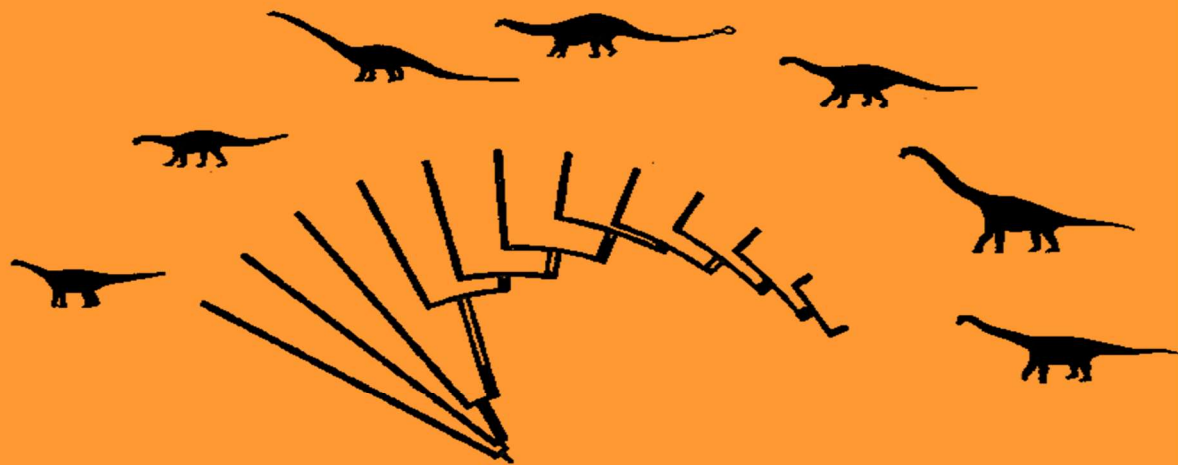


NUEVAS APORTACIONES A LA POSICIÓN FILOGENÉTICA DEL SAURÓPODO *GALVESAUROS HERREROI* DEL TRÁNSITO JURÁSICO-CRETÁCICO EN GALVE (TERUEL)

Trabajo Final del Máster: Geología Técnicas y Aplicaciones

Septiembre 2017



Manuel Pérez Pueyo

Directores: José Ignacio Canudo

José Luis Barco

ÍNDICE

1. Resumen	2
2. Abstract.....	2
3. Introducción y antecedentes	3
3.1. El saurópodo <i>Galvesaurus</i>	4
4. Objetivos	5
5. Metodología	6
5.1. Revisión bibliográfica	6
5.2. Trabajo de campo.....	6
5.3. Trabajo de gabinete	7
6. Marco geográfico y geológico	8
6.1. Situación geográfica y geológica	8
6.2. Estratigrafía y contexto sedimentario	10
6.3. Contexto paleogeográfico	12
7. Descripción de resultados	13
7.1. Estratigrafía de detalle.....	13
7.2. Estudio Paleontológico.....	20
7.2.1. Nomenclatura utilizada.....	20
7.2.2. Sistemática paleontológica.....	22
7.2.3. Material estudiado.....	25
7.3. Análisis filogenético.....	42
8. Interpretación y discusión	48
8.1. Edad de <i>Galvesaurus</i>	48
8.2. Posición filogenética de <i>Galvesaurus</i>	49
8.3. Implicaciones paleobiogeográficas.....	53
9. Conclusiones	53
10. Bibliografía	54

ANEXOS

1. Resumen

Galvesaurus herreroi es un saurópodo que fue descubierto en la Formación Villar del Arzobispo (Titoniense medio-superior), en el término municipal de Galve (Teruel) y fue definido por Barco *et al.*, (2005). Sus relaciones filogenéticas no están totalmente claras, por lo que se ha llevado a cabo un análisis filogenético, utilizando la matriz de Carballido *et al.*, (2015). Los caracteres de *Galvesaurus* se han codificado basándose en la descripción de los restos de *Galvesaurus* publicados y en la descripción de tres fósiles nuevos: una vértebra cervical, un coracoides y un fragmento de pubis. Los resultados del análisis inducen a proponer la inclusión de *Galvesaurus* en la base del clado Diplodocoidea.

Así mismo, se ha realizado un estudio estratigráfico, sitúa el yacimiento de *Galvesaurus* en la parte baja de la Formación Villar del Arzobispo, asignándole al saurópodo una edad de Titoniense medio-superior. Estos nuevos marcos filogenético y cronológico permiten establecer relaciones entre *Galvesaurus* y los sauroópodos diplodocoideos basales de Norteamérica, reforzando así la hipótesis de que hubo flujo de faunas entre Iberia y Norteamérica durante el tránsito Jurásico-Cretácico.

2. Abstract

Galvesaurus herreroi is a sauropod which was discovered in Villar del Arzobispo Formation (middle-upper Tithonian), in the municipality of Galve (Teruel) and was defined by Barco *et al.*, (2005). Its phylogenetic relations are not totally clear, and so a phylogenetic analysis has been carried out, using the matrix published by Carballido *et al.*, (2015). The characters of *Galvesaurus* were coded based on the description of the published remains of *Galvesaurus* and on the description of three new fossils: a cervical vertebrae, a coracoid and one pubes fragment. Analysis results lead to suggest the inclusion of *Galvesaurus* at the base of Diplodocoidea clade.

Likewise, a stratigraphic study has been done, setting *Galvesaurus* site in the lower part of Villar del Arzobispo Formation, assigning the sauropod a middle-upper Tithonian age. These new phylogenetic and chronological frameworks allow to establish relations between *Galvesaurus* and North American basal diplodocoidea, sauropods, thus strengthen the hypothesis of fauna flows between Iberia and North America during Jurassic-Cretaceous transition.

3. Introducción y antecedentes

El tránsito Jurásico-Cretácico de la Cordillera Ibérica en la provincia de Teruel está representado por los materiales de la Formación Villar del Arzobispo y la Formación Aguilar del Alfambra, constituidas por depósitos de carácter continental y transicional (Díaz-Molina y Yébenes, 1987; Aurell *et al.*, 2016). Estas formaciones presentan unos afloramientos bastante extensos, estando presentes en varias de las subcuencas mesozoicas de la Cordillera Ibérica. Además presentan un contenido abundante en restos de vertebrados fósiles (Díaz-Molina *et al.*, 1984; Cuenca-Bescós *et al.*, 1997; Barco, 2009). La edad de estas dos formaciones ha sido reajustada recientemente en la subcuenca de Galve, fijando una edad de Titoniense medio-superior para la Formación Villar del Arzobispo y una edad de Titoniense superior-Berriasiense medio para la Formación Aguilar del Alfambra (Aurell *et al.*, 2016), lo que ha permitido mejorar la datación de los yacimientos de vertebrados de estas formaciones.

Sedimentológicamente, la Formación Villar del Arzobispo está compuesta por niveles terrígenos (arcillas y areniscas) y carbonatados (calizas), los cuales corresponden a depósitos que varían entre marinos someros a costeros transicionales (Díaz-Molina y Yébenes, 1987; Aurell *et al.*, 1994), con ambientes de llanuras deltaica y bahía. Este carácter transicional que tiene la formación se ve reflejado también en la abundancia de restos de vertebrados continentales y de icnitas de dinosaurios (Díaz-Molina *et al.*, 1984; Castanera *et al.*, 2010, 2011; Aurell *et al.*, 2016). Hay identificados más de 50 yacimientos con restos de vertebrados en esta formación (Barco, 2009), tanto en la provincia de Valencia como en la de Teruel. Se encuentran representados 4 grandes grupos de dinosaurios (ornitópodos, terópodos, saurópodos y tireóforos), entre los que destacan el estegosaurio *Dacentrurus* (Cobos *et al.*, 2008) y los saurópodos *Losillasaurus* (Casanovas *et al.*, 2001), *Turiasaurus* (Royo-Torres *et al.*, 2006), y *Galvesaurus* (Barco *et al.*, 2005a)

La localidad de Galve, en la provincia de Teruel, es conocida por los abundantes restos de dinosaurios y otros vertebrados que han aparecido en su término municipal, con hallazgos que van desde el Titoniense (la ya mencionada Formación Villar del Arzobispo) hasta el Barremiense. Entre ellos destaca *Aragosaurus ischiaticus* (Sanz *et al.*, 1987), del Cretácico Inferior, el primer dinosaurio definido en España, o los ornitópodos

Delapparentia turolensis (Ruiz-Omeñaca, 2011), *Gideonmantellia sanjuanensis* (Ruiz-Omeñaca et al., 2012) y *Iguanodon galvensis* (Verdú et al., 2015); además de numerosos yacimientos de icnitas, como Las Cerradicas (Castanera et al., 2011) o JMH (Castanera et al., 2010).

