

DESCRIPCIÓN DE LAS VÉRTEBRAS CERVICALES DE *Galvesaurus herreroi* BARCO, CANUDO, CUENCA-BESCOS & RUIZ-OMEÑACA, 2005 (DINOSAURIA, SAUROPODA) DEL TRÁNSITO JURÁSICO-CRETÁCICO EN GALVE (TERUEL, ARAGÓN, ESPAÑA)

José Luis BARCO^{1,2}, *José Ignacio CANUDO*¹ y *Gloria CUENCA-BESCÓS*¹

¹ Área y Museo de Paleontología. Facultad de Ciencias. Universidad de Zaragoza. Pedro Cerbuna s/n. Zaragoza. jicanudo@unizar.es; cuencag@unizar.es

² Paleomas. Nuestra Señora del Salz, 4. 50017 Zaragoza. jlbarco@paleomas.com

Barco, J. L., Canudo, J. I. & Cuenca-Bescós, G. 2006. Descripción de las vértebras cervicales de *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós & Ruiz-Omeñaca, 2005 (Dinosauria, Sauropoda) del tránsito Jurásico-Cretácico en Galve (Teruel, España). [Description of cervical vertebrae of *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós & Ruiz-Omeñaca, 2005 (Dinosauria, Sauropoda) from Jurassic-Cretaceous transition in Galve (Teruel, Spain).] *Revista Española de Paleontología*, **21** (2), 189-205. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

This paper describes in detail the cervical vertebrae and ribs of the sauropod dinosaur *Galvesaurus herreroi*. The specimen comes from the Villar del Arzobispo Formation (Tithonian – middle? Berriasian) in Galve (Iberian System, Teruel, Aragón, Spain). Four cervical vertebrae and two cervical ribs recovered from the Cuesta Lonsal site (site – type of species) are studied. These possibly belong to the same individual specimen as the holotype. The use of the name “*Galveosaurus herreroi*” to denote the same specimen being a subsequent synonym. The cervical vertebrae have vertebral centrum that are markedly opisthocoelous, with pleurocoels that are well-developed, deep and divided in the case of the middle cervicals. The neural arch is relatively high. The lamination of neural arch is well developed. It is formed fundamentally by the acdl, pcld, cpol, cpri, sprl, prdl and podl laminae. It likewise has two accessory laminae, connected with the postzygodiapophyseal lamina. The neural spine is simple. Both the vertebral centrum and the neural arch are well pneumatized. The cervical rib is short, and situated in a ventrolateral position. The cervical vertebrae of *Galvesaurus* display a morphology that allows its inclusion in Neosauropoda, which is consistent with the rest of the remains. The cladistic study, carried out on the basis of the matrix of Wilson (2002) with certain modifications, shows that *Galvesaurus* is included in Neosauropoda, and possibly at the base of Macronaria, although the scarcity of information concerning the taxa of this part of the cladogram means that other possibilities remain open. The proposal put forward by some authors to place *Galvesaurus* in Cetiosauridae or –amounting to the same thing– in Eusauropoda, outside Neosauropoda, is not consistent with our results.

Key Words: Dinosauria, Sauropoda, *Galvesaurus*, Villar del Arzobispo Formation, Tithonian-Berriasian, Galve, Spain.

RESUMEN

En este trabajo se describen en detalle las vértebras y costillas cervicales del dinosaurio saurópodo *Galvesaurus herreroi*. El ejemplar proviene de la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense medio?) de Galve (Sistema Ibérico, Teruel, Aragón, España). Se estudian cuatro vértebras cervicales y dos costillas cervicales recuperadas en el yacimiento de Cuesta Lonsal (yacimiento-tipo de la especie). Estas vértebras posiblemente pertenecen al mismo individuo que el holotipo. El taxón “*Galveosaurus herreroi*” descrito sobre el mismo ejemplar deviene en un sinónimo posterior. Las vértebras cervicales presentan unos centros vertebrales fuertemente opistocólicos, con pleurocelos bien desarrollados, profundos y divididos en el caso de las cervicales medias. El arco neural es

relativamente alto. La laminación está bien desarrollada en el arco neural formada fundamentalmente por las láminas acdl, pcdl, cpol, cppl, sprl, prdl y podl. Además presenta dos láminas accesorias, conectadas con la lámina postzigodiapofisial. La espina neural es simple. Tanto el centro vertebral como el arco neural se encuentra bien neummatizados. La costilla cervical es corta y se sitúa en posición ventrolateral. Las vértebras cervicales de *Galvesaurus* presentan una morfología que permite incluirlas en Neosauropoda, lo que es coherente con el resto del material conservado de este dinosaurio. El estudio cladístico realizado a partir de la matriz de Wilson (2002) con algunas modificaciones, demuestra también que *Galvesaurus* se sitúa en el clado Neosauropoda, y posiblemente en la base de Macronaria, aunque la escasez de información de los taxones de esta parte de cladograma deja abiertas otras posibilidades. La propuesta de algunos autores de situar a *Galvesaurus* como un Cetiosauridae o lo que es lo mismo un Eusauropoda fuera de Neosauropoda no es coherente con nuestros resultados.

Key Words: Dinosauria, Sauropoda, *Galvesaurus*, Formación Villar del Arzobispo, Titónico-Berriasiense, Galve, España.

INTRODUCCIÓN

Los saurópodos es un grupo de dinosaurios saurisquios cuadrúpedos y fitófagos que incluyen algunos de los mayores animales terrestres de la historia de la vida (Upchurch *et al.*, 2004). 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). Sin embargo, su registro conocido es bastante fragmentario y la mayoría de las especies descritas 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 unimos 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 la última década se ha realizado un enorme esfuerzo en esta dirección, y se han presentado nuevas y significativas propuestas filogenéticas (Salgado *et al.*, 1997; Wilson & Sereno, 1998; Sanz *et al.*, 1999; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004; Curry-Rogers, 2005) basadas en análisis cladísticos. Esto ha permitido identificar algunos de los principales clados (Eusauropoda, Neosauropoda, Titanosauriformes, Diplodocoidea, etc), aunque los autapomorfías 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. Hay casos que son significativos, como pueden ser *Euhelopus zdanskyi* Wiman, 1929, o *Jobaria tiguidensis* Sereno, Beck, Dutheil, Larsson, Lyon, Moussa, Sadleir, Sidor, Varrichio, Wilson & Wilson, 1999. 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 Macronaria y/o Camarasauromorpha basales.

El comienzo del 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 (EE.UU.) y las *Tendaguru beds* (Tanzania). En éstas se han descrito diplodocoideos basales y derivados, camarasauromorfos basales, titanosauriformes basales y posiblemente también derivados (titanosaurios). Por otro lado, en el Cretácico Superior prácticamente solo se encuentran los titanosaurios a nivel global (McIntosh, 1990; Wilson & Sereno, 1998) y los rebaquisáuridos en algunas partes de Gondwana (Sereno & Wilson, 2005). Este relevo de las faunas de saurópodos respecto al Jurásico Superior se produce a lo largo del Cretácico Inferior, pero el cómo y cuándo es desconocido debido a la escasez de ejemplares relativamente completos en este periodo, especialmente al comienzo del Cretácico.

Una de las áreas de mayor interés para estudiar este relevo durante el final del Jurásico y el Cretácico Inferior es la Cordillera Ibérica, donde son abundantes los restos de saurópodos. Se han definido tres taxones: el titanosauriforme *Aragosaurus ischiaticus* Sanz, Buscalioni, Casanovas & Santafé, 1987, en Galve, Teruel, el eusaurópodo *Losillasaurus giganteus* Casanovas, Santafé & Sanz, 2001, en Valencia y el neosauropodo *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós & Ruiz-Omeñaca, 2005. A este habría que añadir los restos de un titanosauriforme de Morella sin describir formalmente (Santafé *et al.*, 1981).

El estudio de *Galvesaurus*, dada su posición filogenética en la base de los neosaurópodos (Barco, 2005), representa una magnífica oportunidad para profundizar sobre la morfología de los mal conocidos neosaurópodos basales en Europa y aportar información a esta parte del cladograma. A partir de este planteamiento, nuestro objetivo es describir en detalle las vértebras cervicales de *Galvesaurus*, clarificar la sinonimia de este taxón y situarlo según las últimas propuestas filogenéticas.

SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

Galve es una pequeña localidad situada a unos 40 km al norte de Teruel (Fig. 1a). El yacimiento de Cuesta Lon-

sal-1 se encuentra en el paraje del mismo nombre situado a 1.270 metros de altitud y a unos 500 metros al ESE del núcleo urbano (Fig. 1b). Galve es bien conocida entre los especialistas en vertebrados del Mesozoico por los descubrimientos de restos de dinosaurios y otros reptiles (Sanz *et al.*, 1987; Buscalioni & Sanz, 1990), por sus asociaciones de mamíferos (Canudo & Cuenca-Bescós, 1996) y otras faunas de vertebrados (ver referencias en Barco *et al.*, 2004, y Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004).

En el término municipal de Galve aflora un amplio y bien expuesto sinclinal que incluye una sucesión de sedimentos marinos y continentales desde el Titónico hasta el Aptiense inferior (Díaz-Molina *et al.*, 1984; Soria *et al.*, 1995). 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). La secuencia estratigráfica de Galve puede dividirse en cinco unidades litoestratigráficas (Fig. 1b) bien caracterizadas por sus facies y contenido fósil distinto (Díaz-Molina *et al.*, 1984; Soria *et al.*, 1995; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004). Las dos unidades más antiguas son las formaciones Higuieruelas y Villar del Arzobispo y representan los últimos estadios del desarrollo de la plataforma marina del Jurásico. En la parte media de la Formación Villar del Arzobispo es donde se encuentra el yacimiento de Cuesta Lonsal-1.

