including eggshells, nests and coprolites. In: *Dinosaur Tracks and Traces*. (Ed. D. D. Gillette y M. G. Lockley). Cambridge University Press, Cambridge, 99-108.
- 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.
- Jain, S. L., Kutty, T. S., Roy-Chowdhury, T. y Chatterjee, S. 1975. The sauropod dinosaur from the Lower Jurassic Kota formation of India. *Proceedings of the Royal Society of London A*, **188**, 221-228.
- Jianu, C. M. y Weishampel, D. B. 1999. The smallest of the largest: a new look at possible dwarfing in sauropod dinosaurs. *Geologie en Mijnbouw*, **78**, 335-343.
- Kearney, M. y Clark, J.M. 2003. Problems due to missing data in phylogenetic analyses including fossils: a critical review. *Journal of Vertebrate Paleontology* **23**, 263-274.
- Krebs, B. 1980. The search for Mesozoic Mammals in Spain and Portugal. *Mesozoic Vertebrate Life*, **1**, 23-25
- Krebs, B. 1985. Theria (Mammalia) aus der unterkreide von Galve (Provinz Teruel, Spanien). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen A* **60**, 29-48.
- Lapparent, A. F. de. 1960. Los dos dinosaurios de Galve. *Teruel*, **24**, 177-197
- 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. y Zbyszewski, G., 1957. Les Dinosauriens du Portugal. *Memoire Services Géologiques du Portugal*, **2**, 1-61.
- Lapparent, A. F., le Joncour, M., Mathieu, A. y Plus, B. 1965. Découverte en Espagne d'empreintes de pas de Reptiles mésozoïques. *Boletín de la Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geología)*, **63**, 225-230.
- Lehman, T. M. y Coulson, A. B. 2002. A juvenile specimen of the sauropod dinosaur *Alamosaurus sanjuanensis* from the Upper Cretaceous of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Paleontology*, **76**, 156-172.
- Le Loeuff, J. 1997. Biogeography. In: *Encyclopedia of Dinosaurs*. (Eds P.J. Currie, K. Padian). Academic Press, San Diego, 51-56.

- Lockley, M.G., Meyer, C.A. y dos Santos, V.F. 1998a. *Megalosauripus* and the problematic concept of Megalosaur footprints. *Gaia. Aspects of Theropod Paleobiology*, **15**, 312-337.
- Lockley, M.G., Meyer, C.A. y Moratalla, J. 1998b. *Therangospodus*: trackway evidence for the widespread distribution of a late Jurassic Theropod with well-padded feet. *Gaia. Aspects of Theropod Paleobiology*, **15**, 339-353.
- Lull, R. S. 1919. The sauropod dinosaur Barosaurus Marsh. *Memoirs of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, **VI**, 1-42.
- Lydekker, R. 1879. Indian pre-Tertiary Vertebrata. Fossil Reptilia and Batrachia. *Palaeontologica Indica (ser. 4)*, **1**, 1-36.
- Madsen, J.H.Jr. y Welles, S.P., 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda); a revised osteology. Miscellaneous Publication, *Utah Geological Survey*, **(00-2)**, 1-80.
- Maidment, S. C. R., Norman, D. B., Barrett, P. M. y Upchurch, P. 2008. Systematic and phylogeny of Stegosauria (Dinosauria: Ornithischia). *Journal of Systematic Palaeontology*, **6 (4)**, 367-407.
- Malafaia, E., Dantas, P., Ortega, F. y Escaso, F. 2007. Nuevos restos de *Allosaurus fragilis* (Theropoda: Carnosauria) del yacimiento de Andrés (Jurásico Superior; Centro-Oeste de Portugal). In: *Cantera Paleontológica*. Diputación Provincial de Cuenca, Cuenca, 255-271.
- Malafaia, E., Ortega, F., Silva, B. y Escaso, F. 2008. Fragmento de un maxilar de terópodo de Praia da Corva (Jurásico Superior. Torres Vedras, Portugal). *Palaeontologica Nova. (SEPAZ, 8)*, 273-279.
- 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.
- Marsh, O.C. 1877. Notice of some new dinosaurian reptiles from the Jurassic Formation. *American Journal of Science*, *ser. 3*, **14**, 514-516.
- Marsh, O. 1878. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Pt. I. *American Journal of Science*, **3**, 411-416.
- Marsh, O. C. 1882. Clasificación de the Dinosauria. *American Journal of Science, Third series*, **3 (23)**, 81-86.
- Marsh, O. 1896. The Dinosaurs of North America. *United States Geological Survey 16th Annual Report*. **16 (1894-1895)**, 133-414.
- Martin, V., Buffetaut, E. y Suteethorn, V. 1994. A new genus of sauropod dinosaur from the Sao Khua Formation (Late Jurassic to Early Cretaceous) of northeastern Thailand. *Comptes Rendus de l' Académie des Sciences de Paris*, **319 (II)**, 1085-1092.
- Martin, V., Suteethorn, V. y Buffetaut, E. 1999. Description of the type and referred material of *Phuwiangosaurus sirindhornae* Martin, Buffetaut y Suteethorn, 1994, a sauropod from the Lower Cretaceous of Thailand. *Oryctos*, **2**, 39-91.
- Martínez, R., García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Lires, J., Luna, M. y Veigas, D. 2000a. Primer registro de Diplodocidae y Camarasauridae (Saurischia: Sauropoda) en el Jurásico superior de Asturias, España. In: *I Congreso Ibérico de Paleontología /*

- XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología* (Eds. J.B. Diez y A.C. Balbino), 111-112.
- Martínez, R., García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Lires, J., Luna, M. y Veigas, D. 2000b. Dientes de Theropoda (Dinosauria: Saurischia) del Jurásico superior de Asturias, España. In *I Congreso Ibérico de Paleontología / XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología* (Eds. J.B. Diez y A.C. Balbino), 109-110.
- Martínez, R., García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Lires, J., Luna, M. y Veigas, D. 2000c. Vértebras caudales de Sauropoda y Theropoda (Dinosauria: Saurischia) del Jurásico superior de Asturias, España. In *I Congreso Ibérico de Paleontología / XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología* (Eds. J.B. Diez y A.C. Balbino), 113-114.
- Martínez, R.D., García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Lires, J. y Luna, M. 2001. Dinosaur remains from the principality of Asturias, Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **Supplement to number 3**, 78A.
- 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.
- Mateus, O. 1998. *Lourinhanosaurus antunesi*, a new Upper Jurassic Allosaurid (Dinosauria: Theropoda) from Lourinha (Portugal). *Memórias da Academia de Ciências de Lisboa, Classe de Ciências*, **37**, 111-124.
- Mateus, O., 2006. Late Jurassic dinosaurs from the Morrison Formation (USA), The Lourinha and Alcobaça Formations (Portugal), and the Tendaguru beds (Tanzania): a comparison. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **36**, 223-232.
- Mateus, O. y Antunes, M.T. 2000. *Torvosaurus* sp. (Dinosauria: Theropoda) in the Late Jurassic of Portugal. In *I Congreso de Paleontología / XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología* (Eds. J.B. Diez y A.C. Balbino), 115-117.
- Mateus, O. y Antunes, M.T. 2001. *Draconyx loureiroi*, a new camptosauridae (Dinosauria, Ornithopoda) from the Late Jurassic of Lourinha, Portugal. *Annales de Paléontologie*, **87**, 61-73.
- Mateus, O. y Milán, J. 2005. Ichnological evidence for giant ornithopod dinosaurs in the Late Jurassic Lourinha Formation, Portugal. In: *Abstract Book-International Symposium on dinosaurs and other vertebrates Palaeoichnology*, Fumanya, 64.
- Mateus, O. y Antunes, M.T., Taquet, Ph. 2001. Dinosaur ontogeny: the case of *Lourinhanosaurus* (Late Jurassic, Portugal). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**, **Supplement to number 3**, 78A.
- Mateus, O., Walen, A. y Antunes, M.T. 2006. The Large theropod fauna of the Lourinha Formation (Portugal) and its similarity to the Morrison Formation, with a description of a new species of *Allosaurus*. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **36**, 123-129.
- Matthew, W. 1908. *Allosaurus*, a carnivorous dinosaur, and its prey. *American Museum Journal*, **8**, 1, 3-5.

- McIntosh, J.S. 1990. Sauropoda. In: *The Dinosauria*, (Eds. D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska). University of California Press, Berkeley, Los Angeles y Londres, 345-390.
- Molnar, R.E. 1997. Biogeography for dinosaurs. In: *The Complete Dinosaur* (Eds. J.O. Farlow y M.K. Brett-Surman). Indiana University Press, Bloomington e Indianapolis, 581-606.
- Moratalla, J.J. y Sanz, J.L. 1997. Cameros Basin Megatracksite. In: *Encyclopedia of Dinosaurs*. Currie, P.J., Padian, K. Eds. Academic Press, San Diego, 87-89.
- Nopcsa, F. 1915. Die Dinosaurier der siebengürgischen Landesteile Ungarns. *Mitteilungen aus dem Jahrbuch der Ungarischen Geologischen Reichsanstalt*, **XXIII** (1), 1-26.
- Norman, D.B., Sues, H.-D., Witmer, L.M. y Coria, R.A. 2004. Basal Ornithopoda. In: *The Dinosauria*, (Eds. D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska). University of California Press, Berkeley, Los Angeles y Londres, 393-412.
- Ortega, F., Escaso, F., Gasulla, J.M., Dantas, P. y Sanz, J.L. 2006. Los Dinosaurios de la Península Ibérica. *Estudios geológicos*, **62** (1-2), 219-240.
- Osborn, H.F. 1899. Skeleton of Diplodocus. *Memoirs of the American Museum of Natural History*, **1**, 199-208.
- Osborn, H. F.1904. The Manus, sacrum and caudals of Sauropoda. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **20**, 181-190.
- 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, New Heaven y Londres, 388 p.
- Ouyang, H. y Ye, Y. 2002. *The First Mamenchisaurian Skeleton with Complete Skull: Mamenchisaurus youngi*. Sichuan Science and Technology Press, Chengdu, (En chino con resumen en inglés) 110 pp.
- Owen, R. 1842. Report on British fossil reptiles. Part II. *Report of Eleventh Meeting of the British Association of the Advancement of Science*, **XI**, 60-204.
- Owen, R. 1875. Monographs on the British Fossil Reptilia of the mesozoic formations. Part. II Genera *Bothriospondylus*, *Cetiosaurus*, *Omosaurus*. *Palaeontographical Society Monographs*, **29**, 15-93.
- Paul, G. S. 2008. A revised taxonomy of the iguanodont dinosaur genera and species. *Cretaceous Research*, **29**, 192-216.
- Pereda Suberbiola, J. 1994. *Polacanthus* (Ornithischia, Ankylosauria), a transatlantic armoured dinosaur from the Early Cretaceous of Europe and North America. *Palaeontographica. Abteilung A: Palaeozoologie-Stratigraphie*, **232**, 4-6, 133-159.
- Pereda Suberbiola, X., Torcida, F., Izquierdo, L.A., Huerta, P., Montero, D. y Pérez, G. 2003. First rebbachisaurid dinosaur (Sauropoda, Diplodocoidea) from the early Cretaceous of Spain: palaeobiogeographical implications. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **174**, 5, 471-479.

- Pereda Suberbiola, X., Dantas, P., Galton, P.M., y Sanz, J.L. 2005a. Autopodium of the holotype of *Dracopelta zbyzskii* (Dinosauria, Ankylosauria) and its type horizon and locality (Upper Jurassic: Tithonian, western Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **235**, 175-196.
- Pereda Suberbiola, X. Galton, P.M., Ruiz-Omeñaca J.I. y Canudo, J.I. 2005b. Dermal spines of stegosaurian dinosaurs from the Lower Cretaceous (Hauterivian-Barremian) of Galve (Teruel, Aragón, Spain). *Geogaceta*, **38**, 35-38.
- Pérez-Moreno, B.P., Chure, D.J., Pires, C., Marques da Silva, C., Dos Santos, V., Dantas, P., Povoas, L., Cachao, M., Sanz, J.L. y Galopim de Carvalho, A. M. 1999. On the presence of *Allosaurus fragilis* (Theropoda: Carnosauria) in the Upper Jurassic of Portugal: first evidence of an intercontinental dinosaur species. *Journal of the Geological Society, London*, **156**, 449-452.
- 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-Lorente, F. y Herrero Gascón, J. 2007. El movimiento de un dinosaurio deducido de una rastrillada terópoda con estructuras de inmersión en los pies en barro y de arrastre de cola (Formación Villar del Arzobispo. Galve, Teruel, España). *Revista Española de Paleontología*, **22**, 2, 157-174.
- 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 quadrupedal ornithopods. *Ichnos*, **5**, 109-120.
- Pérez-Oñate, J., Cuenca-Bescós, G. y Sanz, J.L. 1994. Un nuevo saurópodo del Jurásico Superior de Galve (Teruel). In: *Comunicaciones de las X Jornadas de Paleontología* (Ed. Sociedad Española de Paleontología), Madrid, 159-162.
- Piñuela, L., García-Ramos, J.C. y Lires, J. 2002. Comportamiento gregario de ornitópodos en el Jurásico de Asturias. In: *Congreso Internacional sobre Dinosaurios y otros Reptiles Mesozoicos de España. Resúmenes de las comunicaciones y ponencias.* (Ed. F. Pérez-Lorente). Logroño, 44-45.
- Powell, J. E. 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda-Titanosauridae) del Cretácico Superior del Noroeste argentino. In: *Actas del segundo curso de paleontología en Cuenca. Los Dinosaurios y su entorno biótico* (Eds. J.L. Sanz y A.D. Buscalioni), 166-230.
- Raath, M. A. 1972. Fossil vertebrate studies in Rhodesia: a new dinosaur (Reptilia: Saurischia) from near the Trias-Jurassic boundary. *Arnoldia*, **5**, 37 p.
- Rauhut, O.W.M. 1996. Dinosaur remains from the Lignite Coals of Guimarota (Kimmeridgian, Portugal) and Uña (Barremian, Spain) and paleoecological implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**, Supl. to **3**, 59A.
- Rauhut, O.W.M. 2000. The dinosaur fauna from the Guimarota mine. In *Guimarota. A Jurassic Ecosystem* (Eds. T. Martin y B.Krebs), Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 75-82.
- Rauhut, O.W.M. 2003. A tyrannosauroid dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. *Palaeontology*, **46**, 5, 903-910.

- Rauhut, O.W.M. y Fechner, R. 2005. Early development of the facial region in a non-avian theropod dinosaur. *Proceedings of the Royal Society B*, **272**, 1179-1183.
- Rauhut, O.W.M. y Kriwet, J. 1994. Teeth of a big Theropod Dinosaur from Porto das Barcas (Portugal). *Berliner Geowissenschaften Abhandlungen* **E13**, 179-185.
- Richter, A. 1994. Lacertilia aus der Unteren Kreide von Uña und Galve (Spanien) und Anoual (Marokko). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen* **E14**, 1-147.
- Romer, A. S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago, 722 p.
- Rose, P. J. 2007. A new titanosauriform sauropod (Dinosauria: Saurischia) from the Early Cretaceous of Central Texas and its phylogenetic relationships. *Palaeontologia Electronica*, **10**, 2, 65pp.
- Royo y Gómez, J. 1927a. Sesión del 9 de Marzo de 1927. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **27**
- Royo y Gómez, J. 1927b. Sesión del 6 de Abril de 1927. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **27**
- Royo y Gómez, J. 1927c. Sesión del 6 de Julio de 1927. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **27**
- Royo-Torres, R., 2005. *Sistemática y paleobiología del saurópodo (Dinosauria) del Aptiense inferior de Peñarroya de Tastavins (Teruel, España)*. Tesis Doctoral Universidad de Zaragoza, 573 pp. (inédita)
- Royo-Torres, R. En prensa. Sistemática y Evolución de los Dinosaurios Saurópodos en la Península Ibérica. *Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. (Ed. Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas). Salas de los Infantes.
- Royo-Torres, R. y Canudo, J. I. 2003. Restos directos de dinosaurios saurópodos en España (Jurásico superior-Cretácico superior). In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España* (Ed. Félix Pérez Lorente). Instituto de Estudios Riojanos (IER, Ciencias de la Tierra, 26). Logroño, 313-334.
- Royo-Torres, R. y Cobos, R. 2004. Estudio sistemático de un ilion de Sauropoda del yacimiento Pino de Jarque 2 en Riodeva (Teruel). *Geo-Temas*, **6** (5), 59-62.
- Royo-Torres, R. y Cobos, R. 2005. Presencia en Riodeva (Teruel) de la mayor vértebra caudal (Dinosauria, Sauropoda) de Europa. *Geogaceta*, **38**, 23-26.
- Royo-Torres, R., Cobos, A., Alcalá, L. y Bello, Y. 2003. Primeros restos de dinosaurio en el Cretácico Inferior de Riodeva (Teruel). In: *Libro de Resúmenes. XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, 16 al 18 de Octubre del 2003*. (Eds. M. V. Pardo Alonso y R. Gozalo), 147.
- Royo-Torres, R., Cobos, A. y Alcalá, L. 2006. A giant european dinosaur and a new sauropod clade. *Science*, **314**, 1925-1927.
- Royo-Torres, R., Cobos, A., Aberasturi, A., Espilez, E., Fierro, I., González, A., Luque, L., Manpel, L. y Alcalá, L. 2007. Riodeva sites (Teruel, Spain) shedding light to european sauropod phylogeny. *Geogaceta*, **41**, 183-186.
- Royo-Torres, R., Cobos, A. y Alcalá, L. 2008. Primeros restos directos de dinosaurios en la Sierra de Albarracín (Teruel). *Libro de resúmenes. XXIV Jornadas de la*

- Sociedad Española de Paleontología. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), Colunga, 15-18 de Octubre del 2008* (Eds. J. I. Ruiz-Omeñaca, L. Piñuela y J. C. García Ramos). Colunga, 189-190
- Ruiz-Omeñaca, J. I. 1996. *Los dinosaurios hipsilofodóntidos (Reptilia: Ornithischia) del Cretácico Inferior de Galve (Teruel)*. Tesis de Licenciatura Universidad de Zaragoza, 338 pp. (inédita).
- Ruiz-Omeñaca, J. I. 1997. Los dinosaurios hipsilofodóntidos (Reptilia: Ornithischia) del Cretácico Inferior de Galve (Teruel). *Noticias Paleontológicas*, **29**, 14-16.
- Ruiz-Omeñaca, J. I. 2006. *Restos directos de dinosaurios (Saurischia, Ornithischia) en el Barremiense (Cretácico Inferior) de la Cordillera Ibérica en Aragón (Teruel, España)*. Tesis Doctoral de la Universidad de Zaragoza, 432 pp.
- Ruiz-Omeñaca, J.I. y Canudo, J.I. 2003. Dinosaurios (Saurischia, Ornithischia) en el Barremiense (Cretácico inferior) de la Península ibérica. In: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España* (Ed. Félix Pérez Lorente). Instituto de Estudios Riojanos (IER, Ciencias de la Tierra, 26). Logroño, 269-312.
- Ruiz-Omeñaca, J. I. y Canudo, J. I. 2004. Dinosaurios ornitópodos del Cretácico inferior de la Península Ibérica. *Geo-Temas*, **6** (5), 63-65.
- Ruiz-Omeñaca, J. I y Canudo, J. I. 2005. "*Pleurocoelus*" *valdensis* Lydekker, 1889 (Saurischia, Sauropoda) en el Cretácico Inferior (Barremiense) de la Península Ibérica. *Geogaceta*, **38**, 43-46.
- Ruiz-Omeñaca, J. I. y Cuenca-Bescós, G. 1995. Un nuevo dinosaurio hipsilofodóntido (Ornithischia) del Barremiense Inferior de Galve (Teruel). In: *XI Jornadas de Paleontología, Tremp, 26-29 de octubre de 1995* (Eds. G. López, A. Obrador y E. Vicens), 153-156
- Ruiz-Omeñaca, J. I. y Pereda-Suberbiola X. 1999. Un documento inédito de Royo y Gómez sobre los dinosaurios del Levante. In: *XV Jornadas de Paleontología, Actas, Tomo 1* (ed. Isabel Rábano). Instituto Tecnológico Geominero de España (Colección Temas Geológico Mineros, 26), Madrid, 111-112.
- Ruiz-Omeñaca, J. I., Canudo, J. I., Cuenca-Bescós, G. y Amo, O. 1998. Theropod teeth from the Lower Cretaceous of Galve (Teruel, Spain). In: *Third European Workshop on Vertebrate Paleontology. Maastricht, 6-9 May 1998*. Programme and Abstracts. Field Guide (Eds. J.W.M. Jagt, P.H.Lambers, E.W.A.Mulder y A.S Schulp), 62.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Canudo, J.I., Aurell, M., Bádenas, B., Cuenca-Bescós, G. e Ipas, J. 2004. Estado de las investigaciones sobre los vertebrados del Jurásico superior y el Cretácico inferior de Galve (Teruel). *Estudios geológicos*, **60**, 179-202.
- Ruiz-Omeñaca, J. I., Canudo, J. I. e Infante, P. 2005. Presencia de un posible alosáurido (Dinosauria: Theropoda) en el Cretácico Inferior (Barremiense inferior) de La Maca 3 (Galve, Teruel). In: *XXI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Gestión e Investigación de la Paleontología en el Siglo XXI. Sevilla 4-8 de octubre de 2005. Libro de Resúmenes*. (Eds. E. Bernáldez, E. Mayoral y A. Guerreiro dos Santos). Sevilla, 117-118.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Canudo, J.I., Piñuela, L. y García Ramos, J.C. 2007a. Dientes de dinosaurios carnívoros (Saurischia: Theropoda) del Jurásico Superior de Asturias. In: *Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Dinosaurios y su*

- Entorno* (Ed. Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas de los Infantes). Salas de los Infantes, 95-97.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Piñuela, L. y García-Ramos, J.C. 2007b. Una vértebra de un pequeño ornitópodo (Dinosauria: Ornithischia) del Kimmeridgiense (Formación Lastres) de Tazonos (Villaviciosa, Asturias). *Geogaceta*, **42**, 83-86.
- Russell, D.A. 1993. The role of Central Asia in dinosaurian biogeography. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **30**, 2002-2012.
- 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.
- Salas, R. 1987. *El Malm i el Cretaci inferior entre el Massis de Garraf i la Serra d'Espadà*. Tesis doctoral de la Universidad de Barcelona, 345 pp.
- Salas, R., Barrachichia, A., Cabanes, R. y Querol, X. 1991. Los sistemas deposicionales del Malm y Cretácico inferior de las Catalanides y de la Cordillera Ibérica Oriental. In: *XI Congreso Español de Sedimentología. Libro guía de la excursión nº 4*, 125 pp.
- Salas, R. Guimerá, J., Mas, R., Martín-Closas, C., Meléndez, A. y Alonso, A. 2001. Evolution of the Mesozoic Central Iberian Rift System and its Cenozoic inversion (Iberian chain). In: *Peritethyan rift/wrench basins and passive margins* (Eds. W. Cavazza, A. Robertson y P. A. Ziegler). *Mémoires du Muséum d' Histoire Naturelle*, **186**, 145-185.
- Salgado, L. 1996. *Pellegrinisaurus powelli* nov. gen. et sp. (Sauropoda, Titanosauridae) from the Upper Cretaceous of Lago Pellegrini, Northwestern Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, **33(4)**, 355-365.
- Salgado, L. 1999. The macroevolution of the Diplodocimorpha (Dinosauria; Sauropoda): a developmental model. *Ameghiniana*, **36 (2)**, 203-216.
- Salgado, L. y Bonaparte, J.F. 1991. Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae, *Amargasaurus cazau* gen. et sp. nov. de la Formación La Amarga, Neocomiano de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, **28 (3-4)**, 333-346.
- Salgado, L., Coria, A. R. A. y Calvo, J. O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, **34 (1)**, 3-32.
- Salgado, L., Garrido, A., Cocca, S. y Cocca, J.R. 2004. Lower Cretaceous rebbachisaurid sauropods from Cerro Aguada del León (Lohan Cura Formation), Neuquén Province, Northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24 (4)**, 903-912.
- Salgado, L., Apesteguía, S. y Heredia, S. E. 2005. A new specimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous saltasaurine titanosaur from North Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25 (3)**, 623-634.
- Sánchez-Hernández, B. 2002. Asociación faunística de vertebrados mesozoicos de la localidad de Galve (Teruel). *Estudios Geológicos*, **58**, 189-193.
- Sánchez Hernández, B. 2004. Replica a los comentarios de Canudo et al., a "Asociación faunística de vertebrados mesozoicos de la localidad de Galve (Teruel)" (Estudios Geol., 58 (2002), 189-193.) *Estudios Geológicos*, **60**, 53-59.

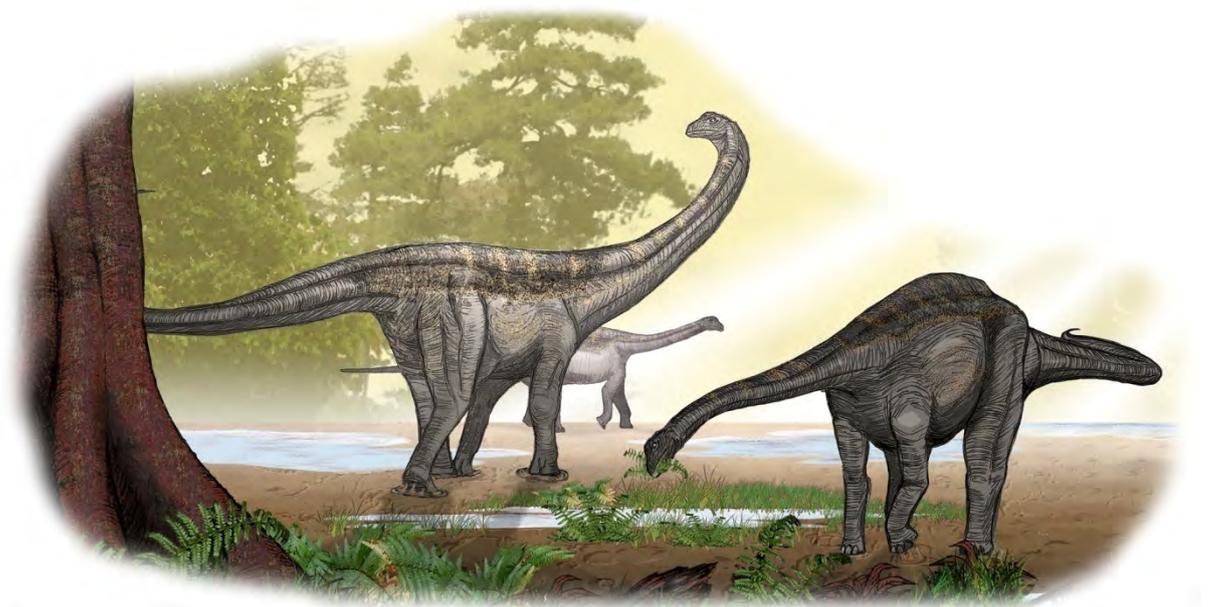
- Sánchez-Hernández, B. 2005. *Galveosaurus herreroi*, a new sauropod dinosaur from Villar del Arzobispo Formation (Tithonian-Berriasian) of Spain. *Zootaxa*, **1034**, 1-20.
- Santafé-Llopis, J.V. 1996. Los estegosaurios y su presencia en el Mesozoico de "Los Serranos" (Valencia). *Zubia*, **14**, 105-111.
- Santafé-Llopis, J. V., Casanovas-Cladellas, M. L., Sanz-García, J. L. y Calzada-Badía, S. 1981. Un nuevo yacimiento de Dinosaurios en le Aptiense inferior de Morella (Castellón). *Acta geologica Hispanica*, **16**, 139-143.
- Santisteban, C. 1995. Los depositos continentales con facies Weald de la cubeta de Aras de Alpuente. Comarca de los Serranos. Valencia. *Geogaceta*, **17**, 16-18.
- 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 supramareles del Cretácico Superior, Cuenca ibérica suroccidental, Valencia, España. In: *Congreso Internacional sobre Dinosaurios y otros Reptiles Mesozoicos de España. Resúmenes de las comunicaciones y ponencias*. (Ed. F. Pérez-Lorente). Logroño, 60-61.
- Santisteban, C. de, Gaete, R. y Galobart, A. 2002. Rastros de dinosaurios en el jurásico terminal (Facies Purbeck) de Corcolilla (Los Serranos, Valencia). In: *Congreso Internacional sobre Dinosaurios y otros Reptiles Mesozoicos de España. Resúmenes de las comunicaciones y ponencias*. (Ed. F. Pérez-Lorente). Logroño, 59.
- Santisteban, C. de, Suñer, M. y Vila, B. 2007a. El yacimiento de icnitas de dinosaurios de Cañada Paris, Alpuente, Valencia. In: *Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Dinosaurios y su Entorno* (Ed. Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas de los Infantes). Salas de los Infantes, 101-102.
- Santisteban, C. de, Vila, B. y Suñer, M. 2007b. Huellas de dinosaurios conservadas en materiales de cortejo transgresivo en cauces encajados. Jurásico superior y Cretácico inferior de Alpuente, Valencia. *Geogaceta*, **42**, 79-82.
- Sanz, J. L. 1984. Las faunas españolas de dinosaurios. *I Congreso Español de Geología*, **I**: 497-506
- Sanz, J. L., Buscalioni, A. D., Casanovas, M. L. y Santafé, J. V. 1984. The archosaur fauna from the Upper jurassic/Lower Cretaceous of Galve (Teruel, Spain). In: *Third symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Pappers*. (Eds. W. Reif y F. Westphal). Attempto Verlag, Tübingen, 207-210
- 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.
- Sanz, J. L., Buscalioni, A. D., Moratalla, J. J., Francés, V. y Antón, M. 1990. Los reptiles mesozoicos del registro español. *Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales*, **2**, 79 p.