3.1. El saurópodo *Galvesaurus*

Entre los hallazgos fósiles en la Formación Villar del Arzobispo que aflora en el sinclinal de Galve, destaca el saurópodo *Galvesaurus herreroi* (Barco et al., 2005a). Los primeros restos de este saurópodo fueron descubiertos por un vecino de la localidad, José María Herrero, que identificó el lugar del yacimiento, denominado Cuesta Lonsal, en la década de los 80. El Sr. Herrero procedió a extraer aquellos restos del yacimiento que se encontraban en superficie. Con las actuaciones de José María Herrero se recuperaron del yacimiento la vértebra cervical CL-2, la vértebra dorsal CLH-16, cinco vértebras caudales, una escápula, los dos húmeros, y algunas costillas entre otros restos; depositándose en el Museo Paleontológico de Galve. Por otro lado, las actuaciones de los investigadores de la Universidad de Zaragoza (Grupo Aragosaurus) en 1993, 2000 y 2001, extrajeron del yacimiento dos vértebras cervicales, una espina dorsal, una vértebra caudal, el sacro, varias costillas y restos indeterminados, depositados tanto en el Museo Paleontológico de Galve como en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza (actualmente el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza).

Paralelamente a las excavaciones, se comenzó la preparación y estudio de los huesos, clasificándose de manera preliminar al saurópodo de Cuesta Lonsal como Camarasauridae indet. (Pérez-Oñate et al., 1994) basándose en caracteres de la vértebra dorsal. Posteriormente conforme se fueron obteniendo y preparando nuevos restos, los investigadores de Aragosaurus llegaron a la conclusión de que el saurópodo de Cuesta Lonsal representaba una nueva especie, por lo que en junio de 2005 se publicó en la revista *Naturaleza Aragonesa* (Barco et al., 2005a), con el nombre de *Galvesaurus herreroi* y se incluyó en clado Neosauropoda. Ese mismo año, apareció publicado en la revista *Zootaxa* (Sánchez-Hernández, 2005) el saurópodo *Galveosaurus herreroi*, basado en los mismos fósiles estudiados por Barco et al., (2005a). Esto se debe a que el holotipo se encontraba depositado en el Museo Paleontológico de Galve, donde la investigadora pudo acceder al material. Esta autora incumplió las recomendaciones éticas de la

Comisión de Nomenclatura Zoológica, puesto que conocía que el saurópodo de Cuesta Lonsal estaba siendo investigado por el equipo de la Universidad de Zaragoza y formaba parte de la tesis doctoral de José Luis Barco (Barco, 2009; Barco y Canudo, 2012), por lo que el nombre correcto es *Galvesaurus herreroi*, siendo “Galveosaurus” un sinónimo menor.

Sánchez-Hernández (2005) incluyó al saurópodo de Cuesta Lonsal en Cetiosauridae (Eusauropoda no Neosauropoda). Investigaciones posteriores han incluido a *Galvesaurus* en otros clados distintos de Cetiosauridae, como Turiasauria (Royo-Torres *et al.*, 2006), y los propios investigadores de Aragosaurus han modificado su clasificación conforme se han estudiado y revisado los restos, clasificándolo actualmente como Macronaria no Titanosauriforme (Barco, 2009; Barco y Canudo, 2012). Sin embargo, hay que señalar que la posición filogenética de este dinosaurio sigue presentando un grado de incertidumbre alto, puesto que parte del esqueleto no se ha recuperado, lo que conlleva una cierta pérdida de información; y por otro lado, hay pocos taxones de saurópodos en la parte del cladograma donde se sitúa *Galvesaurus* y generalmente mal preservados, por lo que las relaciones filogenéticas no están del todo claras.

Estos antecedentes son lo suficientemente relevantes para plantear la realización del siguiente Trabajo de Fin de Máster y realizar un nuevo análisis filogenético de *Galvesaurus*, a fin de revisar su posición filogenética, utilizando para ello una matriz más amplia que las empleadas hasta ahora (Carballido *et al.*, 2015) y con la información que aporta la descripción de restos inéditos de *Galvesaurus*. Por otro lado, la reciente recalibración temporal de las unidades litoestratigráficas de la subcuenca de Galve (Aurell *et al.*, 2016) ha conllevado que se realice un estudio estratigráfico de detalle a fin de ajustar la posición del yacimiento de Cuesta Lonsal dentro de la Formación Villar del Arzobispo y con ello acotar la edad de *Galvesaurus*.

4. Objetivos

El principal objetivo de este trabajo es la elaboración de un cladograma calibrado temporalmente que clarifique las relaciones filogenéticas de *Galvesaurus herreroi*, y las implicaciones paleobiogeográficas que conllevan. Dicho objetivo general se desglosa en los siguientes objetivos concretos:

- Describir los restos de *Galvesaurus* no incluidos en estudios anteriores, aportando nuevos caracteres morfológicos. Los nuevos restos son una vértebra cervical, un coracoides y un fragmento distal de pubis.
- Realizar un análisis filogenético para *Galvesaurus*. Utilizando para ello la matriz de caracteres para saurópodos de Carballido *et al.* (2015), para obtener un cladograma actualizado.
- Fijar la posición estratigráfica del yacimiento de Cuesta Lonsal. Para ello se pretende situar la posición del nivel del yacimiento dentro de la Formación Villar del Arzobispo, y obtener con ello un intervalo de edad para *Galvesaurus* de acuerdo a la nueva propuesta cronoestratigráfica de Aurell *et al.* (2016)
- Interpretar la relevancia paleobiogeográfica de *Galvesaurus*. Una vez elaboradas las hipótesis filogenética y cronológica para *Galvesaurus*, se pretende deducir que implicaciones paleobiogeográficas tiene este saurópodo.

5. Metodología

5.1. Revisión bibliográfica

En primer lugar se ha llevado a cabo una labor de revisión de la bibliografía existente, con el objetivo de obtener toda la información disponible sobre el sinclinal de Galve, su estratigrafía y sus yacimientos paleontológicos, y especialmente lo referente a *Galvesaurus herreroi*. Destacan los artículos de Barco *et al.* (2005a, b, 2006, 2012) y la tesis doctoral de Barco (2009). También se han consultado otras fuentes donde se plantean otras hipótesis filogenéticas para *Galvesaurus*, como es el caso de Sánchez-Hernández (2005) o Royo-Torres *et al.* (2006).

5.2. Trabajo de campo

Se han empleado 2 días de trabajo para la realización de las tareas programadas en los afloramientos cercanos a Galve. Se ha hecho uso de los materiales habituales para el levantamiento de series estratigráficas (metro, vara de Jacob, brújula, papel milimetrado, etc.)

Levantamiento de un perfil estratigráfico de detalle.

La principal labor que se ha realizado ha sido el levantamiento de un perfil estratigráfico de detalle (Perfil Río Alfambra), con 64,69 m de potencia, que engloba a la

parte inferior de la Formación Villar del Arzobispo. Dicho perfil se ha levantado por tramos, agrupando niveles estratigráficos con características comunes. Se han descrito todas las características de la estratificación, litología, textura, estructuras sedimentarias y contenido paleontológico, así como las variaciones en la vertical y la lateral de los niveles, siempre que lo han permitido las condiciones de afloramiento. También se ha identificado y situado el nivel en el que se halla el yacimiento de Cuesta Lonsal.