La Formación Villar del Arzobispo, conocida en la literatura local como facies *Purbeck*, esta compuesta de niveles carbonatados y siliciclásticos 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 ce-

rrada (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). 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 (Fig. 1b). 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 esta 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

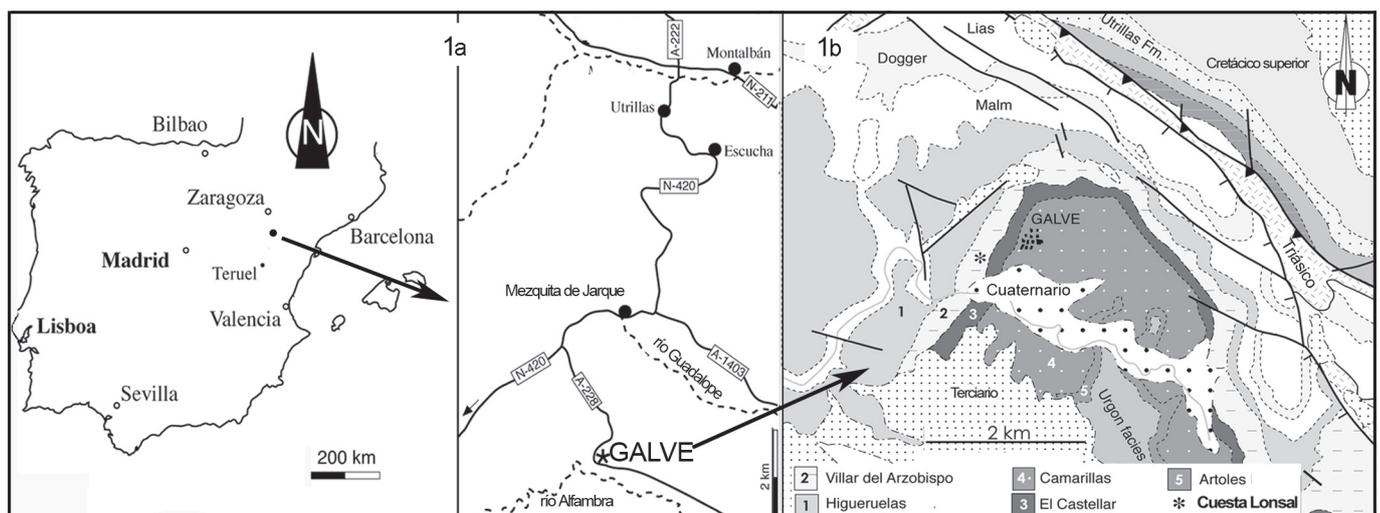


Figura 1. a: Situación Geográfica del Yacimiento de Cuesta Lonsal-1 en Galve, Teruel, Aragón, España y sus carreteras de acceso. b: Mapa geológico del sinclinal de Galve con la localización del yacimiento de Cuesta Lonsal (modificado de Díaz-Molina *et al.*, 1984, y Soria *et al.*, 1995).

a: Geological setting of Galve (Teruel, Aragón, Spain) and the highway access. Cuesta Lonsal-1 outcrop, Galve. b: Geological map of the Galve syncline, with the situation of the Cuesta Lonsal locality (modified from Díaz-Molina *et al.*, 1984, and Soria *et al.*, 1995).

go (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*.

RESEÑA DE LA HISTORIA DE *GALVESAUROS*

La historia de *Galvesaurus* es compleja y con diversas implicaciones, por esta razón parece conveniente hacer una reseña histórica que permita clarificar algunos aspectos importantes, sobre todo de la sinonimia. Los primeros restos fueron encontrados y excavados por el aficionado local José María Herrero a comienzos de la década de 1980. 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. En

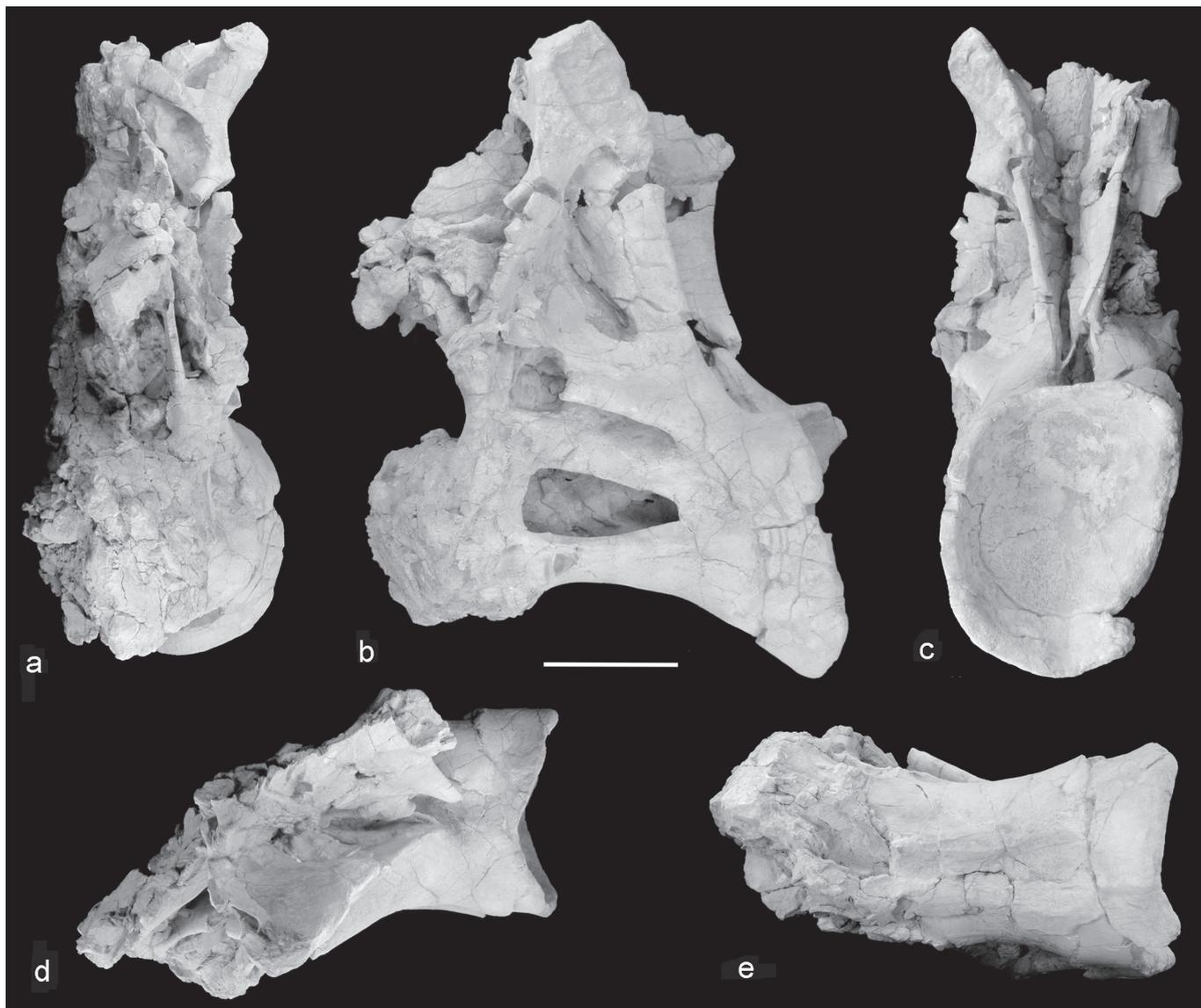


Figura 2. *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós & Ruiz-Omeñaca, 2005. Vértebra cervical posterior CL-2 del yacimiento de Cuesta Lonsal-1 (Titónico-Berriasiense) de Galve. **a:** Vista anterior, **b:** lateral izquierda, **c:** posterior, **d:** dorsal, **e:** ventral. La línea son 10 cm.

Galvesaurus herreroi Barco, Canudo, Cuenca-Bescós & Ruiz-Omeñaca, 2005. Posterior cervical vertebra CL-2 from Cuesta Lonsal-1 locality (Tithonian-Berriasian) in Galve (Spain). **a:** anterior View, **b:** left lateral, **c:** posterior, **d:** dorsal, **e:** ventral. The scale bar is 10 cm.

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, descrita en este trabajo), 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.

A partir de un estudio preliminar de la vértebra dorsal CLH-16, el saurópodo de Cuesta Lonsal 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 comenzaron 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). En el año 1998, el primer firmante de este artículo comienza su tesis doctoral sobre este saurópodo. Las primeras investigaciones sobre el esqueleto axial cervical permiten desestimar que se trate de un Camarasauridae (Barco, 1999). La campaña de excavación 2000 permitió recuperar bastante material fragmentario, entre los que destacan una espina neural dorsal, un centro vertebral caudal y un diente de terópodo. Todo este material quedó depositado en el Gobierno de Aragón. En la campaña de 2001 se extrajeron, entre otras piezas, una vértebra cervical (GAL00 CL-48), fragmentos de centros vertebrales y de costillas dorsales y cervicales, fragmentos de dos fílonos y el sacro.