- Sanz, J. L., Powell, J. E., Le Loeuff, J., Martínez, R. y Pereda-Suberbiola, X. 1999. Sauropod remains from the Upper Cretaceous of Laño (Northcentral Spain). Titanosaur phylogenetic relationships. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, **14** (Núm. Espec. 1), 235-255.
- Seeley, H. G. 1887. On the classification of the fossil animals commonly called Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society London*, **XLIII**, 165-171.
- Sereno, P. 1999. Dinosaurian biogeography; vicariance, dispersal and regional extinction. In: *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium. National Science Museum Monographs* (Eds. Y. Tomida, T.H. Rich, P. Vickers-Rich), **15**, 249-257.
- Sereno, P. C. y Wilson, J. A. 2005. Structure and evolution of a sauropod tooth battery. In: *The Sauropods: Evolution and Paleobiology* (Eds. K. A. Curry Rogers y J. A. Wilson). University of California Press, Berkeley, 157-177.
- Sereno, P.C., Wilson, J.A., Larsson, H.C.E., Dutheil, D.B. y Sues, H.D. 1994. Early Cretaceous dinosaurs from the Sahara. *Science*, **265**, 267-271.
- 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.
- Sereno, P., Wilson, J. A., Witmer, M., Whitlock, J. A., Maga, A., Ide, O. y Rowe, T. A. 2007. Structural extremes in a Cretaceous dinosaur. *Plos One*, **2** (11), e1230.
- Smith, J. B., Lamanna, M. C., Lacovara, K. J., Dodson, P., Smith, J. R., Poole, J. C., Giegengack, R. y Attia, Y. 2001. A Giant Sauropod Dinosaur from an Upper Cretaceous Mangrove Deposit in Egypt. *Science*, **292**, 1704-1706.
- 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 pp.
- Soria, A. R., Meléndez, A., Cuenca-Bescós, G., Canudo, J. I. y Liesa, C. L. 1995. Los sistemas lacustres del Cretácico Inferior de la Cordillera Ibérica Central: la Cubeta de Aliaga. In: *XIII Congreso Español de Sedimentología. Guía de Excursiones* (Eds. A. Meléndez y M. Aurell). Universidad de Zaragoza, 91-141.
- Swofford, D. L. 2001. PAUP*. *Phylogenetic analisis using parsimony (*and other methods)*. Version 4. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Suñer, M., Santisteban, C. de y Galobart, A. 2005. Nuevos restos de Theropoda del Jurásico Superior-Cretácico Inferior de la Comarca de los Serranos (Valencia). *Revista Española de Paleontología*, **número extraordinario 10**, 93-99.
- Thulborn, R. A. 1973. Teeth of ornithischian dinosaurs from the Upper Jurassic of Portugal, with description of a new hypsilophodontid (*Phyllodon henkeli* gen. et sp. nov.) from the Guimarota lignite. *Serviços Geológicos de Portugal*, **22**, 89-134.
- Tidwell, V., Carpenter, K. y Brooks, W. 1999. New sauropod from the Lower Cretaceous of Utah, USA. *Oryctos*, **2**, **21**, 21-37.
- Tidwell, V., Carpenter, K. y Meyer, S. 2001. New Titanosauriform (Sauropoda) from the Poison Strip Member of the Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous),

- Utah. In: *Mesozoic Vertebrate Life*. (Eds. D. H. Tanke y K. Carpenter). Indiana University Press, Blomington e Indianápolis, 139-165.
- Upchurch, P. 1993. *The Anatomy, Phylogeny and Systematics of the Sauropod Dinosaurs*. PhD. Thesis University of Cambridge, 1-483. (inérita)
- Upchurch, P. 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 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**, 1049-1074.
- Upchurch, P. y Martin, J. 2003. The anatomy and taxonomy of *Cetiosaurus* (Saurischia, Sauropoda) from the Middle Jurassic of England. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**, 1, 208-231.
- Upchurch, P., Barrett, P.M. y Dodson, P. 2004. Sauropoda. In: *The Dinosauria*, (Eds. D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska). University of California Press, Berkeley, Los Angeles y Londres, 259-322.
- Upchurch, P., Tomida, Y. y Barret, P. M. 2005. A new specimen of *Apatosaurus ajax* (Sauropoda: Diplodocidae) from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Wyoming, USA. *National Science Museum of Tokyo Monographs*, **26**, 107 pp.
- Vila, B., Poza, B., Galobart, A., Marmi, J. y Fortuny, J. 2007. Evidence for big sauropods and dromaeosaurid theropods from a new Maastrichtian locality in the southern Pyrennes. In: *The Annual Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy*.
- Vilas, L., Mas, R. García, A., Arias, C., Alonso, A., Meléndez, N. y Rincón, R. 1982. Capítulo 8. Ibérica Suroccidental. In: *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 Palaeontologica Polonica*, **45**, 343-388.
- Weishampel, D.B. 2004. Ornithischia. In: *The Dinosauria*, (Eds. D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska). University of California Press, Berkeley, Los Angeles y Londres, 323-324.
- Weishampel, D. B., Barrett, P. M., Coria, R., Le Loeuff, J., Xu, X., Zhao, X., Shani, A., Goman, E. M. P. y Noto, C. R. 2004. Dinosaur Distribution. In: *The Dinosauria* (Eds. D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska). University of California Press, Berkeley, Los Angeles y Londres, 517-606.
- Wiens, J.J. 2003. Incomplete taxa, incomplete characters, and phylogenetic accuracy: is there a missing data problem? *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**, 297-310.
- Wilson, J. A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19**, 639-653.

- Wilson, J. A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **136**, 215-275.
- Wilson, J. A. y Sereno, P. C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Supplement 2 to Journal of Vertebrate Paleontology*, **18**, 1-68.
- Wiman, J. C. 1929. Die Kreide-Dinosaurier aus Shantung. *Palaeontologia Sinica (Ser. C)*, **6**, 1-67.
- Yadagiri, P. 2001. The osteology *Kotasaurus yamanpalliensis*, a sauropod dinosaur from the Early Jurassic Kota Formation of India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**, 2, 242-252
- Young, C. C. 1935. Dinosaurian remains from Mengyin, Shantung. *Bulletin of the Geological Society of China*, **14**, 519-533.
- Young, C. C. 1939. On a new Sauropoda, with notes on other fragmentary Reptilia from Szechuan. *Bulletin of the Geological Society of China*, **19**, 279 -315.
- Yagüe, P., Dantas, P., Ortega, F., Cachão, M., Santos, F.A.M., Gonçalves, R. y Lopes, S. 2006. New sauropod material from the Upper Jurassic of Areia Branca (Lourinhã, Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **240**, 313-342.
- Zhang, Y., Yang, D. y Peng, G. 1984. New materials of *Shunosaurus* from the Middle Jurassic of Dashanpu, Zigong, Sichuan [en chino, con resumen en inglés]. *Journal of the Chengdu College of Geology*, **2**, 1-12.
- Ziegler, P.A. 1988. Evolution of the Arctic-North Atlantic and Western Tethys. *American Association of the Petroleum Geologists*, **43**, 98p.
- Zinke, J., y Rauhut, O.W.M. 1994. Small theropods (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Jurassic and Lower Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen* **E 13**, 163-177.

anexos



ANEXO 1: CARACTERES UTILIZADOS EL ESTUDIO CLADÍSTICO

A continuación se detalla el listado de caracteres utilizado en el estudio cladístico. Estos son exactamente los mismos que los que utiliza Harris (2006) en su hipótesis cladística más 6 caracteres añadidos al final del listado.

La traducción de los caracteres no es literal y, aunque posee el mismo significado morfológico y anatómico, se ha usado la misma terminología utilizada durante todo este trabajo.

Las iniciales C, S, W y U identifican a los autores de los que Harris (2006) toma dicho carácter que son respectivamente Calvo y Salgado (1995), Salgado (1999), Wilson (2002) y Upchurch et al. (2004).

1. **Morfología de la terminación anterior de las mandíbulas en vista dorsal (W65, U1):** triangular, con un ápice agudo (0); ampliamente redondeado anteriormente con márgenes lineales y más o menos paralelos (en forma de U o parabólicos) (1); “platalean” (ampliamente redondeado y convexo anteriormente pero con márgenes laterales sinuosos, convexos anteriormente pero haciéndose cóncavo, produciendo una morfología de cuchara posteriormente) (2); rectangular, especialmente en la zona baja de la mandíbula (margen anterior lineal y formando un ángulo abrupto con el margen lateral) (3).
2. **Configuración del proceso posterolateral del premaxilar y el proceso lateral de la maxila (W1, U15):** carece de contacto en la línea media (0); posee un contacto en la línea media formando una depresión narial marcada (1).
3. **Ángulo entre los márgenes lateral y medial del premaxilar en vista dorsal (U12-14):** $>20^\circ$ (0); $\leq 20^\circ$ (1).
4. **Morfología del margen dorsal del premaxilar (= región anterior del proceso nasal) (W2, U10):** sin “escalón” (0); con un marcado “escalón”, con el margen anterior del cráneo demarcado (=con un área en forma de bozal) (1).
5. **Porción libre del proceso nasal del premaxilar en vista lateral (U11):** mayormente proyectado posteriormente dividiendo las narinas externas dos mitades derecha e izquierda (0); mayormente proyectado dorsalmente dividiendo las narinas externas dos mitades derecha e izquierda (1); está ampliamente reducida, reduciéndose o eliminándose la barra internarial creando una abertura narial externa sencilla y confluyente (2).
6. **Proceso delgado y laminar (a modo de pestaña) dirigido anteromedialmente desde el margen del proceso ascendente del maxilar (U17-18, C14):** ausente (0); presente pero carente de contacto en la línea media (1); presente y contactando ambos en la línea media (2).
7. **Dirección en la que se orienta el foramen subnarial (U6):** lateral (0); dorsal (1).
8. **Proporciones y tamaño del foramen subnarial (U7):** pequeño y subcircular (0); alargado (al menos el doble de largo que de ancho en dirección a la sutura premaxilar-maxilar) (1).
9. **Posición del foramen subnarial respecto a la fosa narial (U8):** externo (0); interno (1).

10. **Posición relativa del foramen subnarial y el foramen maxilar anterior (W5):** bien distanciados uno del otro (0); separados únicamente por un estrecho “istmo” de hueso (1).
11. **Orientación de las narinas externas (U4):** lateral o anterolateral (0); dorsal o anterodorsal (1).
12. **Fosa (narial fosa) o área en forma de estante en el premaxilar y el maxilar lateral a las narinas externas (W1, U19):** ausente (0); presente (1).
13. **Longitud del borde de las narinas externas formado por el maxilar (W3):** corto (menos de 1/4 del perímetro de la narina) (0); largo (más de 1/3 del perímetro de la narina) (1).
14. **Posición del punto medio de las narinas externas osteológicas (W8, U2-3, C7, S7):** anterior a la fenestra anteorbital (0); dorsal a la fenestra anteorbital (1); anterior a la fenestra anteorbital (2).
15. **Relación del máximo diámetro de las narinas externas osteológicas / máximo diámetro de la órbita (W9, U5):** <1.0 (narinas más cortas) (0); ≥ 1.0 (narinas más largas) (1).
16. **Fenestra preantorbital (W4, U20, S24):** ausente (0); presente (1).
17. **Fosa antorbital (W7, U21):** presente (0); ausente (1).
18. **Relación del máximo diámetro de la fenestra antorbital / máximo diámetro de la órbita (W6):** <0.85 (órbita significativamente mayor) (0); ≥ 0.85 (diámetro semejante) (1).
19. **Ángulo formado los márgenes anterior y ventral de la órbita (W10):** obtuso o cercano a los 90° (0); marcadamente agudo (1).
20. **Extensión anterior del proceso maxilar del lacrimal (W11, U16):** dorsal al punto medio de la fenestra antorbital (0); posterodorsal al punto medio de la fenestra antorbital pero anterior al rincón posterodorsal de la fenestra antorbital (1); proceso ausente; contacto maxilar-lacrimal contacto en el al rincón posterodorsal de la fenestra antorbital (2).
21. **Elemento que contacta lateralmente con el ectopterygoide (W12, U65):** jugal (0); maxilar (1).
22. **Contribución del jugal a la fenestra antorbital (W13, U22):** reducido o ausente (0); grande (ocupando la mayor parte del margen) (1).
23. **Tamaño del proceso frontal (= posterior) del prefrontal (W14):** pequeño (no se proyecta más allá de la sutura frontal-nasal) (0); alargado (se aproxima al parietal) (1).
24. **Morfología del proceso ventral del prefrontal en vista dorsal (W15, U33):** plana, ampliamente redondeada o cuadrada (0); en forma de gancho o aguda y subtriangular (1).
25. **Morfología del proceso jugal (= ventral) del postorbital (W16, U28):** estrecho mediolateralmente (0); más ancho mediolateralmente que anteroposteriormente (1).
26. **Proceso jugal (= ventral) del postorbital (U31):** no contacta con el lacrimal (interviene el jugal) (0); contacta con el lacrimal (excluye al jugal del margen de la órbita) (1).
27. **Proceso escamoso (= posterior) del postorbital (W17):** presente (0); ausente (1).

- 28. Sutura frontal-parietal en vista dorsal (W18, U34):** entre la fenestra/fosa supratemporal (los frontales contribuyen al margen de la fenestra/fosa) (0); anterior a la fenestra/fosa supratemporal (los frontales se excluyen del margen anterior de la fenestra/fosa) (1).
- 29. Contacto en la línea media (sífnisis) entre frontales en adultos (W19, U36, C13, S31):** suturada (0); fusionada (1).
- 30. Relación entre la longitud rostoposterior / anchura mediolateral mínima del frontal (W20, U35):** ≥ 1.0 (igual o más largo que ancho) (0); <1.0 (más ancho que largo) (1).
- 31. Altura dorsoventral del proceso occipital del parietal (W21):** corto (menor que el diámetro del foramen magnum) (0); alargado (cerca del doble del diámetro del foramen magnum) (1).
- 32. Contribución del parietal a la fenestra posttemporal (W22, U42):** presente (0); ausente (1).
- 33. Foramen postparietal (W23, U43, S26):** ausente (0); presente (1).
- 34. Morfología de la fenestra infratemporal (C9, S6):** subrectangular (0); subtriangular (1); linear (en forma de hendidura, creciente) (2).
- 35. Posición del extreme más anterior o anteroventral de la fenestra infratemporal (W30, U29-30, C8, S32):** posterior a la órbita (0); anterior al margen posterior pero posterior o igual al punto medio de la órbita (1); anterior al punto medio de la órbita (2).
- 36. Relación entre la distancia intraparietal que separa las fenestras supratemporales / longitud del eje longitudinal de la fenestra supratemporal (W24):** <2.0 (0); ≥ 2.0 (1).
- 37. Fenestra supratemporal rodeada por la fosa supratemporal (U37):** presente (0); ausente (1).
- 38. Orientación del eje longitudinal de la fenestra supratemporal externa (W25-26, U40):** anteroposterior (0); mediolateral (1); dorsoventral (eje de la fenestra más largo en vista lateral que dorsal) (2).
- 39. Contribución del escamoso al margen dorsal (dorsomedial) de la fenestra supratemporal (U44):** presente (0); ausente (excluido por el contacto parietal-postorbital) (1).
- 40. Relación del máximo diámetro de la fenestra supratemporal / diámetro del foramen magnum (W27, U41, C10, S30):** $\gg 1.0$ (0); ~ 1.0 (semejante) (1).
- 41. Relación de la dimensión anteroposterior / mediolateral de la barra temporal (región supratemporal) (W28):** ≥ 1.0 (más largo anteroposteriormente) (0); <1.0 (más largo mediolateralmente) (1).
- 42. Visibilidad lateral de la fenestra supratemporal (W29, U38-39):** no visible (tapada por la barra temporal) (0); visible (barra temporal desplazada ventralmente) (1).
- 43. Contacto maxilar-cuadratojugal (U24, C11, S2):** ausente (0); presente (1).
- 44. Contacto escamosal-cuadratojugal (W31, U45):** presente (0); ausente (1).
- 45. Relación de la longitud del proceso anterior (=jugal o maxilar) del cuadratojugal / longitud del proceso escamoso (=dorsal) (W32, U23):** ≤ 1.0 (0); ≥ 1.0 (1).
- 46. Proceso anterior del cuadratojugal (U25):** confluye en un ápice agudo (0); se expande dorsoventralmente al ápice (0).

- 47. Orientación del proceso anterior del cuadratojugal en vista lateral (U26):** recto o ligeramente curvado en el ápice (0); formado un ángulo ventralmente al ápice (1).
- 48. Ángulo entre el proceso anterior y dorsal del cuadratojugal I (U27):** más o menos 90° (0); >>90° (1).
- 49. Orientación del eje longitudinal del cuadrado respecto al eje longitudinal del cráneo (U68, C5, S5):** perpendicular (0); formado un ángulo posterodorsal-anterovernal (1).
- 50. Fosa en el cuadrado (W33-34, U66-67, C1):** ausente (0); somera (1); profundamente invaginada (2).
- 51. Orientación de la fosa en el cuadrado (W35):** posterior (0); posterolateral (1).
- 52. Articulación anterior del vómer (W42):** con el maxilar (0); con el premaxilar (1).
- 53. Morfología de la rama lateral del palatino (W40):** en forma de placa (contacto maxilar largo) (0); en forma de barra (contacto maxilar estrecho) (1).
- 54. Extremo anterior del proceso maxilar del palatino (U57):** poco desarrollado y sin expandir (0); mediolateralmente expandido (1).
- 55. Composición del proceso para el palatino (=anterior) del pterigoide (U61):** formado por dos láminas de hueso que se proyectan lateral y ventralmente (0); formado por una única lámina plana (1).
- 56. Relación entre la anchura del cuerpo principal del pterigoide / longitud total del pterigoide (U62):** <0.20 (0); ≥ 0.20 (1).
- 57. Morfología en el pterigoide de la superficie de contacto para la articulación con el basipterigoide (W36, U63-64):** faceta pequeña (0); gancho orientado dorsomedialmente (1); superficie en forma de estribo (2).
- 58. Posición anteroposterior del proceso ectopterygoide del proceso del pterigoide (W37, U58-59):** posterior o ventral a la órbita (0); entre la órbita y la fenestra antorbital o ventral a la fenestra antorbital (1); anterior a la fenestra antorbital (2).
- 59. Posición dorsoventral del proceso ectopterygoide del proceso del pterigoide (U60):** se proyecta por debajo del margen ventral del cráneo (normalmente robusto) (0); no se proyecta por debajo del margen ventral del cráneo (normalmente delgado) (1).
- 60. Tamaño de la pestaña para el cuadrado del pterigoide (W38):** grande (articulaciones entre el palatobasal y el cuadrado bien separadas) (0); pequeño (articulaciones entre el palatobasal y el cuadrado próximas) (1).
- 61. Forma de la rama palatina del pterigoide (W39):** recta (al nivel del margen dorsal de la rama del cuadrado) (0); escalonada (surge por encima del nivel de la rama del cuadrado) (1).
- 62. Epipterigoide (W41):** presente (0); ausente (1).
- 63. Relación entre la altura dorsoventral del supraoccipital / altura del foramen magnum (W43):** ≥ 2 (0); 1.01-1.99 (1); ≤ 1 (2).
- 64. Crestas sagital y nugal transversa emergen suavemente en el extremo dorsal del supraoccipital formando un proceso tetrahedral poco elevado (S29):** ausente (0); presente (1).
- 65. Extremo distal del proceso paraoccipital (U46):** plano ligeramente cóncavo lateralmente (0); marcadamente convexo y expandido de forma repentina dorsal y ventralmente (proceso en “forma de lengua”) (1).

- 66. Proceso ventral (no articular) del proceso paraoccipital (W44):** ausente (0); presente (1).
- 67. Morfología de la región occipital del cráneo (W54):** posteriormente cóncava, con proceso paraoccipital posterolateralmente orientado (0); plano, con proceso paraoccipital mediolateralmente orientado (1).
- 68. Morfología de la crista prootica (W45, U49):** simple, una cresta baja, bien careciendo de ningún proceso o con un proceso poco prominente anteroposteriormente comprimido (0); posee un prominente proceso dorsolateral anteroposteriormente comprimido y con forma de hoja (1).
- 69. Relación longitud total /anchura del diámetro basal del proceso del basipterigoide (W46, U52-53, S27):** ≤ 2 (0); 2.01-3.99 (1); ≥ 4.0 (2).
- 70. Ángulo de divergencia del proceso basipterigoide (W47, U54, S28):** $\geq 30^\circ$ (0); $<30^\circ$ (1).
- 71. Relación de las dimensiones anteroposterior / dorsoventral del tubérculo (W48, U48):** ≥ 0.25 (0); <0.25 (en forma de lámina) (1).
- 72. Relación de la anchura mediolateral del par de tubérculos basales / anchura mediolateral del cóndilo occipital (W49):** <1.0 (0); 1.0-1.2 (1); >1.2 (2).
- 73. Fosa foramen basisfenoide / entre el foramen magnum y el tubérculo basal (W50):** ausente (0); presente (1).
- 74. Región entre los procesos basipterigoides (W51, U55):** ligeramente cóncava (0); fosa profunda (1).
- 75. Contacto Basisfenoide-cuadrado (W52):** ausente (0); presente (1).
- 76. Orientación de los procesos basipterigoides (W53, U50, C6, S3):** más o menos perpendicular al techo del cráneo (0); forman un marcado ángulo con el techo del cráneo (1).
- 77. Morfología de la sección de los procesos basipterigoides (U51):** elíptica o subtriangular (0); subcircular (1).
- 78. Morfología del rostrum parasfenoide (U56):** triangular en vista lateral y con una ranura en el margen dorsal (0); estrecho, con forma de pincho y sin ranura dorsal (1).
- 79. Dimensión del extremo dorsal de la rama del dentario (W55, U69):** decrece o mantiene su altura dorsoventral (0); aumenta su altura dorsoventral y se robustece hacia anterior (1).
- 80. Morfología de margen anteroventral del dentario (W56, U70):** ligeramente redondeado (0); proceso triangular marcadamente proyectado (“mentón”) (1).
- 81. ángulo entre la sínfisis de los dentarios y el eje longitudinal de la rama mandibular (W57, U71):** $<75^\circ$ (0); $>75^\circ$ (cercano a la perpendicular) (1).
- 82. Relación entre la longitud de la fenestra mandibular externa / longitud de la mandíbula (W58, U76-77):** ≥ 0.10 (0); <0.10 (1); ausente (2).
- 83. Relación dimensión dorsoventral del surangular / dimensión máxima del angular (W59, U75):** <2.0 (0); ≥ 2.0 (1).
- 84. Cresta en el surangular que separa el aductor y la fosa (W60):** ausente (0); presente (1).
- 85. Dimensión de la pared medial de la fosa del aductor (W61):** corta (0); larga, con prearticular expandido dorsoventralmente (1).

- 86. Posición del extremo anterior del esplenial relativo a la sínfisis (U72):** posterior a ella (0); participa en la sínfisis (1).
- 87. Posición del proceso posterior del esplenial (W62, U74):** se superpone al angular (0); separa las porciones anteriores del prearticular y el angular (1).
- 88. Proceso posterodorsal del esplenial (W63, U73):** presente y aproximándose al margen de la cámara del aductor (0); ausente (1).
- 89. Tamaño del coronoide (W64):** se extiende hasta el margen dorsal de la mandíbula (0); reducida, no se extiende más allá del esplenial (1); ausente (2).
- 90. Lámina de hueso situada de forma lateral a los dientes en el premaxilar, maxila y dentario (U9):** ausente (0); presente (1).
- 91. Posición en las filas de dientes de los dientes de mayor tamaño (U78):** en la zona media del maxilar (0); en la zona anterior de las mandíbulas (1).
- 92. Número de dientes en el dentario (W73, U91):** ≥ 18 (0); ≤ 17 (1).
- 93. Longitud de las filas dentarias (W66, U94-95):** se extiende hasta la órbita (0); anterior a la órbita pero posterior al foramen subnarial (1); restringidos a la zona anterior del foramen subnarial (2).
- 94. Patrón oclusal (W67-68):** ausente (0); entrelazados (creando facetas en forma de V) (1); facetas planas en un ángulo muy agudo con el eje longitudinal del diente (ángulo-alto) (2); facetas planas a un ángulo cercano a 90° con el eje longitudinal del diente (bajo ángulo) (3).
- 95. Orientación de las coronas dentarias (W69, U80):** alineadas a lo largo del eje de la mandíbula (las coronas no se superponen) (0); alineadas ligeramente hacia anterolingual (las coronas dentarias se superponen) (1).
- 96. Contacto entre coronas dentarias adyacentes (U81):** presente (0); ausente (1).
- 97. Relación entre la longitud de la corona de los dientes en uso / anchura de la cara lingual (= "índice de adelgazamiento") (U87-89):** ≤ 3.0 (corona expandida; dientes espatulados) (0); 3.01-3.99 (1); ≥ 4.0 (2).
- 98. Forma de la sección de la corona, a media altura de la misma, de los dientes en uso (W70, U84-85, U92, C2, S1):** elíptica (convexa labial y lingualmente) (0); en forma de D (convexo labialmente y plano o cóncavo lingualmente) (1); circular (corona espatulada se pierde dejando facetas solo en la raíz = morfología dental en lápiz o clavija) (2).
- 99. Textura de la superficie del esmalte (W71, U79):** suave (0); arrugada (1).
- 100. Denticulos en los márgenes dentales (W72, U82-83, C3):** presentes (0); ausentes solo en el margen distal (1); ausentes tanto en los márgenes mesial como distal (2).
- 101. Número de dientes de reemplazamiento por alveolo (W74, U90):** ≤ 2 (0); ≥ 3 (1).
- 102. Orientación de los dientes (W75, U93):** perpendicular al margen de la mandíbula (0); orientado anteriormente con respecto al margen de la mandíbula (procumbente) (1).
- 103. Surcos longitudinales en la cara lingual de los dientes (W76):** ausente (0); presente (1).
- 104. Surcos prominentes cerca de los márgenes mesial y distal de la superficie labial de las coronas dentarias (U86):** ausente (0); presente (1).
- 105. Número de vértebras cervicales (W80, U96-100, S25):** ≤ 9 (0); 10 (1); 11 (2); 12 (3); 13 (4); 14 (5); ≥ 15 (6).

- 106. Forma de la faceta occipital del intercentro del atlas (W79, U101):** rectangular en vista lateral (longitud dorsal y ventral semejante) (0); en forma de cuña ("wedge-shaped"), longitud anteroposterior del margen ventral mayor que la del margen dorsal (1).
- 107. Morfología de las caras articulares de los cuerpos vertebrales cervicales (W82, U103):** anficélicos/anfipláticos (0); opistocélicos (1).
- 108. Morfología de las fosas neumáticas laterales de las vértebras cervicales (W78, W83, U110, C15, S33):** ausente (0); simple, sin dividir (1); simple y sin dividir en las cervicales anteriores pero dividido por un septo óseo en las cervicales posteriores, produciendo numerosos forámenes laterales visibles (2) complejo (con numerosos forámenes visibles lateralmente) en todas las cervicales (3).
- 109. Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales cervicales (U106-107):** con quilla sagital prominente (0); plana o medianamente convexa ventralmente (1); cóncava ventralmente (con surco longitudinal presente) (2).
- 110. Fosa en la superficie dorsal de las parapófisis de las vértebras cervicales (U109):** ausente (0); presente y confluyente con la superficie neumática lateral (1); presente pero separada de la superficie neumática lateral por un margen (2).
- 111. Laminación (especialmente centrodiafosis) de los arcos neurales cervicales (W81, U115-116):** bien desarrollada con láminas y fosas bien definidas (1); rudimentaria, con láminas diafosisiales solo ligeramente desarrolladas o ausentes (1).
- 112. Relación altura: anchura de la cara articular posterior en las cervicales anteriores (W84, U108):** <1.25 (0); ≥ 1.25 (1).
- 113. Inclinação del proceso espinoso en las vértebras cervicales anteriores (C18):** dorsal (vertical) o anterodorsal (0); posterodorsal (1).
- 114. Relación longitud del cuerpo vertebral / altura de la cara articular posterior en las vértebras cervicales medias (W86, U102):** <4.0 (0); ≥ 4.0 (1).
- 115. Relación altura dorsoventral del arco neural /altura dorsoventral de la cara articular posterior en las vértebras cervicales medias (W87, U111-112, C16):** <1.0 (0); ≥ 1.0 (1).
- 116. Morfología de la lamina centroprezigapofisial en los arcos neurales de las vértebras cervicales medias y (W88, U113):** simple (0); dividida (= con presencia de una fosa infraprezigapofisial) (1); consiste en dos láminas paralelas (2).
- 117. Morfología de las superficies articulares de las prezigapófisis de las vértebras cervicales medias y posteriores (U114):** planas (0); transversalmente convexas (1).
- 118. Altura del proceso espinoso cervical (U117):** bajo (altura de la vértebra semejante o menor que la longitud del cuerpo vertebral (0); alto (altura de la vértebra mayor que la longitud del cuerpo vertebral (1).
- 119. Bifurcación de las espinas vertebrales cervicales (W85, C17, S34):** ausente (0); presente solo en las cervicales posteriores (1); presente en las cervicales medias (hasta la C6) (2); presente en las cervicales anteriores (craneal hasta C6) (3).
- 120. Morfología de las espinas cervicales posteriores y dorsales anteriores (W89-90, U118, C17):** simple (0); bífida y carente de un tubérculo seudoespinoso (1); bífida y con tubérculo seudoespinoso sagital (2).
- 121. Orientación del margen posterior del proceso espinoso respecto al eje anteroposterior del cuerpo vertebral en las cervicales posteriores (U119):** cercano a la vertical (0); se inclina anterodorsalmente-posteroventralmente (1).