Documentación fotográfica

Durante el levantamiento del perfil estratigráfico se han tomado fotografías tanto del aspecto general de los tramos estratigráficos como de detalles concretos en determinadas capas (estructuras sedimentarias, textura, fósiles), teniendo especial atención todas aquellas evidencias fósiles de vertebrados: huesos e icnitas. Así mismo, también se han tomado varias fotografías del yacimiento de Cuesta Lonsal y su nivel estratigráfico correspondiente.

5.3. Trabajo de gabinete

Estudio y descripción de restos de *Galvesaurus herreroi*

Se han estudiado los restos existentes de *Galvesaurus* extraídos del yacimiento entre 1980 y 2001, los cuales se encuentran depositados en el Museo Paleontológico de Galve y en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza. La mayoría de los restos estaban ya descritos en varios artículos y sobre todo en la Tesis Doctoral de Barco (2009), por lo que se ha procedido a la revisión y puesta al día de dichas descripciones y a señalar caracteres que estuvieran ausentes en ellas. Por otro lado se ha procedido a describir morfológicamente, por primera vez, los siguientes restos: una vértebra cervical, un coracoides y un fragmento distal de pubis.

La descripción morfológica de los huesos incluye tanto la observación de los caracteres morfológicos como la toma de medidas biométricas.

Análisis filogenético de *Galvesaurus herreroi*

Una vez realizada la descripción morfológica de los huesos, se ha procedido a introducir todos los caracteres morfológicos posibles identificados en *Galvesaurus herreroi* en la matriz de caracteres para saurópodos creada por Carballido *et al.* (2015). Así mismo se han introducido en la matriz 4 nuevos caracteres y se han codificado para

los 74 taxones presentes, con el objetivo de proporcionar información adicional. La codificación de la matriz y el añadido de nuevos caracteres se han realizado mediante la aplicación informática “Mesquite” (Maddison *et al.*, 2017).

Con la matriz terminada, se ha procedido a ejecutar un análisis cladístico mediante el uso de la aplicación “TNT” (Goloboff y Catalano, 2016). Dicha aplicación elabora árboles filogenéticos en base a la matriz de caracteres, y posteriormente busca los árboles más parsimoniosos que son los que han permitido obtener un árbol de consenso con la propuesta filogenética.

Documentación fotográfica

Simultáneamente al estudio morfológico de los huesos de *Galvesaurus herreroi*, se han tomado fotografías generales de los mismos en distintas vistas (craneal, caudal, lateral, medial...) y fotografías de detalle de aquellos elementos significativos que tienen importancia en la definición de caracteres morfológicos. La elaboración de figuras y tratamiento de fotografías se ha realizado con las aplicaciones de Adobe: Illustrator y Photoshop.

6. Marco geográfico y geológico

6.1. Situación geográfica y geológica

Los fósiles de *Galvesaurus herreroi* estudiados en el presente trabajo fueron hallados en las inmediaciones de localidad de Galve, situada en la comarca de Teruel, en la zona central de la provincia homónima (Fig. 1 A). El yacimiento donde aparecieron los restos de *Galvesaurus*, “Cuesta Lonsal” (CL), se encuentra situado aproximadamente a medio kilómetro al oeste de Galve (Fig. 1 B), en un barranco que recibe el mismo nombre. Por otro lado, se ha levantado un perfil estratigráfico, denominado “Río Alfambra” (RA) en una posición más meridional de dicho barranco, cerca del Río Alfambra (Fig. 1 B). La base del perfil se encuentra en las coordenadas UTM 30T 0678370 4502169 y el techo en 30T 0678491 4502218 (*datum* WGS84).

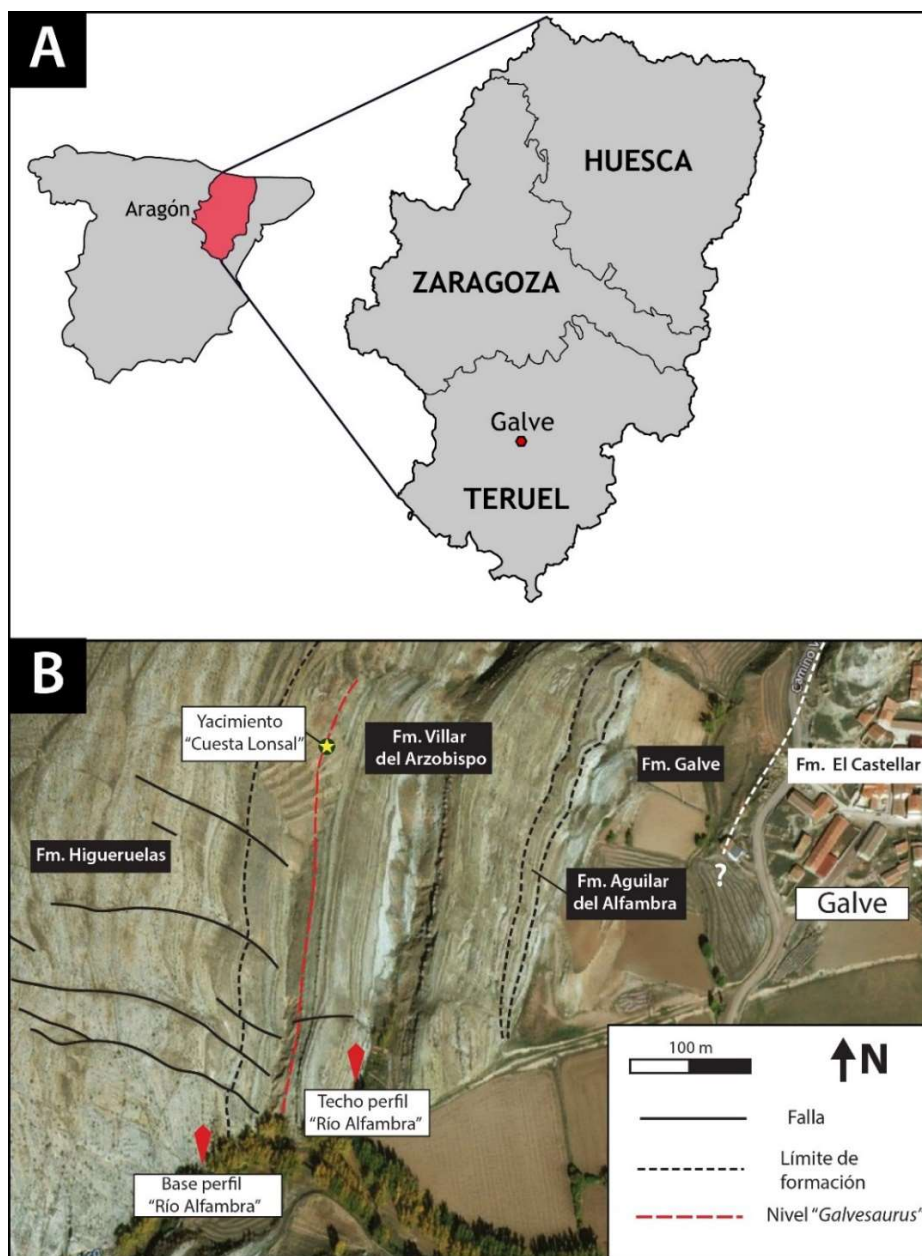


Figura 1.- A) Situación geográfica de Galve (Teruel). B) Foto aérea de detalle de la zona de estudio al O-SO de Galve (disponible en <https://www.bing.com/maps>), en ella aparecen indicados los principales elementos geológicos, así como la posición del yacimiento de Cuesta Lonsal y el perfil RA.