Teniendo en cuenta la importancia social de este saurópodo, conforme se iban preparando los fósiles se transportaban a la sala de exposiciones del Museo de Galve. Sirva como ejemplo que en el mes de marzo de 2005 se depositó la vértebra cervical CL-2, a pesar de no haber sido publicada. Pero el Museo nos la había solicitado para poder rentabilizar este descubrimiento con el turismo que la localidad recibe en verano. Barco (2003, 2005) a partir del estudio de la vértebra dorsal (CLH-16) en su Tesis de Licenciatura demuestra la presencia de autapomorfías que permiten caracterizar un nuevo taxón. Éste es descrito con el nombre de *Galvesaurus herreroi* en julio de 2005 (Barco *et al.*, 2005). El mismo ejemplar del yacimiento de Cuesta Lonsal-1 fue publicado en agosto del 2005 (Sánchez-Hernández, 2005) como *Galveosaurus herreroi*, un nombre distinto aunque similar al utilizado en nuestra descripción original. 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 en sus visitas guiadas para referirse a este dinosaurio. En la actualidad continuamos con la preparación del material extraído en las campañas del 2000 y 2001 como pone de manifiesto esta publicación.

SISTEMÁTICA

Nomenclatura: Se ha usado la nomenclatura de las láminas vertebrales de Wilson (1999), ligeramente modificada por Upchurch *et al.* (2004), Royo-Torres (2005) y agrupada según los criterios de Barco (2005). La neumaticidad de las vértebras se denomina según la nomenclatura de Wedel (2003). EI: Es el índice de alargamiento de los cuerpos vertebrales de Upchurch (1998). 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). Teniendo en cuenta que Sánchez-Hernández (2005) cita erróneamente algunas de las siglas se ha preferido mantener el siglado original que figuraba en las piezas. Por ejemplo la vértebra cervical MPG CLH3 de Sánchez-Hernández (2005) es en realidad CL-2, tal y como estaba numerada en el material original, el cual hemos preparado en nuestro laboratorio durante cuatro años.

Material estudiado: cuatro vértebras cervicales, dos depositadas en el Museo de Galve (CL2 y CL (CBC) 15 - 4), una en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza (MPZ 2003-884) y una en la Diputación General de Aragón (GAL00/CL/48). También se han estudiado dos costillas cervicales depositadas en la Diputación General de Aragón (GAL00/CL/60 y GAL00/CL/181)

Subclase DINOSAURIA Owen, 1842
 Orden SAURISCHIA Seeley, 1887
 Suborden SAUROPODOMORPHA Huene, 1932
 Infraorden SAUROPODA Marsh, 1878
 NEOSAUROPODA Bonaparte, 1886
 ¿MACRONARIA? Wilson & Sereno, 1998
 Familia *incertae sedis*
 Género *Galvesaurus* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós & Ruiz-Omeñaca, 2005

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

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

Figs. 2-5

- 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 & 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 & 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.

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 & 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), un fragmento de radio? (CLH-21), un metatarso (CLH-15 CBC) y una placa esternal? (CLH-7).

DESCRIPCIÓN

Vértebra cervical CL-2 (Figs. 2, 3 y 4)

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

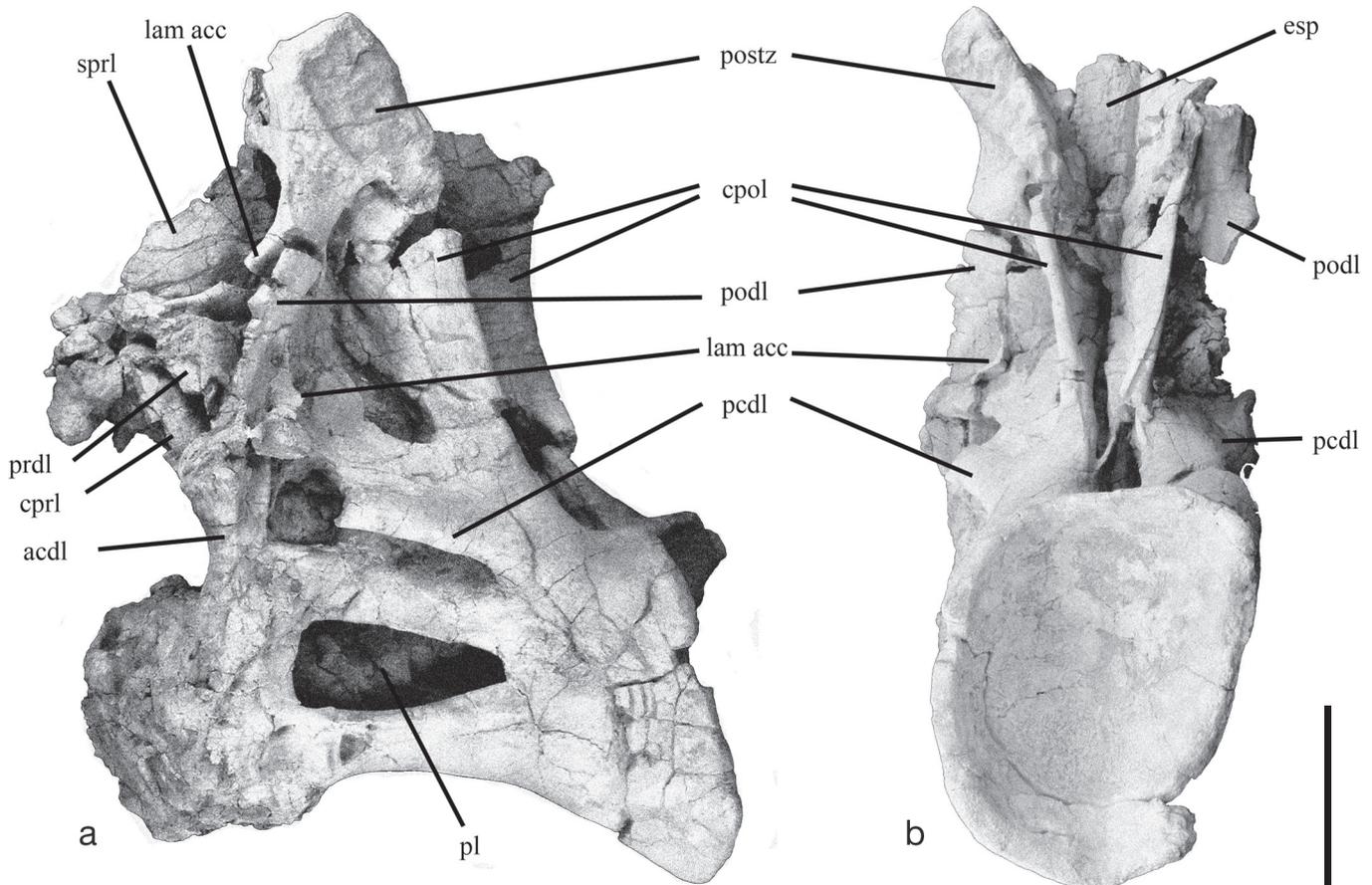


Figura 3. *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós & Ruiz-Omeñaca, 2005. Láminas en la vértebra cervical CL-2. **a:** vista lateral izquierda, **b:** posterior. Terminología según Wilson (1999). acdl: lámina centrodiapofisial anterior; pcdl: lámina centrodiapofisial posterior; cprl: lámina centroprezigapofisial; prdl: lámina prezigodiapofisial; sprl: lámina espinoprezigapofisial; cpol: lámina centropostzigapofisial; podl: lámina postzigadiapofisial; esp: espina neural; postz: postzigapófisis; pl: pleurocelo; lam acc: lámina accesoria. La línea son 10 cm.

Galvesaurus herreroi Barco, Canudo, Cuenca-Bescós & Ruiz-Omeñaca, 2005. Laminae identified in cervical vertebra CL-2. **a:** left lateral view, **b:** posterior. Following nomenclature of Wilson (1999). acdl: anterior centrodiapophyseal lamina; pcdl: posterior centrodiapophyseal lamina; cprl: centroprezygapophyseal lamina; prdl: prezygadiapophyseal lamina; sprl: spinoprezygapophyseal lamina; cpol: centropostzygapophyseal lamina; podl: postzygadiapophyseal lamina. esp: neural spine; postz: postzygapophysis; pl: pleurocoel; lam acc: accesory lamina. The scale bar is 10 cm.

El centro vertebral de CL-2 es opistocélico (Fig. 2c), fuertemente convexo en la cara articular anterior. Ésta se encuentra parcialmente erosionada, lo que permite observar la existencia de tejido bien neumatizado por *camellae* (Fig. 2a). El valor de EI es aproximadamente de 2. La sección del centro es subcircular, haciéndose de menor tamaño. 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 & Coulson, 2002). La cara articular posterior es subcircular (pese a estar algo deformada), ligeramente más alta que ancha y muy cóncava. La superficie ventral del centro vertebral presenta un ligero surco poco profundo y ancho (Fig. 2e).

Las caras laterales del centro presentan grandes pleurocelos alargados en sentido anteroposterior, con la terminación anterior redondeada, e incluso plana, y la posterior terminada en forma ahusada o de ojo. 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 (Fig. 4a), pero no puede considerarse como un pleurocelo dividido (en sentido de Wilson, 2002). El centro vertebral se encuentra excavado, de manera que las *camerae* ocupan gran parte del mismo. La lámina de hueso que separa a los dos pleurocelos es muy fina. En la parte ventral anterior del pleurocelo por encima de las parapófisis se observan unas fosas neumáticas someras (Fig. 4a). 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 (Fig. 4a).