- 122. Número de vértebras dorsales (W91, U122-125):** 15 (0); 14 (1); 13 (2); 12 (3); 11 (4); ≤ 10 (5).
- 123. Fosa neumática lateral en la mayoría de las vértebras dorsales (W78, U128-129, C22):** ausente (0); presente como simple aunque profunda fosa (1); presente en forma de excavación profunda ramificada hacia el interior de centro y la base del arco neural (dejando una simple lámina ósea en el cuerpo vertebral) (2).
- 124. Ubicación del foramen lateral neumático en los cuerpos vertebrales dorsales (U130):** ausente (0); confluyente con la superficie lateral (sin fosa neumática) (1); situado en el interior de una fosa neumática (2).
- 125. Cara anterior de los arcos neurales de las vértebras dorsales (U136):** plano o ligeramente excavado (0); profundamente excavado (1).
- 126. Articulación hiposfeno-hipantro en las vértebras dorsales (W106, U145, C23, S15):** ausente (0); presente únicamente en las dorsales medias y/o posteriores (1); presente desde las dorsales anteriores hasta las posteriores (2).
- 127. Lámina simple que se extiende ventralmente desde el hiposfeno en las vértebras dorsales (U146):** ausente (0); presente (1).
- 128. Vértebras dorsales con lamina espinodiapofisial (W99, U156-157):** ausente (0); presente solo en las dorsales posteriores (1); presente en las dorsales posteriores y medias (2).
- 129. Lámina espinodiapofisial accesoria en las vértebras dorsales con espina no bifurcada (U151):** ausente (0); presente (1).
- 130. Lámina postespinal en las vértebras dorsales con espina no bifurcada (U149, C27):** ausente (0); presente (1).
- 131. Orientación del proceso transversal en las vértebras dorsales (U138, S35):** lateral o ligeramente dorsal (0); fuertemente dorsolateral (aproximadamente a 45° con la horizontal) (1).
- 132. Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales de las dorsales anteriores (W94, U104):** anficélica (0); opistocélica (1).
- 133. Morfología del margen posterior de la superficie neumática lateral en las vértebras torácicas anteriores (U127, C29):** redondeado (0); angulado o agudo (1).
- 134. Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales dorsales anteriores (U126):** ventralmente convexa (0); plana (1); con cresta sagital (creando dos superficies encaradas ventrolateralmente) (2); ventralmente cóncava con cresta sagital en el surco resultante (3).
- 135. Lámina centroprezigapofisial (cp1) en las vértebras dorsales anteriores (U134):** consiste en una lámina simple (0); bifurcada hacia la zona dorsal (=fosa infraprezigapofisial presente) (1).
- 136. Orientación de la espina de las vértebras dorsales anteriores (U158):** dorsal o posterodorsal (0); anterodorsal (1).
- 137. Relación de la altura dorsoventral del arco neural / altura dorsoventral del cuerpo vertebral en las dorsales (W93, U132, C20, C24, C28, S9):** ≤ 1.0 (0); >1.0 (1).
- 138. Lámina centroprezigapofisial (cp1) en las vértebras dorsales medias y posteriores (U135):** consiste en una lámina simple (0); bifurcada hacia la zona dorsal (=fosa infraprezigapofisial presente) (1).

- 139. Lámina centroparapofisial anterior en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores (W96, U133):** ausente (0); presente (1).
- 140. Lámina prezigoparapofisial en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores (W97):** ausente (0); presente (1).
- 141. Lámina centroparapofisial posterior en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores (W98, U137):** ausente (0); presente (1).
- 142. Morfología del extremo terminal del proceso transversal de las vértebras dorsales (U140):** transición suave e ininterrumpida hacia la superficie dorsal del proceso transversal (0); posee una zona elevada bien diferenciada con su propia superficie encarada dorsalmente y que se conecta con la superficie dorsal del resto del proceso transversal solo por una zona con marcada pendiente (1).
- 143. Laminación en la cara anterior de la espina (no bifurcada) de la vértebras dorsales medias y posteriores (U148, C26):** inexistente (0); lámina preespinal presente, craneal lámina espinoprezigapofisial (sprl) ausente (1); lámina preespinal ausente, lámina espinoprezigapofisial (sprl) presente (2); láminas preespinal y espinoprezigapofisial (sprl) presentes y conectadas bien directamente (convergiendo) o a través de una lámina accesoria (3); láminas preespinal y espinoprezigapofisial (sprl) presentes e inconexas (4).
- 144. Postzigapófisis de la vértebras dorsales medias y posteriores sujetas dorsalmente por (W100, W101, U147, U150):** sin sujeción o únicamente sujetas por la espina (0); láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y sin ninguna conexión con la lámina postespinal a través de lámina accesoria alguna (1); láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y conectadas con la lámina postespinal en la zona proximal bien directamente o a través de una lámina accesoria (2).
- 145. Fosa infradiapofisial en las vértebras dorsales (W103, U144):** ausente (0), presente (1).
- 146. Contacto entre láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial (spdl+spol) en las vértebras dorsales medias y posteriores (W101):** ausente (0), presente (1).
- 147. Cavidad neumática supraneural en el interior de algunas o todas las vértebras dorsales (U141):** ausente (0); presente pero no abierta externamente (1); presente y abierta externamente a través de un foramen (2).
- 148. Proceso triangular aliforme que se proyecta lateralmente desde el extremo distal de la espina en las vértebras dorsales medias y posteriores (no bifurcadas; W102, U153-154):** ausente (0); presente, pero no se proyecta lateralmente más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (1); presente y muy proyectado lateralmente, más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (2).
- 149. Orientación de la espina neural en las dorsales medias y anteriores (W104):** vertical (0); posterior (el extremo distal se acerca al nivel de la diapófisis) (1).
- 150. Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales dorsales posteriores (W105, U105, C25):** anficélico/anfiplático (0); opistocélico (1).
- 151. Morfología de la sección de los cuerpos vertebrales de las dorsales posteriores (U131):** subcirculares (0); dorsoventralmente comprimidos (1).
- 152. Lámina centrodiafopisial posterior en las vértebras dorsales posteriores (U142):** no expandida (0); expandida e incluso bifurcada (1).
- 153. Posición del proceso transversal en las vértebras dorsales posteriores (U139):** posterior o posterodorsal al proceso transversal (0); dorsal al proceso transversal (1).

- 154. Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas dorsales posteriores no bifurcadas (W92, U152):** ≤ 1.0 (más larga que ancha) (0); >1.0 (más ancha que larga) (1).
- 155. Morfología de la espina neural de las dorsales posteriores en vista anterior (W107, U155):** rectangular a lo largo de toda su expansión con poca o nula expansión lateral (excepto en el extremo) (0); se expande mediolateralmente progresivamente durante toda o la mayor parte de su longitud (mostrando una forma de pétalo o pala) (1).
- 156. Número de vértebras sacras (W108, U161-163):** ≤ 3 (0); 4 (1); 5 (2); ≥ 6 (3).
- 157. Barra iliaca (W109):** ausente (0); presente (1).
- 158. Relación de la máxima anchura lateromedial a través de vértebras y costillas / media de la longitud del cuerpo vertebral sacro (U164):** <4.0 (0); ≥ 4.0 (1).
- 159. Fosa neumática lateral y/o foramen en los cuerpos vertebrales sacros (U165):** ausente (0); presente (1).
- 160. Relación entre la longitud proximodistal de las espinas sacras / longitud anteroposterior de los cuerpos vertebrales (W111):** <2.0 (0); 2.0-3.49 (1); ≥ 3.50 (2).
- 161. Longitud dorsoventral de las costillas sacras (W112, U168):** bajas (no se proyectan por encima del margen dorsal del ilion) (0); altas (se proyectan hasta o por encima del margen dorsal del ilion) (1).
- 162. Estructura ósea interna en las vértebras caudales (W113):** sólida (0); espongiiforme (con grandes celdillas internas) (1).
- 163. Número de vértebras caudales (W114, U170):** ≤ 35 (0); 36-60 (1); ≥ 61 (2).
- 164. Relación de la altura de la espina neural / altura dorsoventral de la cara articular posterior de los cuerpos vertebrales dorsales posteriores, sacros y caudales anteriores (U166-167, C33, S19, S36):** <2.0 (0); 2.0-3.0 (1); >3.0 (2).
- 165. Procesos transversales caudales (costillas) (W115, U193):** persisten hasta la vértebra 20 o más (0); desaparecen en la caudal 15 (1); desaparecen en la caudal 12 (2).
- 166. Morfología de la cara articular del cuerpo vertebral del la primera caudal (W116, U171):** plano (0); procélico (1); opistocélico (2); biconvexo (3).
- 167. Espina en la primera vertebra caudal (W117):** simple y laminar o con una simple fosa en la cara lateral (0); con un complejo sistema de láminas que recuerdan a las espinas dorsales (“dorsalizadas”) (1).
- 168. Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales caudales anteriores (excluyendo la primera) (W118, U173-174, C30, S16):** anfiplático o platicélico (0); ligeramente procélico (1); fuertemente procélico (2); opistocélico (3).
- 169. Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales en las caudales anteriores (U172):** subcircular (0); dorsoventralmente comprimido (1); mediolateralmente comprimido (2).
- 170. Pleurocelos (fosa lateral neumática y/o foramen) en los cuerpos vertebrales de las caudales anteriores (W119, U181, C31):** ausente (0); presente (1).
- 171. Longitud de los cuerpos vertebrales caudales (W120, U178):** más o menos semejante en las primeras 20 caudales (0); el doble de la anterior en las primeras 20 caudales (1).
- 172. Relación de longitud anteroposterior / altura dorsoventral de los cuerpos vertebrales caudales anteriores (U177):** ≥ 0.6 (0); <0.6 (1).

- 173. Lámina espinoprezigapofisial (sprl) en los arcos vertebrales de las caudales anteriores (W121, U188):** ausente (0); presente y extendiéndose hasta la zona lateral de la espina (1).
- 174. Contacto entre la laminas espinopre- y espinopostzigapofisial (sprl y spol) en los arcos vertebrales de las caudales anteriores (W122, U188):** ausente (0); presente (1).
- 175. Lamina preespinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores (W123, U188):** ausente (0); presente (1).
- 176. Lamina postespinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores (W124, U188):** ausente (0); presente (1).
- 177. Fosa postespinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores (W125, U188):** ausente (0); presente (1).
- 178. Cresta hiposfenal en las vértebras caudales anteriores (U187):** ausente (0); presente (1).
- 179. Morfología del proceso transversal en las vértebras caudales anteriores (W128, U190-192, C32, S11):** simple, proceso aplanado (0); proceso triangular o aliforme (conectado a través de una lámina al arco neural) solo en la primera caudal (1); proceso triangular o aliforme hasta la caudal 3 (2); proceso triangular o aliforme hasta la caudal 4 o posteriores (3).
- 180. Extensión dorsoventral del extremo proximal del proceso transversal en las caudales anteriores (W127):** poco extendido (solo alcanza el cuerpo vertebral) (0); muy extendido (alcanza desde el cuerpo vertebral al arco neural) (1).
- 181. Lámina diapofisial (= laminas centrodiapofisial anterior y posterior y láminas pre y postzigapofisiales) en los procesos transversos de las caudales anteriores (W129):** ausente (0); presente (1).
- 182. Morfología de la lámina centrodiapofisial anterior en los procesos transversos de las caudales anteriores (W130):** simple (0); dividida (1).
- 183. Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas cuadros anteriores W126, U189):** ≤ 1.0 (más largo que ancho) (0); >1.0 (más ancho que largo) (1).
- 184. Relación de la longitud / altura del cuerpo vertebral en las vértebras caudales medias (U179):** <2.0 (0); ≥ 2.0 (1).
- 185. Cresta afilada en las superficie lateral de las vértebras caudales medias en la zona de unión del arco neural y el cuerpo vertebral (U186):** ausente (0); presente (1).
- 186. Morfología de las superficie articular en los cuerpos vertebrales de las caudales medias (W131, U184):** subcircular (0); con superficies dorsal y ventral planas (~cuadrangular) (1).
- 187. Surco longitudinal ventral en los cuerpos vertebrales de las caudales anteriores y medias (W132, U182-183):** ausente (0); presente (1).
- 188. Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales caudales medios y posteriores (W134, U175):** anficélico/anfiplático (0); procélico (cónico) (1); opistocélico (2).
- 189. Posición del arco neural sobre el cuerpo vertebral en las vértebras caudales medias (U185, C35):** más o menos en el punto medio (con una significativa porción situada a cada lado del punto medio) (0); localizada mayormente o completamente sobre la mitad anterior del cuerpo vertebral (1).

- 190. Orientación de la espina neural en las vértebras caudales medias (W133):** posterodorsal (0); vertical (1).
- 191. Morfología de los cuerpos vertebrales de las caudales distales (W135):** cilíndricos (0); aplanados dorsoventralmente (al menos el doble de anchos mediolateralmente que altos dorsoventralmente) (1).
- 192. Número de vértebras distales caudales “anarcate” (W136, W138, U176):** ≤ 10 (0); ≥ 30 (1).
- 193. Morfología de las caras articulares de las vértebras distales caudales “anarcate” (en forma de látigo) (W136, W138, U176):** ausente (0); anfiplático (1); próximo- o distoplático (2); biconvexo (3).
- 194. Relación entre longitud / anchura del cuerpo vertebral de las caudales más distales (W137, U180, C36, S8):** ≤ 4.0 (0); 4.01-4.99 (1); ≥ 5.0 (2).
- 195. Ángulo entre el tubérculo y el capítulo en las costillas cervicales (W139, U121):** mayor de 90° (0); menor de 90° (costilla situada ventrolateralmente al cuerpo vertebral) (1).
- 196. Longitud de las costillas cervicales (W140, U120):** mucho más larga que el cuerpo vertebral (superponiéndose al menos a las tres vertebrales subsiguientes) (0); ligeramente más largo, igual o más corto que el cuerpo vertebral (no se superponen o solo ligeramente) (1).
- 197. Pleurocelos proximales en las costillas dorsales (W141, U160):** ausente (0); presente (1).
- 198. Morfología del extremo proximal de las costillas dorsales (U159):** ligeramente cóncava en las caras anterior y posterior (0); fuertemente convexa anteriormente y profundamente convexa posteriormente (1).
- 199. Forma de la sección de las costillas dorsales (W142):** subcircular (0); en forma de “tablón” (dimensión anteroposterior $>3x$ dimensión mediolateral) (1).
- 200. Persistencia del arco hemal (W147):** al menos hasta el 80% de la cola (0); desaparece alrededor de la caudal 30 (1).
- 201. Morfología de los arcos hemales de las vertebrales caudales medias y distales (W143-144, U197-198, S17):** simples o curvados anteroventralmente (formando un proceso posterior) (0); desarrollan un pequeño proceso posterior (1); procesos anterior y posterior alargados de manera que el arco hemal es anteroposteriormente más largo que alto dorsoventralmente (‘con forma de resbalón’) (2).
- 202. Relación de la altura dorsoventral del canal / longitud total del arco hemal (W146, U196):** <0.30 (0); ≥ 0.30 (1).
- 203. Unión de los extremos proximales del canal hemal mediante una barra ósea (‘Crus’ bridging) (W145, U194-195, C34, S18):** presente en los arcos hemales proximales hasta los más distales (0); presente en los arcos hemales proximales pero ausente en los medios y proximales (1); ausente en todos los arcos hemales (2).
- 204. Extremos distal de los arcos hemales (W148, U199, C37):** fusionado (0); sin fusionar (abierto) (1).
- 205. Relación entre la longitud del miembro anterior: miembro posterior (W149, U214-215):** ≤ 0.6 (0); 0.6-0.74 (1); ≥ 0.75 (2).
- 206. Relación longitud proximodistal húmero / fémur (W172, U216, C48, S12):** <0.60 (0); 0.60-0.89 (1); ≥ 0.90 (2).

- 207. Posición del punto más dorsal del proceso acromial de la escápula:** más cercano al nivel de la fosa glenoidea que al nivel de la zona media del cuerpo de la escápula (0); equidistante o más cercano al punto medio del cuerpo de la escápula que el de la fosa glenoidea (1).
- 208. Tamaño del acromion de la escápula (W150, U200):** pequeño y estrecho (0); ancho (profundidad dorsoventral al menos un 150% la profundidad mínima de la lámina escapular) (1).
- 209. Cresta deltoidea (= cresta del proceso acromial) (U201):** ausente (0); presente (1).
- 210. Morfología de la parte del acromion posterior a la cresta deltoidea (U202):** plana o convexa y su grosor mediolateral se reduce hacia el margen posterior (0); forma otra fosa (1).
- 211. Orientación de la lamina escapular respecto a la articulación con el coracoides (W151):** aproximadamente perpendicular (0); aproximadamente en un ángulo de 45° (1).
- 212. Morfología de la lámina escapular (W152, U206, C38, S19):** borde acromial (dorsal) no expandido (paralelo al eje longitudinal del cuerpo) (0); borde acromial con una expansión dorsal redondeada y situada posteriormente al acromion pero anterioposteriormente al extremo distal (1); forma de raqueta en el extremo distal (expandida dorsoventralmente) (2).
- 213. Orientación de la fosa glenoidea de la escápula (W153, U203):** plana y orientada lateralmente (0); fuertemente orientada medialmente (1).
- 214. Sección de la zona proximal de la lámina escapular (W154):** plana o rectangular (0); en forma de D (1).
- 215. Cresta dorsal en la superficie medial de la lámina escapular (U204):** ausente (0); presente (1).
- 216. Cresta ventral en la superficie medial de la lámina escapular (U205):** ausente (0); presente (1).
- 217. Relación de la longitud anteroposterior del coracoides / longitud de la articulación entre la escápula y el coracoides (W155):** <1.5 (superficie articular más larga) (0); ≥ 1.5 (longitud anteroposterior mayor) (1).
- 218. Morfología del margen anterodorsal del coracoides (W156, U208):** redondeado (márgenes anterior y dorsal son continuos) (0); rectangular (ambos márgenes se unen formando un marcado ángulo) (1).
- 219. Posición del margen dorsal del coracoides respecto al margen dorsal de la escápula (U207):** igual o dorsal al acromion (0); ventral al acromion y separado de él por una muesca en forma de V (1).
- 220. Labio infraglenoidal del coracoides (W157):** ausente (0); presente (1).
- 221. Morfología de la placa esternal (W158, U210, C39):** ovalada (0); triangular debido a la presencia de proyección anterolateral (1); elíptica con un margen lateral cóncavo (2).
- 222. Relación de la longitud máxima de la placa esternal / longitud del húmero (U209):** <0.75 (0); ≥ 0.75 (1).
- 223. Cresta en la superficie ventral de la placa esternal (U213):** ausente (0); presente (1).
- 224. Expansión posterolateral de la placa esternal produciendo un perfil reniforme (en forma de riñón) en vista dorsal (U211):** ausente (0); presente (1).

- 225. Proceso anterolateral prominente en el húmero (W159, U218):** presente (extreme proximal del húmero marcadamente convexo en vista anterior) (0); ausente (extreme proximal del húmero plano o suavemente sinusoidal en vista anterior) (1).
- 226. Tubérculo supracoracoideo en la zona proximolateral del húmero (U217):** ausente (0); presente (1).
- 227. Desarrollo de la cresta deltopectoral del húmero (W160, U219):** prominente (0); reducida a una cresta baja o borde óseo (1).
- 228. Posición de la cresta deltopectoral del húmero (U220):** restringida al margen lateral del húmero (0); discurre hacia medial a través de la cara anterior del húmero (1).
- 229. Morfología de la cresta deltopectoral del húmero (W161):** relativamente estrecha en toda su longitud (0); marcadamente expandida distalmente (1).
- 230. Sección del húmero en la zona media de la diáfisis (W162):** circular (0); elíptica con el eje más largo orientado lateromedialmente (1).
- 231. Extensión de la superficie articular distal del húmero (W163, U222):** restringido al extremo distal (superficie articular plana) (0); expuesta en porciones anteriores y posteriores de la diáfisis del húmero (formando una superficie articular convexa) (1).
- 232. Superficie posterodistal del húmero (U221):** ligeramente cóncava (0); profundamente cóncava, situado entre prominentes crestas óseas verticales (1).
- 233. Morfología de la superficie articular distal del húmero (W164):** dividida (0); plana (cóndilos sin diferenciar) (1).
- 234. Morfología del extremo proximal de la ulna (W165, U223):** subtriangular (0); trirradiada con una profunda fosa radial (1).
- 235. Morfología del proceso transversal en las vertebrae caudales anteriores (W128, U190-192, C32, S11):** simple, proceso aplanado (0); proceso triangular o aliforme (conectado a través de una lámina al arco neural) solo en la primera caudal (1); proceso triangular o aliforme hasta la caudal 3 (2); proceso triangular o aliforme hasta la caudal 4 o posteriores (3)..
- 236. Longitud relativa del proceso condilar de la ulna (W166):** semejante (0); desigual (con un proceso anterior más largo) (1).
- 237. Desarrollo del proceso olecranon de la ulna (W167):** prominente (proyectándose más anterior a la superficie articular) (0); rudimentario (nivelado con la superficie articular) (1).
- 238. Relación entre la longitud proximodistal / anchura proximal de la ulna (W168):** grácil (0); robusta (1).
- 239. Relación del diámetro máximo del extremo proximal del radio / longitud del radio (U225):** <0.30 (0); ≥ 0.30 (1).
- 240. Morfología del cóndilo distal del radio (W169, U226):** redondeado (0); subrectangular (aplanado posteriormente articulando en el lado anterior de la ulna) (1).
- 241. Relación de la anchura distal / anchura en la diáfisis del radio (W170):** <1.50 (0); $1.50-1.90$ (1); >1.90 (2).
- 242. Orientación del cóndilo distal del radio respecto al eje longitudinal de la diáfisis (W171):** perpendicular (0); biselada proximolateralmente aproximadamente 20° (1).
- 243. Número de carpales osificados (W173, U228-230):** ≥ 3 (0); 2 (1); 1 (2); ninguno (3).

- 244. Morfología de los carpales (W174, U227):** redondeados (0); en forma de bloque (con superficies articulares distales y proximales aplanadas) (1).
- 245. Morfología de los metacarpos (W175, U235):** extendidos (0); agrupados (con diáfisis subparalelas y superficies articulares que se extienden al menos la mitad de su longitud) (1).
- 246. Morfología de la superficie proximal de los metacarpos articulados (W176):** ligeramente curvados para formar un arco de 90° (0); en forma de U (formando un arco de 270°) (1).
- 247. Área estriada y triangular para la inserción ligamentosa en la zona proximal de la sínfisis del metacarpo (U236):** ausente (0); presente (1).
- 248. Relación entre la longitud del metacarpo más largo / longitud del radio (W177, U233, C49):** <0.35 (0); 0.35-0.45 (1); >0.45 (2).
- 249. Relación entre la longitudes del metacarpo I / longitud del metacarpo II o III (el que sea más largo) (U232):** ≤ 1.0 (0); >1.0 (McI es el metacarpo más largo) (1).
- 250. Relación entre la longitud del metacarpo I / metacarpo IV (W178, U231):** <1.0 (0); ≥ 1.0 (1).
- 251. Morfología del cóndilo distal del metacarpo I (W179):** dividido (0); sin dividir (1).
- 252. Relación de la longitud del metacarpo V / longitud del metacarpo más largo (U234):** <0.90 (0); ≥ 0.90 (1).
- 253. Orientación del eje mediolateral del cóndilo distal del metacarpo I respecto al eje de la diáfisis (W180):** biselada proximolateralmente 20° (0); perpendicular (1).
- 254. Formula de las falanges de las manos (W181, U238-239, U241):** 2-3-4-3-2 o más (0); reducida a 2-2-2-2 o menos (1); completamente ausente o no osificadas (2).
- 255. Morfología de la falange manual I-1 (W182):** rectangular (0); en forma de cuña (1).
- 256. Relación de la longitud proximodistal / anchura mediolateral de las falanges no ungueales de la mano (W183, U237):** >1.0 (más largas que anchas) (0); <1.0 (más anchas que largas) (1).
- 257. Tamaño de la ungueal en el dedo I de la mano (U240):** grande (al menos 50% de la longitud del metacarpo) (0); reducido (<25% longitud del metacarpo I) o ausente (1).
- 258. Dimensión mediolateral anterior de la pelvis (W184):** estrecho (longitud anteroposterior del ilion mayor que la distancia que separa los procesos preacetabulares) (0); ancho (la distancia que separa los procesos preacetabulares supera la longitud anteroposterior del ilion) (1).
- 259. Morfología del margen dorsal del ilion (en vista lateral) (W186, U247):** plano sigmoideo o ligeramente convexo (0); semicircular (marcadamente convexo) (1).
- 260. Posición del punto más dorsal del ilion (U245):** posterior o dorsal a la base del proceso púbico (0); anterior a la base del proceso púbico (1).
- 261. Punto más anteroventral del proceso preacetabular del ilion en vista lateral (W188, U244, C40):** es también el punto más anterior (proceso preacetabular apuntado) (0); es posterior a la parte más anterior del proceso (proceso preacetabular semicircular con una incisión posteroventral para la cabeza del cartílago) (1).
- 262. Orientación de la lamina preacetabular del ilion respecto al eje del ilion (W187, U242-243):** anterior en el plano vertical (0); anterolateral en el plano vertical (1); el margen anterolateral y posterior se gira respecto al plano vertical (2).

- 263. Tamaño del pedicelo isquiático del ilion (W185, U248):** grande y prominente (el eje longitudinal del ilion más o menos horizontal) (0); bajo y redondeado (el eje longitudinal del ilion más o menos horizontal orientado anterodorsal-posteroventral) (1).
- 264. Proyección de la línea que Conecta la superficie articular de los procesos isquiático y púbico del ilion (U249):** discurre ventral al margen ventral de la parte postacetabular del ilion (0); discurre a través o dorsal al margen ventral de la parte postacetabular del ilion (1).
- 265. “Brevis fossa” en la zona postacetabular del ilion (U246):** presente (0); ausente (1).
- 266. Desarrollo del proceso ambiens del pubis (W189, U250, C42, S20):** ausente o pequeño, área estriada confluyente con el margen anterior del pubis (0); prominente y proyectándose anterior al margen anterior del pubis (en forma de gancho) (1).
- 267. Morfología de la “falda” del pubis (W190, U252):** plana (con sínfisis recta, extreme proximal en el plano parasagital pero extremos medio y distal en el plano mediolateral) (0); inclinado anteromedialmente (extremos medio y distal en el mismo plano que el extremo proximal; sínfisis ligeramente sigmoidea y con sección en forma de V en la zona media de la diáfisis) (1).
- 268. Relación entre la longitud del contacto puboisquiático / longitud anteroposterior del pubis (W191, U253, C41):** <0.40 (0); ≥ 0.40 (1).
- 269. Relación entre la longitud anteroposterior del isquion / pubis (W192, U251, C45):** <0.90 (0); ≥ 0.90 (1).
- 270. Tuberosidad (tubérculo) en la superficie lateral del proceso iliaco del isquion (U255):** ausente (0); presente (1).
- 271. Proyección hacia el ilion de la línea del eje longitudinal de la rama isquiática (U259):** discurre por la parte baja del acetábulo o la parte alta de la sínfisis púbica ($\sim 60^\circ$ con la horizontal) (0); discurre a través de la parte alta del margen del acetábulo o se aproxima al borde anterior de la sínfisis iliaca ($\sim 80^\circ$ con la horizontal) (1).
- 272. Morfología del isquion en la zona posterior al proceso púbico (W193, U254, C46):** divergente (se observa una “hendidura” sagital en vista dorsal) (0); no divergente (1).
- 273. Morfología del la rama isquiática (W194, U260):** extensión anteroposterior aumenta medialmente pero no lateralmente (0); en forma de lamina (extensión semejante en ambos lados medial y lateral) (1).
- 274. Relación de la anchura mediolateral del extreme distal del isquion / longitud anteroposterior del isquion (U256):** ≤ 0.15 (0); >0.15 (1).
- 275. Relación de la anchura mediolateral: / grosor anteroposterior del extremo distal del isquion (U260):** <2.0 (0); ≥ 2.0 (1).
- 276. Morfología en sección de la articulación de ambos extremos distales de los isquiones (W195, U258, C43, S22):** en forma de V (formando un ángulo muy marcado entre ellos) (0); aplanado (casi coplanar) (1).
- 277. Expansión del extremo distal del isquion (U257, C44, S21):** ligera (0); marcada dorsoventralmente (1).
- 278. Morfología de la cara anterior del fémur en vista lateral (U266):** convexo (0); recto (1).
- 279. Orientación de la cabeza del fémur en vista anterior (U263):** medial o ventromedial (0); dorsomedial (1).

- 280. Posición del cuarto trocánter del fémur (U268):** en la superficie posterior, cerca de la línea media (0); en el margen posteromedial (1).
- 281. Desarrollo del cuarto trocánter del fémur (W196, U269):** prominente y con forma de pala (0); reducido a una pequeña cresta (1).
- 282. Posición del ápice distal del cuarto trocánter (U267):** se sitúa por encima de la zona media de la diáfisis (0); se sitúa por debajo de la zona media de la diáfisis (1).
- 283. Morfología del trocánter menor del fémur (W197, U261-262):** cresta o lamina bien desarrollada (0); cresta o lamina débilmente desarrollada (1); ausente (2).
- 284. Relación entre el diámetro mediolateral / anteroposterior del fémur en la zona media de la diáfisis (W198, U270):** <1.25 (~1.0) (0); 1.25-1.50 (1); ≥ 1.85 (2).
- 285. Morfología del margen lateral de la diáfisis del fémur en vista anterior o posterior (W199, U265, C47):** recto (0); tercio proximal desviado medialmente (1).
- 286. Morfología de la porción media y distal del fémur en vista anterior (U264):** sigmoidea (0); recta (1).
- 287. Anchura mediolateral relativa de los cóndilos distales del fémur (W200, U271):** semejante (0); cóndilo tibial más ancho que el fibular (1).
- 288. Orientación de los cóndilos distales del fémur respecto a la diáfisis (W201):** perpendicular o ligeramente biselados dorsolateralmente (0); biselados dorsomedialmente ~10° (1).
- 289. Morfología de la superficie articular de los cóndilos distales del fémur (W202, U272): restringidos a la porción distal del fémur (0);** expandidos hasta la porción anterior y posterior de la diáfisis del fémur (superficies claramente visibles en vista anterior y posterior (1).
- 290. Relación entre la longitud tibia / fémur (U273):** ≥ 0.70 (0); <0.70 (1).
- 291. Morfología del cóndilo proximal de la tibia (W203, U274):** más largo anteroposteriormente que mediolateralmente al menos en un 15% (0); expandido mediolateralmente (dimensiones anteroposterior y mediolateral no superan en un 15% la una a la otra) (1).
- 292. Cresta cnemial de la Tibia (U275):** prominente (0); reducida a una pequeña cresta (1).
- 293. Orientación de la cresta cnemial de la tibia (W204, U276):** se proyecta anteriormente (fibula completamente visible en vista anterior) (0); se proyecta anterolateralmente o lateralmente (ocultando parte de la fibula en vista anterior) (1).
- 294. Relación de las dimensiones lateromedial en el extremo distal / zona media de la diáfisis en la tibia de la tibia (W205):** <2.0 (0); ≥ 2.0 (1).
- 295. Tamaño del proceso posteroventral distal de la tibia (W206, U278):** amplio mediolateralmente (cubriendo la fosa posterior del astrágalo) (0); corto mediolateralmente (la fosa posterior del astrágalo es visible en vista posterior) (1).
- 296. Terminación distal de la Tibia (U277):** más expandida lateromedialmente que anteroposteriormente (0); extensiones lateromedial y anteroposterior aproximadamente iguales (1).
- 297. Desarrollo de una cicatriz tibial proximal en la fibula (W207, U279):** poco marcada (0); bien marcada y ampliándose anteroposteriormente hacia el extremo proximal (1).