La zona estudiada se encuentra ubicada en la Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica, con una orientación general NO-SE. El entorno de la localidad de Galve se encuentra estructurado por un sinclinal con orientación N-S, formado por materiales del Jurásico Superior y el Cretácico Inferior de sedimentación marina, transicional y continental (Díaz-Molina y Yébenes, 1987; Soria, 1997; Aurell *et al.*, 2016). Estructuralmente, el sinclinal de Galve forma parte de la subcuenca mesozoica de Galve, ubicándose en el sector noroeste de la misma (Fig. 2). La subcuenca de Galve conforma,

junto a otras seis subcuencas, la cuenca mesozoica del Maestrazgo (Salas *et al.*, 2001). La actividad de dicha cuenca comenzó al final Jurásico, y se prolongó hasta el Albiense (Salas *et al.*, 2001; Antolín-Tomás *et al.*, 2007) compartimentando una serie de subcuencas limitadas por fallas normales maestras, que establecían depocentros locales de sedimentación (Fig. 2). Posteriormente, durante el Cenozoico, estas cuencas experimentaron tectónica de inversión durante la fase alpina.

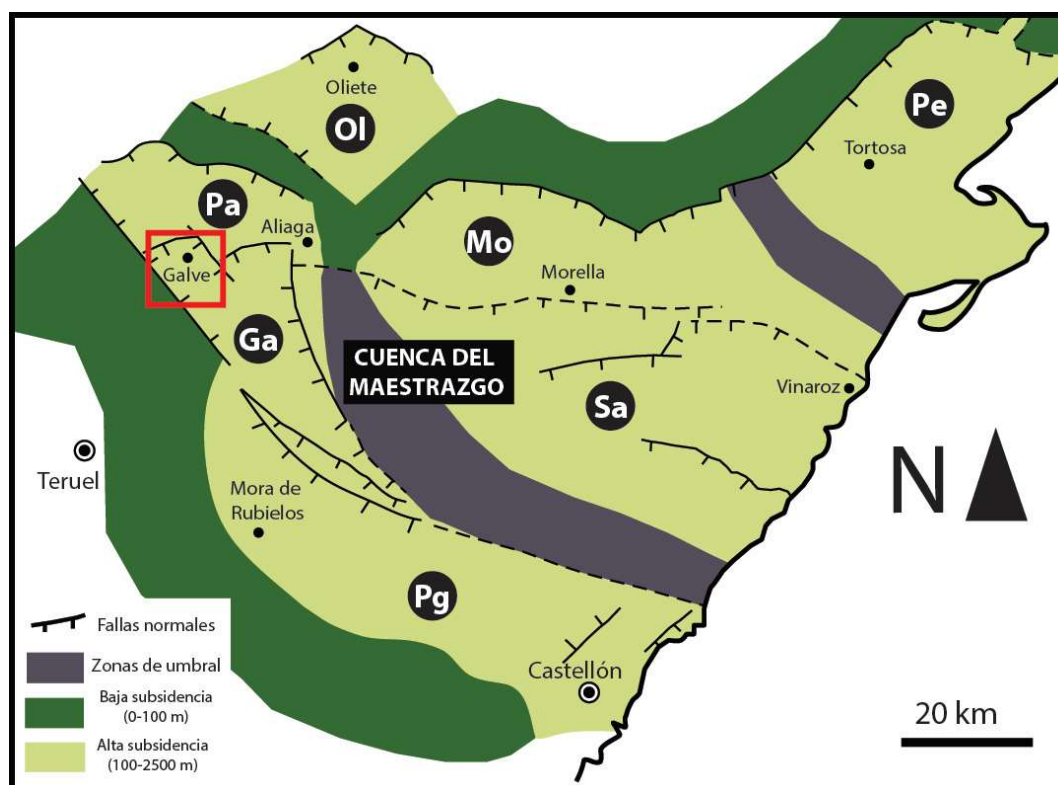


Figura 2.-Paleogeografía de la cuenca sedimentaria del Maestrazgo y sus principales subcuencas durante el Cretácico Inferior (Ga - Galve, Mo - Morella, Ol - Oliete, Pa- Las Parras, Pe - Perelló, Pg - Peñagolosa, Sa - Salzedella (Modificado de Salas *et al.*, 2001 y de Aurell *et al.*, 2016).

6.2. Estratigrafía y contexto sedimentario

El tránsito Jurásico- Cretácico de la subcuenca de Galve está representado por dos unidades litoestratigráficas (Aurell *et al.*, 2016): la Formación Villar del Arzobispo y la Formación Aguilar del Alfambra (Fig. 3). Ambas formaciones corresponden a la unidad informal denominada “ facies Purbeck ”, y en su conjunto equivalen a la unidad 2 de Díaz-Molina y Yébenes (1987), la cual representa la secuencia Titoniense-Berriasiense (J10) definida por Salas *et al.* (2001) (Fig. 3).

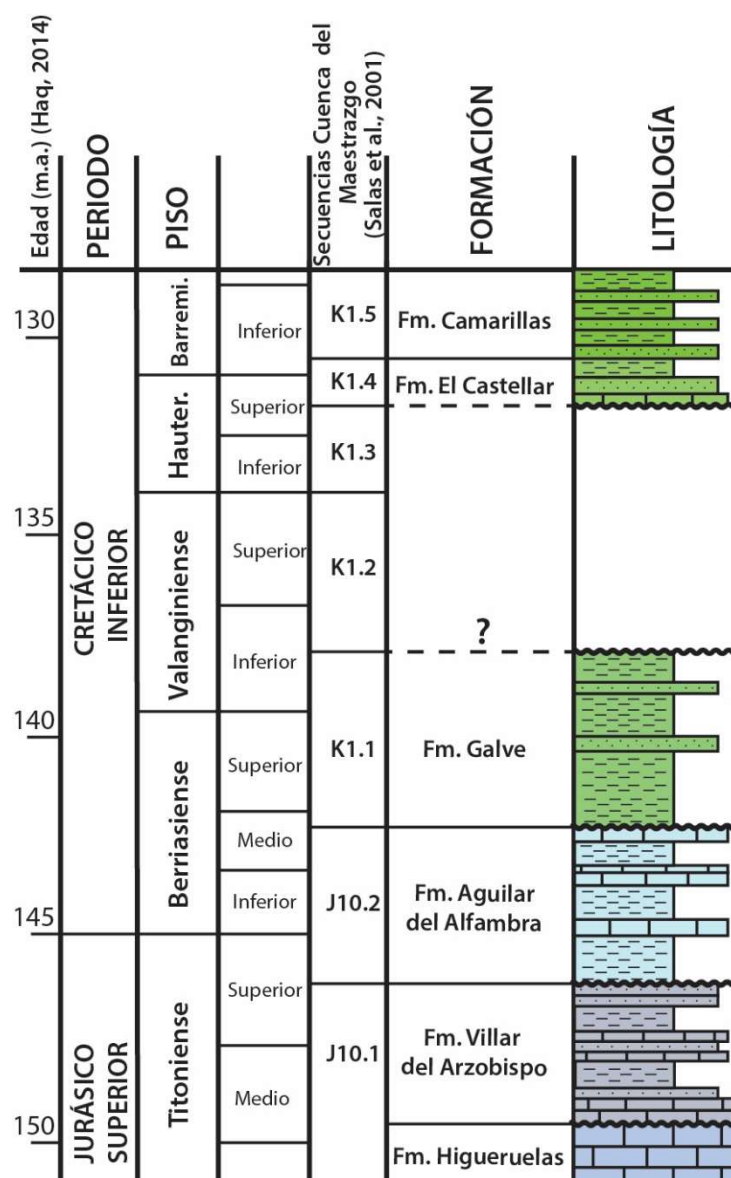


Figura 3.- Columna estratigráfica sintética del tránsito Jurásico-Cretácico en la subcuenca de Galve (modificada de Aurell et al., 2016).

La Formación Calizas, Areniscas y Arcillas de Villar del Arzobispo fue definida por Mas y Alonso (1983) y está constituida por una alternancia de niveles carbonatados, arenosos y arcillosos, representando un conjunto de ambientes de sedimentación transicionales (Díaz-Molina *et al.*, 1984; Aurell *et al.*, 1994). En Galve, se apoya de manera discordante sobre las calizas marinas de la Formación Higuieruelas (Fig. 3), y sobre ella, se apoya de manera erosiva y discordante la Formación Aguilar del Alfambra (Canudo *et al.*, 2012; Aurell *et al.*, 2016). Las calizas son tanto peloidales como granosostenidas, y corresponden a depósitos de una bahía desarrollada en una plataforma carbonatada (Díaz-Molina y Yébenes, 1987; Barco, 2009), mientras que las facies

terrágenas corresponden a depósitos deltaicos y de llanura deltaica asociados a dicha bahía. Dicho delta tendría una marcada influencia fluvial (Díaz-Molina y Yébenes, 1987; Barco, 2009), con episodios de exposición subaérea y formación de suelos.