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 centrodiapofisales (*Centrodiapophyseal lamina complex* de Upchurch *et al.*, 2004) compuesto por las láminas centrodiapofisial anterior (acdl) y centrodiapofisial posterior (pcdl). Debido a la deformación fosildiagenética, la acdl está ligeramente orientada hacia la parte posterior, es robusta y corta (Figs. 2a y b). Esta lámina es la única que conecta con el centro vertebral en toda la zona anterior, ya que la lámina centroprezigapofisial (cpri) no está unida al centro vertebral, sino a la acdl e incluso más cerca de la diapófisis que del centro. La lámina cpri es larga, delgada y sin dividir. La pcdl no es tan robusta como la acdl aunque presenta un marcado desarrollo hacia la parte posterior (Fig. 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 pcdl (Figs. 2b y 4a), 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 (cpol) también está conectada con la pcdl en lugar del centro vertebral (Figs. 2b, 2c y 3). Este carácter es menos marcado que con las cpri, de hecho la parte posterior de los pedicelos neurales es muy gruesa, lo que podría suponer que está formada por la unión de cpol y pcdl. Además la cpol 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 (Fig. 3). En la zona anterior de la cpol 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 parapófisis, donde esta fosa se divide en otras tres de menor entidad que se proyectan hasta la parte anterior de la postzigapófisis (Figs. 4b y c). Entre las cpol 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

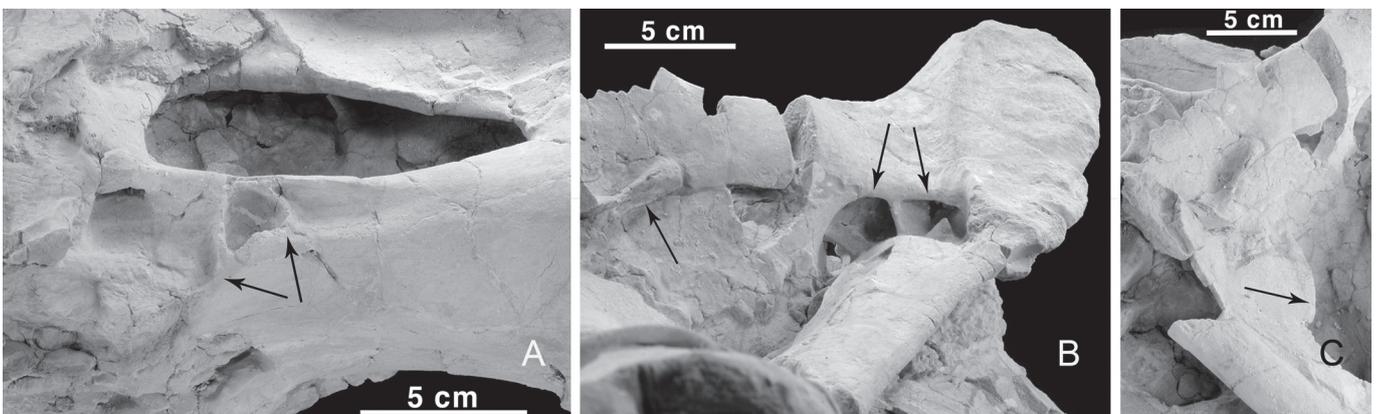


Figura 4. *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós & Ruiz-Omeñaca, 2005. Diversos detalles de la vértebra cervical CL-2. **a:** cavidades neumáticas situadas dorsalmente a las parapófisis (flechas) y detalle de la profundidad del pleurocelo izquierdo; **b:** postzigapófisis, cavidades neumáticas situadas bajo las postzigapófisis (flechas) y lámina accesoria bajo la lámina podl (flecha) **c:** cavidad neumática situada sobre la pcdl y paralela a la cpol (flecha).

Galvesaurus herreroi Barco, Canudo, Cuenca-Bescós & Ruiz-Omeñaca, 2005. Different details of cervical vertebra CL-2. **a:** pneumatic cavities dorsally located to parapophyses (arrows) and details of deep left pleurocoel; **b:** postzygapophyses, pneumatic cavities under postzygapophyses (arrows) and accessory lamina under podl (arrow); **c:** pneumatic cavity over pcdl and parallel to cpol (arrow).

lámina y nuevamente bifurcarse constituyendo las láminas intra-postzigapofisiales (tpol) poco desarrolladas (Figs. 2c, 2d y 3d).

La postzigapófisis izquierda presenta una superficie de articulación alargada en sentido anterodorsal (Figs. 2 y 3). Aunque incompleta, se observa que la lámina postzigodiapofisial (podl) se proyecta en dirección dorsoventral vertical desde la postzigapófisis hasta la diapófisis (Fig. 3). En esta lámina se originan dos láminas accesorias, una en posición anterior y otra en posterior. La anterior bien desarrollada, se sitúa en la parte dorsal de la podl, a escasos centímetros de la postzigapófisis, en sentido anteroventral hasta contactar con la sprl (Fig. 3a). Esta lámina forma un ángulo muy agudo con la podl y entre ellas hay una profunda fosa. Posteriormente a podl hay otra lámina de menor desarrollo (Figs. 3 y 4), que se proyecta desde una zona cercana a la parte dorsal de la diapófisis hasta desaparecer en la parte media de la podl.

La lámina prezigadiapodiapofisial (prdl) está mal conservada (Figs. 2 y 3a). Anexas a la prdl se observan dos grandes cavidades neumáticas: la mencionada anteriormente entre la prdl, la podl y la lámina accesoria que las conecta; y otra más profunda y estrecha entre las prdl, cprl y acdl, la cual podría conectar con la fosa supraneural justo bajo la diapófisis, y está separada del canal neural únicamente por la cprl (Fig. 2b). Las láminas intra-prezigapofisiales (tprl) no se han conservado. La lámina espinopostzigapofisial (spol) es corta y presenta en su parte inferior una fosa muy marcada. La lámina espinoprezigapofisial (sprl) es más larga y está bien desarrollada. La sprl se proyecta desde la espina neural en sentido anterolateral. La espina neural está incompleta faltándole el extremo distal (Fig. 3b). Se trata de una espina simple, con dimensiones lateromedial y anteroposterior similares y que presenta rugosidades en la cara anterior y posterior.

Vértebra cervical GAL00/CL/48 (Fig. 5)

De la vértebra GAL00/CL/48 se ha conservado la zona ventral de centro vertebral 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). 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 *camera* 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 anterior (que estimamos no estaría 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 en dos partes y que se sitúa justo a la altura de las parapófisis (Fig. 5d).

La cara articular posterior es marcadamente cóncava (vértebra opistocélica. Fig. 5c). La cara articular posterior es ovalada,

ligeramente más expandida en sentido lateromedial que dorsoventral, efecto posiblemente incrementado por la deformación fosildiagenética. La zona de articulación posterior se proyecta más caudalmente en su parte ventral que en la dorsal (Fig. 5b), al igual que en CL-2. El contorno del centro vertebral es sub-circular, 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.

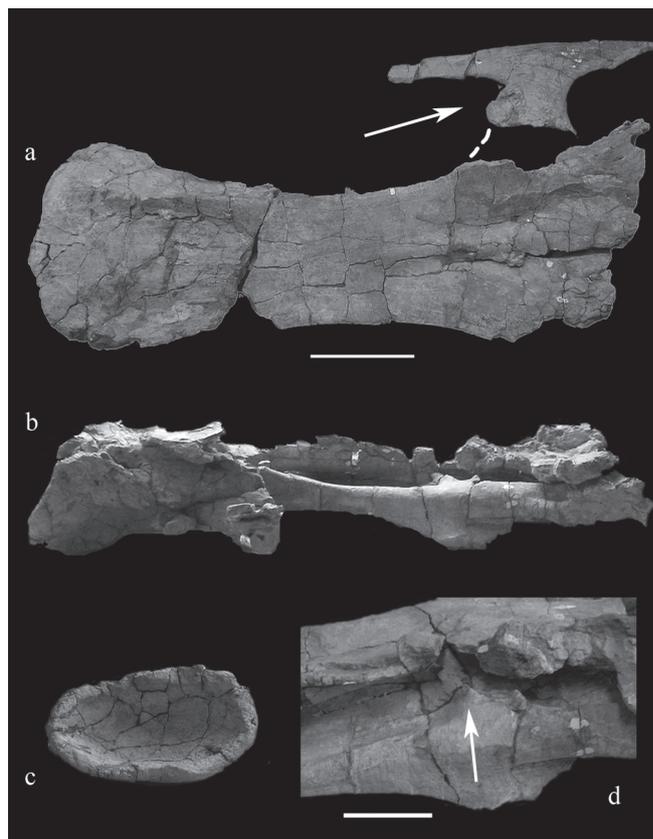


Figura 5. *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós & Ruiz-Omeñaca, 2005. Centro vertebral cervical GAL00/CL/48 del yacimiento de Cuesta Lonsal-1 (Titónico-Berriasiense medio?) de Galve. **a:** vista ventral, con la reconstrucción de la posición de la costilla cervical GAL/CL/60 (flecha); **b:** lateral derecha; **c:** posterior; **d:** detalle de la lámina que divide al pleurocelo en dos partes (flecha). La línea son 10 cm en a, b y c y 5 cm en d.