- 298. Morfología del músculo flexor digitorum longus surco y tubérculo de la fibula (W208, U281):** ausente (0); presente y ovalado (tubérculo angulado) (1); presente, con una fosa bordeada por dos crestas verticalmente expandidas y paralelas (tubérculo linear) (2).
- 299. Tamaño del cóndilo distal de la fibula (W209):** semejante a la diáfisis (0); mediolateralmente expandido (>2x la dimensión lateromedial de la diáfisis) (1).
- 300. Morfología del astrágalo (W210, U284):** rectangular (0); en forma de cuña (con una esquina anteromedial reducida) (1).
- 301. Dimensión anteroposterior del astrágalo en vista dorsal (U285):** expandido medialmente (0); estrecho medialmente (1).
- 302. Morfología de la superficie ventral del astrágalo (U282):** plano o ligeramente cóncavo mediolateralmente (0); convexo mediolateralmente (1).
- 303. Foramen vascular en la base del proceso ascendente del astrágalo (W211, U286):** presente (0); ausente (1).
- 304. Extensión del proceso ascendente del Astrágalo (W212, U283):** termina en una zona anterior al margen posterior (0); se extiende hasta el margen anterior (1).
- 305. Morfología de la fosa posterior del astrágalo (W213, U287):** sin dividir (0); dividida por una cresta vertical posteromedialmente orientada (1).
- 306. Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior máxima del astrágalo (W214):** ≤ 1.25 (dimensión semejante) (0); >1.25 (1).
- 307. Calcáneo osificado (W215, U288):** presente (0); ausente o son osificar (1).
- 308. Tarsales 3 y 4 osificados (W216, U289):** presente (0); ausente (1).
- 309. Colocación de los metatarsos (W217, U291):** agrupados (0); dispersos (1).
- 310. Ángulo entre el eje longitudinal del cuerpo del metatarso I y el plano de la superficie articular proximal en vista anterior (W218):** perpendicular (0); angulado ventromedialmente (1).
- 311. Ángulo entre el eje longitudinal del cuerpo del metatarso I y el plano de la superficie articular distal en vista anterior (W219):** perpendicular (0); angulado dorsomedialmente (1).
- 312. Proyección posterolateral del cóndilo distal del metatarso I (W220, U293, S23):** ausente (0); presente (1).
- 313. Tamaño del metatarso I (W221, U292):** estrecho, reducido o ausente (0); robusto (relación longitud / anchura mediolateral del extremo proximal ≤ 1.5) (1).
- 314. Rugosidades en las partes distales de la zona dorsolateral de los cuerpos de los metatarsos I-III (U294):** ausente (0); presente (1).
- 315. Tamaño de los cóndilos proximales de los metatarsos I and V comparados con los metatarsos II, III, and IV (W222, U296):** más pequeños (0); semejantes en tamaño (1).
- 316. Relación de la longitud del metatarso III / longitud de la tibia (W223, U290, U295):** ≥ 0.40 (0); 0.26-0.39 (1); ≤ 0.25 (2).
- 317. Relación del diámetro mediolateral mínimo de la diáfisis de los metatarsos III y IV: diámetro mediolateral mínimo de la diáfisis de los metatarsos I o II (W224, U297):** ≥ 0.65 (0); <0.65 (1).

- 318. Relación entre la longitud del metatarso V / metatarso IV (W225, U298):** <0.70 (usualmente $\ll 0.70$) (0); ≥ 0.70 (1).
- 319. Relación entre la superficie plantar y proximal de la falange pedal I-1 (U301):** se encuentran en ángulo de $\sim 90^\circ$ (0); se encuentran en ángulo agudo (área situada en una en placa delgada posteriormente a los cóndilos distales del metatarso I) (1).
- 320. Ligamento Foveae colateral en falanges no ungueales del pie (U302):** presente (0); ausente (1).
- 321. Relación de la expansión proximodistal / mediolateral de las falanges no ungueales del pie (W226, U304):** >1.0 (más largo que ancho) (0); ≤ 1.0 (más ancho que largo) (1).
- 322. Desarrollo de la penúltima falange de los dedos II-IV del pie (W227, U305):** semejante en tamaño a las falanges más proximales (0); rudimentarias o ausentes (1).
- 323. Morfología de la falange II-2 del pie (U303):** cuadrado o rectangular en vista dorsal (0); reducido anteroposteriormente, de forma irregular y semicircular en vista dorsal (1).
- 324. Número de falanges en el dedo IV del pie (U299-300):** ≥ 4 (0); 3 (1); ≤ 2 (2).
- 325. Orientación de las ungueales del pie respecto al eje del dedo (W228, U306):** alineado (apuntando hacia adelante) (0); desviado ventrolateralmente (1).
- 326. Longitud de la ungueal del dedo I del pie relativa a la ungueal del dedo II del pie (W229):** semejante (0); 25% más largo (1).
- 327. Relación de la longitud de la ungueal del dedo I del pie; longitud del metatarso I (W230, U307):** <1.0 (0); ≥ 1.0 (1).
- 328. Relación de la anchura mediolateral: altura dorsoventral de la ungueal del dedo I del pie (W231):** >1.0 (más ancha que alta) (0); ≤ 1.0 (en forma de hoz, mucho más alta que ancha) (1).
- 329. Morfología de las ungueales de los dedos II-III del pie (W232, U308):** más expandida mediolateralmente que dorsoventralmente (0); en forma de hoz (mucho más expandida dorsoventralmente que mediolateralmente) (1).
- 330. Desarrollo de la ungueal del dedo IV del pie (W233):** tamaño semejante a las ungueales de los dedos II y III del pie (0); rudimentaria o ausente (1).
- 331. Osteodermos (W234):** ausentes (0); presentes (1).

Los caracteres añadidos a la hipótesis de Harris son los siguientes:

- 332. Lámina lateral accesoria que conecta la lámina postzigodiapofisial (podl) y la espinoprezigapofisial (sprl) en las cervicales posteriores (carácter 50 de Sereno *et al.*, 2007):** ausente (0); presente (1).
- 333. Pedúnculo iliaco del isquion (carácter 98 de Sereno *et al.*, 2007):** recto o ancho formando una suave curva distal (0); estrecho y separado por un “cuello” (1).
- 334. Presencia de grandes cavidades neumáticas en las costillas dorsales (carácter 236 de Canudo *et al.*, 2008):** ausentes (0); presentes (1).
- 335. Morfología de la tibia (carácter 244 de Canudo *et al.*, 2008):** más o menos recta (0) o con el final distal girado en relación al proximal (1).

336. Forma del extremo distal de la fíbula (carácter 245 de Canudo *et al.*, 2008): elíptico (0), rectangular (1), triangular (2). Canudo *et al.* (2008) asignan el primer estado derivado a *Brachiosaurus* y *Tastavinsaurus* y el segundo a *Saltasaurus* y *Phuwiangosaurus*.

337. Desarrollo mediolateral del trocánter lateral de la fíbula (carácter 246 de Canudo *et al.*, 2008): sin proyección (0), con proyección (1).

ANEXO 2: MATRIZ DE CARACTERES:

Los caracteres multiestado se han codificado utilizando las siguientes letras: A = 0+1; B = 0+2; C = 1+2; D= 2+3; E = 3+4; F = 0/1; G = 1/2; H=2/3. Los caracteres se han tomado de la matriz de Harris (2006) a excepción de los mencionados en el capítulo 5.

	1									2									3																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8
Prosauropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	A	0	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	A	0	0			
Theropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Vulcanodon	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Barapasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Omeisaurus	0	1	0	1	0	G	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	2	?	?	0	0	0	?	?	0	0	0	1	0	0	1				
Shunosaurus	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1				
Patagosaurus	1	1	?	?	?	G	0	0	0	0	0	1	1	0	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Mamenchisaurus	1	1	0	1	?	G	?	?	?	-	?	?	1	1	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	?	?	0	1	0	1	0	1	0	1				
Cetiosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Losillasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Turiasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Nigersaurus	3	0	?	0	?	?	?	?	0	0	?	?	1	2	0	1	1	1	1	?	?	?	0	0	1	?	1	-	0	1	0	1	0	1				
Limaysaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	?	?	0	?	?	?	0	0	0	?	1	-	0	1	0	1	0	1				
Rebbachisaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Suuwassea	3	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?			
Apatosaurus	3	0	1	0	2	2	1	1	0	1	1	0	1	2	0	1	1	1	1	2	?	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1				
Barosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Diplodocus	3	0	1	0	2	2	1	1	0	1	1	0	1	2	0	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1				
Dicraeosaurus	3	0	1	0	?	2	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	1	0	1	?	0	0	1	?	?	?	?	?	?			
Amargasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	?	0	-	1	0	0	1	0	0				
Jobaria	1	1	0	1	0	?	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1				
Lourinhasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Haplocanthosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Camarasaurus	1	1	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1				
Galvesaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Phuwiangosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Aragosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Venenosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Cedarosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Tastavinsaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Brachiosaurus	1	1	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	?	1	0	0	0	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?				
Euhelopus	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	?	0	1	?	1	2	?	0	?	?	1	?	0	?	0	?	?	?	?	?				
Andesaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Malawisaurus	?	1	?	1	1	?	?	?	?	?	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?				
Nemegtosaurus	2	0	0	1	?	2	1	?	0	-	?	0	?	2	?	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?				
Rapetosaurus	2	0	1	0	2	0	?	?	?	?	1	0	1	2	0	1	1	1	0	1	?	0	0	0	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?				
Alamosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Isisaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Opisthocoelicaudia	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Saltasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?			

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	4	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	5	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	6	0
Prosauropoda	0	0	0	0	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0		
Theropoda	0	0	0	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0		
Vulcanodon	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Barapasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Omeisaurus	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	1	1	1	?	?	?	1	0	?		
Shunosaurus	?	?	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	1	1	?	0	1	1	0	0			
Patagosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Mamenchisaurus	0	0	0	1	1	0	?	1	1	0	?	1	?	0	1	?	?	?	?	?	2	0	1	1	?	1	0	?	1	0	0		
Cetiosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Losillasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Turiasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Nigersaurus	1	0	?	?	?	-	?	-	?	-	-	-	?	0	1	?	?	?	?	?	2	0	?	?	?	?	?	?	2	?	?		
Limaysaurus	1	0	0	?	?	-	1	-	-	-	-	-	?	0	?	?	?	?	?	1	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0		
Rebbachisaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Suuwassea	1	0	1	?	?	?	1	2	1	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Apatosaurus	1	1	0	1	2	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	2	1	0			
Barosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Diplodocus	1	1	0	1	2	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	2	1	0			
Dicraeosaurus	1	0	1	?	?	1	1	2	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	1	?	0		
Amargasaurus	1	0	1	2	2	1	0	2	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Jobaria	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	?	0	1	1	0	0	?	2	0	?	1	?	?	?	?	1	?	0			
Lourinhasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Haplocanthosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Camarasaurus	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0			
Galvesaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Phuwiangosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Aragosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Venenosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Cedarosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Tastavinsaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Brachiosaurus	1	0	0	1	2	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0			
Euhelopus	?	?	?	1	?	?	1	?	1	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0	?	?	?	0		
Andesaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Malawisaurus	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	0	?	?	?	1	0	0	?	?	1		
Nemegtosaurus	0	1	0	2	2	1	?	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	1	?	1	1	1	?	2	1	0	1			
Rapetosaurus	0	1	0	0	2	1	1	?	1	0	1	0	?	0	?	?	?	?	0	2	1	?	?	?	1	?	2	1	0	1			
Alamosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Isisaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Opisthocoelicaudia	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Saltasaurus	?	?	0	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		

	7										8										9									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0
Prosauropoda	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Theropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Vulcanodon	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Barapasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Omeisaurus	?	1	0	1	0	0	1	0	1	?	0	?	0	0	0	0	0	?	1	0	0	0	0	?	1	?	?	?	?	
Shunosaurus	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	?	0	0	0	0	?	1	0	0	0	0	?	1	?	0	0	?	
Patagosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	
Mamenchisaurus	?	1	0	1	1	0	1	0	?	0	?	1	0	?	0	?	?	?	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	
Cetiosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Losillasaurus	?	?	?	?	?	?	1	?	1	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Turiasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Nigersaurus	?	?	2	?	?	0	1	0	2	1	0	1	1	?	0	1	?	?	1	0	-	2	0	0	?	?	?	?	?	
Limaysaurus	?	?	2	1	0	0	1	0	2	0	-	1	1	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Rebbachisaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Suuwassea	?	?	1	1	1	0	1	0	?	0	0	1	1	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Apatosaurus	?	?	?	?	1	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Barosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Diplodocus	1	1	0	1	1	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	2	0	1	1	0	0	1	?	
Dicraeosaurus	?	1	0	1	0	1	0	1	2	1	0	0	0	1	0	1	0	?	1	1	0	?	?	?	?	0	?	?	?	
Amargasaurus	?	?	1	1	0	1	1	1	2	1	0	0	1	1	0	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Jobaria	?	1	0	?	?	0	1	0	?	?	0	1	0	?	0	0	?	?	0	0	0	?	?	?	?	0	?	?	?	
Lourinhasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Haplocanthosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Camarasaurus	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1	
Galvesaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Phuwiangosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Aragosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Venenosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Cedarosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Tastavinsaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Brachiosaurus	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	2	1	1	1	1	1	1	2	
Euhelopus	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	2	1	?	?	?	?	?	?	
Andesaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Malawisaurus	?	?	1	0	0	1	1	?	1	0	0	2	0	?	?	0	?	?	1	0	0	?	?	?	?	?	?	1	?	
Nemegtosaurus	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	2	0	0	1	0	0	?	1	0	1	1	1	?	?	0	0	0	?	
Rapetosaurus	1	?	2	0	0	1	1	0	2	1	0	2	1	?	1	0	?	?	0	0	1	2	1	?	?	0	?	0	?	
Alamosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Isisaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Opisthocoelicaudia	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Saltasaurus	?	?	1	?	0	1	1	0	1	1	1	2	1	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	2	3	4	5	6	7	8	9		
Prosauropoda	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Theropoda	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Vulcanodon	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Barapasaurus	?	?	0	1	1	?	0	2	0	0	0	1	0	0	?	0	1	?	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Omeisaurus	1	3	1	1	1	2	0	2	0	0	1	1	0	0	?	0	1	1	1	1	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Shunosaurus	1	2	0	?	0	1	?	0	0	?	1	0	?	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Patagosaurus	1	?	1	1	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	2	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Mamenchisaurus	1	3	0	?	1	2	0	1	?	0	0	1	?	0	?	?	1	?	1	1	0	0	1	1	1	0	?	1	0	1	0	1	0	1	0	1		
Cetiosaurus	1	?	1	0	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	?	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Losillasaurus	?	?	1	1	1	G	0	2	0	0	1	?	?	?	?	?	1	?	?	?	1	1	2	1	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0		
Turiasaurus	?	?	2	1	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	?	0	1	0	?	0	1	0	?	0	?		
Nigersaurus	?	3	2	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Limaysaurus	1	3	1	2	?	0	0	2	0	1	1	1	0	0	?	0	1	?	?	?	?	0	1	2	?	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Rebbachisaurus	?	?	2	?	?	0	0	2	?	1	1	?	?	?	?	?	1	?	1	1	1	?	3	2	?	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Suuwassea	?	?	2	2	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	0	1	?	?	?	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Apatosaurus	1	5	2	1	1	2	0	2	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	E	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Barosaurus	1	?	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	?	?	0	1	?	1	?	1	?	3	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Diplodocus	1	5	2	1	1	2	1	2	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	E	c	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Dicraeosaurus	1	3	0	0	1	2	0	2	1	1	1	1	0	B	0	0	1	0	1	0	0	0	1	c	1	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Amargasaurus	1	5	0	?	1	?	0	2	0	1	1	1	?	?	?	0	1	?	0	?	1	0	1	?	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Jobaria	1	2	0	?	?	?	?	?	0	0	?	1	?	?	?	?	1	?	1	1	1	?	?	?	1	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Lourinhasaurus	?	3	1	?	?	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Haplocanthosaurus	1	1	2	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	3	?	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Camarasaurus	1	3	2	1	1	2	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	2	1	1	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	
Galvesaurus	1	?	2	1	1	1	0	2	0	0	0	?	?	?	?	?	1	1	1	1	0	?	2	1	1	1	0	2	0	?	0	0	0	0	0	0	?	
Phuwiangosaurus	1	?	1	1	?	0	0	?	?	0	1	1	1	1	?	?	1	?	1	1	1	?	0	?	?	?	?	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	
Aragosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Venenosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Cedarosaurus	?	?	?	1	1	?	0	2	?	?	?	1	1	1	?	?	1	?	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1
Tastavinsaurus	?	?	2	1	1	G	0	?	0	0	1	1	0	1	?	0	1	0	1	1	0	0	2	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	
Brachiosaurus	1	3	2	1	1	2	0	1	0	1	0	1	1	2	0	0	1	1	1	1	1	0	3	1	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	
Euhelopus	1	1	1	?	?	?	?	1	?	1	?	1	?	?	?	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	1	0	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Andesaurus	?	?	1	1	1	G	0	?	0	1	0	1	1	2	?	0	1	0	1	1	1	?	3	1	0	1	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Malawisaurus	0	5	?	?	?	0	?	2	?	1	0	1	1	?	0	0	1	1	1	?	0	?	1	?	?	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Nemegtosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Rapetosaurus	1	5	1	?	1	1	1	2	?	1	0	1	?	?	?	0	0	?	0	0	0	0	2	1	?	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Alamosaurus	?	?	1	?	?	0	0	2	0	1	0	1	?	?	?	1	?	?	1	1	0	?	1	1	?	0	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Isisaurus	1	?	1	?	1	?	0	2	0	1	0	1	1	?	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	?	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Opisthocoelicaudia	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Saltasaurus	1	?	1	2	1	0	?	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	?	?	1	1	1	1	1	0	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	

	1									4									5																							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9			
Prosauropoda	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Theropoda	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Vulcanodon	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Barapasaurus	?	?	0	1	1	?	0	2	0	0	0	1	0	0	?	0	1	?	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Omeisaurus	1	3	1	1	1	2	0	2	0	0	1	1	0	0	?	0	1	1	1	1	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Shunosaurus	1	2	0	?	0	1	?	0	0	?	1	0	?	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Patagosaurus	1	?	1	1	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	2	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Mamenchisaurus	1	3	0	?	1	2	0	1	?	0	0	1	?	0	?	?	1	?	1	1	0	0	1	1	1	0	?	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1		
Cetiosaurus	1	?	1	0	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	?	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Losillasaurus	?	?	1	1	1	G	0	2	0	0	1	?	?	?	?	?	1	?	?	?	1	1	2	1	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Turiasaurus	?	?	2	1	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	?	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Nigersaurus	?	3	2	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Limaysaurus	1	3	1	2	?	0	0	2	0	1	1	1	0	0	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Rebbachisaurus	?	?	2	?	?	0	0	2	?	1	1	?	?	?	?	?	?	1	?	1	1	1	?	3	2	?	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Suuwassea	?	?	2	2	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	0	1	?	?	?	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Apatosaurus	1	5	2	1	1	2	0	2	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	E	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Barosaurus	1	?	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	?	?	0	1	?	1	?	1	?	3	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Diplodocus	1	5	2	1	1	2	1	2	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	E	c	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Dicraeosaurus	1	3	0	0	1	2	0	2	1	1	1	1	0	B	0	0	1	0	1	0	0	0	1	c	1	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Amargasaurus	1	5	0	?	1	?	0	2	0	1	1	1	?	?	?	0	1	?	0	?	1	0	1	?	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Jobaria	1	2	0	?	?	?	?	?	0	0	?	1	?	?	?	?	1	?	1	1	1	?	?	?	1	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Lourinhasaurus	?	3	1	?	?	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Haplocanthosaurus	1	1	2	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	3	?	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0		
Camarasaurus	1	3	2	1	1	2	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	2	1	1	1	0	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Galvesaurus	1	?	2	1	1	1	0	2	0	0	0	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	0	?	2	1	1	1	0	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Phuwiangosaurus	1	?	1	1	?	0	0	?	?	0	1	1	1	1	?	?	1	?	1	1	1	1	?	0	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1		
Aragosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Venenosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Cedarosaurus	?	?	?	1	1	?	0	2	?	?	?	1	1	1	?	?	1	?	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Tastavinsaurus	?	?	2	1	1	G	0	?	0	0	1	1	0	1	?	0	1	0	1	1	0	0	2	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0		
Brachiosaurus	1	3	2	1	1	2	0	1	0	1	0	1	1	2	0	0	1	1	1	1	1	1	0	3	1	1	0	0	2	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	
Euhelopus	1	1	1	?	?	?	?	1	?	1	?	1	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	1	0	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Andesaurus	?	?	1	1	1	G	0	?	0	1	0	1	1	2	?	0	1	0	1	1	1	?	3	1	0	1	?	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	
Malawisaurus	0	5	?	?	?	0	?	2	?	1	0	1	1	?	0	0	1	1	1	?	?	0	?	1	?	?	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Nemegtosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Rapetosaurus	1	5	1	?	1	1	1	2	?	1	0	1	?	?	?	0	0	?	0	0	0	0	2	1	?	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Alamosaurus	?	?	1	?	?	0	0	2	0	1	0	1	?	?	?	1	?	?	1	1	0	?	1	1	?	0	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Isisaurus	1	?	1	?	1	?	0	2	0	1	0	1	1	?	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	?	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Opisthocoelicaudia	?	4	1	2	1	0	?	1	1	1	0	1	1	3	0	0	1	0	1	1	1	0	1	2	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Saltasaurus	1	?	1	2	1	0	?	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	?	?	1	1	1	1	1	0	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	2	3	4	5	6	7	8	9		
Prosauropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Theropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vulcanodon	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Barapasaurus	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Omeisaurus	0	0	0	0	0	2	1	0	?	0	1	?	1	0	1	0	0	A	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Shunosaurus	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	
Patagosaurus	0	0	0	1	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Mamenchisaurus	0	0	0	0	0	2	1	?	A	1	1	?	1	0	1	1	0	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Cetiosaurus	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Losillasaurus	0	0	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Turiasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Nigersaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Limaysaurus	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	
Rebbachisaurus	0	?	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Suuwassea	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Apatosaurus	0	0	0	1	0	2	1	1	1	2	1	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	2	1	1	
Barosaurus	0	?	?	1	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Diplodocus	0	0	0	1	0	2	1	1	1	2	1	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	3	1	1	
Dicraeosaurus	0	0	0	1	1	2	1	1	0	2	1	0	?	2	1	1	1	A	0	0	0	0	1	1	A	1	1	0	1	3	1	1	1	1	1	1		
Amargasaurus	0	1	?	1	1	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Jobaria	?	0	?	1	0	2	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Lourinhasaurus	0	?	?	?	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Haplocanthosaurus	0	0	1	0	0	2	1	1	1	1	1	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	
Camarasaurus	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	
Galvesaurus	?	?	?	0	?	2	1	1	0	1	?	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Phuwiangosaurus	?	?	?	0	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Aragosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Venenosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Cedarosaurus	?	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Tastavinsaurus	0	0	0	1	0	2	1	0	1	0	1	0	?	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	
Brachiosaurus	1	0	0	0	0	2	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	
Euhelopus	0	1	0	0	0	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Andesaurus	0	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Malawisaurus	0	1	?	?	1	3	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Nemegtosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Rapetosaurus	1	?	1	1	1	3	1	?	1	0	0	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Alamosaurus	?	?	?	1	1	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Isisaurus	0	?	1	1	?	3	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Opisthocelesia	1	1	1	-	0	3	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Saltasaurus	1	1	1	1	0	3	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

	1									2									2												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	
Prosauropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0		
Theropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	
Vulcanodon	0	0	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Barapasaurus	0	0	?	?	?	?	0	0	?	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Omeisaurus	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	?	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Shunosaurus	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	2	0	2	1	1	1	0	0	0	0	
Patagosaurus	?	?	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	?	?	1	?	0	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	0	1	1	?
Mamenchisaurus	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	1	0	0	0	0	?	2	0	0	1	2	1	1	1	?	?	
Cetiosaurus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	1	0	0	0	?	?	0	0	0	?	2	1	0	1	1	0	
Losillasaurus	0	?	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Turiasaurus	?	?	?	0	?	?	?	2	0	?	?	?	?	?	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0
Nigersaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	1	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?
Limaysaurus	0	0	1	1	?	0	0	0	0	0	?	?	?	2	1	1	0	?	?	?	?	0	2	?	1	1	1	1	1	1	
Rebbachisaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?
Suuwassea	?	?	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	?	1	0	0	0	?	?	?	F	?	?	?	0	1	1	1	
Apatosaurus	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	3	2	1	1	0	0	0	1	2	0	1	1	1	1	0	1	1	1	
Barosaurus	1	1	1	1	0	?	1	0	0	1	0	?	?	2	1	1	0	?	0	?	2	?	1	1	?	?	1	?	1	1	
Diplodocus	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	3	2	1	1	0	0	0	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	
Dicraeosaurus	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	D	1	1	1	0	1	0	?	2	0	1	1	1	1	?	1	1	?	
Amargasaurus	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	1	1	?	?	1	?	
Jobaria	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	0	0	?	0	1	1	?	?	0	2	1	0	1	1	?	
Lourinhasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	?	1	1	?	
Haplocanthosaurus	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	1	?	0	1	0	?	?	0	2	?	?	?	0	1	1	1	
Camarasaurus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	?	1	1	0	2	0	2	1	0	1	1	1	
Galvesaurus	0	0	?	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	1	?	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?	
Phuwiangosaurus	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	1	0	1	?	2	1	0	1	1	
Aragosaurus	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	2	?	?	1	0	1	1	?	
Venenosaurus	1	0	1	0	?	1	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	?	
Cedarosaurus	?	?	1	0	?	1	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	0	?	?	?	0	1	1	?	?	2	?	1	1	?	
Tastavinsaurus	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	0	1	?	?	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	
Brachiosaurus	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?	1	0	1	1	1	?	?	0	2	0	2	2	0	1	1	1	
Euhelopus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	0	
Andesaurus	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	
Malawisaurus	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	?	?	0	1	0	1	0	?	?	0	1	2	0	?	?	?	?	?	?	
Nemegtosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Rapetosaurus	0	0	0	1	?	1	0	1	1	0	0	?	?	?	1	0	1	?	0	1	?	1	2	0	2	1	?	1	1	1	
Alamosaurus	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	?	?	?	?	?	0	?	0	1	0	1	2	1	?	?	0	1	1	0	
Isisaurus	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	?	?	?	1	?	?	?	1	?	0	1	2	0	?	?	0	1	?	?	
Opisthocoelicaudia	0	0	1	0	1	1	1	2	1	0	0	0	3	0	?	?	?	?	1	1	0	1	2	0	2	1	0	1	1	0	
Saltasaurus	0	0	1	1	?	1	1	1	1	0	1	?	0	0	1	?	?	?	?	?	0	1	2	0	?	?	0	1	1	1	