La Formación Aguilar del Alfambra fue definida por Aurell *et al.* (2016) y engloba a una alternancia de calizas y lutitas con alguna intercalación arenosa. A nivel de cuenca, presenta un espesor variable, como consecuencia de tener una sedimentación controlada por la actividad de fallas (Aurell *et al.*, 2016; García-Penas, 2016). En Galve, se apoya de manera discordante sobre el techo de la Formación Villar del Arzobispo (Fig. 3). La Formación Galve (*Weald*) se sitúa por encima del Formación Aguilar del Alfambra conformando una discordancia de bajo ángulo (Aurell *et al.*, 2016) (Fig. 3). Los ambientes de sedimentación son de carácter transicional, similares a los de la Formación Villar del Arzobispo, con facies de bahía, llanura de mareas carbonatada y siliciclástica y canales fluviales (Aurell *et al.*, 2016; García-Penas, 2016).

6.3. Contexto paleogeográfico

Las formaciones Villar del Arzobispo y Aguilar del Alfambra representan la transición de medios de plataforma marina del Jurásico a los medios más continentales del Cretácico Inferior, como consecuencia de la regresión marina que tuvo lugar al final del Jurásico (Price, 1999; Haq, 2014). En el momento de su depósito, Iberia se encontraba en el hemisferio norte, a unos 30° de latitud (Fig. 4), en la zona de dominio del Tetis, como un archipiélago situado al sur de Laurasia. Por otro lado, al sur se encontraba Gondwana (Fig. 4), que durante el Titoniense aún estaba próxima a Laurasia; aunque a lo largo del Cretácico va a ir migrando hacia el hemisferio sur.

Durante el Titoniense, se produce un cambio climático que provoca un relativo enfriamiento de las temperaturas y un aumento de la aridez (Holz, 2015). Iberia, en este contexto forma parte de la provincia tetisiana, con un clima de tipo semiárido, aunque atemperado por influencia marina desde el Tetis, estacionalmente seco, con veranos húmedos e inviernos secos (Rees *et al.*, 2000), lo que daría lugar a ambientes de tipo sabana, de carácter abierto, con vegetación dispersa, de tipo arbustiva y arbórea (Rees *et al.*, 2000; 2004).

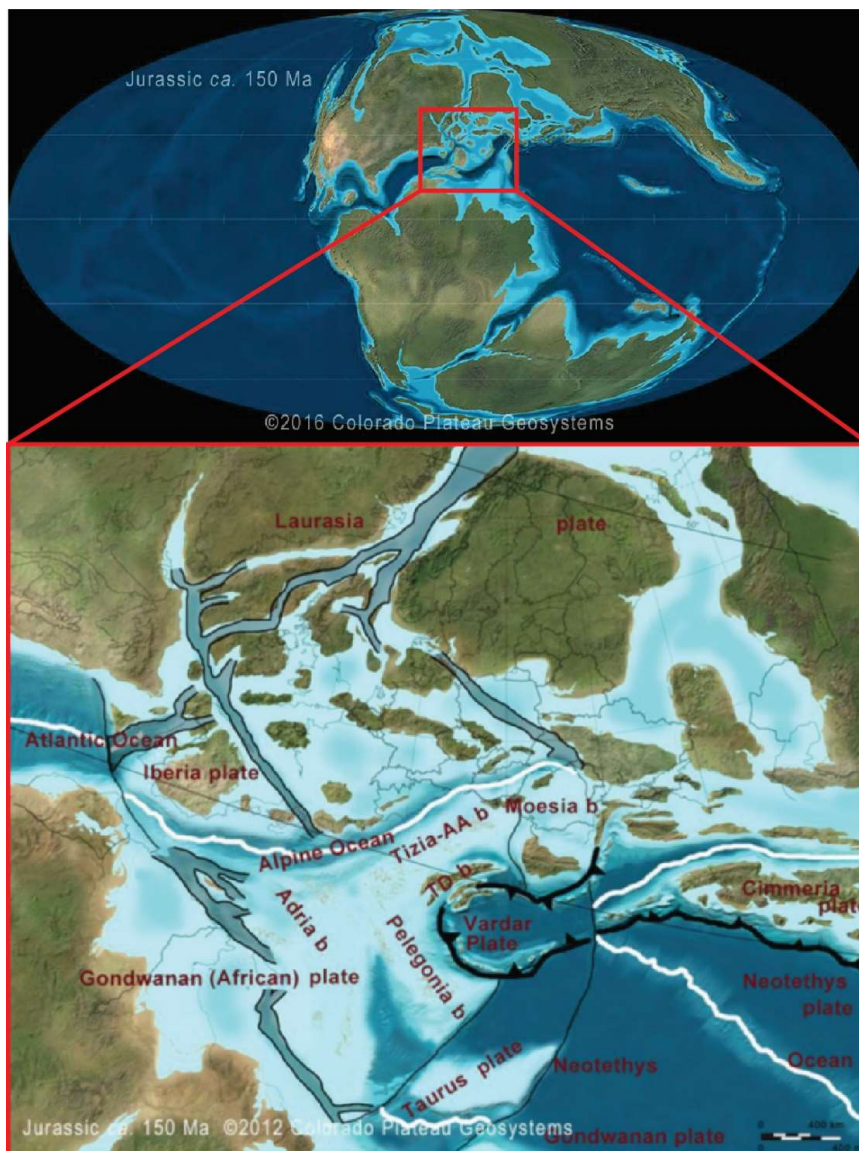


Figura 4.- Reconstrucción paleogeográfica regional de Europa durante el Titoniense (modificado de Blakey, 2017).

7. Descripción de resultados

7.1. Estratigrafía de detalle

El perfil levantado (RA) comprende una serie estratigráfica de 64,69 metros, dividida en 25 tramos, cuya representación gráfica detallada se incluye en la Figura 5. Esta serie estratigráfica engloba los últimos niveles de la Formación Higuieruelas y la parte baja de la Formación Villar del Arzobispo (Fig. 1B y 5). La base del perfil se encuentra en las coordenadas UTM 30T 0678370 4502169 y el techo en las coordenadas 30T 0678491 4502218, con datum WGS84. Las capas presentan una dirección general y buzamiento de 035,40 SE.

El perfil está constituido por una alternancia de términos carbonatados y términos detríticos. Los tramos carbonatados están conformados predominantemente por calizas de peloidales con bioclastos y margas. Los niveles detríticos oscilan desde arcillas rojas y verdes hasta niveles de conglomerados con cantos centimétricos, pasando por tramos arenosos con morfologías canaliformes y estratificaciones cruzadas.

Los fósiles de vertebrados son habituales en estos niveles, habiéndose observado por lo menos hasta 6 niveles con huesos o fragmentos de hueso, y 7 niveles con icnitas, dos de ellos con yacimientos estudiados y publicados (Fig. 5).

La descripción del perfil, de la base al techo, es la siguiente (Fig. 5):

Tramo 1: 2,30 m de calizas grises.

Las calizas se presentan en niveles decimétricos irregulares. Corresponden a *wackestones* de peloides y bioclastos de bivalvos y ostreídos, con ocasionales intraclastos. En el primer nivel se han identificado posibles icnitas de dinosaurio.

Tramo 2: 3,95 m parcialmente cubiertos.

En los 90 cm superiores aparecen algunos niveles de lutitas verdes y de areniscas blancas de grano fino de potencia decimétrica.

Tramo 3: 1,20 m de calizas grises.

Las calizas se presentan en niveles decimétricos irregulares. Son calizas peloidales, similares a las del tramo 1. El nivel superior presenta un mayor contenido en detríticos.

Tramo 4: 0,8 m de calizas arenosas grises y arenas blancas.