Galvesaurus herreroi Barco, Canudo, Cuenca-Bescós & Ruiz-Omeñaca, 2005. Centrum vertebral cervical GAL00/CL/48 from Cuesta Lonsal-1 locality (Tithonian-middle? Berriasian) in Galve (Spain). **a:** ventral view, with reconstruction of cervical rib GAL/CL/60 (arrow); **b:** right lateral; **c:** posterior; **d:** detail of lamina that divides pleurocoel (arrow). The scale bar is 10 cm in a, b and c, and is 5 cm in d.

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 homólogas de la vértebra (cpol, podl y spol).

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 cprl, prdl y sprl, que son las que conectan la prezigapófisis con el centro vertebral, la diapófisis y la espina neural respectivamente.

Costilla cervical GAL00/CL/60 (Fig. 5a)

En el yacimiento de Cuesta Lonsal-1 se han encontrado dos costillas cervicales asociada a la vértebra cervical GAL00/CL/48, 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 atrás. Como en todos los saurópodos la proyección anterior desde el tubérculo es mayor que la posterior, la cual es relativamente corta y en ningún caso 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 de 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.

DISCUSIÓN

De todo el registro cervical del yacimiento de Cuesta Lonsal, son los caracteres observados en las vértebras CL-2 y GAL/CL/48 y las dos costillas cervicales de ésta última (GAL/CL/60 y GAL/CL/181) los que aportan información para mejorar nuestro conocimiento taxonómico de *Galvesaurus*, por lo que nos vamos a basar en ellas para

esta discusión. Estas dos vértebras están situadas en diferente posición en la serie cervical. Consideramos a GAL/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 Elongación (EI estimado 3,2) considerablemente mayor que el de CL-2 (EI estimado 2). Interpretamos a CL-2 como una cervical posterior (posiblemente entre la 10ª y 13ª) precisamente por presentar un cuerpo vertebral corto, 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), con algunas excepciones como *Saltasaurus* Bonaparte & 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 (como 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 una posición posterior en la serie de CL-2.

La descripción y figuraciones de la vértebra cervical CL-2 por parte de Sánchez-Hernández (2005) contiene una serie de interpretaciones erróneas que es necesario aclarar para situar correctamente filogenéticamente a *Galvesaurus*. 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 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 los 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

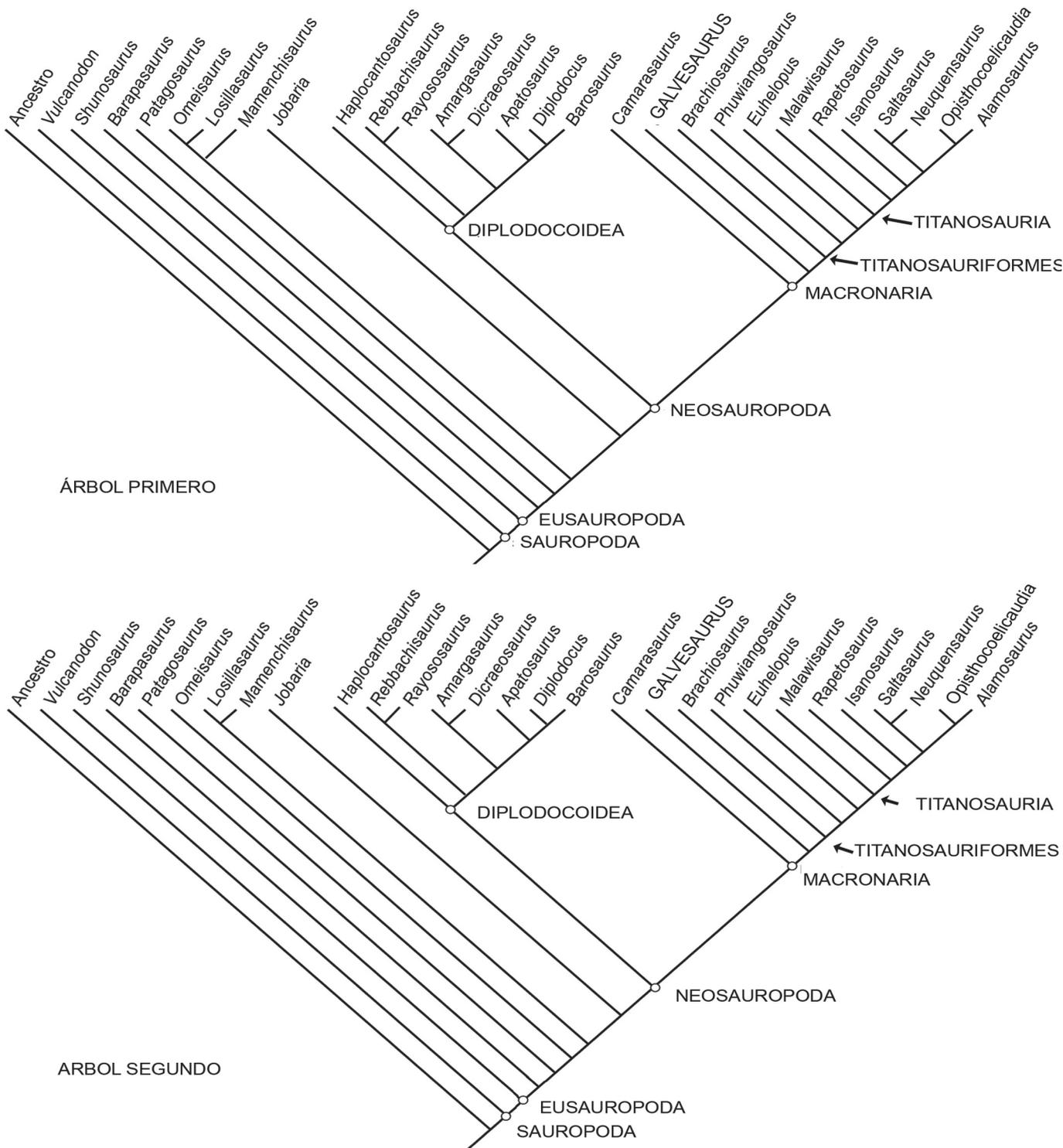


Figura 6. Relaciones filogenéticas de *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós & Ruiz-Omeñaca, 2005 del yacimiento de Cuesta Lonsal-1 (Titónico-Berriasiense medio?) de Galve. Esta propuesta se ha obtenido a partir de la matriz de caracteres de Wilson (2002), las modificaciones propuestas por Harris & Dodson (2002) y las de los apéndices 1, 2 y 3. Se han obtenido con el programa Paup (Swofford, 2001) dos árboles igualmente parsimoniosos. La longitud de los árboles es 611. El índice de consistencia (CI) es 0,5827. El índice de homoplasia es 0,4173. El índice de retención (RI) es 0,6832. El índice de consistencia reescalado (RC) es 0,3981.

Phylogenetic relationships of Galvesaurus herreroi Barco, Canudo, Cuenca-Bescós & Ruiz-Omeñaca, 2005 from Cuesta Lonsal-1 locality (Tithonian-middle? Berriasian) in Galve (Spain), proposed from the obtained analysis of the matrix of Wilson (2002), the rescored characters of Harris & Dodson (2002), and the appendix 1, 2 and 3. We show the two equally parsimonious trees obtained from the cladistic analysis with the Paup (Swofford, 2001). The tree length is 611. The CI is 0,5827. The homoplasy index is 0,4173. The RI is 0,6832. The RC is 0,3981.

descritas en este trabajo. Se señala como pcpl 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 (Fig. 2b). Esta autora describe que la espina neural está formada por la porción 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 como propone Sánchez-Hernández (2005) y que a continuación se discuten.

PROPUESTA FILOGENÉTICA DE *Galvesaurus*

En la última década se ha realizado un gran esfuerzo en reconstruir las relaciones filogenéticas de los saurópodos (Salgado *et al.*, 1997; Wilson & Sereno, 1998; Upchurch, 1998; Sanz *et al.*, 1999; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004; Curry Rogers, 2005). Esto ha permitido avanzar en una propuesta filogenética general y discriminar algunos de los principales clados. Hay taxones generalmente muy derivados cuya posición filogenética no ofrece dudas, como por ejemplo los titanosáuridos o los diplodócidos, sin embargo en la interpretación de los taxones situados en la base de la radiación de los neosaurópodos suele haber significativas diferencias, posiblemente debidas a la información fragmentaria que poseemos sobre esta parte del cladograma. Se pueden dar varios ejemplos como *Jobaria* del Cretácico Inferior del norte de África, que para Wilson (2002) se sitúa como grupo hermano de Neosauropoda, y sin embargo para Upchurch *et al.* (2004) es un neosauropodo macronario. Otro buen ejemplo es el taxón chino *Euhelopus* de la base del Cretácico; para Wilson (2002) es un neosauropodo titanosauriforme, pero para Upchurch *et al.* (2004) se agrupa junto a otros taxones asiáticos del Jurásico en un clado fuera de Neosauropoda. Se escapa de los objetivos de esta publicación discutir estos problemas filogenéticos, pero los hemos tenido en cuenta en nuestra hipótesis filogenética.

Nuestro análisis se ha realizado a partir de la matriz de datos de Wilson (2002) con algunas modificaciones.