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	2	2	1	2	3	4	5	6	7	8	9	2	3	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	2	4	
Prosauropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	-	0	0	0	0	0			
Theropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	A	0	0	0	1	-	0	0	0	0			
Vulcanodon	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	?	1	1	1	1	1	0	0	1			
Barapasaurus	0	0	0	0	?	?	0	0	?	0	?	?	?	?	0	?	1	?	?	0	1	0	1	0	?	1	1	1	0	?	1				
Omeisaurus	0	0	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1			
Shunosaurus	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1			
Patagosaurus	0	?	0	?	?	?	0	0	1	0	?	?	?	?	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	?	1	1	0	1	1	0	0	1		
Mamenchisaurus	0	?	?	?	?	?	0	0	?	?	0	?	?	?	0	?	1	?	?	0	1	0	?	1	1	?	1	1	0	?	1				
Cetiosaurus	?	1	0	1	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	?			
Losillasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	0	0	0	?	?	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	?	?	?	?	?	1		
Turiasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	?	?	?	0	0	1		
Nigersaurus	0	2	0	?	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Limaysaurus	0	2	0	?	?	?	0	1	1	0	2	?	?	1	1	0	1	?	0	0	0	0	?	1	1	0	1	1	0	0	1				
Rebbachisaurus	0	2	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Suuwassea	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	?	?	?	?	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?			
Apatosaurus	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	?	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1			
Barosaurus	?	?	?	?	0	0	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
Diplodocus	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1		
Dicraeosaurus	?	0	0	1	0	0	0	0	?	0	?	?	?	?	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1		
Amargasaurus	?	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	?	1	1	0	0	1	0	0	?		
Jobaria	0	1	0	1	?	?	0	0	0	0	?	?	?	?	0	?	1	?	?	0	1	0	?	1	1	?	1	1	0	0	1				
Lourinhasaurus	?	1	?	?	?	?	?	0	1	?	?	?	?	?	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	0	?		
Haplocanthosaurus	0	0	0	1	0	?	0	0	?	0	2	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Camarasaurus	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1		
Galvesaurus	0	?	?	0	0	0	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?			
Phuwiangosaurus	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	?	0	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	1	0	1	1		
Aragosaurus	?	1	0	1	0	0	0	0	?	0	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	?	1	1	0	?	0	?			
Venariosaurus	1	0	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	0	0	1	
Cedarosaurus	?	1	0	?	?	?	0	1	1	0	?	?	?	?	1	0	1	1	0	1	?	?	?	?	0	1	0	1	0	?	0	1			
Tastavinsaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Brachiosaurus	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1		
Euhelopus	0	0	1	0	?	?	0	0	?	0	?	?	?	?	1	?	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?			
Andesaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Malawisaurus	?	?	?	?	?	?	0	0	?	0	2	?	?	1	1	?	1	?	0	1	0	?	1	0	?	1	1	1	0	0	0	0	1		
Nemegtosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Rapetosaurus	1	0	1	0	?	?	1	0	0	0	2	0	?	1	1	?	1	?	0	1	1	?	?	?	0	1	0	0	0	0	0	1			
Alamosaurus	1	0	1	1	?	1	1	1	0	0	2	1	?	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1		
Isisaurus	1	0	1	0	?	?	1	0	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	?		
Opisthocelesia	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	
Saltasaurus	1	0	1	0	?	?	1	1	0	1	2	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	25	1	2	3	4	5	6	7	8	9	26	1	2	3	4	5	6	7	8	9	27			
Prosauropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
Theropoda	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
Vulcanodon	0	0	?	?	?	?	1	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1	?	?	0	0	0	1	0			
Barapasaurus	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?	0	1	1	0	?	0	1	0	1	0			
Omeisaurus	c	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0			
Shunosaurus	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0			
Patagosaurus	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0		
Mamenchisaurus	1	0	1	1	0	1	?	1	?	0	0	?	0	1	?	?	?	?	?	1	0	0	0	1	0	1	0	?	?	1	0		
Cetiosaurus	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0		
Losillasaurus	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	?	?	?	0	1	0	?	?	0		
Turiasaurus	?	?	2	1	1	?	1	1	0	0	?	1	?	1	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Nigersaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?			
Limaysaurus	?	0	?	?	?	?	?	0	0	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	0	1	?	?	0	1	0	1	0		
Rebbachisaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Suuwassea	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Apatosaurus	1	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0		
Barosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	1	1	1	1	0	1	0	0		
Diplodocus	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	
Dicraeosaurus	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0
Amargasaurus	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?		
Jobaria	?	0	0	1	1	1	?	1	?	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	?	?	0	1	?	?	?		
Lourinhasaurus	?	?	F	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	1	0	?	0	1	0	0	0		
Haplocanthosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	
Camarasaurus	c	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0		
Galvesaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	
Phuwiangosaurus	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	
Aragosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	0	0	
Venenosaurus	0	0	?	?	?	1	?	2	?	1	1	0	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	1	0	0		
Cedarosaurus	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Tastavinsaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	
Brachiosaurus	2	0	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0		
Euhelopus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	1	0	0	0	
Andesaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	0	0	0	
Malawisaurus	1	0	?	?	1	?	?	?	1	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	
Nemegtosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Rapetosaurus	2	0	?	?	1	1	?	2	0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	?	0	1	0	0	?		
Alamosaurus	2	1	3	-	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	-	-	1	?	1	1	1	2	1	1	?	?	?	?	?	?	0		
Isisaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	2	1	1	1	0	1	1	0	0	0	
Opisthocoelicaudia	2	1	3	-	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	-	-	1	1	1	1	?	2	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	
Saltasaurus	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	2	1	1	1	0	1	1	0	0	0	

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	28	1	2	3	4	5	6	7	8	9	29	1	2	3	4	5	6	7	8	9	30		
Prosauropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
Theropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
Vulcanodon	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	?	?	?	1	0	1	0	0	?	?	0	0	0			
Barapasaurus	0	0	1	0	?	0	0	1	1	?	1	1	2	1	0	1	1	0	0	?	0	?	1	0	1	1	1	?	1	?		
Omeisaurus	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	?	?	0		
Shunosaurus	0	0	?	0	1	0	0	1	1	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	1	?	1	1	0	1	?	?	?	0	0		
Patagosaurus	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	?	?	?	?	?		
Mamenchisaurus	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	2	1	0	1	1	0	0	?	1	1	?	0	1	?	?	?	1	0		
Cetiosaurus	?	0	0	0	1	0	?	1	1	1	1	1	2	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	?	?	?	?		
Losillasaurus	0	0	1	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Turiasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	?	?	?	?	1	0	?	1	
Nigersaurus	?	?	?	?	?	1	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Limaysaurus	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	?	2	1	0	1	?	0	0	1	?	1	1	?	?	?	?	?	1	?	1	
Rebbachisaurus	?	0	1	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Suuwassea	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Apatosaurus	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	
Barosaurus	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	?	1	?	?	?	?	1	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Diplodocus	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	
Dicraeosaurus	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	
Amargasaurus	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	?	1	0	1	?	0	0	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Jobaria	0	0	1	0	?	1	?	1	1	?	1	1	?	1	0	1	1	0	0	1	1	?	1	0	1	?	1	1	0	1	1	
Lourinhasaurus	0	?	?	0	?	1	0	1	1	1	1	1	?	?	0	1	?	?	0	1	?	1	1	?	1	?	?	1	?	?	?	
Haplocanthosaurus	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Camarasaurus	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	
Galvesaurus	0	0	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Phuwiangosaurus	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	2	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	?	?	
Aragosaurus	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Venariosaurus	1	?	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Cedarosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	
Tastavinsaurus	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	2	1	?	?	
Brachiosaurus	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	
Euhelopus	0	0	1	?	1	1	0	?	?	?	1	?	?	1	1	?	1	0	0	?	1	1	1	0	1	1	?	1	0	1	1	
Andesaurus	0	1	1	?	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Malawisaurus	0	1	1	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	1	?	?	1	1	?	1	?	0	?	?	
Nemegtosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Rapetosaurus	0	1	1	1	?	1	0	1	1	1	1	?	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	1	0	?	
Alamosaurus	0	1	1	1	1	1	0	?	0	1	1	1	1	?	1	?	1	?	1	?	?	?	1	1	?	?	0	?	1	?	?	
Isisaurus	0	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Opisthocoelicaudia	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	0	1	2	0	1	1	
Saltasaurus	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	0	?	2	0	?	?

	3									3									3											
	1									2									3											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0
Prosauropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Theropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Vulcanodon	1	0	1	0	0	0	0	1	0	?	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	?	1	0	0	1	0	0	
Barapasaurus	?	?	1	?	1	?	?	?	?	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	1	1	?		
Omeisaurus	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1		
Shunosaurus	0	0	1	0	?	0	0	1	1	1	1	?	1	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0	1	?	1	1	1		
Patagosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Mamenchisaurus	0	0	1	1	1	?	?	1	1	?	1	0	1	0	?	2	?	1	0	1	1	1	?	1	1	?	?	?		
Cetiosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Losillasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Turiasaurus	1	1	1	0	?	1	?	1	1	?	?	?	1	?	1	?	1	?	0	1	1	?	0	?	1	?	?	1		
Nigersaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Limaysaurus	1	1	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1	0	0	0	1	?	1	2	1	?	?	?	?	?	?	?	?		
Rebbachisaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Suuwassea	?	?	?	?	?	?	0	?	1	1	1	1	1	1	1	?	1	?	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?		
Apatosaurus	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	A	1	1	2	1	1	1		
Barosaurus	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Diplodocus	1	1	1	1	1	?	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	?	1	1		
Dicraeosaurus	1	1	1	1	1	1	?	?	1	1	1	1	?	1	?	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	1	1	?		
Amargasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Jobaria	?	?	1	1	1	?	0	1	1	1	1	0	?	?	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Lourinhasaurus	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Haplocanthosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Camarasaurus	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	2	1	1	0	1	1	1	0	2	1	1	1	1		
Galvesaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Phuwiangosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Aragosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Venenosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	1	0	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Cedarosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	1	0	1	1		
Tastavinsaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	?	?	?	1	0	0	1	1		
Brachiosaurus	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	2	?	1	0	1	1	1	0	?	1	?	1	1		
Euhelopus	1	1	1	1	?	?	0	?	1	1	1	0	1	0	1	2	1	?	?	1	1	?	?	?	1	1	1	1		
Andesaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Malawisaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	1	?	1		
Nemegtosaurus	1	0	1	2	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Rapetosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	?	1	?	1	2	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Alamosaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Isisaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Opisthocoelicaudia	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	2	1	1	0	1	1	1	0	2	1	0	1	1		
Saltasaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		

	3	3	3	3	3	3	3
	3	3	3	3	3	3	3
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Prosauropoda</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Theropoda</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulcanodon</i>	0	?	?	?	0	0	0
<i>Barapasaurus</i>	0	0	0	?	0	0	0
<i>Omeisaurus</i>	0	0	?	0	0	?	?
<i>Shunosaurus</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Patagosaurus</i>	0	0	0	0	0	?	?
<i>Mamenchisaurus</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cetiosaurus</i>	0	0	0	0	?	?	?
<i>Losillasaurus</i>	?	0	0	?	?	?	?
<i>Turiasaurus</i>	0	?	?	?	?	?	?
<i>Nigersaurus</i>	?	0	1	?	?	?	?
<i>Limaysaurus</i>	?	1	1	1	0	0	0
<i>Rebbachisaurus</i>	0	?	?	?	?	?	?
<i>Suuwassea</i>	0	0	?	?	?	?	?
<i>Apatosaurus</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Barosaurus</i>	0	0	0	?	?	?	?
<i>Diplodocus</i>	0	0	0	0	0	?	0
<i>Dicraeosaurus</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Amargasaurus</i>	0	0	?	?	?	?	?
<i>Jobaria</i>	0	0	0	0	0	0	?
<i>Lourinhasaurus</i>	?	?	0	?	?	?	?
<i>Haplocanthosaurus</i>	0	0	0	0	?	?	?
<i>Camarasaurus</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galvesaurus</i>	?	1	0	0	?	?	?
<i>Phuwiangosaurus</i>	?	0	?	?	1	?	0
<i>Aragosaurus</i>	?	?	0	0	?	?	?
<i>Venenosaurus</i>	?	?	0	1	1	?	0
<i>Cedarosaurus</i>	?	?	0	0	?	?	?
<i>Tastavinsaurus</i>	0	?	0	1	1	1	0
<i>Brachiosaurus</i>	0	0	0	0	1	1	0
<i>Euhelopus</i>	0	0	0	?	0	?	0
<i>Andesaurus</i>	?	?	0	?	?	?	?
<i>Malawisaurus</i>	1	0	0	0	?	?	0
<i>Nemegtosaurus</i>	?	?	?	?	?	?	?
<i>Rapetosaurus</i>	1	0	0	0	?	?	?
<i>Alamosaurus</i>	0	?	0	0	?	?	?
<i>Isisaurus</i>	?	0	0	?	?	?	?
<i>Opisthocoelicaudia</i>	0	?	?	0	1	?	1
<i>Saltasaurus</i>	1	0	0	0	1	2	1

ANEXO 3: SINAPOMORFÍAS

Se detallan a continuación los caracteres derivados compartidos (sinapomorfías) que definen y soportan los distintos clados de saurópodos. Se incluyen desde el nodo más inclusivo (Sauropoda) hasta el menos inclusivo (Diplodocinae).

Se indica en primer lugar el número del carácter según el listado de caracteres detallado en el anexo 1, a continuación la definición del carácter con sus posibles estados, indicando si el carácter fue definido por Calvo y Salgado (1995), Salgado (1999), Wilson (2002), Upchurch et al. (2004) o Harris (2006). Para ello se indica C, S, W, U y H, respectivamente seguido de un número que indica el número asignado por cada uno de estos autores a dicho carácter en sus trabajos. Finalmente se indica el cambio de estado del carácter que constituye la apomorfía compartida por los taxones integrantes del clado. Si el símbolo marcado es una flecha normal (→) indica que se trata de un cambio ambiguo y si el símbolo es una flecha gruesa (➔) indica que el cambio es no-ambiguo.

1.- Sauropoda (Marsh, 1878)

4	Morfología del margen dorsal del premaxilar (= región anterior del proceso nasal) (W2, U10): sin “escalón” (0); con un marcado “escalón”, con el margen anterior del cráneo demarcado (=con un área en forma de bozal) (1).	0	➔	1
13	Longitud del borde de las narinas externas formado por el maxilar (W3): corto (menos de 1/4 del perímetro de la narina) (0); largo (más de 1/3 del perímetro de la narina) (1).	0	➔	1
17	Fosa antorbital (W7, U21): presente (0); ausente (1).	0	➔	1
20	Extensión anterior del proceso maxilar del lacrimal (W11, U16): dorsal al punto medio de la fenestra antorbital (0); posterodorsal al punto medio de la fenestra antorbital pero anterior al rincón posterodorsal de la fenestra antorbital (1); proceso ausente; contacto maxilar-lacrimal en el al rincón posterodorsal de la fenestra antorbital (2).	0	➔	2
30	Relación entre la longitud rostoposterior:anchura mediolateral mínima del frontal (W20, U35): ≥ 1.0 (igual o más largo que ancho) (0); <1.0 (más ancho que largo) (1).	0	➔	1
31	Altura dorsoventral del proceso occipital del parietal (W21): corto (menor que el diámetro del foramen magnum) (0); alargado (cerca del doble del diámetro del foramen magnum) (1).	0	➔	1
34	Morfología de la fenestra infratemporal (C9, S6): subrectangular (0); subtriangular (1); lineal (en forma de hendidura, creciente) (2).	0	➔	1
35	Posición del extreme más rostral o rostroventral de la fenestra infratemporal (W30, U29-30, C8, S32): posterior a la órbita (0); anterior al margen posterior pero posterior o igual al punto medio de la órbita (1);	0	➔	1

- anterior al punto medio de la órbita (2).
- 37 **Fenestra supratemporal rodeada por la fosa supratemporal (U37):** 0 → 1
presente (0); ausente (1).
- 39 **Contribución del escamoso al margen dorsal (dorsomedial) de la fenestra supratemporal (U44):** 0 → 1
presente (0); ausente (excluido por el contacto parietal-postorbital) (1).
- 41 **Relación de la dimensión anteroposterior:mediolateral de la barra temporal (región supratemporal) (W28):** 0 → 1
 ≥ 1.0 (más largo anteroposteriormente) (0); <1.0 (más largo mediolateralmente) (1).
- 42 **Visibilidad lateral de la fenestra supratemporal (W29, U38-39):** 0 → 1
no visible (tapada por la barra temporal) (0); visible (barra temporal desplazada ventralmente) (1).
- 45 **Relación de la longitud del proceso anterior (=jugal o maxilar) del cuadratojugal / longitud del proceso escamoso (=dorsal) (W32, U23):** 0 → 1
 ≤ 1.0 (0); ≥ 1.0 (1).
- 46 **Proceso anterior del cuadratojugal (U25):** 0 → 1
confluye en un ápice agudo (0); se expande dorsoventralmente al ápice (0).
- 50 **Fosa en el cuadrado (W33-34, U66-67, C1):** 0 → 2
ausente (0); somera (1); profundamente invaginada (2).
- 53 **Morfología de la rama lateral del palatino (W40):** 0 → 1
en forma de placa (contacto maxilar largo) (0); en forma de barra (contacto maxilar estrecho) (1).
- 54 **Extremo anterior del proceso maxilar del palatino (U57):** 0 → 1
poco desarrollado y sin expandir (0); mediolateralmente expandido (1).
- 55 **Composición del proceso para el palatino (=anterior) del pterigoide (U61):** 0 → 1
formado por dos láminas de hueso que se proyectan lateral y ventralmente (0); formado por una única lámina plana (1).
- 57 **Morfología en el pterigoide de la superficie de contacto para la articulación con el basipterigoide (W36, U63-64):** 0 → 1
faceta pequeña (0); gancho orientado dorsomedialmente (1); superficie en forma de estribo (2).
- 58 **Posición anteroposterior del proceso ectopterygoide del proceso del pterigoide (W37, U58-59):** 0 → 1
posterior o ventral a la órbita (0); entre la órbita y la fenestra antorbital o ventral a la fenestra antorbital (1); anterior a la fenestra antorbital (2).
- 62 **Epipterigoide (W41):** 0 → 1
presente (0); ausente (1).
- 67 **Morfología de la región occipital del cráneo (W54):** 0 → 1
posteriormente cóncava, con proceso paraoccipital posterolateralmente orientado (0); plano, con proceso paraoccipital mediolateralmente orientado (1).
- 79 **Dimensión del extremo dorsal de la rama del dentario (W55, U69):** 0 → 1
decrece o mantiene su altura dorsoventral (0); aumenta su altura dorsoventral y se robustece hacia anterior (1).
- 84 **Cresta en el surangular que separa el aductor y la fosa (W60):** 0 → 1
ausente (0); presente (1).
- 85 **Dimensión de la pared medial de la fosa del aductor (W61):** 0 → 1
corta (0); larga, con prearticular expandido dorsoventralmente (1).
- 89 **Tamaño del coronoide (W64):** 0 → 1
se extiende hasta el margen dorsal de la

- mandíbula (0); reducida, no se extiende más allá del esplenial (1); ausente (2).
- 90 **Lámina de hueso situada de forma lateral a los dientes en el premaxilar, maxila y dentario (U9):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 93 **Longitud de las filas dentarias (W66, U94-95):** se extiende hasta la órbita (0); anterior a la órbita pero posterior al foramen subnarial (1); restringidos a la zona anterior del foramen subnarial (2). 0 → 1
- 94 **Patrón oclusal (W67-68):** ausente (0); entrelazados (creando facetas en forma de V) (1); facetas planas en un ángulo muy agudo con el eje longitudinal del diente (ángulo-alto) (2); facetas planas a un ángulo cercano a 90° con el eje longitudinal del diente (bajo ángulo) (3). 0 → 1
- 96 **Contacto entre coronas dentarias adyacentes (U81):** presente (0); ausente (1). 0 → 1
- 97 **Relación entre la longitud de la corona de los dientes en uso / anchura de la cara lingual (= "índice de adelgazamiento") (U87-89):** ≤ 3.0 (corona expandida; dientes espatulados) (0); 3.01-3.99 (1); ≥ 4.0 (2). 0 → 1
- 98 **Forma de la sección de la corona, a media altura de la misma, de los dientes en uso (W70, U84-85, U92, C2, S1):** elíptica (convexa labial y lingualmente) (0); en forma de D (convexo labialmente y plano o cóncavo lingualmente) (1); circular (corona espatulada se pierde dejando facetas solo en la raíz = morfología dental en lápiz o clavija) (2). 0 → 1
- 99 **Textura de la superficie del esmalte (W71, U79):** suave (0); arrugada (1). 0 → 1
- 104 **Surcos prominentes cerca de los márgenes mesial y distal de la superficie labial de las coronas dentarias (U86):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 105 **Número de vértebras cervicales (W80, U96-100, S25):** ≤ 9 (0); 10 (1); 11 (2); 12 (3); 13 (4); 14 (5); ≥ 15 (6). 0 → 4
- 107 **Morfología de las caras articulares de los cuerpos vertebrales cervicales (W82, U103):** anficélicos/anfipláticos (0); opistocélicos (1). 0 → 1
- 112 **Relación altura: anchura de la cara articular posterior en las cervicales anteriores (W84, U108):** <1.25 (0); ≥ 1.25 (1). 0 → 1
- 115 **Relación altura dorsoventral del arco neural / altura dorsoventral de la cara articular posterior en las vértebras cervicales medias (W87, U111-112, C16):** <1.0 (0); ≥ 1.0 (1). 0 → 1
- 121 **Orientación del margen caudal de la espina respecto al eje anteroposterior del cuerpo vertebral en las cervicales posteriores (U119):** cercano a la vertical (0); se inclina anterodorsalmente-posteroventralmente (1). 0 → 1
- 122 **Orientación del margen caudal del proceso espinoso respecto al eje anteroposterior del cuerpo vertebral en las cervicales posteriores (U119):** cercano a la vertical (0); se inclina craniodorsalmente-caudoventralmente (1). 0 → 1
- 131 **Orientación del proceso transversal en la vértebras dorsales (U138, S35):** lateral o ligeramente dorsal (0); fuertemente dorsolateral (aproximadamente a 45° con la horizontal) (1). 0 → 1
- 137 **Relación de la altura dorsoventral del arco neural / altura dorsoventral del cuerpo vertebral en las dorsales (W93, U132, C20, C24, C28, S9):** ≤ 0 → 1

	1.0 (0); >1.0 (1).			
140	Lámina prezigoparapofisial en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores (W97): ausente (0); presente (1).	0	→	1
145	Fosa infradiapofisial en las vértebras dorsales (W103, U144): ausente (0), presente (1).	0	→	1
156	Número de vértebras sacras (W108, U161-163): ≤ 3 (0); 4 (1); 5 (2); ≥ 6 (3).	0	→	1
160	Relación entre la longitud proximodistal de las espinas sacras / longitud anteroposterior de los cuerpos vertebrales (W111): <2.0 (0); 2.0-3.49 (1); ≥ 3.50 (2).	0	→	1
161	Longitud dorsoventral de las costillas sacras (W112, U168): bajas (no se proyectan por encima del margen dorsal del ilion) (0); altas (se proyectan hasta o por encima del margen dorsal del ilion) (1).	0	→	1
165	Procesos transversales caudales (costillas) (W115, U193): persisten hasta la vértebra 20 o más (0); desaparecen en la caudal 15 (1); desaparecen en la caudal 12 (2).	0	→	1
172	Relación de longitud anteroposterior / altura dorsoventral de los cuerpos vertebrales caudales anteriores (U177): ≥ 0.6 (0); <0.6 (1).	0	→	1
178	Cresta hiposfenal en las vértebras caudales anteriores (U187): ausente (0); presente (1).	0	→	1
180	Extensión dorsoventral del extremo proximal del proceso transversal en las caudales anteriores (W127): poco extendido (solo alcanza el cuerpo vertebral) (0); muy extendido (alcanza desde el cuerpo vertebral al arco neural) (1).	0	→	1
200	Persistencia del arco hemal (W147): al menos hasta el 80% de la cola (0); desaparece alrededor de la caudal 30 (1).	0	→	1
201	Morfología de los arcos hemales de las vértebras caudales medias y distales (W143-144, U197-198, S17): simples o curvados anteroventralmente (formando un proceso caudal) (0); desarrollan un pequeño proceso caudal (1); procesos anterior y posterior alargados de manera que el arco hemal es anteroposteriormente más largo que alto dorsoventralmente ('con forma de resbalón') (2).	0	→	2
204	Extremos distal de los arcos hemales (W148, U199, C37): fusionado (0); sin fusionar (abierto) (1).	0	→	1
205	Relación entre la longitud del miembro anterior: miembro posterior (W149, U214-215): ≤ 0.6 (0); 0.6-0.74 (1); ≥ 0.75 (2).	0	→	2
206	Relación longitud proximodistal húmero:fémur (W172, U216, C48, S12): <0.60 (0); 0.60-0.89 (1); ≥ 0.90 (2).	0	→	1
219	Posición del margen dorsal del coracoides respecto al margen dorsal de la escápula (U207): igual o dorsal al acromion (0); ventral al acromion y separado de él por una muesca en forma de V (1).	0	→	1
227	Desarrollo de la cresta deltopectoral del húmero (W160, U219): prominente (0); reducida a una cresta baja o borde óseo (1).	0	→	1
233	Morfología de la superficie articular distal del húmero (W164): dividida (0); plana (cóndilos sin diferenciar) (1).	0	→	1
236	Longitud relativa del proceso condilar de la ulna (W166): subigual (0);	0	→	1

- desigual (con un proceso craneal más largo) (1).
- 237 **Desarrollo del proceso olecranon de la ulna (W167):** prominente (proyectándose más anterior a la superficie articular) (0); rudimentario (nivelado con la superficie articular) (1). 0 → 1
- 240 **Morfología del cóndilo distal del radio (W169, U226):** redondeado (0); subrectangular (aplanado caudalmente articulando en el lado anterior de la ulna) (1). 0 → 1
- 244 **Morfología de los carpales (W174, U227):** redondeados (0); en forma de bloque (con superficies articulares distales y proximales aplanadas) (1). 0 → 1
- 247 **Área estriada y triangular para la inserción ligamentosa en la zona proximal de la sínfisis del metacarpo (U236):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 252 **Relación de la longitud del metacarpo V / longitud del metacarpo más largo (U234):** <0.90 (0); ≥ 0.90 (1). 0 → 1
- 254 **Formula de las falanges de las manos (W181, U238-239, U241):** 2-3-4-3-2 o más (0); reducida a 2-2-2-2 o menos (1); completamente ausente o no osificadas (2). 0 → 1
- 256 **Relación de la longitud proximodistal / anchura mediolateral de las falanges no ungueales de la mano (W183, U237):** >1.0 (más largas que anchas) (0); <1.0 (más anchas que largas) (1). 0 → 1
- 259 **Morfología del margen dorsal del ilion (en vista lateral) (W186, U247):** plano sigmoideo o ligeramente convexo (0); semicircular (marcadamente convexo) (1). 0 → 1
- 263 **Tamaño del pedicelo isquiático del ilion (W185, U248):** grande y prominente (el eje longitudinal del ilion más o menos horizontal) (0); bajo y redondeado (el eje longitudinal del ilion más o menos horizontal orientado anterodorsal-posteroventral) (1). 0 → 1
- 265 **“Brevis fossa” en la zona postacetabular del ilion (U246):** presente (0); ausente (1). 0 → 1
- 269 **Relación entre la longitud anteroposterior del isquion / pubis (W192, U251, C45):** <0.90 (0); ≥ 0.90 (1). 0 → 1
- 273 **Morfología del la rama isquiática (W194, U260):** extensión anteroposterior aumenta medialmente pero no lateralmente (0); en forma de lamina (extensión semejante en ambos lados medial y lateral) (1). 0 → 1
- 275 **Relación de la anchura mediolateral / grosor anteroposterior del extremo distal del isquion (U260):** <2.0 (0); ≥ 2.0 (1). 0 → 1
- 278 **Morfología de la cara anterior del fémur en vista lateral (U266):** convexo (0); recto (1). 0 → 1
- 282 **Posición del ápice distal del cuarto trocánter (U267):** se sitúa por encima de la zona media de la diáfisis (0); se sitúa por debajo de la zona media de la diáfisis (1). 0 → 1
- 283 **Morfología del trocánter menor del fémur (W197, U261-262):** cresta o lamina bien desarrollada (0); cresta o lamina débilmente desarrollada (1); ausente (2). 0 → 1
- 284 **Relación entre el diámetro mediolateral / anteroposterior del fémur en la zona media de la diáfisis (W198, U270):** <1.25 (~ 1.0) (0); $1.25-1.50$ (1); ≥ 1.85 (2). 0 → 1

286	Morfología de la porción media y distal del fémur en vista anterior (U264): sigmoidea (0); recta (1).	0	→	1
290	Relación entre la longitud tibia:fémur (U273): ≥ 0.70 (0); <0.70 (1)	0	→	1
292	Cresta cnemial de la Tibia (U275): prominente (0); reducida a una pequeña cresta (1).	0	→	1
295	Tamaño del proceso posteroventral distal de la tibia (W206, U278): amplio mediolateralmente (cubriendo la fosa caudal del astrágalo) (0); corto mediolateralmente (la fosa caudal del astrágalo es visible en vista posterior) (1).	0	→	1
296	Terminación distal de la Tibia (U277): más expandida lateromedialmente que anteroposteriormente (0); extensiones lateromedial y anteroposterior aproximadamente iguales (1).	0	→	1
303	Foramen vascular en la base del proceso ascendente del astrágalo (W211, U286): presente(0); ausente (1).	0	→	1
308	Tarsales 3 y 4 osificados (W216, U289): presente (0); ausente (1).	0	→	1
311	Ángulo entre el eje longitudinal del cuerpo del metatarso I y el plano de la superficie articular distal en vista anterior (W219): perpendicular (0); angulado dorsomedialmente (1).	0	→	1
315	Tamaño de los cóndilos proximales de los metatarsos I y V comparados con los metatarsos II, III, y IV (W222, U296): más pequeños (0); semejantes en tamaño (1).	0	→	1
316	Relación de la longitud del metatarso III / longitud de la tibia (W223, U290, U295): ≥ 0.40 (0); $0.26-0.39$ (1); ≤ 0.25 (2).	0	→	1
318	Relación entre la longitud del metatarso V / metatarso IV (W225, U298): <0.70 (usualmente $\ll 0.70$) (0); ≥ 0.70 (1).	0	→	1
324	Número de falanges en el dedo IV del pie (U299-300): ≥ 4 (0); 3 (1); ≤ 2 (2).	0	→	1
325	Orientación de las ungueales del pie respecto al eje del dedo (W228, U306): alineado (apuntando hacia adelante) (0); desviado ventrolateralmente (1).	0	→	1
328	Relación de la anchura mediolateral / altura dorsoventral de la ungueal del dedo I del pie (W231): >1.0 (más ancha que alta) (0); ≤ 1.0 (en forma de hoz, mucho más alta que ancha) (1).	0	→	1

2.- Eusauropoda (Upchurch, 1995)

179	Morfología del proceso transversal en las vertebrae caudales anteriores (W128, U190-192, C32, S11): simple, proceso aplanado (0); proceso triangular o aliforme (conectado a través de una lámina al arco neural) solo en la primera caudal (1); proceso triangular o aliforme hasta la caudal 3 (2); proceso triangular o aliforme hasta la caudal 4 o posteriores (3).	0	→	1
235	Morfología del proceso transversal en las vertebrae caudales anteriores (W128, U190-192, C32, S11): simple, proceso aplanado (0); proceso triangular o aliforme (conectado a través de una lámina al arco neural) solo en la primera caudal (1); proceso triangular o aliforme hasta la caudal 3 (2); proceso triangular o aliforme hasta la caudal 4 o posteriores (3).	1	→	0

- 267 **Morfología de la “falda” del pubis (W190, U252):** plana (con sínfisis recta, 0 → 1 extreme proximal en el plano parasagital pero extremos medio y distal en el plano mediolateral) (0); inclinado anteromedialmente (extremos medio y distal en el mismo plano que el extremo proximal; sínfisis ligeramente sigmoidea y con sección en forma de V en la zona media de la diáfisis) (1).
- 279 **Orientación de la cabeza del fémur en vista anterior (U263):** medial o 0 → 1 ventromedial (0); dorsomedial (1).
- 281 **Desarrollo del cuarto trocánter del fémur (W196, U269):** prominente y con 0 → 1 forma de pala (0); reducido a una pequeña cresta (1).
- 283 **Morfología del trocánter menor del fémur (W197, U261-262):** cresta o 1 → 2 lamina bien desarrollada (0); cresta o lamina débilmente desarrollada (1); ausente (2).
- 293 **Orientación de la cresta cnemial de la tibia (W204, U276): se proyecta 0 → 1 anteriormente** (fibula completamente visible en vista anterior) (0); se proyecta anterolateralmente o lateralmente (ocultando parte de la fibula en vista anterior) (1).
- 297 **Desarrollo de una cicatriz tibial proximal en la fibula (W207, U279):** poco 0 → 1 marcada (0); bien marcada y ampliándose anteroposteriormente hacia el extremo proximal (1).
- 305 **Morfología de la fosa posterior del astrágalo (W213, U287):** sin dividir (0); 0 → 1 dividida por una cresta vertical posteromedialmente orientada (1).
- 309 **Colocación de los metatarsos (W217, U291):** agrupados (0); dispersos (1). 0 → 1
- 313 **Tamaño del metatarso I (W221, U292):** estrecho, reducido o ausente (0); 0 → 1 robusto (relación longitud / anchura mediolateral del extremo proximal ≤ 1.5) (1).
- 316 **Relación de la longitud del metatarso III / longitud de la tibia (W223, 1 → 2 U290, U295):** ≥ 0.40 (0); $0.26-0.39$ (1); ≤ 0.25 (2).
- 320 **Ligamento Foveae colateral en falanges no ungueales del pie (U302):** 0 → 1 presente (0); ausente (1).
- 321 **Relación de la expansión proximodistal / mediolateral de las falanges no 0 → 1 ungueales del pie (W226, U304):** >1.0 (más largo que ancho) (0); ≤ 1.0 (más ancho que largo) (1).
- 322 **Desarrollo de la penúltima falange de los dedos II-IV del pie (W227, 0 → 1 U305):** semejante en tamaño a las falanges más proximales (0); rudimentarias o ausentes (1).
- 326 **Longitud de la ungueal del dedo I del pie relativa a la ungueal del dedo II 0 → 1 del pie (W229):** semejante (0); 25% más largo (1).
- 327 **Relación de la longitud de la ungueal del dedo I del pie; longitud del 0 → 1 metatarso I (W230, U307):** <1.0 (0); ≥ 1.0 (1).
- 329 **Morfología de las ungueales de los dedos II-III del pie (W232, U308):** más 0 → 1 expandida mediolateralmente que dorsoventralmente (0); en forma de hoz (mucho más expandida dorsoventralmente que mediolateralmente) (1).
- 330 **Desarrollo de la ungueal del dedo IV del pie (W233):** tamaño semejante a 0 → 1 las ungueales de los dedos II y III del pie (0); rudimentaria o ausente (1).