Las calizas arenosas se presentan en estratos tabulares y potencia de decimétrica. Son *packstones* de granos de cuarzo y bioclastos de ostreídos y otros bivalvos. A techo del nivel superior se observan icnitas de dinosaurio (Pérez-Lorente y Romero-Molina, 2001). Las areniscas se presentan en un único estrato tabular centimétrico. Son de grano medio y presentan bioclastos dispersos.

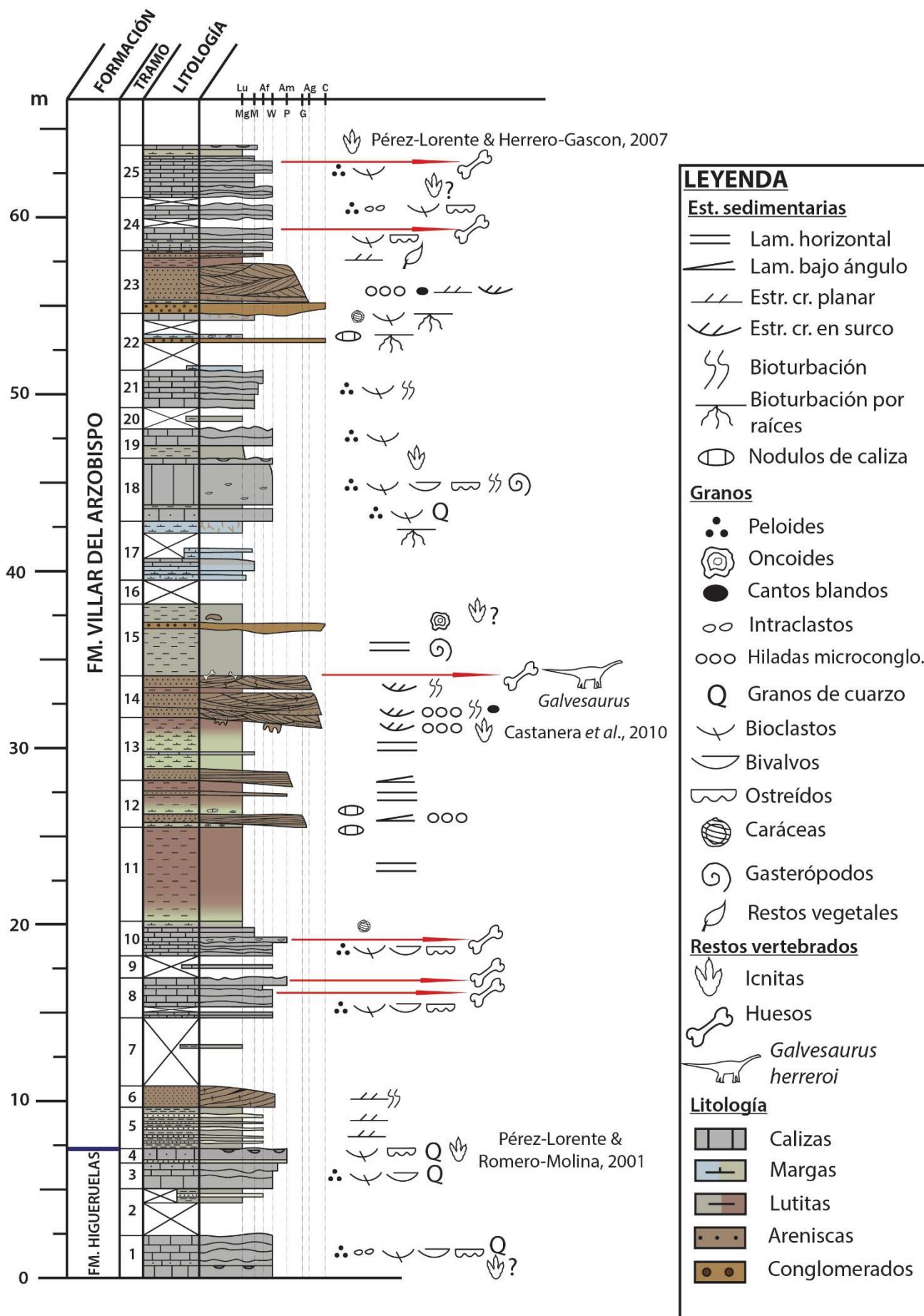


Figura 5 (arriba).- Columna estratigráfica de la Formación Villar del Arzobispo en Galve (Perfil RA). Se han situado los principales yacimientos de vertebrados.

Tramo 5: 2,35 m de alternancia de lutitas verdes y areniscas blancas.

Las lutitas son masivas y se presentan en niveles decimétricos. Las areniscas son de grano medio a fino, y se disponen en niveles lenticulares centimétricos. Algunos presentan estratificación cruzada planar.

Tramo 6: 1,20 m de areniscas ocreas. Es un único estrato de areniscas de grano medio, el cual presenta una geometría lenticular. Muestra estratificación cruzada planar y bioturbaciones.

Tramo 7: 3,85 m de cubierto.

Tramo 8: 2,25 m de calizas grises.

Las calizas se presentan en estratos tabulares e irregulares, de potencia decimétrica. Corresponden a *wackestone-packstone* de peloides y bioclastos de bivalvos y ostreídos. Algún nivel presenta acumulaciones de conchas bastante completas. Se observan fragmentos de huesos dispersos.

Tramo 9: 1,30 m de cubierto. Aflora algún nivel decimétrico de caliza gris.

Tramo 10: 1,95 m de calizas grises con alguna intercalación de margas beigeas.

Las calizas se disponen en estratos irregulares que van de decimétricos a centimétricos. Son *wackestone-packstone* peloidales y bioclásticos similares a los de los tramos anteriores. Se observan fragmentos de huesos dispersos. A techo aparece un nivel tabular de caliza con textura *mudstone* con restos de algas carofíceas. Las margas son masivas y se disponen en niveles decimétricos.

Tramo 11: 5,10 m de lutitas rojas y verdes. Se disponen en un único nivel masivo y de geometría tabular.

Tramo 12: 2,65 m de lutitas rojas y margas beigeas, con alguna intercalación de areniscas ocreas. Las lutitas se disponen en niveles masivos tabulares de potencia métrica. Las margas son masivas y conforman niveles tabulares de potencia decimétrica. Contienen nódulos de calizas. Las areniscas se disponen en niveles lenticulares de potencia

decimétrica. Son de grano medio a fino, con evolución granodecreciente. Presentan laminación cruzada de bajo ángulo y alguna hilada de microconglomerados.

Tramo 13: 3,25 m de margas beigeas, con intercalaciones de lutitas rojas y calizas grises.

Las margas son masivas y conforman niveles tabulares de potencia métrica a decimétrica. Las lutitas son masivas y conforman niveles tabulares de potencia decimétrica. Las calizas aparecen discontinuamente en niveles centimétricos tabulares con textura *mudstone*.

Tramo 14: 2,35 m de areniscas marrones y ocreas, con alguna intercalación de lutitas rojas.

Las areniscas se disponen en estratos tabulares con base canaliforme de potencia decimétrica. Son de grano grueso a medio, con evoluciones granodecrecientes. Presentan estratificación cruzada en surco, hiladas de cantos blandos y acumulaciones de cantos en la base de los canales (Fig. 6). El primer nivel arenoso, presenta, en la base del canal contramoldes de huellas de dinosaurios saurópodos (Castanera *et al.*, 2010). Las lutitas son masivas y se presentan en niveles tabulares centimétricos.



Figura 6.- Contramoldes de icnitas de saurópodo, situados en la base del tramo 14 del perfil RA. Escala martillo: 31,8 cm. Estudiadas por Castanera *et al.*, 2010.

Tramo 15: 4,25 m de lutitas verdes con alguna intercalación de microconglomerados.

Las lutitas son masivas y se disponen en estratos tabulares métricos. Se han observado fósiles de gasterópodos, fragmentos de hueso y posibles contramoldes de icnitas intercalados con el sedimento. Los microconglomerados aparecen en un único nivel irregular de potencia decimétrica. Presenta cantos de tamaño centimétrico a milimétrico, con una evolución granocreciente. Los cantos son de arenisca y también se observan algunos oncoides carbonatados.