Hemos añadido dos caracteres relevantes para nuestro estudio (Apéndice I). Hay polaridades de caracteres de la matriz de Wilson (2002) que se han modificado teniendo en cuenta la revisión de Harris & Dodson (2004) y nuestras propias observaciones (Apéndice 1). Se han añadido la polaridad de los caracteres en *Losillasaurus* tomados de Harris & Dodson (2004), los de *Phuwiangosaurus sirindhornae* Martin, Buffetaut & Suteethorn, 1994 a partir de descripciones, fotografías e ilustraciones publicadas (Martin *et al.*, 1999) y la matriz de Upchurch *et al.* (2004), por último los caracteres de *Galvesaurus* se han tomado directamente sobre el material (Apéndice II). Se han suprimido los datos de los taxones *Nemegtosaurus* (ver Wilson, 2002) y *Nigersaurus* (ver Wilson, 2002), ya que la matriz obtenida sin ellos es más consistente y ambos taxones están compuestos por elementos craneales no representados en *Galvesaurus*. Se ha considerado un ancestro hipotético al que se le ha dado un valor 0 para todos los caracteres. El análisis cladístico se ha realizado usando la aplicación PAUP (Swofford, 2001), usando 28 taxones y 236 caracteres morfológicos. 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*. En la búsqueda heurística, el número total de cambios es de 21.952. Se han obtenido dos árboles igualmente parsimoniosos. La longitud de los árboles es 611. El índice de consistencia (CI) es 0,5827. El índice de homoplasia es 0,4173. El índice de retención (RI) es 0,6832. El índice de consistencia reescalado (RC) es 0,3981.

La topología de los árboles obtenidos es similar a la de Wilson (2002) con la inclusión de *Phuwiangosaurus* como un representante de Titanosauriformes o de Titanosauria tal y como han interpretado otros autores (Upchurch *et al.*, 2004). Por otra parte, *Losillasaurus* se sitúa como grupo hermano de *Mamenchisaurus*, como previamente ha sido interpretado por Harris & Dodson (2004) en uno de los árboles. En otro forman estos dos taxones junto a *Omeisaurus* un clado diferenciado. Este resultado podría tener un especial interés ya que este género y *Mamenchisaurus* son dos taxones del Jurásico de China sin aparente relación con el resto de faunas de saurópodos, formando parte de una radiación exclusiva de este parte de Laurasia (Upchurch, 1998). De todas maneras, tal y como apuntan Harris & Dodson (2004) esta agrupación podría ser el resultado de un artefacto por escasez de material.

La posición de *Galvesaurus* es la misma en los dos árboles resultantes (Fig. 6), la cual también se mantiene cuando se incluyen los taxones excluidos de este aná-

lisis. En todas las posibilidades *Galvesaurus* se incluye en Neosauropoda y por tanto fuera de los cetiosáuridos como había sugerido Sánchez-Hernández (2005) y muy alejado de *Losillasaurus*, el otro saurópodo descrito en la Formación Villar del Arzobispo. En los dos árboles, *Galvesaurus* se posiciona en el clado Macronaria de Wilson & Sereno (1998) y Wilson (2002) y como grupo hermano de los Titanosauriformes (*sensu* Salgado *et al.*, 1997, y Wilson, 2002). Si tomamos la hipótesis filogenética de Upchurch *et al.* (2004) también se incluiría en Macronaria y en Camarasauromorpha, como grupo hermano de Titanosauriformes.

Si exploramos los caracteres se puede observar que la presencia de vértebras cervicales opistocélicas y de arcos neurales más altos que el centro vertebral en las vértebras cervicales son dos de las sinapomorfías de Eusauropoda (Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004), lo que permite la inclusión de *Galvesaurus* en este clado. Dentro de los eusaurópodos basales (eusaurópodos no-neosaurópodos) existen varios géneros, algunos de los cuales han sido agrupados de diversas maneras según los autores. La presencia de pleurocelos en la vértebras presacras como los que presenta *Galvesaurus* es una sinapomorfía del clado *Patagosaurus* + ((Omeisauridae) + (*Jobaria* + Neosauropoda)) de Wilson (2002), y lo diferencia por tanto de taxones más primitivos como *Shunosaurus* (ver Zhang, 1988).

Sánchez-Hernández (2005) incluye a *Galvesaurus* en Cetiosauridae sin argumentaciones basadas en propuestas filogenéticas. Los representantes de esta familia se sitúan en la base de la radiación Eusauropoda (Upchurch *et al.*, 2004) y por tanto fuera de Neosauropoda. Solo apuntar que los cetiosáuridos son saurópodos típicos del Jurásico Medio (Upchurch & Martin, 2002) y su supuesta presencia en niveles del tránsito Jurásico-Cretácico de la Península Ibérica tendría una gran importancia paleobiogeográfica. Sin embargo, se puede 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 una sinapomorfía de Cetiosauridae (Upchurch *et al.*, 2004). *Galvesaurus* presenta el pleurocelo dividido al menos en las cervicales medias (como GAL00/CL/48) como sucede en otros saurópodos. El segundo es el gran desarrollo de los pleurocelos, en *Galvesaurus* los centros cervicales están neumatizados 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 & Martin, 2002), lo cual es típico de saurópodos primitivos que no han alcanzado el grado de neumatización de las vértebras presente en saurópodos más derivados. Esta exclusión se refuerza al revisar algunos de los caracteres de la vértebra dorsal CLH-16 (renombrada por Sánchez-Hernández como MPG CLH5) ya

mencionados por Barco (2003, 2005) en la que se observa la ausencia de la cara articular anterior del centro vertebral (Lámina 1 de Barco, 2005), pese a lo cual Sánchez-Hernández (2005) la describe como cóncava y por tanto a las vértebras dorsales como anficélicas. Por otro lado, la profundidad de la cara posterior conservada en esta vértebra permite afirmar que articularía con el cóndilo articular convexo de la siguiente dorsal, por tanto sería una vértebra opistocélica, distinta a las de Cetiosauridae.

Los centros vertebrales cervicales más bajos que la cara posterior del centro vertebral (carácter 87 de Wilson, 2002) lo excluye de Omeisauridae según Wilson (2002). El índice de alargamiento de Upchurch (1993) es de 3,2, lo que al ser menor de 4 no permite compararlo con *Mamenchisaurus* y *Omeisaurus* (ver Upchurch *et al.*, 2004). Por el momento, ni en el registro vertebral cervical estudiado en este trabajo, ni en el dorsal (Barco, 2003, 2005) se han observado en *Galvesaurus* caracteres sinapomórficos de Neosauropoda, aunque la presencia de procesos triangulares colgantes en las espinas dorsales posteriores permiten incluirlo en el clado de Wilson (2002) *Jobaria* + Neosauropoda. A pesar de no haberse estudiado en este trabajo el registro axial caudal, se ha observado con claridad la ausencia de procesos proximales de los arcos hemales fusionadas (*crus bridging dorsal margin* en términos de Wilson, 2002), lo que sí es definido por este autor como una sinapomorfía de Neosauropoda y permite incluir a *Galvesaurus* en dicho clado.

Es en esta parte del cladograma donde se complica la posición de *Galvesaurus*, ya que presenta algunos caracteres que han sido considerados sinapomorfías de diferentes clados. Comparte con Diplodocoidea la presencia de costillas cervicales cortas (Wilson, 2002). Este carácter lo presenta *Haplocanthosaurus*, y por eso Wilson (2002) lo incluye en Diplodocoidea, sin embargo este género está incluido por otros autores en Macronaria (Upchurch *et al.*, 2004). Según esta hipótesis filogenética, las costillas cervicales cortas sería un carácter de Neosauropoda y no exclusivo de Diplodocoidea. Dentro de los diplodocoideos la inclusión de *Galvesaurus* en Diplodocidae + Dicraeosauridae queda totalmente descartada debido a la ausencia de espina bífida en las vértebras presacras, además de la ausencia de *cprl* dividida en cervicales, propia de Diplodocidae, y la espina neural dorsal sin forma de “pétalo” y con una proporción menor de 4 con respecto a la altura del centro vertebral propia de Dicraeosauridae (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004). Con el rebaquisáurido *Rayosaurus tessonei* (Calvo & Salgado, 1995) comparte la presencia de una lámina accesoria en las cervicales que conecta la *podl* con la *sprl*, aunque en *Galvesaurus* es más prominente y separa a dos cavidades neumáticas mucho más profundas. Como se menciona anteriormente, carece de una espina neural en forma de “pétalo” que también es una sinapomorfía de Rebbachisauridae. La presencia de procesos triangulares colgantes en las espinas dorsales

descarta definitivamente que *Galvesaurus* pueda ser asignado a Rebbachisauridae + (Diplodocidae + Dicraeosauridae). Algunos autores (Royo-Torres & Canudo, 2003) habían sugerido que este saurópodo podría estar incluido en Diplodocoidea a partir de la presencia de láminas pre y postespinal en la vértebra dorsal CLH-16, entre otros caracteres lo cual ya fue descartado en la descripción detallada realizada posteriormente (Barco, 2003, 2005).