3.- *Barapasaurus* + (*Patagosaurus* + ((*Omeisauridae*) + (*Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + *Neosauropoda*))))))

- 1 **Morfología de la terminación anterior de las mandíbulas en vista dorsal (W65, U1):** triangular, con un ápice agudo (0); ampliamente redondeado anteriormente con márgenes lineales y más o menos paralelos (en forma de U o parabólicos) (1); “platalean” (ampliamente redondeado y convexo anteriormente pero con márgenes laterales sinuosos, convexos anteriormente pero haciéndose cóncavo, produciendo una morfología de cuchara posteriormente) (2); rectangular, especialmente en la zona baja de la mandíbula (margen anterior lineal y formando un ángulo abrupto con el margen lateral) (3). 0 → 1
- 2 **Configuración del proceso posterolateral del premaxilar y el proceso lateral de la maxila (W1, U15):** carece de contacto en la línea media (0); posee un contacto en la línea media formando una depresión narial marcada (1). 0 → 1
- 6 **Proceso delgado y laminar (a modo de pestaña) dirigido anteromedialmente desde el margen del proceso ascendente del maxilar (U17-18, C14):** ausente (0); presente pero carente de contacto en la línea media (1); presente y contactando ambos en la línea media (2). 0 → 2
- 12 **Fosa (narial fosa) o área en forma de estante en el premaxilar y el maxilar lateral a las narinas externas (W1, U19):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 19 **Ángulo formado los márgenes anterior y ventral de la órbita (W10):** obtuso o cercano a los 90° (0); marcadamente agudo (1). 0 → 1
- 25 **Morfología del proceso jugal (= ventral) del postorbital (W16, U28):** estrecho mediolateralmente (0); más ancho mediolateralmente que anteroposteriormente (1). 0 → 1
- 38 **Orientación del eje longitudinal de la fenestra supratemporal externa (W25-26, U40):** anteroposterior (0); mediolateral (1); dorsoventral (eje de la fenestra más largo en vista lateral que dorsal) (2). 0 → 1
- 52 **Articulación anterior del vómer (W42):** con el maxilar (0); con el premaxilar (1). 0 → 1
- 61 **Forma de la rama palatina del pterigoide (W39):** recta (al nivel del margen dorsal de la rama del cuadrado) (0); escalonada (surge por encima del nivel de la rama del cuadrado) (1). 0 → 1
- 64 **Crestas sagital y nugal transversa emergen suavemente en el extremo dorsal del supraoccipital formando un proceso tetrahedral poco elevado (S29):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 69 **Relación longitud total /anchura del diámetro basal del proceso del basipterigoide (W46, U52-53, S27):** ≤ 2 (0); 2.01-3.99 (1); ≥ 4.0 (2). 0 → 1
- 88 **Proceso posterodorsal del esplenial (W63, U73):** presente y aproximándose al margen de la cámara del aductor (0); ausente (1). 0 → 1
- 92 **Número de dientes en el dentario (W73, U91):** ≥ 18 (0); ≤ 17 (1). 0 → 1
- 111 **Laminación (especialmente centrodiafosal) de los arcos neurales cervicales (W81, U115-116):** bien desarrollada con láminas y fosas bien definidas (0); rudimentaria, con láminas diafociales solo ligeramente desarrolladas o ausentes (1). 1 → 0
- 122 **Número de vértebras dorsales: (W91, U122-125):** 15 (0); 14 (1); 13 (2); 12 2 → 3

- (3); 11 (4); ≤ 10 (5).
- 125 **Cara anterior de los arcos neurales de las vértebras dorsales (U136):** 0 → 1
plano o ligeramente excavado (0); profundamente excavado (1).
- 128 **Vértebras dorsales con lamina espinodiapofisial (W99, U156-157):** ausente 0 → 2
(0); presente solo en las dorsales posteriores (1); presente en las dorsales
posteriores y medias (2).
- 132 **Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales de las dorsales** 0 → 1
anteriores (W94, U104): anficélica (0); opistocélica (1).
- 139 **Lámina centroparapofisial anterior en los arcos neurales de las dorsales** 0 → 1
medias y posteriores (W96, U133): ausente (0); presente (1).
- 154 **Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las** 0 → 1
espinas dorsales posteriores no bifurcadas (W92, U152): ≤ 1.0 (más larga
que ancha) (0); >1.0 (más ancha que larga) (1).
- 157 **Barra iliaca (W109):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 195 **Ángulo entre el tubérculo y el capítulo en las costillas cervicales (W139,** 0 → 1
U121): mayor de 90° (0); menor de 90° (costilla situada ventrolateralmente al
cuerpo vertebral) (1).
- 208 **Tamaño del acromion de la escápula (W150, U200):** pequeño y estrecho 0 → 1
(0); ancho (profundidad dorsoventral al menos un 150% la profundidad
mínima de la lámina escapular) (1).
- 209 **Cresta deltoidea (= cresta del proceso acromial) (U201):** ausente (0); 0 → 1
presente (1).
- 243 **Número de carpales osificados (W173, U228-230):** ≥ 3 (0); 2 (1); 1 (2); 0 → 2
ninguno (3).
- 246 **Morfología de la superficie proximal de los metacarpos articulados** 0 → 1
(W176): ligeramente curvados para formar un arco de 90° (0); en forma de U
(formando un arco de 270°) (1).
- 248 **Relación entre la longitud del metacarpo más largo / longitud del radio** 0 → 1
(W177, U233, C49): <0.35 (0); $0.35-0.45$ (1); >0.45 (2).
- 255 **Morfología de la falange manual I-1 (W182):** rectangular (0); en forma de 0 → 1
cuña (1).
- 262 **Orientación de la lamina preacetabular del ilion respecto al eje del ilion** 0 → 1
(W187, U242-243): anterior en el plano vertical (0); anterolateral en el plano
vertical (1); el margen anterolateral y posterior se gira respecto al plano
vertical (2).
- 299 **Tamaño del cóndilo distal de la fíbula (W209):** semejante a la diáfisis (0); 0 → 1
mediolateralmente expandido ($>2x$ la dimensión lateromedial de la diáfisis)
(1).
- 317 **Relación del diámetro mediolateral mínimo de la diáfisis de los** 0 → 1
metatarsos III y IV: diámetro mediolateral mínimo de la diáfisis de los
metatarsos I o II (W224, U297): ≥ 0.65 (0); <0.65 (1).

4.- Patagosaurus + ((Omeisauridae)+ (Cetiosaurus + (Losillasaurus + (Turiasaurus + Neosauropoda))))

- 97 **Relación entre la longitud de la corona de los dientes en uso / anchura de la cara lingual (=”índice de adelgazamiento”) (U87-89):** ≤ 3.0 (corona expandida; dientes espatulados) (0); 3.01-3.99 (1); ≥ 4.0 (2). 1 → 0
- 100 **Dentículos en los márgenes dentales (W72, U82-83, C3):** presentes (0); ausentes solo en el margen distal (1); ausentes tanto en los márgenes mesial como distal (2). 0 → 2
- 110 **Fosa en la superficie dorsal de las parapófisis de las vertebrae cervicales (U109):** ausente (0); presente y confluyente con la superficie neumática lateral (1); presente pero separada de la superficie neumática lateral por un margen (2). 0 → 1
- 123 **Fosa neumática lateral en la mayoría de las vértebras dorsales (W78, U128-129, C22):** ausente (0); presente como simple aunque profunda fosa (1); presente en forma de excavación profunda ramificada hacia el interior de centro y la base del arco neural (dejando una simple lámina ósea en el cuerpo vertebral) (2). 0 → 1
- 143 **Laminación en la cara anterior de la espina (no bifurcada) de las vertebrae dorsales medias y posteriores (U148, C26):** inexistente (0); lámina preespinal presente, anterior lámina espinoprezigapofisial (sprl) ausente (1); lámina preespinal ausente, lámina espinoprezigapofisial (sprl) presente (2); láminas preespinal y espinoprezigapofisial (sprl) presentes y conectadas bien directamente (convergiendo) o a través de una lámina accesoria (3); láminas preespinal y espinoprezigapofisial (sprl) presentes e inconexas (4). 0 → 2
- 144 **Postzigapófisis de las vertebrae dorsales medias y posteriores sujetas dorsalmente por (W100, W101, U147, U150):** sin sujeción o únicamente sujetas por la espina (0); láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y sin ninguna conexión con la lámina postespinal a través de lámina accesoria alguna (1); láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y sin ninguna conexión con la lámina postespinal a través de lámina accesoria alguna (2). 0 → 1
- 156 **Número de vértebras sacras (W108, U161-163):** ≤ 3 (0); 4 (1); 5 (2); ≥ 6 (3). 1 → 2
- 214 **Sección de la zona proximal de la lámina escapular (W154):** plana o rectangular (0); en forma de D (1). 0 → 1
- 293 **Orientación de la cresta cnemial de la tibia (W204, U276): se proyecta anteriormente** (fibula completamente visible en vista anterior) (0); se proyecta anterolateralmente o lateralmente (ocultando parte de la fibula en vista anterior) (1). 1 → 0

5.- Omeisauridae+ (Cetiosaurus + (Losillasaurus + (Turiasaurus + Neosauropoda))))

- 126 **Articulación hiposfeno-hipantro en las vertebrae dorsales (W106, U145, C23, S15):** ausente (0); presente únicamente en las dorsales medias y/o posteriores (1); presente desde las dorsales anteriores hasta las posteriores (2). 1 → 2

- 154 **Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas dorsales posteriores no bifurcadas (W92, U152):** ≤ 1.0 (más larga que ancha) (0); >1.0 (más ancha que larga) (1). 1 → 0
- 241 **Relación de la anchura distal / anchura en la diáfisis del radio (W170):** <1.50 (0); $1.50-1.90$ (1); >1.90 (2). 0 → 1
- 262 **Orientación de la lamina preacetabular del ilion respecto al eje del ilion (W187, U242-243):** anterior en el plano vertical (0); anterolateral en el plano vertical (1); el margen anterolateral y posterior se gira respecto al plano vertical (2). 1 → 0
- 310 **Ángulo entre el eje longitudinal del cuerpo del metatarso I y el plano de la superficie articular proximal en vista anterior (W218):** perpendicular (0); angulado ventromedialmente (1). 0 → 1

6.- Omeisauridae (Wilson, 2002)

- 100 **Dentículos en los márgenes dentales (W72, U82-83, C3):** presentes (0); ausentes solo en el margen distal (1); ausentes tanto en los márgenes mesial como distal (2). 2 → 1
- 102 **Orientación de los dientes (W75, U93):** perpendicular al margen de la mandíbula (0); orientado anteriormente con respecto al margen de la mandíbula (procumbente) (1). 0 → 1
- 105 **Número de vertebras cervicales (W80, U96-100, S25):** ≤ 9 (0); 10 (1); 11 (2); 12 (3); 13 (4); 14 (5); ≥ 15 (6). 4 → 6
- 114 **Relación longitud del cuerpo vertebral / altura de la cara articular posterior en las vertebras cervicales medias (W86, U102):** <4.0 (0); ≥ 4.0 (1). 0 → 1
- 116 **Morfología de la lamina centroprezigapofisial en los arcos neurales de las vertebras cervicales medias y (W88, U113):** simple (0); dividida (= con presencia de una fosa infraprezigapofisial) (1); consiste en dos láminas paralelas (2). 0 → 1
- 138 **Lámina centroprezigapofisial (cpri) en las vértebras dorsales medias y posteriores (U135):** consiste en una lámina simple (0); bifurcada hacia la zona dorsal (=fosa infraprezigapofisial presente) (1). 0 → 1
- 200 **Persistencia del arco hemal (W147):** al menos hasta el 80% de la cola (0); desaparece alrededor de la caudal 30 (1). 1 → 0
- 209 **Cresta deltoidea (= cresta del proceso acromial) (U201):** ausente (0); presente (1). 1 → 0
- 293 **Orientación de la cresta cnemial de la tibia (W204, U276):** se proyecta anteriormente (fibula completamente visible en vista anterior) (0); se proyecta anterolateralmente o lateralmente (ocultando parte de la fibula en vista anterior) (1). 0 → 1
- 296 **Terminación distal de la Tibia (U277):** más expandida lateromedialmente que anteroposteriormente (0); extensiones lateromedial y anteroposterior aproximadamente iguales (1). 1 → 0
- 307 **Calcáneo osificado (W215, U288):** presente (0); ausente o son osificar (1). 0 → 1

7.- *Cetiosaurus* + (*Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + *Neosauropoda*))

7	Dirección en la que se orienta el foramen subnarial (U6): lateral (0); dorsal (1).	0	→	1
16	Fenestra preantorbital (W4, U20, S24): ausente (0); presente (1).	0	→	1
21	Elemento que contacta lateralmente con el ectopterygoide (W12, U65): jugal (0); maxilar (1).	0	→	1
35	Posición del extreme más anterior o anteroventral de la fenestra infratemporal (W30, U29-30, C8, S32): posterior a la órbita (0); anterior al margen posterior pero posterior o igual al punto medio de la órbita (1); anterior al punto medio de la órbita (2).	1	→	2
36	Relación entre la distancia intraparietal que separa las fenestras supratemporales / longitud del eje longitudinal de la fenestra supratemporal (W24): <2.0 (0); ≥ 2.0 (1).	0	→	1
43	Contacto maxilar-cuadratojugal (U24, C11, S2): ausente (0); presente (1).	0	→	1
82	Relación entre la longitud de la fenestra mandibular externa / longitud de la mandíbula (W58, U76-77): ≥ 0.10 (0); <0.10 (1); ausente (2).	0	→	2
91	Posición en las filas de dientes de los dientes de mayor tamaño (U78): en la zona media del maxilar (0); en la zona anterior de las mandíbulas (1).	0	→	1
108	Morfología de las fosas neumáticas laterales de las vertebrales cervicales (W78, W83, U110, C15, S33): ausente (0); simple, sin dividir (1); simple y sin dividir en las cervicales anteriores pero dividido por un septo óseo en las cervicales posteriores, produciendo numerosos forámenes laterales visibles (2) complejo (con numerosos forámenes visibles lateralmente) en todas las cervicales (3).	0	→	1
112	Relación altura: anchura de la cara articular posterior en las cervicales anteriores (W84, U108): <1.25 (0); ≥ 1.25 (1).	1	→	0
158	Relación de la máxima anchura lateromedial a través de vértebras y costillas / media de la longitud del cuerpo vertebral sacro (U164): <4.0 (0); ≥ 4.0 (1).	0	→	1
177		0	→	1
245	Morfología de los metacarpos (W175, U235): extendidos (0); agrupados (con diáfisis subparalelas y superficies articulares que se extienden al menos la mitad de su longitud) (1).	0	→	1
258	Dimensión mediolateral anterior de la pelvis (W184): estrecho (longitud anteroposterior del ilion mayor que la distancia que separa los procesos preacetabulares) (0); ancho (la distancia que separa los procesos preacetabulares supera la longitud anteroposterior del ilion) (1).	0	→	1
264	Proyección de la línea que Conecta la superficie articular de los procesos isquiático y púbico del ilion (U249): discurre ventral al margen ventral de la parte postacetabular del ilion (0); discurre a través o dorsal al margen ventral de la parte postacetabular del ilion (1).	0	→	1
280	Posición del cuarto trocánter del fémur (U268): en la superficie posterior, cerca de la línea media (0); en el margen posteromedial (1).	0	→	1
299	Tamaño del cóndilo distal de la fíbula (W209): semejante a la diáfisis (0); mediolateralmente expandido (>2x la dimensión lateromedial de la diáfisis)	1	→	0

- (1).
- 300 **Morfología del astrágalo (W210, U284):** rectangular (0); en forma de cuña 0 → 1 (con una esquina anteromedial reducida) (1).
- 301 **Dimensión anteroposterior del astrágalo en vista dorsal (U285):** 0 → 1 expandido medialmente (0); estrecho medialmente (1).
- 302 **Morfología de la superficie ventral del astrágalo (U282):** plano o 0 → 1 ligeramente cóncavo mediolateralmente (0); convexo mediolateralmente (1).
- 324 **Número de falanges en el dedo IV del pie (U299-300):** ≥ 4 (0); 3 (1); ≤ 2 1 → 2 (2).

8.- *Losillasaurus* + (*Turiasaurus* + *Neosauropoda*)

- 141 **Lámina centroparapofisial posterior en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores (W98, U137):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 179 **Morfología del proceso transversal en las vertebrae caudales anteriores (W128, U190-192, C32, S11):** simple, proceso aplanado (0); proceso triangular o aliforme (conectado a través de una lámina al arco neural) solo en la primera caudal (1); proceso triangular o aliforme hasta la caudal 3 (2); proceso triangular o aliforme hasta la caudal 4 o posteriores (3). 1 → 3
- 203 **Unión de los extremos proximales del canal hemal mediante una barra ósea ('Crus' bridging) (W145, U194-195, C34, S18):** presente en los arcos hemales proximales hasta los más distales (0); presente en los arcos hemales proximales pero ausente en los medios y proximales (1); ausente en todos los arcos hemales (2). 0 → 2
- 221 **Morfología de la placa esternal (W158, U210, C39):** ovalada (0); triangular 0 → 2 debido a la presencia de proyección anterolateral (1); elíptica con un margen lateral cóncavo (2).
- 276 **Morfología en sección de la articulación de ambos extremos distales de los ísquiones (W195, U258, C43, S22):** en forma de V (formando un ángulo muy marcado entre ellos) (0); aplanado (casi coplanar) (1). 0 → 1
- 287 **Anchura mediolateral relativa de los cóndilos distales del fémur (W200, U271):** semejante (0); cóndilo tibial más ancho que el fibular (1). 0 → 1

9.- *Turiasaurus* + *Neosauropoda*

- 123 **Fosa neumática lateral en la mayoría de las vértebras dorsales (W78, U128-129, C22):** ausente (0); presente como simple aunque profunda fosa (1); presente en forma de excavación profunda ramificada hacia el interior de centro y la base del arco neural (dejando una simple lámina ósea en el cuerpo vertebral) (2). 1 → 2
- 144 **Postzigapofisis de las vertebrae dorsales medias y posteriores sujetas dorsalmente por (W100, W101, U147, U150):** sin sujeción o únicamente sujetas por la espina (0); láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y sin ninguna conexión con la lámina postespinal a través de lámina accesoria alguna (1); láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y sin ninguna conexión con la lámina postespinal a través de lámina accesoria alguna (2). 1 → 2

- 154 **Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas dorsales posteriores no bifurcadas (W92, U152):** ≤ 1.0 (más larga que ancha) (0); >1.0 (más ancha que larga) (1). 0 → 1
- 159 **Fosa neumática lateral y/o foramen en los cuerpos vertebrales sacros (U165):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 175 **Lamina prespinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores (W123, U188):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 176 **Lamina postspinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores (W124, U188):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 177 **Fosa postspinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores (W125, U188):** ausente (0); presente (1). 1 → 0
- 262 **Orientación de la lamina preacetabular del ilion respecto al eje del ilion (W187, U242-243):** anterior en el plano vertical (0); anterolateral en el plano vertical (1); el margen anterolateral y posterior se gira respecto al plano vertical (2). 0 → 1

10.- Neosauropoda (Bonaparte, 1986)

- 108 **Morfología de las fosas neumáticas laterales de las vertebrales cervicales (W78, W83, U110, C15, S33):** ausente (0); simple, sin dividir (1); simple y sin dividir en las cervicales anteriores pero dividido por un septo óseo en las cervicales posteriores, produciendo numerosos forámenes laterales visibles (2) complejo (con numerosos forámenes visibles lateralmente) en todas las cervicales (3). 1 → 3
- 110 **Fosa en la superficie dorsal de las parapófisis de las vertebrales cervicales (U109):** ausente (0); presente y confluyente con la superficie neumática lateral (1); presente pero separada de la superficie neumática lateral por un margen (2). 1 → 2
- 138 **Lámina centroprezigapofisial (cpri) en las vértebras dorsales medias y posteriores (U135):** consiste en una lámina simple (0); bifurcada hacia la zona dorsal (=fosa infraprezigapofisial presente) (1). 0 → 1
- 198 **Morfología del extremo proximal de las costillas dorsales (U159):** 0 → 1
ligeramente cóncava en las caras anterior y posterior (0); fuertemente convexa anteriormente y profundamente convexa posteriormente (1).
- 210 **Morfología de la parte del acromion posterior a la cresta deltoidea (U202):** plana o convexa y su grosor mediolateral se reduce hacia el margen posterior (0); forma otra fosa (1). 0 → 1
- 291 **Morfología del cóndilo proximal de la tibia (W203, U274):** más largo anteroposteriormente que mediolateralmente al menos en un 15% (0); expandido mediolateralmente (dimensiones anteroposterior y mediolateral no superan en un 15% la una a la otra) (1). 0 → 1
- 293 **Orientación de la cresta cnemial de la tibia (W204, U276):** se proyecta anteriormente (fibula completamente visible en vista anterior) (0); se proyecta anterolateralmente o lateralmente (ocultando parte de la fibula en vista anterior) (1). 0 → 1

- 298 **Morfología del músculo flexor digitorum longus surco y tubérculo de la fíbula (W208, U281):** ausente (0); presente y ovalado (tubérculo angulado) (1); presente, con una fosa bordeada por dos crestas verticalmente expandidas y paralelas (tubérculo linear) (2). 0 → 1
- 304 **Extensión del proceso ascendente del Astrágalo (W212, U283):** termina en una zona anterior al margen posterior (0); se extiende hasta el margen anterior (1). 0 → 1

11.- Diplodocoidea (Marsh, 1884; Upchurch, 1995)

- 1 **Morfología de la terminación anterior de las mandíbulas en vista dorsal (W65, U1):** triangular, con un ápice agudo (0); ampliamente redondeado anteriormente con márgenes lineales y más o menos paralelos (en forma de U o parabólicos) (1); “platalean” (ampliamente redondeado y convexo anteriormente pero con márgenes laterales sinuosos, convexos anteriormente pero haciéndose cóncavo, produciendo una morfología de cuchara posteriormente) (2); rectangular, especialmente en la zona baja de la mandíbula (margen anterior lineal y formando un ángulo abrupto con el margen lateral) (3). 1 → 3
- 2 **Configuración del proceso posterolateral del premaxilar y el proceso lateral de la maxila (W1, U15):** carece de contacto en la línea media (0); posee un contacto en la línea media formando una depresión narial marcada (1). 1 → 0
- 3 **Ángulo entre los márgenes lateral y medial del premaxilar en vista dorsal (U12-14):** $>20^\circ$ (0); $\leq 20^\circ$ (1). 0 → 1
- 4 **Morfología del margen dorsal del premaxilar (= región anterior del proceso nasal) (W2, U10):** sin “escalón” (0); con un marcado “escalón”, con el margen anterior del cráneo demarcado (=con un área en forma de bozal) (1). 1 → 0
- 5 **Porción libre del proceso nasal del premaxilar en vista lateral (U11):** mayormente proyectado posteriormente dividiendo las narinas externas dos mitades derecha e izquierda (0); mayormente proyectado dorsalmente dividiendo las narinas externas dos mitades derecha e izquierda (1); está ampliamente reducida, reduciéndose o eliminándose la barra internarial creando una abertura narial externa sencilla y confluyente (2). 0 → 2
- 8 **Proporciones y tamaño del foramen subnarial (U7):** pequeño y subcircular (0); alargado (al menos el doble de largo que de ancho en dirección a la sutura premaxilar-maxilar) (1). 0 → 1
- 11 **Orientación de las narinas externas (U4):** lateral o anterolateral (0); dorsal o anterodorsal (1). 0 → 1
- 12 **Fosa (narial fosa) o área en forma de estante en el premaxilar y el maxilar lateral a las narinas externas (W1, U19):** ausente (0); presente (1). 1 → 0
- 14 **Posición del punto medio de las narinas externas osteológicas (W8, U2-3, C7, S7):** anterior a la fenestra anteorbital (0); dorsal a la fenestra anteorbital (1); anterior a la fenestra anteorbital (2). 0 → 2
- 18 **Relación del máximo diámetro de la fenestra antorbital / máximo diámetro de la órbita (W6):** <0.85 (órbita significativamente mayor) (0); \geq 0 → 1

- 0.85 (diámetro semejante) (1).
- 22 **Contribución del jugal a la fenestra antorbital (W13, U22):** reducido o ausente (0); grande (ocupando la mayor parte del margen) (1). 0 → 1
- 38 **Orientación del eje longitudinal de la fenestra supratemporal externa (W25-26, U40):** anteroposterior (0); mediolateral (1); dorsoventral (eje de la fenestra más largo en vista lateral que dorsal) (2). 1 → 2
- 48 **Ángulo entre el proceso anterior y dorsal del cuadratojugal I (U27):** más o menos 90° (0); >>90° (1). 0 → 1
- 49 **Orientación del eje longitudinal del cuadrado respecto al eje longitudinal del cráneo (U68, C5, S5):** perpendicular (0); formado un ángulo posterodorsal-anterovernal (1). 0 → 1
- 52 **Articulación anterior del vómer (W42):** con el maxilar (0); con el premaxilar (1). 1 → 0
- 56 **Relación entre la anchura del cuerpo principal del pterigoide / longitud total del pterigoide (U62):** <0.20 (0); ≥ 0.20 (1). 0 → 1
- 58 **Posición anteroposterior del proceso ectopterygoide del proceso del pterigoide (W37, U58-59):** posterior o ventral a la órbita (0); entre la órbita y la fenestra antorbital o ventral a la fenestra antorbital (1); anterior a la fenestra antorbital (2). 1 → 2
- 59 **Posición dorsoventral del proceso ectopterygoide del proceso del pterigoide (U60):** se proyecta por debajo del margen ventral del cráneo (normalmente robusto) (0); no se proyecta por debajo del margen ventral del cráneo (normalmente delgado) (1). 0 → 1
- 69 **Relación longitud total /anchura del diámetro basal del proceso del basipterygoide (W46, U52-53, S27):** ≤ 2 (0); 2.01-3.99 (1); ≥ 4.0 (2). 1 → 2
- 73 **Fosa foramen basisfenoide / entre el foramen magnum y el tubérculo basal (W50):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 76 **Orientación de los procesos basipterygoides (W53, U50, C6, S3):** más o menos perpendicular al techo del cráneo (0); forman un marcado ángulo con el techo del cráneo (1). 0 → 1
- 93 **Longitud de las filas dentarias (W66, U94-95):** se extiende hasta la órbita (0); anterior a la órbita pero posterior al foramen subnarial (1); restringidos a la zona anterior del foramen subnarial (2). 1 → 2
- 94 **Patrón oclusal (W67-68):** ausente (0); entrelazados (creando facetas en forma de V) (1); facetas planas en un ángulo muy agudo con el eje longitudinal del diente (ángulo-alto) (2); facetas planas a un ángulo cercano a 90° con el eje longitudinal del diente (bajo ángulo) (3). 1 → 2
- 95 **Orientación de las coronas dentarias (W69, U80):** alineadas a lo largo del eje de la mandíbula (las coronas no se superponen) (0); alineadas ligeramente hacia anterolingual (las coronas dentarias se superponen) (1). 1 → 0
- 97 **Relación entre la longitud de la corona de los dientes en uso / anchura de la cara lingual (= "índice de adelgazamiento") (U87-89):** ≤ 3.0 (corona expandida; dientes espatulados) (0); 3.01-3.99 (1); ≥ 4.0 (2). 0 → 2
- 98 **Forma de la sección de la corona, a media altura de la misma, de los dientes en uso (W70, U84-85, U92, C2, S1):** elíptica (convexa labial y lingualmente) (0); en forma de D (convexo labialmente y plano o cóncavo lingualmente) (1); circular (corona espatulada se pierde dejando facetas solo