Tramo 16: 1,35 m de cubierto.

Tramo 17: 3,30 m de alternancia de calizas grises y margas azules. Parte está cubierto. Las calizas son nodulosas y parcialmente margosas y se disponen en estratos irregulares decimétricos. Tienen textura *mudstone*. Las margas son masivas y presentan bioturbación por raíces.

Tramo 18: 3,55 m de calizas grises con alguna intercalación de lutitas verdes.

Las calizas se presentan en estratos tabulares de potencia que va de métrica a decimétrica. Son *wackstones* de peloides y bioclastos de bivalvos y gasterópodos. Algunos niveles están bioturbados. El nivel de caliza situado a techo presenta posibles icnitas. Las lutitas son masivas y se disponen en un único estrato tabular centimétrico.

Tramo 19: 1,65 m de calizas grises y lutitas verdes. Las litologías son muy similares al tramo anterior, con tienen un espesor más relevante (decimétrico) por parte de las lutitas.

Tramo 20: 1,20 m de cubierto. Aflora algún nivel de lutitas verdes

Tramo 21: 2,18 m de calizas grises dispuestas en niveles irregulares y tabulares de espesor decimétrico. Corresponden a *mudstone/wackstone* de peloides y bioclastos. Algún nivel presenta bioturbación vertical.

Tramo 22: 3,20 m parcialmente cubiertos. Se observa algunos niveles de margas azules, micronglomerados marrones y calizas grises bioturbadas. Las margas son masivas y aparecen en niveles tabulares centimétricos. Están bioturbadas por raíces. Los microconglomerados son similares a los del tramo 15. Un único nivel centimétrico. Las calizas aparecen en un único nivel irregular decimétrico, bioturbadas por raíces.

Tramo 23: 3,55 m de alternancia de areniscas ocre con lutitas rojas, con microconglomerados intercalados. Las areniscas se disponen en dos estratos lenticulares, uno de espesor métrico, y otro de espesor decimétrico. Ambos presentan bases canaliformes erosivas. Son de grano medio, y muestran acumulaciones de cantos centimétricos en la base. Presentan estratificación cruzada en surco, planar e hiladas de cantos blandos. En el nivel menos potente se han observado restos de plantas. Las lutitas se disponen en niveles generalmente tabulares de espesores decimétricos. Los microconglomerados aparecen en un único nivel irregular de potencia decimétrica, con base erosiva. Tiene una textura heterométrica con cantos de tamaño decimétrico a milimétrico, con una evolución granocreciente. Los cantos son subangulosos, de arenisca y de calizas.

Tramo 24: 3 m de calizas grises con alguna intercalación de lutitas verdes. Las calizas son similares a las de tramos anteriores, *wackstones* peloidales y bioclásticos en niveles de espesor decimétrico. Se observan fragmentos de huesos en algún nivel. Las lutitas son masivas y aparecen en niveles de potencia centimétrica.

Tramo 25: 2,96 m calizas grises con alguna intercalación de margas beige. Las calizas son similares a las de tramos anteriores, *wackstones* peloidales y bioclásticos en niveles de espesor decimétrico. Se observan fragmentos de huesos en algún nivel. Y varios niveles contienen icnitas de dinosaurios; el nivel del techo del tramo presenta las icnitas estudiadas por Pérez-Lorente y Herrero-Gascón (2007). Las margas son masivas y aparecen en un único nivel de potencia decimétrica.

El yacimiento de Cuesta Lonsal se encuentra comprendido entre la capa de arenisca del techo del tramo 14 y el nivel de lutita basal del tramo 15, habiéndose encontrado restos de *Galvesaurus* en ambos niveles (Barco, 2009). Una visita al yacimiento durante el trabajo de campo permitió constatar que el yacimiento no está agotado, pues se identificaron varias esquilas y fragmentos de hueso en la capa de arenisca.

7.2. Estudio Paleontológico

7.2.1. Nomenclatura utilizada

Para la descripción de los huesos de *Galvesaurus* se ha empleado la Nomenclatura Anatómica estandarizada, la cual está basada en la *Nomina Anatomica Avium* y la *Nomina Anatomica Veterinaria* (Harris, 2004).

Los saurópodos se caracterizan por ser el grupo de vertebrados que presenta una mayor complejidad estructural de sus vértebras. Esto se debe a que la función de sostén que poseen las vértebras como elementos componentes del esqueleto axial tenía que ser reforzada debido al elevado tonelaje de estos organismos, por lo que desarrollaron una serie de láminas o rebordes óseos (Wilson, 1999), que unían las regiones homólogas de las vértebras (centro vertebral, espina neural, zigapófisis, parapófisis y diapófisis) y que estaban presentes en las vértebras cervicales, dorsales y sacras. Para la descripción de las láminas vertebrales en este trabajo, se ha utilizado la nomenclatura empleada por Wilson (1999), con las ligeras modificaciones que realizó Barco (2009) (Tabla 1) (Fig. 7), manteniendo las abreviaturas originales del inglés.

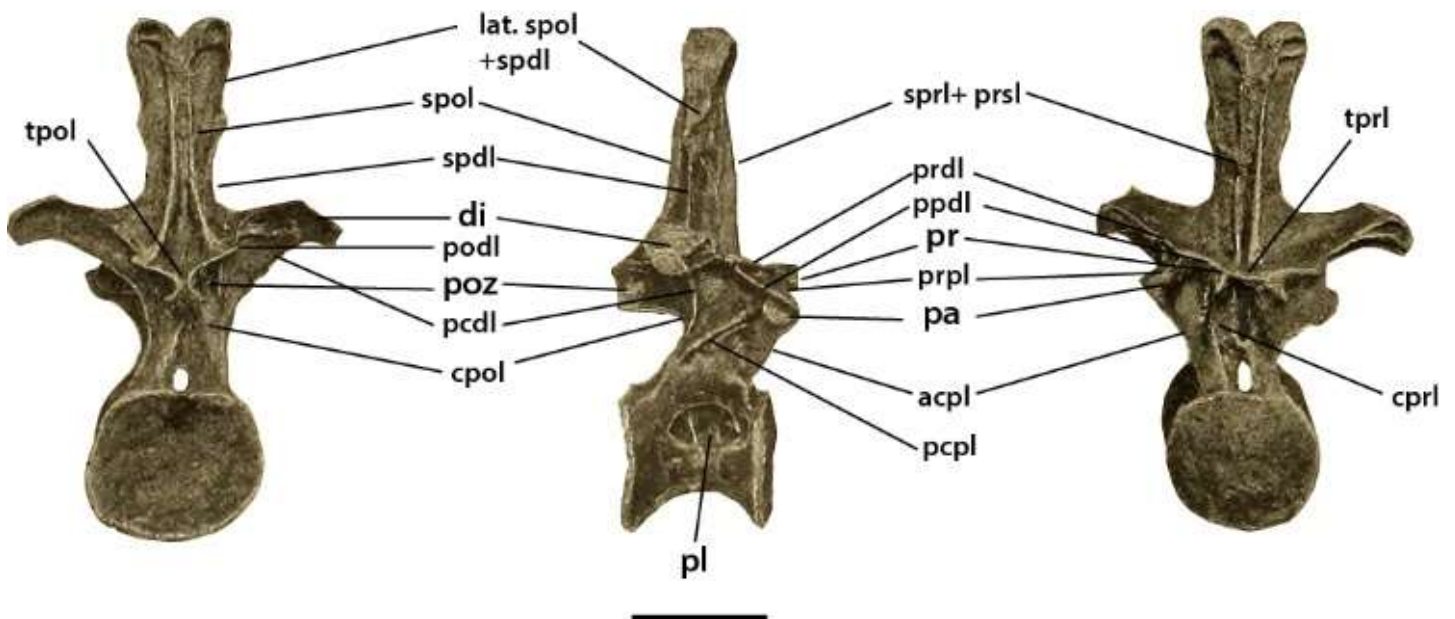


Figura 7.- Láminas presentes en la vértebras presacras de los saurópodos (fotografías de una vértebra dorsal anterior de *Diplodocus*, modificadas de Hatcher, 1901). La barra de escala equivale a 20 cm. Abreviaturas: **di**: diapofisis; **pa**: parapofisis, **pl**: pleurocelo ; **po**: postzigapófisis; **pr**: prezigapófisis. El resto de abreviaturas aparecen en la Tabla 1.