Dentro del clado Macronaria se puede descartar su inclusión en Titanosauria por carecer de pleurocelos profundos y divididos en las cervicales (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004). La presencia de hiposfeno en el registro dorsal de *Galvesaurus* (Barco, 2003, 2005) reforzaría esta afirmación ya que los titanosaurios han perdido esta estructura (Apesteguía, 2005). Así mismo se puede descartar que esté incluido en Somphospondyli, ya que este clado presenta una laminación reducida en las vértebras presacras (Wilson, 2002), lo cual no es el caso de *Galvesaurus*. En cambio Titanosauriformes se caracteriza según Wilson (2002) por la presencia de vértebras cervicales medias muy alargadas, con una relación longitud / altura de la cara posterior del centro vertebral mayor de 4, y por la existencia de vértebras presacras con tejido neumatizado. La cervical GAL00/CL/48 presenta un índice de alargamiento de 3,2, pero este índice definido por Upchurch (1993), toma la dimensión lateromedial de la cara posterior del centro y no la dorsoventral. Si calculamos la relación propuesta por Wilson (2002), vemos que es superior a 5, por lo que a pesar de la deformación a la que ha sido sometida GAL00/CL/48 durante la fosilización, permite asignarle el estado derivado. Por otro lado las vértebras cervicales de *Galvesaurus* presentan un tejido con *camellae* similar al que pueden presentar los braquiosáuridos (Wedel *et al.*, 2000). Además la vértebra dorsal CLH-16 presenta un centro vertebral totalmente neumatizado por grandes y pequeñas *camerae* aparentemente sin desarrollo de *camellae*, también ausentes en el arco neural. Teniendo en cuenta que el carácter 77 de Wilson (2002) esta definido: *Presacral bone texture: solid (0); spongy, with large, open internal cells, camellate, Galvesaurus* presenta un estado derivado.

Por otro lado, pese a no haberse conservado la cara anterior del centro vertebral dorsal, es posible interpretar que el centro es opistocélico (sinapomorfía de Macronaria de Wilson, 2002) debido a la marcada concavidad de la cara posterior, ausente en centros anficélicos de saurópodos.

CONCLUSIONES

El estudio de las vértebras cervicales de *Galvesaurus herreroi* ha permitido aportar nueva información sobre la posición sistemática de este taxón, incluido por algunos autores en Cetiosauridae, una familia de saurópodos del Jurásico, pero sin representantes en el Cretácico. Los nue-

vos datos confirman la propuesta inicialmente realizada por Barco (2005) de situar a *Galvesaurus* en los neosaurópodos. Su adscripción a un nodo más inclusivo hay que tratarlo con prudencia ya que esta parte del cladograma tiene una cierta indefinición. De acuerdo con la revisión de sinapomorfías relativas al registro cervical y dorsal, *Galvesaurus* es un Neosauropoda con un mosaico de caracteres presentes en diplodocoideos basales y en Titanosauriformes. Además, teniendo en cuenta que hay géneros situados en la base de Neosauropoda, tales como *Haplocanthosaurus* [que según la propuesta filogenética de Barco (2005) podrían estar taxonómicamente relacionado con *Galvesaurus*], preferimos clasificar a *Galvesaurus* por el momento como Neosauropoda indet. El estudio completo del ejemplar nos permitirá confirmar la actual hipótesis filogenética que lo sitúa entre los Macronaria.

AGRADECIMIENTOS

Ismael Gonzalvo y su familia nos permiten excavar en su propiedad, donde está el yacimiento de "Cuesta Lonsal-1". Y si de excavar o preparar se trata, debemos acordarnos de Cristóbal, Javi, Alfredo, Luismi y Rafa, y del buen hacer que, desde 2000, ha demostrado el equipo técnico de Paleoymás S.L. A los doctores José Ignacio Ruiz-Omeñaca y Leonardo Salgado por su ayuda a lo largo del desarrollo de la excavación y preparación de los fósiles y sus sugerencias sistemáticas. Los comentarios y la revisión de los doctores Pereda-Suberbiola, Casanovas-Cladellas y del editor doctor Gozalo han mejorado el texto inicial. Al Ministerio de Educación y Ciencia y el FEDER (proyecto CGL2004 403393), al Departamento de Ciencia y Universidades (Grupos Consolidados 2005-2006), al Instituto de Estudios Turolenses, la empresa Paleoymás y sobre todo, a la Dirección General de Patrimonio Cultural del Departamento de Educación, Cultura y Deportes quien se ha implicado de lleno, especialmente en esta última parte del proyecto financiando el grueso de las actuaciones. Zarela Herrera del Servicio de Fotografía Paleontológica de la Universidad de Zaragoza ha realizado las fotografías utilizadas en las figuras 2, 3 y 4. Rupert Glasgow nos ha ayudado con el resumen en inglés.

REFERENCIAS

- Apesteguía, S. 2005. Evolution of the Hyposphene-Hypantrum complex within Sauropoda. In: *Thunder-Lizards. The Sauropodomorph Dinosaurs* (Eds. V. Tidwell & K. Carpenter). Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis, 248-267.
- Bádenas, B., Salas, R. & 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.
- Barco, J. L. 1999. Two proximal cervical vertebrae of Sauropoda (Saurischia) in the Thitonian-Berriasian (Jurassic-

- Cretaceous transition) from Galve (Teruel, Spain). *Abstracts of the Fourth European Workshop on Vertebrate Palaeontology*, Albarracín, 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 (inéedita).
- 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. & Ruiz-Omeñaca, J. I. 2001. 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 la Sociedad Española de Paleontología* (Eds. G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene & B. Azanza). Sociedad Española de Paleontología y Universidad de Zaragoza, Zaragoza, **1**, 239-246.
- Barco, J. L., Canudo, J. I., Cuenca-Bescós, G. & Ruiz-Omeñaca, J. I. 2004a. 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* (Eds. O. Dostal, R. Gregorova and M. Ivanov), Brno, 7.
- Barco, J. L., Ruiz-Omeñaca, J. I., Canudo, J. I., Cuenca-Bescós, G., Amo Sanjuán, O., Pérez-Lorente, F., Rubio, C. & Herrero, M. A. 2004b. *Guía del Parque Paleontológico de Galve*. Ed. Ayuntamiento de Galve y Paleomías, Zaragoza, 1-109.
- Barco, J. L., Canudo, J. I., Cuenca-Bescós, G. & Ruiz-Omeñaca, J. I. 2005. Un nuevo dinosaurio saurópodo *Galvesaurus herreroi* gen. nov., sp. nov., del tránsito Jurásico-Cretácico en Galve (Teruel, NE de España). *Naturaleza Aragonesa*, **15**, 4-17.
- Bonaparte, J. F. 1986. Los dinosaurios (Carnosaurios, Allosauridés, Sauropodes, Cétiosauridés) du Jurassique moyen de Cerro Cándor (Chubut, Argentina). *Annales de Paléontologie*, **72**, 247-289.
- Bonaparte, J. F. & 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.
- Buscalioni, A. D. & Sanz, J. L. 1990. The small crocodile *Bernissartia fagesii* from the Lower Cretaceous of Galve (Teruel, Spain). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **60**, 129-150.
- Calvo, J. O. & 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. & 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., Cuenca-Bescós, G., Ruiz-Omeñaca, J. I. & 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. & 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. & Ruiz-Omeñaca, J. I. 2001. 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., Ruiz-Omeñaca, J. I., Barco, J. L., Cuenca-Bescós, G. & Royo-Torres, R. 2004. Comentarios a "Asociación faunística de vertebrados mesozoicos de la localidad de Galve (Teruel)" de B. Sánchez Hernández (*Estudios Geológicos*, 58 (2002), 189-193). *Estudios geológicos*, **60**, 49-52.
- Canudo, J. I., Aurell, M., Barco, J. L., Cuenca-Bescós, G. & Ruiz-Omeñaca, J. I. 2005. Los dinosaurios de la Formación Villar del Arzobispo (Titónico medio-Berriasiense inferior) en Galve (Teruel). *Geogaceta*, **38**, 39-42.
- Casanovas, M. L., Santafé, J. V. & Sanz, J. L. 2001. *Losillasaurus giganteus*, un nuevo saurópodo del tránsito Jurásico-Cretácico de la cuenca de "Los Serranos" (Valencia, España). *Paleontología i Evolució*, **32-33**, 99-122.
- Cuenca-Bescós, G., Amo, O., Aurell, M., Buscalioni, A. D., Canudo, J. I., Laplana, C., Pérez Oñate, J., Ruiz-Omeñaca, J. I., Sanz, J. I. & Soria, A. R. 1994. Los vertebrados del tránsito Jurásico-Cretácico de Galve (Teruel). *Comunicaciones de las X Jornadas de Paleontología*, Madrid, 50-53.
- Cuenca-Bescós, G., Canudo, J. I., & Ruiz-Omeñaca, J. I. 1997. Dinosaurios del tránsito Jurásico Cretácico en Aragón. In: *Vida y ambientes del Jurásico* (Eds. J. A. Gámez & E. Liñán). Institución Fernando el Católico, Zaragoza, 193-221.
- Cuenca-Bescós, G., Amo, O., Barco, J. L., Canudo, J. I., Royo-Torres, R. & Ruiz-Omeñaca, J. I. 1999. Dinosaurios de Aragón. *Zubia*, **17**, 229-251.
- Curry Rogers, K. 2005. Titanosauria: a phylogenetic overview. In: *The Sauropods: Evolution and Paleobiology* (Eds. K. A. Curry Rogers & J. A. Wilson). University of California Press, Berkeley, 50-103.
- Díaz, M., Yébenes, A., Goy, A. & 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 & F. Westphal). Attempto Verlag, Tübingen, 67-72.
- Egger, J. G. 1902. Der Bau der Orbitolinen und verwandter Foramen. *Academie der Wissenschaften München, Mathematisch und Physik*. **21**, 585
- Hardenbol, J., Thierry, J., Farley, M. B., Jacquin, T., De Gracianski, P. C. & 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. & P. R. Vail). Society for Sedimentary Geology Special, **60**, charts 1-8.
- Harris, J. D. & Dodson, P. 2004. A new diplodocoid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Acta Palaeontologica Polonica*, **49**, 197-210.
- 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.
- Huene, F. Von, 1932. Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. *Monographien zur Geologie und Palaeontologie*, **1**, 1-361.
- Janensch, W. 1950. Die Skelettrekonstruktion von *Brachiosaurus brancai*. *Palaeontographica, Suppl.*, **7**, 97-103.
- Lehman, T. M. & 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.
- Marsh, O. 1878. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Pt. I. *American Journal of Science*, **3**, 411-416.
- Martin, V., Buffetaut, E. & 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**, 1085-1092.
- Martin, V., Suteethorn, V. & Buffetaut, E. 1999. Description of the type and referred material of *Phuwiangosaurus sirindhornae* Martin, Buffetaut & Suteethorn, 1994, a sauropod from the Lower Cretaceous of Thailand. *Oryctos*, **2**, 39-91.
- McIntosh, J. S. 1990. Sauropoda. In: *The Dinosauria* (Eds. D. B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska). University of California Press, Berkeley, 345-390.
- 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.
- Pérez-Lorente, F., Cuenca-Bescós, G., Aurell, M., Canudo, J. I., Soria, A. R. & Ruiz-Omeñaca, J. I. 1997. Las Cerradicas tracksite (Berriasian, Galve, Spain): Growing evidence for quadrupedal ornithomorphs. *Ichnos*, **5**, 109-120.
- Pérez-Oñate, J., Cuenca-Bescós, G. & Sanz, J. L. 1994. Un nuevo saurópodo del Jurásico Superior de Galve (Teruel). *Comunicaciones de las X Jornadas de Paleontología, Madrid*, 159-162.
- 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. & Canudo, J. I. 2004. 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, Logroño, 313-334.
- Ruiz-Omeñaca, J. I., Canudo, J. I., Aurell, M., Bádenas, B., Barco, J. L., Cuenca-Bescós, G. & Ipas, J. 2004. Estado de las investigaciones sobre los vertebrados de Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Galve (Teruel). *Estudios Geológicos*, **60**, 179-202.
- Salas, R., Guimerá, J., Mas, R., Martín-Closas, C., Meléndez, A. & Alonso, A. 2001. Evolution of the Mesozoic Central Iberian Rift System and its Cenozoic inversion (Iberian chain). In: *Peritethyan rift/wrench basins and passive margins* (Eds. W. Cavazza, A. Robertson & P. A. Ziegler). *Mémoires du Muséum d' Histoire Naturelle*, **186**, 145-185.
- Salgado, L., Coria, R. A. & Calvo, J. O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, **34**, 3-32.
- Sánchez-Hernández, B. 2005. *Galvesaurus herreroi*, a new sauropod dinosaur from Villar del Arzobispo Formation (Tithonian-Berriasian) of Spain. *Zootaxa*, **1034**, 1-20.
- Sánchez-Hernández, B. 2006. The new sauropod from Spain: *Galvesaurus* o *Galvesaurus*? *Zootaxa*, **1201**, 63-68.
- Santafé-Llopis, J. V., Casanovas-Cladellas, M. L., Sanz-García, J. L. & Calzada-Badía, S. 1981. Un nuevo yacimiento de Dinosaurios en le Aptiense inferior de Morella (Castellón). *Acta geologica Hispanica*, **16**, 139-143.
- Sanz, J. L., Buscalioni, A. D., Casanovas, M. L. & Santafé, J. V. 1987. Dinosaurios del Cretácico Inferior de Galve (Teruel, España). *Estudios geológicos, volumen extraordinario Galve-Tremp*, 45-64.
- Sanz, J. L., Powell, J. E., Le Loeuff, J., Martínez, R. & Perea-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. C., Beck, A. L., Dutheil, D. B., Larsson, H. C. E., Lyon, G. H., Moussa, B., Sadleir, R. W., Sidor, C. A., Varrichio, D. J., Wilson, G. P. & Wilson, J. A. 1999. Cretaceous sauropods from the Sahara and the Uneven Rate of Skeletal Evolution Among Dinosaurs. *Science*, **286**, 1342-1347.
- Sereno, P. C. & Wilson, J. A. 2005. Structure and evolution of a sauropod tooth battery. In: *The Sauropods: Evolution and Paleobiology* (Ed. K. A. Curry Rogers & J. A. Wilson). University of California Press, Berkeley, 157-177.
- Soria, A. R., Meléndez, A., Cuenca-Bescós, G., Canudo, J. I. & 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 & M. Aurell). Universidad de Zaragoza, 91-141.
- Swofford, D. L. 2001. PAUP*. *Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods)*. Version 4. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Upchurch, P. 1993. *The Anatomy, Phylogeny and Systematics of the Sauropod Dinosaurs*. PhD. Thesis University of Cambridge, 1-483 (inédita).