- en la raíz = morfología dental en lápiz o clavija) (2).
- 101 **Número de dientes de reemplazamiento por alveolo (W74, U90):** ≤ 2 (0); 0 \rightarrow 1
 ≥ 3 (1).
- 104 **Surcos prominentes cerca de los márgenes mesial y distal de la superficie labial de las coronas dentarias (U86):** ausente (0); presente (1). 1 \rightarrow 0
- 106 **Forma de la faceta occipital del intercentro del atlas (W79, U101):** 0 \rightarrow 1
rectangular en vista lateral (longitud dorsal y ventral semejante) (0); en forma de cuña ("wedge-shaped"), longitud anteroposterior del margen ventral mayor que la del margen dorsal (1).
- 113 **Inclinación del proceso espinoso en las vértebras cervicales anteriores (C18):** dorsal (vertical) o anterodorsal (0); posterodorsal (1). 0 \rightarrow 1
- 118 **Altura del proceso espinoso cervical (U117):** bajo (altura de la vertebra semejante o menor que la longitud del cuerpo vertebral (0); alto (altura de la vértebra mayor que la longitud del cuerpo vertebral (1). 0 \rightarrow 1
- 124 **Ubicación del foramen lateral neumático en los cuerpos vertebrales dorsales (U130):** ausente (0); confluyente con la superficie lateral (sin fosa neumática) (1); situado en el interior de una fosa neumática (2). 1 \rightarrow 2
- 130 **Lámina postespinal en las vértebras dorsales con espina no bifurcada (U149, C27):** ausente (0); presente (1). 0 \rightarrow 1
- 143 **Laminación en la cara anterior de la espina (no bifurcada) de la vértebras dorsales medias y posteriores (U148, C26):** inexistente (0); lámina preespinal presente, anterior lámina espinoprezigapofisial (sprl) ausente (1); lámina preespinal ausente, lámina espinoprezigapofisial (sprl) presente (2); láminas preespinal y espinoprezigapofisial (sprl) presentes y conectadas bien directamente (convergiendo) o a través de una lámina accesoria (3); láminas preespinal y espinoprezigapofisial (sprl) presentes e inconexas (4). 2 \rightarrow 1
- 155 **Morfología de la espina neural de las dorsales posteriores en vista anterior (W107, U155):** rectangular a lo largo de toda su expansión con poca o nula expansión lateral (excepto en el extremo) (0); se expande mediolateralmente progresivamente durante toda o la mayor parte de su longitud (mostrando una forma de pétalo o pala) (1). 0 \rightarrow 1
- 160 **Relación entre la longitud proximodistal de las espinas sacras / longitud anteroposterior de los cuerpos vertebrales (W111):** <2.0 (0); $2.0-3.49$ (1); ≥ 3.50 (2). 1 \rightarrow 2
- 164 **Relación de la altura de la espina neural / altura dorsoventral de la cara articular posterior de los cuerpos vertebrales dorsales posteriores, sacros y caudales anteriores (U166-167, C33, S19, S36):** <2.0 (0); $2.0-3.0$ (1); >3.0 (2). 0 \rightarrow 2
- 174 **Contacto entre la laminas espinopre y espinopostzigapofisial (sprl y spol) en los arcos vertebrales de las caudales anteriores (W122, U188):** ausente (0); presente (1). 0 \rightarrow 1
- 183 **Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas cuadros anteriores W126, U189):** ≤ 1.0 (más largo que ancho) (0); >1.0 (más ancho que largo) (1). 0 \rightarrow 1
- 184 **Relación de la longitud / altura del cuerpo vertebral en las vértebras caudales medias (U179):** <2.0 (0); ≥ 2.0 (1). 0 \rightarrow 1

- 193 **Morfología de las caras articulares de las vértebras distales caudales “anarcuate” (en forma de látigo) (W136, W138, U176):** ausente (0); anfiplático (1); próximo- o distoplático (2); biconvexo (3). 0 → 1
- 194 **Relación entre longitud / anchura del cuerpo vertebral de las caudales más distales (W137, U180, C36, S8):** ≤ 4.0 (0); 4.01-4.99 (1); ≥ 5.0 (2). 0 → 2
- 196 **Longitud de las costillas cervicales (W140, U120):** mucho más larga que el cuerpo vertebral (superponiéndose al menos a las tres vértebras subsiguientes) (0); ligeramente más largo, igual o más corto que el cuerpo vertebral (no se superponen o solo ligeramente) (1). 0 → 1
- 205 **Relación entre la longitud del miembro anterior: miembro posterior (W149, U214-215):** ≤ 0.6 (0); 0.6-0.74 (1); ≥ 0.75 (2). 2 → 1
- 312 **Proyección posterolateral del cóndilo distal del metatarso I (W220, U293, S23):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 319 **Relación entre la superficie plantar y proximal de la falange pedal I-1 (U301):** se encuentran en ángulo de $\sim 90^\circ$ (0); se encuentran en ángulo agudo (área situada en una en placa delgada posteriormente a los cóndilos distales del metatarso I) (1). 0 → 1
- 323 **Morfología de la falange II-2 del pie (U303):** cuadrado o rectangular en vista dorsal (0); reducido anteroposteriormente, de forma irregular y semicircular en vista dorsal (1). 0 → 1

12.- Rebbachisauridae (Bonaparte, 1997)

- 27 **Proceso escamoso (= posterior) del postorbital (W17):** presente (0); ausente (1). 0 → 1
- 63 **Relación entre la altura dorsoventral del supraoccipital / altura del foramen magnum (W43):** ≥ 2 (0); 1.01-1.99 (1); ≤ 1 (2). 0 → 2
- 77 **Morfología de la sección de los procesos basipterigoides (U51):** elíptica o subtriangular (0); subcircular (1). 0 → 1
- 84 **Cresta en el surangular que separa el aductor y la fosa (W60):** ausente (0); presente (1). 1 → 0
- 92 **Número de dientes en el dentario (W73, U91):** ≥ 18 (0); ≤ 17 (1). 1 → 0
- 103 **Surcos longitudinales en la cara lingual de los dientes (W76):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 126 **Articulación hiposfeno-hipantro en las vértebras dorsales (W106, U145, C23, S15):** ausente (0); presente únicamente en las dorsales medias y/o posteriores (1); presente desde las dorsales anteriores hasta las posteriores (2). 2 → 0
- 153 **Posición del proceso transversal en las vértebras dorsales posteriores (U139):** posterior o posterodorsal al proceso transversal (0); dorsal al proceso transversal (1). 0 → 1
- 178 **Cresta hiposfena en las vértebras caudales anteriores (U187):** ausente (0); presente (1). 1 → 0
- 179 **Morfología del proceso transversal en las vértebras caudales anteriores (W128, U190-192, C32, S11):** simple, proceso aplanado (0); proceso triangular o aliforme (conectado a través de una lámina al arco neural) solo 3 → 0

- en la primera caudal (1); proceso triangular o aliforme hasta la caudal 3 (2); proceso triangular o aliforme hasta la caudal 4 o posteriores (3).
- 207 **Posición del punto más dorsal del proceso acromial de la escápula:** más cercano al nivel de la fosa glenoidea que al nivel del la zona media del cuerpo de la escápula (0); equidistante o más cercano al punto medio del cuerpo de la escápula que el de la fosa glenoidea (1). 0 → 1
- 212 **Morfología de la lámina escapular (W152, U206, C38, S19):** borde acromial (dorsal) no expandido (paralelo al eje longitudinal del cuerpo) (0); borde acromial con una expansión dorsal redondeada y situada posteriormente al acromion pero anteriormente al extremo distal (1); forma de raqueta en el extremo distal (expandida dorsoventralmente) (2). 0 → 2
- 224 **Expansión posterolateral de la placa esternal produciendo un perfil reniforme (en forma de riñón) en vista dorsal (U211):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 230 **Sección del húmero en la zona media de la (W162):** circular (0); elíptica con el eje más largo orientado lateromedialmente (1). 1 → 0
- 248 **Relación entre la longitud del metacarpo más largo / longitud del radio (W177, U233, C49):** <0.35 (0); 0.35-0.45 (1); >0.45 (2). 1 → 0
- 262 **Orientación de la lamina preacetabular del ilion respecto al eje del ilion (W187, U242-243):** anterior en el plano vertical (0); anterolateral en el plano vertical (1); el margen anterolateral y posterior se gira respecto al plano vertical (2). 1 → 0
- 309 **Colocación de los metatarsos (W217, U291):** agrupados (0); dispersos (1). 1 → 0
- 313 **Tamaño del metatarso I (W221, U292):** estrecho, reducido o ausente (0); robusto (relación longitud / anchura mediolateral del extremo proximal \leq 1.5) (1). 1 → 0
- 315 **Tamaño de los cóndilos proximales de los metatarsos I y V comparados con los metatarsos II, III, y IV (W222, U296):** más pequeños (0); semejantes en tamaño (1). 1 → 0
- 316 **Relación de la longitud del metatarso III / longitud de la tibia (W223, U290, U295):** \geq 0.40 (0); 0.26-0.39 (1); \leq 0.25 (2). 2 → 1
- 319 **Relación entre la superficie plantar y proximal de la falange pedal I-1 (U301):** se encuentran en ángulo de $\sim 90^\circ$ (0); se encuentran en ángulo agudo (área situada en una en placa delgada posteriormente a los cóndilos distales del metatarso I) (1). 1 → 2
- 333 **Pedúnculo iliaco del isquion (carácter 98 de Sereno *et al.*, 2007):** recto o ancho formando una suave curva distal (0); estrecho y separado por un “cuello” (1). 0 → 1

13.- Fagellicaudata (Harris, 2006)

- 10 **Posición relativa del foramen subnarial y el foramen maxilar anterior (W5):** bien distanciados uno del otro (0); separados únicamente por un estrecho “istmo” de hueso (1). 0 → 1
- 23 **Tamaño del proceso frontal (= posterior) del prefrontal (W14):** pequeño (no se proyecta más allá de la sutura frontal-nasal) (0); alargado (se aproxima al parietal) (1). 0 → 1

- 33 **Foramen postparietal (W23, U43, S26):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 44 **Contacto escamosal-quadratojugal (W31, U45):** presente (0); ausente (1). 0 → 1
- 50 **Fosa en el cuadrado (W33-34, U66-67, C1):** ausente (0); somera (1); 2 → 1 profundamente invaginada (2).
- 80 **Morfología de margen anteroventral del dentario (W56, U70):** 0 → 1 ligeramente redondeado (0); proceso triangular marcadamente proyectado (“mentón”) (1).
- 94 **Patrón oclusal (W67-68):** ausente (0); entrelazados (creando facetas en forma de V) (1); facetas planas en un ángulo muy agudo con el eje longitudinal del diente (ángulo-alto) (2); facetas planas a un ángulo cercano a 90° con el eje longitudinal del diente (bajo ángulo) (3). 2 → 3
- 96 **Contacto entre coronas dentarias adyacentes (U81):** presente (0); ausente (1). 1 → 0
- 102 **Orientación de los dientes (W75, U93):** perpendicular al margen de la mandíbula (0); orientado anteriormente con respecto al margen de la mandíbula (procumbente) (1). 0 → 1
- 119 **Bifurcación de las espinas vertebrales cervicales (W85, C17, S34):** 0 → 2 ausente (0); presente solo en las cervicales posteriores (1); presente en las cervicales medias (hasta la C6) (2); presente en las cervicales anteriores (cranial hasta C6) (3).
- 120 **Morfología de las espinas cervicales posteriores y dorsales anteriores (W89-90, U118, C17):** simple (0); bífida y carente de un tubérculo seudoespinoso (1); bífida y con tubérculo seudoespinoso sagital (2). 0 → 1
- 122 **Número de vértebras dorsales: (W91, U122-125):** 15 (0); 14 (1); 13 (2); 12 (3); 11 (4); ≤ 10 (5). 3 → 5
- 163 **Número de vértebras caudales (W114, U170):** ≤ 35 (0); 36-60 (1); ≥ 61 (2). 1 → 2
- 166 **Morfología de la cara articular del cuerpo vertebral del la primera caudal (W116, U171):** plano (0); procélico (1); opistocélico (2); biconvexo (3). 0 → 1
- 168 **Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales caudales anteriores (excluyendo la primera) (W118, U173-174, C30, S16):** anfiplático o platicélico (0); ligeramente procélico (1); fuertemente procélico (2); opistocélico (3). 0 → 1
- 173 **Lámina espinoprezigapofisial (spr1) en los arcos vertebrales de las caudales anteriores (W121, U188):** ausente (0); presente y extendiéndose hasta la zona lateral de la espina (1). 0 → 1
- 193 **Morfología de las caras articulares de las vértebras distales caudales “anarcuate” (en forma de látigo) (W136, W138, U176):** ausente (0); anfiplático (1); próximo- o distoplático (2); biconvexo (3). 1 → 3
- 203 **Unión de los extremos proximales del canal hemal mediante una barra ósea (‘Crus’ bridging) (W145, U194-195, C34, S18):** presente en los arcos hemales proximales hasta los más distales (0); presente en los arcos hemales proximales pero ausente en los medios y proximales (1); ausente en todos los arcos hemales (2). 2 → 1
- 221 **Morfología de la placa esternal (W158, U210, C39):** ovalada (0); 2 → 1 triangular debido a la presencia de proyección anterolateral (1); elíptica con

- un margen lateral cóncavo (2).
- 266 **Desarrollo del proceso ambiens del pubis (W189, U250, C42, S20):** 0 → 1 ausente o pequeño, área estriada confluyente con el margen anterior del pubis (0); prominente y proyectándose anterior al margen anterior del pubis (en forma de gancho) (1).
- 273 **Morfología de la rama isquiática (W194, U260):** extensión 1 → 0 anteroposterior aumenta medialmente pero no lateralmente (0); en forma de lamina (extensión semejante en ambos lados medial y lateral) (1).
- 276 **Morfología en sección de la articulación de ambos extremos distales de los ísquiones (W195, U258, C43, S22):** en forma de V (formando un ángulo muy marcado entre ellos) (0); aplanado (casi coplanar) (1).
- 277 **Expansión del extremo distal del isquion (U257, C44, S21):** ligera (0); 0 → 1 marcada dorsoventralmente (1).
- 314 **Rugosidades en las partes distales de la zona dorsolateral de los cuerpos de los metatarsos I-III (U294):** ausente (0); presente (1).

14.- Dicraeosauridae (Huene, 1927)

- 29 **Contacto en la línea media (sífnisis) entre frontales en adultos (W19, U36, C13, S31):** suturada (0); fusionada (1). 0 → 1
- 34 **Morfología de la fenestra infratemporal (C9, S6):** subrectangular (0); 1 → 2 subtriangular (1); linear (en forma de hendidura, creciente) (2).
- 66 **Proceso ventral (no articular) del proceso paraoccipital (W44):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 68 **Morfología de la crista prootica (W45, U49):** simple, una cresta baja, bien 0 → 1 careciendo de ningún proceso o con un proceso poco prominente anteroposteriormente comprimido (0); posee un prominente proceso dorsolateral anteroposteriormente comprimido y con forma de hoja (1).
- 70 **Ángulo de divergencia del proceso basipterigoide (W47, U54, S28):** $\geq 30^\circ$ 0 → 1 (0); $<30^\circ$ (1).
- 72 **Relación de la anchura mediolateral del par de tubérculos basales / anchura mediolateral del cóndilo occipital (W49):** <1.0 (0); $1.0-1.2$ (1); >1.2 (2). 1 → 0
- 74 **Región entre los procesos basipterigoides (W51, U55):** ligeramente 0 → 1 cóncava (0); fosa profunda (1).
- 108 **Morfología de las fosas neumáticas laterales de las vertebrales cervicales (W78, W83, U110, C15, S33):** ausente (0); simple, sin dividir (1); simple y sin dividir en las cervicales anteriores pero dividido por un septo óseo en las cervicales posteriores, produciendo numerosos forámenes laterales visibles (2) complejo (con numerosos forámenes visibles lateralmente) en todas las cervicales (3). 3 → 1
- 119 **Bifurcación de las espinas vertebrales cervicales (W85, C17, S34):** ausente (0); presente solo en las cervicales posteriores (1); presente en las cervicales medias (hasta la C6) (2); presente en las cervicales anteriores (cranial hasta C6) (3). 2 → 3
- 123 **Fosa neumática lateral en la mayoría de las vértebras dorsales (W78, 2 → 0**

- U128-129, C22):** ausente (0); presente como simple aunque profunda fosa (1); presente en forma de excavación profunda ramificada hacia el interior de centro y la base del arco neural (dejando una simple lámina ósea en el cuerpo vertebral) (2).
- 124 **Ubicación del foramen lateral neumático en los cuerpos vertebrales dorsales (U130):** ausente (0); confluyente con la superficie lateral (sin fosa neumática) (1); situado en el interior de una fosa neumática (2). 2 → 0
- 138 **Lámina centroprezigapofisial (cprl) en las vértebras dorsales medias y posteriores (U135):** consiste en una lámina simple (0); bifurcada hacia la zona dorsal (=fosa infraprezigapofisial presente) (1). 1 → 0
- 140 **Lámina prezigoparapofisial en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores (W97):** ausente (0); presente (1). 1 → 0
- 159 **Fosa neumática lateral y/o foramen en los cuerpos vertebrales sacros (U165):** ausente (0); presente (1). 1 → 0
- 167 **Espina en la primera vertebra caudal (W117):** simple y laminar o con una simple fosa en la cara lateral (0); con un complejo sistema de láminas que recuerdan a las espinas dorsales (“dorsalizadas”) (1). 0 → 1
- 194 **Relación entre longitud / anchura del cuerpo vertebral de las caudales más distales (W137, U180, C36, S8):** ≤ 4.0 (0); 4.01-4.99 (1); ≥ 5.0 (2). 2 → 1
- 306 **Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior máxima del astrágalo (W214):** ≤ 1.25 (dimensión semejante) (0); >1.25 (1). 0 → 1

15.- Diplodocidae (Marsh, 1884)

- 24 **Morfología del proceso ventral del prefrontal en vista dorsal (W15, U33):** plana, ampliamente redondeada o cuadrada (0); en forma de gancho o aguda y subtriangular (1). 0 → 1
- 57 **Morfología en el pterigoide de la superficie de contacto para la articulación con el basipterigoide (W36, U63-64):** faceta pequeña (0); gancho orientado dorsomedialmente (1); superficie en forma de estribo (2). 1 → 0
- 65 **Extremo distal del proceso paraoccipital (U46):** plano ligeramente cóncavo lateralmente (0); marcadamente convexo y expandido de forma repentina dorsal y ventralmente (proceso en “forma de lengua”) (1). 0 → 1
- 78 **Morfología del rostrum parasfenoide (U56):** triangular en vista lateral y con una ranura en el margen dorsal (0); estrecho, con forma de pincho y sin ranura dorsal (1). 0 → 1
- 105 **Número de vertebrales cervicales (W80, U96-100, S25):** ≤ 9 (0); 10 (1); 11 (2); 12 (3); 13 (4); 14 (5); ≥ 15 (6). 4 → 6
- 109 **Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales cervicales (U106-107):** con quilla sagital prominente (0); plana o medianamente convexa ventralmente (1); cóncava ventralmente (con surco longitudinal presente) (2). 0 → 1
- 116 **Morfología de la lamina centroprezigapofisial en los arcos neurales de las vertebrales cervicales medias y (W88, U113):** simple (0); dividida (= con presencia de una fosa infraprezigapofisial) (1); consiste en dos láminas paralelas (2). 0 → 1

- 131 **Orientación del proceso transverso en la vértebras dorsales (U138, S35):** 1 → 0 lateral o ligeramente dorsal (0); fuertemente dorsolateral (aproximadamente a 45° con la horizontal) (1).
- 135 **Lámina centroprezigapofisial (cp1) en las vértebras dorsales anteriores (U134):** consiste en una lámina simple (0); bifurcada hacia la zona dorsal (=fosa infraprezigapofisial presente) (1).
- 146 **Contacto entre láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial (spdl+spol) en las vértebras dorsales medias y posteriores (W101):** ausente (0), presente (1).
- 155 **Morfología de la espina neural de las dorsales posteriores en vista anterior (W107, U155):** rectangular a lo largo de toda su expansión con poca o nula expansión lateral (excepto en el extremo) (0); se expande mediolateralmente progresivamente durante toda o la mayor parte de su longitud (mostrando una forma de pétalo o pala) (1).
- 164 **Relación de la altura de la espina neural / altura dorsoventral de la cara articular posterior de los cuerpos vertebrales dorsales posteriores, sacros y caudales anteriores (U166-167, C33, S19, S36):** <2.0 (0); 2.0-3.0 (1); >3.0 (2).
- 181 **Lámina diapofisial (= laminas centrodiapofisial anterior y posterior y láminas pre y postzigapofisiales) en los procesos transversos de las caudales anteriores (W129):** ausente (0); presente (1).
- 182 **Morfología de la lámina centrodiapofisial anterior en los procesos transversos de las caudales anteriores (W130):** simple (0); dividida (1).
- 198 **Morfología del extreme proximal de las costillas dorsales (U159):** ligeramente cóncava en las caras anterior y posterior (0); fuertemente convexa anteriormente y profundamente convexa posteriormente (1).

16.- Macronaria

- 9 **Posición del foramen subnarial respecto a la fosa narial (U8):** externo (0); 0 → 1 interno (1).
- 15 **Relación del máximo diámetro de las narinas externas osteológicas / máximo diámetro de la órbita (W9, U5):** <1.0 (narinas más cortas) (0); ≥ 1.0 (narinas más largas) (1).
- 28 **Sutura frontal-parietal en vista dorsal (W18, U34):** entre la fenestra/fosa supratemporal (los frontales contribuyen al margen de la fenestra/fosa) (0); anterior a la fenestra/fosa supratemporal (los frontales se excluyen del margen anterior de la fenestra/fosa) (1).
- 64 **Crestas sagital y nugal transversa emergen suavemente en el extreme dorsal del supraoccipital formando un proceso tetrahedral poco elevado (S29):** ausente (0); presente (1).
- 83 **Relación dimensión dorsoventral del surangular / dimensión máxima del angular (W59, U75):** <2.0 (0); ≥ 2.0 (1).
- 87 **Posición del proceso posterior del esplenial (W62, U74):** se superpone al angular (0); separa las porciones anteriores del prearticular y el angular (1).
- 105 **Número de vertebras cervicales (W80, U96-100, S25):** ≤ 9 (0); 10 (1); 11 4 → 3

- (2); 12 (3); 13 (4); 14 (5); ≥ 15 (6).
- 109 **Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales cervicales (U106-107):** con quilla sagital prominente (0); plana o medianamente convexa ventralmente (1); cóncava ventralmente (con surco longitudinal presente) (2). 0 → 1
- 133 **Morfología del margen posterior de la superficie neumática lateral en las vértebras torácicas anteriores (U127, C29):** redondeado (0); angulado o agudo (1). 0 → 1
- 179 **Morfología del proceso transversal en las vértebras caudales anteriores (W128, U190-192, C32, S11):** simple, proceso aplanado (0); proceso triangular o aliforme (conectado a través de una lámina al arco neural) solo en la primera caudal (1); proceso triangular o aliforme hasta la caudal 3 (2); proceso triangular o aliforme hasta la caudal 4 o posteriores (3). 3 → 1
- 201 **Morfología de los arcos hemales de las vértebras caudales medias y distales (W143-144, U197-198, S17):** simples o curvados anteroventralmente (formando un proceso posterior) (0); desarrollan un pequeño proceso posterior (1); procesos anterior y posterior alargados de manera que el arco hemal es anteroposteriormente más largo que alto dorsoventralmente ('con forma de resbalón') (2). 2 → 1
- 204 **Extremos distal de los arcos hemales (W148, U199, C37):** fusionado (0); sin fusionar (abierto) (1). 1 → 0
- 241 **Relación de la anchura distal / anchura en la diáfisis del radio (W170):** <1.50 (0); $1.50-1.90$ (1); >1.90 (2). 1 → 2
- 243 **Número de carpales osificados (W173, U228-230):** ≥ 3 (0); 2 (1); 1 (2); 2 → 0 ninguno (3).

17.- (*Lourinhasaurus+Jobaria*)

- 35 **Posición del extreme más anterior o anteroventral de la fenestra infratemporal (W30, U29-30, C8, S32):** posterior a la órbita (0); anterior al margen posterior pero posterior o igual al punto medio de la órbita (1); anterior al punto medio de la órbita (2). 2 → 1
- 36 **Relación entre la distancia intraparietal que separa las fenestras supratemporales / longitud del eje longitudinal de la fenestra supratemporal (W24):** <2.0 (0); ≥ 2.0 (1). 1 → 0
- 79 **Dimensión del extreme dorsal de la rama del dentario (W55, U69):** decrece o mantiene su altura dorsoventral (0); aumenta su altura dorsoventral y se robustece hacia anterior (1). 1 → 0
- 91 **Posición en las filas de dientes de los dientes de mayor tamaño (U78):** en la zona media del maxilar (0); en la zona anterior de las mandíbulas (1). 1 → 0
- 92 **Número de dientes en el dentario (W73, U91):** ≥ 18 (0); ≤ 17 (1). 1 → 0
- 100 **Dentículos en los márgenes dentales (W72, U82-83, C3):** presentes (0); ausentes solo en el margen distal (1); ausentes tanto en los márgenes mesial como distal (2). 2 → 0
- 123 **Fosa neumática lateral en la mayoría de las vértebras dorsales (W78, U128-129, C22):** ausente (0); presente como simple aunque profunda fosa (1); presente en forma de excavación profunda ramificada hacia el interior de centro y la base del arco neural (dejando una simple lámina ósea en el cuerpo 2 → 0

vertebral) (2).

- 126 **Articulación hiposfeno-hipantro en las vertebrales dorsales (W106, U145, C23, S15):** ausente (0); presente únicamente en las dorsales medias y/o posteriores (1); presente desde las dorsales anteriores hasta las posteriores (2). 2 → 0
- 212 **Morfología de la lámina escapular (W152, U206, C38, S19):** borde acromial (dorsal) no expandido (paralelo al eje longitudinal del cuerpo) (0); borde acromial con una expansión dorsal redondeada y situada posteriormente al acromion pero cranealmente al extremo distal (1); forma de raqueta en el extremo distal (expandida dorsoventralmente) (2). 0 → 1
- 269 **Relación entre la longitud anteroposterior del isquion / pubis (W192, U251, C45):** <0.90 (0); ≥ 0.90 (1). 1 → 0
- 316 **Relación de la longitud del metatarso III / longitud de la tibia (W223, U290, U295):** ≥ 0.40 (0); 0.26-0.39 (1); ≤ 0.25 (2). 2 → 1

18.- *Haplocanthosaurus* + *Camarasaurus* + (*Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*)))) + Titanosauriformes

- 5 **Porción libre del proceso nasal del premaxilar en vista lateral (U11):** 0 → 1
mayormente proyectado posteriormente dividiendo las narinas externas dos mitades derecha e izquierda (0); mayormente proyectado dorsalmente dividiendo las narinas externas dos mitades derecha e izquierda (1); está ampliamente reducida, reduciéndose o eliminándose la barra internarial creando una abertura narial externa sencilla y confluyente (2).
- 26 **Proceso jugal (= ventral) del postorbital (U31):** no contacta con el lacrimal (interviene el jugal) (0); contacta con el lacrimal (excluye al jugal del margen de la órbita) (1). 0 → 1
- 63 **Relación entre la altura dorsoventral del supraoccipital / altura del foramen magnum (W43):** ≥ 2 (0); 1.01-1.99 (1); ≤ 1 (2). 0 → 1
- 86 **Posición del extremo anterior del esplenial relativo a la sínfisis (U72):** 0 → 1
posterior a ella (0); participa en la sínfisis (1).
- 141 **Lámina centroparapofisial posterior en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores (W98, U137):** ausente (0); presente (1). 1 → 0
- 144 **Postzigapófisis de la vertebrales dorsales medias y posteriores sujetas dorsalmente por (W100, W101, U147, U150):** sin sujeción o únicamente sujetas por la espina (0); láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y sin ninguna conexión con la lámina postespinal a través de lámina accesoria alguna (1); láminas espinopostzigapofisiales separadas entre sí y sin ninguna conexión con la lámina postespinal a través de lámina accesoria alguna (2). 2 → 1
- 148 **Proceso triangular aliforme que se proyecta lateralmente desde el extremo distal de la espina en las vertebrales dorsales medias y posteriores (no bifurcadas; W102, U153-154):** ausente (0); presente, pero no se proyecta lateralmente más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (1); presente y muy proyectado lateralmente, más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (2). 0 → 1
- 154 **Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas dorsales posteriores no bifurcadas (W92, U152):** ≤ 1.0 (más larga que ancha) (0); >1.0 (más ancha que larga) (1). 1 → 0

- 243 **Número de carpales osificados (W173, U228-230):** ≥ 3 (0); 2 (1); 1 (2); 0 \rightarrow 1 ninguno (3).
- 250 **Relación entre la longitud del metacarpo I / metacarpo IV (W178, U231):** 0 \rightarrow 1 <1.0 (0); ≥ 1.0 (1).