- Upchurch, P. 1998. The Phylogenetic Relationships of Sauropod Dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **124**, 43-103.
- Upchurch, P. & Martin, J. 2002. The Rutland *Cetiosaurus*: The anatomy and relationships of a middle Jurassic British Sauropod Dinosaur. *Palaeontology*, **45**, 1049-1074.
- Upchurch, P., Barrett, P. M. & Dodson, P. 2004. Sauropoda. In: *The Dinosauria. 2nd Edition* (Eds. D. B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska). University of California Press, Berkeley, 259-322.
- Wedel, M. J. 2003. The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**, 344-357.
- Wedel, M. J., Cifelli, R. & Sanders, K. 2000. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Palaeontologica Polonica*, **45**, 343-388.
- Weishampel, D. B., Barrett, P. M., Coria, R., Le Loeuff, J., Xu, X., Zhao, X., Shani, A., Gomani, E. M. P. & Noto, C. R. 2004. Dinosaur Distribution. In: *The Dinosauria. 2nd Edition* (Eds. D. B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska). University of California Press, Berkeley, 517-606.
- 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. & 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.
- Zhang, Y. 1988. The Middle Jurassic dinosaur fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan. *Journal of the Chengdu College of Geology*, **3**, 1-87.

Manuscrito recibido: 17 de Julio, 2006
Manuscrito aceptado: 20 de Octubre, 2006

APÉNDICE I

Wilson (2002) lista 234 caracteres usados en la matriz de caracteres de este trabajo. Se han redimensionado algunos de los caracteres que a continuación se detallan.

- C 102: "Middle and posterior dorsal neural spines, shape: tapering or not flaring distally (0); flared distally, with pendant, triangular lateral processes (1)". Wilson (2002) considera que los titanosaurios tienen el estadio derivado, pero les falta este proceso pendiente. Por esta razón hemos considerado que *Alamosaurus*, *Rapetosaurus*, *Opisthocoelicaudia* and *Saltasaurus* presentan el estadio primitivo (0).
- C 103: "Middle and posterior dorsal neural arches, 'infradiapophyseal' pneumatopore between acdl and pcld". Lo hemos sustituido por la definición del C172 de Curry-Rogers (2005): "Infradiapophyseal pneumatic foramen; absent (0); present (1)". Con esta definición *Camarasaurus*, *Brachiosaurus*, *Euhelopus* and *Opisthocoelicaudia* presentan el estadio derivado.
- C 110: "Sacral vertebrae contributing to acetabulum". Wilson (2002) considera que *Isasaurus colberti* and *Saltasaurus* tienen un valor de 2, pero en su definición del carácter solo lista un carácter primitivo (0) y un estadio derivado (1), por esta razón hemos dado un 1 en nuestra matriz para estos dos taxones.
- C116: "First caudal centrum, articular face: flat (0); procoelous (1); opisthocoelous (2); biconvex (3)". Consideramos que el estadio opistocélico no es necesariamente un estadio derivado del procélico y es más parsimonioso interpretarlo como un estadio derivado de un estadio anficélico. Por esta razón hemos considerado este carácter como cara articular del centro de la primera caudal: plana o anficélica (0), procélica, opistocélica o biconvexa (1). Por tanto, *Alamosaurus*, *Neuquensaurus* and *Opisthocoelicaudia* presentan el estadio derivado.
- C118: "First caudal centra (excluding the first), articular face shape: amphiplatyan or platycoelous (0); procoelous (1); opisthocoelous (2)". Se ha cambiado por la misma razón que el carácter 116.
- C130: "Anterior caudal transverse process, acdl lamina shape: single (0); divided (1)". A los taxones que no presentan acdl (C 129 de Wilson, 2002) se les ha dado un valor 9 (ausente) para el C130
- C172: "Humerus-to-femur ratio: less than 0.60 (0); 0.60 or more (1)". Wilson (2002) en su descripción del carácter asume como el estadio derivado (1) valores superiores a 0,60. Sin embargo da para *Brachiosaurus* un valor de 2. La matriz de Wilson (2002) atribuye el estadio derivado a todos los saurópodos conocidos con fémur y húmero. En nuestro estudio consideramos que valores por debajo de 0,60 es el estadio primitivo (0) y dos estadios derivados, uno entre 0,60 y 0,90 (1) y otro, presente en *Brachiosaurus*, por encima de 0,90 (2)

Además se han añadido dos caracteres más:

- C235: "Location of neural arches of the middle caudal vertebrae: midpoint centrum (0); anterior half of centrum (1)" (Salgado *et al.*, 1997).
- C236: "Prominent rounded process on the lateral portion of the proximal end of the humerus: absent (0), present (1)" (Upchurch *et al.*, 2004).