19.- *Camarasaurus* + (*Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*)))) + Titanosauriformes

- 119 **Bifurcación de las espinas vertebrales cervicales (W85, C17, S34):** ausente 0 \rightarrow 3 (0); presente solo en las cervicales posteriores (1); presente en las cervicales medias (hasta la C6) (2); presente en las cervicales anteriores (cranial hasta C6) (3).
- 131 **Orientación del proceso transversal en la vértebras dorsales (U138, S35):** 1 \rightarrow 0 lateral o ligeramente dorsal (0); fuertemente dorsolateral (aproximadamente a 45° con la horizontal) (1).
- 148 **Proceso triangular aliforme que se proyecta lateralmente desde el extremo distal de la espina en las vertebrales dorsales medias y posteriores (no bifurcadas; W102, U153-154):** ausente (0); presente, pero no se proyecta lateralmente más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (1); presente y muy proyectado lateralmente, más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (2).
- 150 **Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales dorsales posteriores (W105, U105, C25):** 0 \rightarrow 1 anficélico/anfiplático (0); opistocélico (1).
- 199 **Forma de la sección de las costillas dorsales (W142):** subcircular (0); en forma de "tablón" (dimensión anteroposterior $>3x$ dimensión mediolateral) (1).
- 268 **Relación entre la longitud del contacto puboisquiático / longitud anteroposterior del pubis (W191, U253, C41):** 0 \rightarrow 1 <0.40 (0); ≥ 0.40 (1).

20.- *Galvesaurus* + (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*)))) + Titanosauriformes

- 14 **Posición del punto medio de las narinas externas osteológicas (W8, U2-3, C7, S7):** 0 \rightarrow 1 anterior a la fenestra anteorbital (0); dorsal a la fenestra anteorbital (1); anterior a la fenestra anteorbital (2).
- 57 **Morfología en el pterigoide de la superficie de contacto para la articulación con el basipterigoide (W36, U63-64):** 1 \rightarrow 0 faceta pequeña (0); gancho orientado dorsomedialmente (1); superficie en forma de estribo (2).
- 71 **Relación de las dimensiones anteroposterior / dorsoventral del tubérculo (W48, U48):** 0 \rightarrow 1 ≥ 0.25 (0); <0.25 (en forma de lámina) (1).
- 89 **Tamaño del coronoide (W64):** 1 \rightarrow 2 se extiende hasta el margen dorsal de la mandíbula (0); reducida, no se extiende más allá del esplenial (1); ausente (2).
- 95 **Orientación de las coronas dentarias (W69, U80):** 1 \rightarrow 0 alineadas a lo largo del eje de la mandíbula (las coronas no se superponen) (0); alineadas ligeramente hacia anterolingual (las coronas dentarias se superponen) (1).

- 105 **Número de vertebrales cervicales (W80, U96-100, S25):** ≤ 9 (0); 10 (1); 11 3 \rightarrow 4 (2); 12 (3); 13 (4); 14 (5); ≥ 15 (6).
- 109 **Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales cervicales (U106-107):** con quilla sagital prominente (0); plana o medianamente convexa ventralmente (1); cóncava ventralmente (con surco longitudinal presente) (2).
- 114 **Relación longitud del cuerpo vertebral / altura de la cara articular posterior en las vertebrales cervicales medias (W86, U102):** <4.0 (0); ≥ 4.0 (1).
- 134 **Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales dorsales anteriores (U126):** ventralmente convexa (0); plana (1); con cresta sagital (creando dos superficies encaradas ventrolateralmente) (2); ventralmente cóncava con cresta sagital en el surco resultante (3).
- 189 **Posición del arco neural sobre el cuerpo vertebral en las vertebrales caudales medias (U185, C35):** más o menos en el punto medio (con una significativa porción situada a cada lado del punto medio) (0); localizada mayormente o completamente sobre la mitad anterior del cuerpo vertebral (1).
- 237 **Desarrollo del proceso olecranon de la ulna (W167):** prominente (proyectándose más anterior a la superficie articular) (0); rudimentario (nivelado con la superficie articular) (1).
- 248 **Relación entre la longitud del metacarpo más largo / longitud del radio (W177, U233, C49):** <0.35 (0); $0.35-0.45$ (1); >0.45 (2).
- 251 **Morfología del cóndilo distal del metacarpo I (W179):** dividido (0); sin 0 \rightarrow 1 dividir (1).
- 253 **Orientación del eje mediolateral del cóndilo distal del metacarpo I respecto al eje de la diáfisis (W180):** biselada proximolateralmente 20° (0); perpendicular (1).
- 257 **Tamaño de la ungueal en el dedo I de la mano (U240):** grande (al menos 50% de la longitud del metacarpo) (0); reducido ($<25\%$ longitud del metacarpo I) o ausente (1).
- 260 **Posición del punto más dorsal del ilion (U245):** posterior o dorsal a la base 0 \rightarrow 1 del proceso púbico (0); anterior a la base del proceso púbico (1).
- 261 **Punto más anteroventral del proceso preacetabular del ilion en vista lateral (W188, U244, C40):** es también el punto más anterior (proceso preacetabular apuntado) (0); es posterior a la parte más anterior del proceso (proceso preacetabular semicircular con una incisión posteroventral para la cabeza del cartilago) (1).
- 285 **Morfología del margen lateral de la diáfisis del fémur en vista anterior o posterior (W199, U265, C47):** recto (0); tercio proximal desviado medialmente (1).
- 335 **Morfología de la tibia (carácter 244 de Canudo *et al.*, 2008):** más o menos 0 \rightarrow 1 recta (0) o con el final distal girado en relación al proximal (1).
- 336 **Forma del extremo distal de la fíbula (carácter 245 de Canudo *et al.*, 2008):** elíptico (0), rectangular (1), triangular (2).

21.- Galvesaurus + (Phuwiangosaurus + (Aragosaurus + (Tastavinsaurus + Venenosaurus)))

- 108 **Morfología de las fosas neumáticas laterales de las vertebrales cervicales (W78, W83, U110, C15, S33):** ausente (0); simple, sin dividir (1); simple y sin dividir en las cervicales anteriores pero dividido por un septo óseo en las cervicales posteriores, produciendo numerosos forámenes laterales visibles (2) complejo (con numerosos forámenes visibles lateralmente) en todas las cervicales (3). 3 → 2
- 126 **Articulación hiposfeno-hipantro en las vertebrales dorsales (W106, U145, C23, S15):** ausente (0); presente únicamente en las dorsales medias y/o posteriores (1); presente desde las dorsales anteriores hasta las posteriores (2). 2 → 1
- 166 **Morfología de la cara articular del cuerpo vertebral del la primera caudal (W116, U171):** plano (0); procélico (1); opistocélico (2); biconvexo (3). 0 → 1
- 168 **Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales caudales anteriores (excluyendo la primera) (W118, U173-174, C30, S16):** anfiplático o platicélico (0); ligeramente procélico (1); fuertemente procélico (2); opistocélico (3). 0 → 1
- 175 **Lamina prespinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores (W123, U188):** ausente (0); presente (1). 1 → 0
- 194 **Relación entre longitud / anchura del cuerpo vertebral de las caudales más distales (W137, U180, C36, S8):** ≤ 4.0 (0); 4.01-4.99 (1); ≥ 5.0 (2). 0 → 1
- 203 **Unión de los extremos proximales del canal hemal mediante una barra ósea ('Crus' bridging) (W145, U194-195, C34, S18):** presente en los arcos hemales proximales hasta los más distales (0); presente en los arcos hemales proximales pero ausente en los medios y proximales (1); ausente en todos los arcos hemales (2). 2 → 1
- 204 **Extremos distal de los arcos hemales (W148, U199, C37):** fusionado (0); sin fusionar (abierto) (1). 0 → 1
- 241 **Relación de la anchura distal / anchura en la diáfisis del radio (W170):** < 1.50 (0); 1.50-1.90 (1); > 1.90 (2). 2 → 0
- 252 **Relación de la longitud del metacarpo V / longitud del metacarpo más largo (U234):** < 0.90 (0); ≥ 0.90 (1). 1 → 0
- 294 **Relación de las dimensiones lateromedial en el extremo distal / zona media de la diáfisis en la tibia de la tibia (W205):** < 2.0 (0); ≥ 2.0 (1). 0 → 1
- 296 **Terminación distal de la Tibia (U277):** más expandida lateromedialmente que anteroposteriormente (0); extensiones lateromedial y anteroposterior aproximadamente iguales (1). 1 → 0
- 316 **Relación de la longitud del metatarso III / longitud de la tibia (W223, U290, U295):** ≥ 0.40 (0); 0.26-0.39 (1); ≤ 0.25 (2). 2 → 1
- 326 **Longitud de la ungual del dedo I del pie relativa a la ungual del dedo II del pie (W229):** semejante (0); 25% más largo (1). 1 → 0
- 327 **Relación de la longitud de la ungual del dedo I del pie; longitud del metatarso I (W230, U307):** < 1.0 (0); ≥ 1.0 (1). 1 → 0

22.- (*Phuwiangosaurus* + (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*)))

- 109 **Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales cervicales (U106-107):** con quilla sagital prominente (0); plana o medianamente convexa ventralmente (1); cóncava ventralmente (con surco longitudinal presente) (2). 2 → 0
- 114 **Relación longitud del cuerpo vertebral / altura de la cara articular posterior en las vértebras cervicales medias (W86, U102):** <4.0 (0); ≥ 4.0 (1). 1 → 0
- 131 **Orientación del proceso transversal en la vértebras dorsales (U138, S35):** lateral o ligeramente dorsal (0); fuertemente dorsolateral (aproximadamente a 45° con la horizontal) (1). 0 → 1
- 138 **Lámina centroprezigapofisial (cpri) en las vértebras dorsales medias y posteriores (U135):** consiste en una lámina simple (0); bifurcada hacia la zona dorsal (=fosa infraprezigapofisial presente) (1). 1 → 0
- 147 **Cavidad neumática supraneural en el interior de algunas o todas las vértebras dorsales (U141):** ausente (0); presente pero no abierta externamente (1); presente y abierta externamente a través de un foramen (2). 0 → 1
- 148 **Proceso triangular aliforme que se proyecta lateralmente desde el extremo distal de la espina en las vértebras dorsales medias y posteriores (no bifurcadas; W102, U153-154):** ausente (0); presente, pero no se proyecta lateralmente más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (1); presente y muy proyectado lateralmente, más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (2). 2 → 0
- 158 **Relación de la máxima anchura lateromedial a través de vértebras y costillas / media de la longitud del cuerpo vertebral sacro (U164):** <4.0 (0); ≥ 4.0 (1). 1 → 0
- 160 **Relación entre la longitud proximodistal de las espinas sacras / longitud anteroposterior de los cuerpos vertebrales (W111):** <2.0 (0); 2.0-3.49 (1); ≥ 3.50 (2). 1 → 0

23.- (*Aragosaurus* + (*Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*))

- 133 **Morfología del margen posterior de la superficie neumática lateral en las vértebras torácicas anteriores (U127, C29):** redondeado (0); angulado o agudo (1). 1 → 0
- 154 **Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas dorsales posteriores no bifurcadas (W92, U152):** ≤ 1.0 (más larga que ancha) (0); >1.0 (más ancha que larga) (1). 0 → 1
- 202 **Relación de la altura dorsoventral del canal / longitud total del arco hemal (W146, U196):** <0.30 (0); ≥ 0.30 (1). 0 → 1
- 211 **Orientación de la lamina escapular respecto a la articulación con el coracoides (W151):** aproximadamente perpendicular (0); aproximadamente en un ángulo de 45° (1). 0 → 1
- 299 **Tamaño del cóndilo distal de la fíbula (W209):** semejante a la diáfisis (0); mediolateralmente expandido (>2x la dimensión lateromedial de la diáfisis) (1). 0 → 1

24.- *Tastavinsaurus* + *Venenosaurus*

- 181 **Lámina diapofisial (= laminas centrodiapofisial anterior y posterior y láminas pre y postzigapofisiales) en los procesos transversos de las caudales anteriores (W129):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 183 **Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas cuadros anteriores W126, U189):** ≤ 1.0 (más largo que ancho) (0); >1.0 (más ancho que largo) (1). 0 → 1
- 298 **Morfología del músculo flexor digitorum longus surco y tubérculo de la fíbula (W208, U281):** ausente (0); presente y ovalado (tubérculo angulado) (1); presente, con una fosa bordeada por dos crestas verticalmente expandidas y paralelas (tubérculo linear) (2). 1 → 2
- 334 **Presencia de grandes cavidades neumáticas en las costillas dorsales (carácter 236 de Canudo *et al.*, 2008):** ausentes (0); presentes (1). 0 → 1

25.- Titanosauriformes

- 116 **Morfología de la lamina centroprezigapofisial en los arcos neurales de las vertebrales cervicales medias y (W88, U113):** simple (0); dividida (= con presencia de una fosa infraprezigapofisial) (1); consiste en dos láminas paralelas (2). 0 → 1
- 119 **Bifurcación de las espinas vertebrales cervicales (W85, C17, S34):** ausente (0); presente solo en las cervicales posteriores (1); presente en las cervicales medias (hasta la C6) (2); presente en las cervicales anteriores (cranial hasta C6) (3). 3 → 0
- 128 **Vértebrales dorsales con lamina espinodiapofisial (W99, U156-157):** ausente (0); presente solo en las dorsales posteriores (1); presente en las dorsales posteriores y medias (2). 2 → 1
- 130 **Lámina postespinal en las vértebras dorsales con espina no bifurcada (U149, C27):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 134 **Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales dorsales anteriores (U126):** ventralmente convexa (0); plana (1); con cresta sagital (creando dos superficies encaradas ventrolateralmente) (2); ventralmente cóncava con cresta sagital en el surco resultante (3). 1 → 2
- 141 **Lámina centroparapofisial posterior en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores (W98, U137):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 143 **Laminación en la cara anterior de la espina (no bifurcada) de la vertebrales dorsales medias y posteriores (U148, C26):** inexistente (0); lámina prespinal presente, cranial lámina espinoprezigapofisial (sprl) ausente (1); lámina prespinal ausente, lámina espinoprezigapofisial (sprl) presente (2); láminas prespinal y espinoprezigapofisial (sprl) presentes y conectadas bien directamente (convergiendo) o a través de una lámina accesoria (3); láminas prespinal y espinoprezigapofisial (sprl) presentes e inconexas (4). 2 → 3
- 197 **Pleurocelos proximales en las costillas dorsales (W141, U160):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 201 **Morfología de los arcos hemales de las vertebrales caudales medias y distales (W143-144, U197-198, S17):** simples o curvados anteroventralmente (formando un proceso posterior) (0); desarrollan un pequeño proceso posterior 1 → 0

(1); procesos anterior y posterior alargados de manera que el arco hemal es anteroposteriormente más largo que alto dorsoventralmente ('con forma de resbalón') (2).

- 215 **Cresta dorsal en la superficie medial de la lámina escapular (U204):** 0 → 1
ausente (0); presente (1).
- 255 **Morfología de la falange manual I-1 (W182):** rectangular (0); en forma de 1 → 0
cuña (1).

25.- Somphospondily

- 6 **Proceso delgado y laminar (a modo de pestaña) dirigido anteromedialmente desde el margen del proceso ascendente del maxilar (U17-18, C14):** ausente (0); presente pero carente de contacto en la línea media (1); presente y contactando ambos en la línea media (2). 2 → 1
- 9 **Posición del foramen subnarial respecto a la fosa narial (U8):** externo (0); 1 → 0
interno (1).
- 15 **Relación del máximo diámetro de las narinas externas osteológicas / máximo diámetro de la órbita (W9, U5):** <1.0 (narinas más cortas) (0); ≥ 1.0 (narinas más largas) (1). 1 → 0
- 31 **Altura dorsoventral del proceso occipital del parietal (W21):** corto (menor que el diámetro del foramen magnum) (0); alargado (cerca del doble del diámetro del foramen magnum) (1). 1 → 0
- 32 **Contribución del parietal a la fenestra posttemporal (W22, U42):** presente (0); ausente (1). 0 → 1
- 42 **Visibilidad lateral de la fenestra supratemporal (W29, U38-39):** no visible (tapada por la barra temporal) (0); visible (barra temporal desplazada ventralmente) (1). 1 → 0
- 66 **Proceso ventral (no articular) del proceso paraoccipital (W44):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 72 **Relación de la anchura mediolateral del par de tubérculos basales / anchura mediolateral del cóndilo occipital (W49):** <1.0 (0); 1.0-1.2 (1); >1.2 (2). 1 → 2
- 75 **Contacto Basisfenoide-cuadrado (W52):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 86 **Posición del extremo anterior del esplenial relativo a la sínfisis (U72):** 1 → 0
posterior a ella (0); participa en la sínfisis (1).
- 87 **Posición del proceso posterior del esplenial (W62, U74):** se superpone al angular (0); separa las porciones anteriores del prearticular y el angular (1). 1 → 0
- 102 **Orientación de los dientes (W75, U93):** perpendicular al margen de la mandíbula (0); orientado anteriormente con respecto al margen de la mandíbula (procumbente) (1). 0 → 1
- 105 **Número de vertebrales cervicales (W80, U96-100, S25):** ≤ 9 (0); 10 (1); 11 (2); 12 (3); 13 (4); 14 (5); ≥ 15 (6). 4 → 6
- 108 **Morfología de las fosas neumáticas laterales de las vertebrales cervicales (W78, W83, U110, C15, S33):** ausente (0); simple, sin dividir (1); simple y sin dividir en las cervicales anteriores pero dividido por un septo óseo en las cervicales posteriores, produciendo numerosos forámenes laterales visibles (2). 3 → 0

- complejo (con numerosos forámenes visibles lateralmente) en todas las cervicales (3).
- 109 **Morfología de la superficie ventral de los cuerpos vertebrales cervicales (U106-107):** con quilla sagital prominente (0); plana o medianamente convexa ventralmente (1); cóncava ventralmente (con surco longitudinal presente) (2). 2 → 1
- 110 **Fosa en la superficie dorsal de las parapófisis de las vertebrales cervicales (U109):** ausente (0); presente y confluyente con la superficie neumática lateral (1); presente pero separada de la superficie neumática lateral por un margen (2). 2 → 0
- 111 **Laminación (especialmente centrodiapofisial) de los arcos neurales cervicales (W81, U115-116):** bien desarrollada con láminas y fosas bien definidas (0); rudimentaria, con láminas diapofisiales solo ligeramente desarrolladas o ausentes (1). 0 → 1
- 122 **Número de vértebras dorsales: (W91, U122-125):** 15 (0); 14 (1); 13 (2); 12 (3); 11 (4); ≤ 10 (5). 3 → 1
- 123 **Fosa neumática lateral en la mayoría de las vértebras dorsales (W78, U128-129, C22):** ausente (0); presente como simple aunque profunda fosa (1); presente en forma de excavación profunda ramificada hacia el interior de centro y la base del arco neural (dejando una simple lámina ósea en el cuerpo vertebral) (2). 2 → 1
- 148 **Proceso triangular aliforme que se proyecta lateralmente desde el extremo distal de la espina en las vertebrales dorsales medias y posteriores (no bifurcadas; W102, U153-154):** ausente (0); presente, pero no se proyecta lateralmente más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (1); presente y muy proyectado lateralmente, más allá del extremo lateral de cada una de las postzigapófisis (2). 2 → 1
- 149 **Orientación de la espina neural en las dorsales medias y anteriores (W104):** vertical (0); posterior (el extremo distal se acerca al nivel de la diapófisis) (1). 0 → 1
- 152 **Lámina centrodiapofisial posterior en las vertebrales dorsales posteriores (U142):** no expandida (0); expandida e incluso bifurcada (1). 0 → 1
- 156 **Número de vértebras sacras (W108, U161-163):** ≤ 3 (0); 4 (1); 5 (2); ≥ 6 (3). 2 → 3
- 160 **Relación entre la longitud proximodistal de las espinas sacras / longitud anteroposterior de los cuerpos vertebrales (W111):** <2.0 (0); 2.0-3.49 (1); ≥ 3.50 (2). 1 → 0
- 162 **Estructura ósea interna en las vértebras caudales (W113):** sólida (0); espongiiforme (con grandes celdillas internas) (1). 0 → 1
- 166 **Morfología de la cara articular del cuerpo vertebral del la primera caudal (W116, U171):** plano (0); procélico (1); opistocélico (2); biconvexo (3). 0 → 2
- 167 **Espina en la primera vertebra caudal (W117):** simple y laminar o con una simple fosa en la cara lateral (0); con un complejo sistema de láminas que recuerdan a las espinas dorsales (“dorsalizadas”) (1). 0 → 1
- 168 **Morfología de la cara articular de los cuerpos vertebrales caudales anteriores (excluyendo la primera) (W118, U173-174, C30, S16):** anfiplático o platicélico (0); ligeramente procélico (1); fuertemente procélico (2); opistocélico (3). 0 → 2

- 172 **Relación de longitud anteroposterior / altura dorsoventral de los cuerpos vertebrales caudales anteriores (U177):** ≥ 0.6 (0); <0.6 (1). 1 → 0
- 177 **Fosa postespinal en los arcos vertebrales de las caudales anteriores (W125, U188):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 178 **Cresta hiposfenal en las vértebras caudales anteriores (U187):** ausente (0); presente (1). 1 → 0
- 185 **Cresta afilada en las superficie lateral de las vértebras caudales medias en la zona de unión del arco neural y el cuerpo vertebral (U186):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 187 **Surco longitudinal ventral en los cuerpos vertebrales de las caudales anteriores y medias (W132, U182-183):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 198 **Morfología del extreme proximal de las costillas dorsales (U159):** ligeramente cóncava en las caras anterior y posterior (0); fuertemente convexa anteriormente y profundamente convexa posteriormente (1). 1 → 0
- 202 **Relación de la altura dorsoventral del canal / longitud total del arco hemal (W146, U196):** <0.30 (0); ≥ 0.30 (1). 0 → 1
- 210 **Morfología de la parte del acromion posterior a la cresta deltoidea (U202):** plana o convexa y su grosor mediolateral se reduce hacia el margen posterior (0); forma otra fosa (1). 1 → 0
- 213 **Orientación de la fosa glenoidea de la escápula (W153, U203):** plana y orientada lateralmente (0); fuertemente orientada medialmente (1). 0 → 1
- 214 **Sección de la zona proximal de la lámina escapular (W154):** plana o rectangular (0); en forma de D (1). 1 → 0
- 216 **Cresta ventral en la superficie medial de la lámina escapular (U205):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 219 **Posición del margen dorsal del coracoides respecto al margen dorsal de la escápula (U207):** igual o dorsal al acromion (0); ventral al acromion y separado de él por una muesca en forma de V (1). 1 → 0
- 223 **Cresta en la superficie ventral de la placa esternal (U213):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 224 **Expansión posterolateral de la placa esternal produciendo un perfil reniforme (en forma de riñón) en vista dorsal (U211):** ausente (0); presente (1). 0 → 1
- 225 **Proceso anterolateral prominente en el húmero (W159, U218):** presente (extreme proximal del húmero marcadamente convexo en vista cranial) (0); ausente (extreme proximal del húmero plano o suavemente sinusoidal en vista anterior) (1). 0 → 1
- 232 **Superficie posterodistal del húmero (U221):** ligeramente cóncava (0); profundamente cóncava, situado entre prominentes crestas óseas verticales (1). 0 → 1
- 236 **Longitud relativa del proceso condilar de la ulna (W166):** semejante (0); desigual (con un proceso cranial más largo) (1). 1 → 0
- 243 **Número de carpales osificados (W173, U228-230):** ≥ 3 (0); 2 (1); 1 (2); ninguno (3). 1 → 3
- 249 **Relación entre la longitudes del metacarpo I / longitud del metacarpo II o III (el que sea más largo) (U232):** ≤ 1.0 (0); >1.0 (McI es el metacarpo 0 → 1

- más largo) (1).
- 254 **Formula de las falanges de las manos (W181, U238-239, U241):** 2-3-4-3-2 1 → 2
o más (0); reducida a 2-2-2-2-2 o menos (1); completamente ausente o no
osificadas (2).
- 262 **Orientación de la lamina preacetabular del ilion respecto al eje del ilion** 1 → 2
(W187, U242-243): anterior en el plano vertical (0); anterolateral en el plano
vertical (1); el margen anterolateral y posterior se gira respecto al plano
vertical (2).
- 274 **Relación de la anchura mediolateral del extreme distal del isquion /** 0 → 1
longitud anteroposterior del isquion (U256): ≤ 0.15 (0); >0.15 (1).
- 283 **Morfología del trocánter menor del fémur (W197, U261-262):** cresta o 2 → 1
lamina bien desarrollada (0); cresta o lamina débilmente desarrollada (1);
ausente (2).
- 306 **Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior máxima** 0 → 1
del astrágalo (W214): ≤ 1.25 (dimensión semejante) (0); >1.25 (1).
- 336 **Forma del extremo distal de la fíbula (carácter 245 de Canudo et al.,** 1 → 2
2008): elíptico (0), rectangular (1), triangular (2).

26.- Titanosauria

- 1 **Morfología de la terminación anterior de las mandíbulas en vista dorsal** 1 → 2
(W65, U1): triangular, con un ápice agudo (0); ampliamente redondeado
anteriormente con márgenes lineales y más o menos paralelos (en forma de U
o parabólicos) (1); “platalean” (ampliamente redondeado y convexo
anteriormente pero con márgenes laterales sinuosos, convexos anteriormente
pero haciéndose cóncavo, produciendo una morfología de cuchara
posteriormente) (2); rectangular, especialmente en la zona baja de la
mandíbula (margen anterior lineal y formando un ángulo abrupto con el
margen lateral) (3).
- 12 **Fosa (narial fosa) o área en forma de estante en el premaxilar y el** 1 → 0
maxilar lateral a las narinas externas (W1, U19): ausente (0); presente (1).
- 20 **Extensión anterior del proceso maxilar del lacrimal (W11, U16):** dorsal al 2 → 1
punto medio de la fenestra antorbital (0); posterodorsal al punto medio de la
fenestra antorbital pero anterior al rincón posterodorsal de la fenestra
antorbital (1); proceso ausente; contacto maxilar-lacrimal contacto en el al
rincón posterodorsal de la fenestra antorbital (2).
- 34 **Morfología de la fenestra infratemporal (C9, S6):** subrectangular (0); 1 → 0
subtriangular (1); linear (en forma de hendidura, creciente) (2).
- 47 **Orientación del proceso anterior del cuadratojugal en vista lateral (U26):** 0 → 1
recto o ligeramente curvado en el ápice (0); formado un ángulo ventralmente
al ápice (1).
- 60 **Tamaño de la pestaña para el cuadrado del pterigoide (W38):** grande 0 → 1
(articulaciones entre el palatobasal y el cuadrado bien separadas) (0); pequeño
(articulaciones entre el palatobasal y el cuadrado próximas) (1).
- 94 **Patrón oclusal (W67-68):** ausente (0); entrelazados (creando facetas en 1 → 2
forma de V) (1); facetas planas en un ángulo muy agudo con el eje
longitudinal del diente (ángulo-alto) (2); facetas planas a un ángulo cercano a

- 90° con el eje longitudinal del diente (bajo ángulo) (3).
- 97 **Relación entre la longitud de la corona de los dientes en uso / anchura de la cara lingual (= "índice de adelgazamiento") (U87-89):** ≤ 3.0 (corona expandida; dientes espatulados) (0); 3.01-3.99 (1); ≥ 4.0 (2). 0 → 2
- 122 **Número de vértebras dorsales: (W91, U122-125):** 15 (0); 14 (1); 13 (2); 12 (3); 11 (4); ≤ 10 (5). 1 → 5
- 128 **Vértebras dorsales con lamina espinodiapofisial (W99, U156-157):** ausente (0); presente solo en las dorsales posteriores (1); presente en las dorsales posteriores y medias (2). 1 → 2
- 146 **Contacto entre láminas espinodiapofisial y espinopostzigapofisial (spdl+spol) en las vértebras dorsales medias y posteriores (W101):** ausente (0), presente (1). 0 → 1
- 154 **Relación de la anchura mediolateral / longitud anteroposterior de las espinas dorsales posteriores no bifurcadas (W92, U152):** ≤ 1.0 (más larga que ancha) (0); >1.0 (más ancha que larga) (1). 0 → 1
- 199 **Forma de la sección de las costillas dorsales (W142):** subcircular (0); en forma de "tablón" (dimensión anteroposterior $>3x$ dimensión mediolateral) (1). 1 → 0
- 211 **Orientación de la lamina escapular respecto a la articulación con el coracoides (W151):** aproximadamente perpendicular (0); aproximadamente en un ángulo de 45° (1). 0 → 1
- 228 **Posición de la cresta deltopectoral del húmero (U220):** restringida al margen lateral del húmero (0); discurre hacia medial a través de la cara cranial del húmero (1). 0 → 1
- 269 **Relación entre la longitud anteroposterior del isquion / pubis (W192, U251, C45):** <0.90 (0); ≥ 0.90 (1). 1 → 0
- 272 **Morfología del isquion en la zona posterior al proceso púbico (W193, U254, C46):** divergente (se observa una "hendidura" sagital en vista dorsal) (0); no divergente (1). 0 → 1
- 289 **Morfología de la superficie articular de los cóndilos distales del fémur (W202, U272):** restringidos a la porción distal del fémur (0); expandidos hasta la porción anterior y posterior de la diáfisis del fémur (superficies claramente visibles en vista anterior y posterior) (1). 0 → 1
- 294 **Relación de las dimensiones lateromedial en el extremo distal / zona media de la diáfisis en la tibia de la tibia (W205):** <2.0 (0); ≥ 2.0 (1). 0 → 1
- 296 **Terminación distal de la Tibia (U277):** más expandida lateromedialmente que anteroposteriormente (0); extensiones lateromedial y anteroposterior aproximadamente iguales (1). 1 → 0
- 307 **Calcáneo osificado (W215, U288):** presente (0); ausente o son osificar (1). 0 → 1
- 331 **Ángulo entre el eje longitudinal del cuerpo del metatarso I y el plano de la superficie articular distal en vista anterior (W219):** perpendicular (0); angulado dorsomedialmente (1). 0 → 1