Lámina	Abreviatura	Centrales	Espinales	Zigapofisiales	Parapofisiales
centrodiapofisial anterior	acdI				
centrodiapofisial posterior	pcdl				
centropostzigapofisiales	cpol				
centroprezigapofisiales	cpri				
centroparapofisial anterior	acpl				
centroparapofisial posterior	pcpl				
prezigodiapofisial	prdl				
espinoprezigapofisial	spri				
intraprezigapofisial	tpri				
prezigoparapofisial	prpl				
postzigodiapofisial	podl				
espinopostzigapofisial	spol				
espinopostziapofisial medial	medspol				
espinopostziapofisial lateral	latapol				
intrapostzigapofisial	tpol				
paradiapofisial	ppdl				
espinodiapofisial	spdl				
preespinal	prsl				
postespinal	posl				

Tabla 1.- Nomenclatura propuesta por Wilson (1999) para las láminas vertebrales presacras en dinosaurios saurópodos y su agrupación propuesta por Barco (2009). En rojo, láminas presentes en vértebras dorsales y cervicales; en verde, láminas presentes solo en dorsales (modificado de Barco, 2009).

Esta nomenclatura identifica 19 láminas vertebrales, 7 de las cuáles son exclusivas de las vértebras dorsales (Tabla 1). Las láminas se nombran según las regiones homólogas que conectan, indicando en primer lugar la región homóloga más cercana al eje axial del organismo, es decir, la región más cercana al centro vertebral, siguiendo de esta manera un criterio biomecánico (Barco, 2009). Por poner un ejemplo, una lámina que une la prezigapófisis con la diapófisis será la lámina prezigodiapofisial (prdl) (Fig. 7). Esta manera de nombrar se usa para la mayoría de las láminas, aunque hay algunas excepciones: la lámina intraprezigapofisial (tpri) y la lámina intrapostzigapofisial (tpol) son dos láminas que unen entre sí ambas prezigapófisis y ambas postzigapófisis respectivamente (Fig. 7), conectándose en la zona medial del margen dorsal del arco neural (Wilson, 1999). Por otro lado, las láminas preespinal (prsl) (Fig. 7) y postespinal

(posl) unen la base de la espina neural con su ápice, en las caras anterior y posterior de la vértebra respectivamente.

La nomenclatura empleada para las cavidades neumáticas de las vértebras corresponde a la propuesta por Wedel (2003), en la que se distingue entre fosa (excavación amplia no encerrada por lámina ósea), cámaras (cavidades neumáticas cubiertas por hueso, comunicadas con el exterior mediante un foramen, de dimensiones generalmente grandes y separadas entre sí por septos de hueso gruesos) y camellas (cámaras de pequeñas dimensiones separadas por septos finos).

7.2.2. Sistemática paleontológica

Subclase DINOSAURIA Owen, 1842

Orden SAURISCHIA Seeley, 1887

Suborden SAUROPODOMORPHA Huene, 1932

Infraorden SAUROPODA Marsh, 1878

NEOSAUROPODA Bonaparte, 1986

Género *Galvesaurus* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós y Ruiz-Omeñaca, 2005

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

Abreviaturas: Depositados en el Museo Paleontológico de Galve: CL: Cuesta Lonsal; CLH: Cuesta Lonsal Herrero; depositados en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza: MPZ: Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza; depositados en el Gobierno de Aragón: GAL: Gobierno de Aragón (Galve).

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; Barco, 2009: Fig. 4.3.1; Barco y Canudo, 2012: 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 (GAL01/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).

Material asignado: un coracoides (CL-CBC-908), un fragmento de pubis (GAL01/CL/150)

Diagnosis: *Galvesaurus herreroi* está caracterizado por de 8 autapomorfias y la combinación de 18 sinapomorfias (Barco *et al.*, 2005a).

Las autapomorfias 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 (acdl, pcdl), sin contacto de la centroprezigapofisial (cpri) y la centropostzigapofisial (cpol) 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 postzigodiapofisial.

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. Pleurocelos en las vértebras presacras (Wilson, 2002: C:78).
2. Vértebras cervicales opistocélicas (Wilson, 2002: C:82).
3. Ausencia de quilla ventral en las vértebras cervicales (Upchurch, 1998: C:83).
4. Altura del arco neural mayor que la dimensión dorsoventral de la cara posterior del centro vertebral en las vértebras cervicales medias (Wilson, 2002: C:87).
5. Excavación en la superficie dorsal de las parapófisis separadas del pleurocelo por un margen longitudinal en las vértebras cervicales (Upchurch, 1998: C:86).
6. Superficie lateral de las vértebras cervicales profundamente excavada sin lámina accesoria oblicua (Upchurch, 1998: C:87).
7. Pleurocelos en las vértebras dorsales anteriores con terminaciones caudales agudas (Upchurch, 1998: C:96).
8. Pleurocelos en centros vertebrales dorsales profundos, ramificándose extensamente en el arco interior del centro e incluso en la base del arco neural (Upchurch, 1998: C:98).
9. Altura del arco neural dorsal similar o mayor que la altura del centro vertebral (Upchurch, 1998: C:100).
10. Presencia de una excavación profunda bajo el proceso transversal de las vértebras dorsales que deja únicamente una lámina muy estrecha entre ambos lados (Upchurch, 1998: C:108).
11. Proceso transversal dorsal dirigido lateralmente (Upchurch, 1998: C:102).

12. Sección horizontal en la base de la espina neural dorsal con forma subtriangular (Upchurch, 1998: C:111)
13. Lámina suprapostzigapofisial prominente en las espinas vertebrales dorsales (Upchurch, 1998: C:112).
14. Arcos neurales de las vértebras dorsales medias y posteriores con lámina espinodiapofisial (Wilson, 2002: C:99).
15. Arcos neurales de las vértebras dorsales medias y posteriores con lámina espinopostzigapofisial dividida (Wilson, 2002: C:100).
16. Arcos neurales de las vértebras dorsales medias y posteriores con lámina espinodiapofisial en contacto con la lámina espinopostzigapofisial (Wilson, 2002: C:101).
17. Espinas neurales dorsales con procesos triangulares laterales (Wilson, 2002: C:102).
18. Presencia de una lámina supradiapofisial en las vértebras dorsales medias y posteriores (Upchurch, 1998: C:118).

7.2.3. 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 (GAL01/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), un coracoides (CL-CBC-908), dos húmeros (CLH-1 derecho, CLH-4 izquierdo), un isquion (CLH-6), un fragmento de pubis (GAL01/CL/150), y una placa esternal (CLH-7).

A continuación se presenta una descripción breve de todos los restos recuperados del esqueleto de *Galvesaurus*, y se describen por primera vez 3 nuevos elementos. Para

ver una descripción más amplia de los restos ya publicados, ver Barco (2003, 2005b y 2009), Barco *et al.* (2005a y 2006), y Barco y Canudo (2012).

• VÉRTEBRAS CERVICALES

Se han recuperado 4 vértebras cervicales, 3 de ellas bastante completas (CL-2, GAL00/CL/48, MPZ 2003/884) y una bastante mal preservada (CL-(CBC) 15-8) que no se describe en este trabajo. Se han hallado también dos costillas cervicales (GAL00/CL/60 y 121) asociadas a GAL00/CL/48).

CL-2

Presenta un buen estado de conservación, estando la parte anterior algo erosionada (las prezigapófisis, la parte anterior del arco neural y el cóndilo del centro vertebral se ven afectados por este fenómeno), así como la postzigapófisis derecha y las dos diapófisis (Fig. 8). Además la vértebra presenta cierta deformación fosildiagenética que hace que el arco neural esté desplazado hacia posterior.

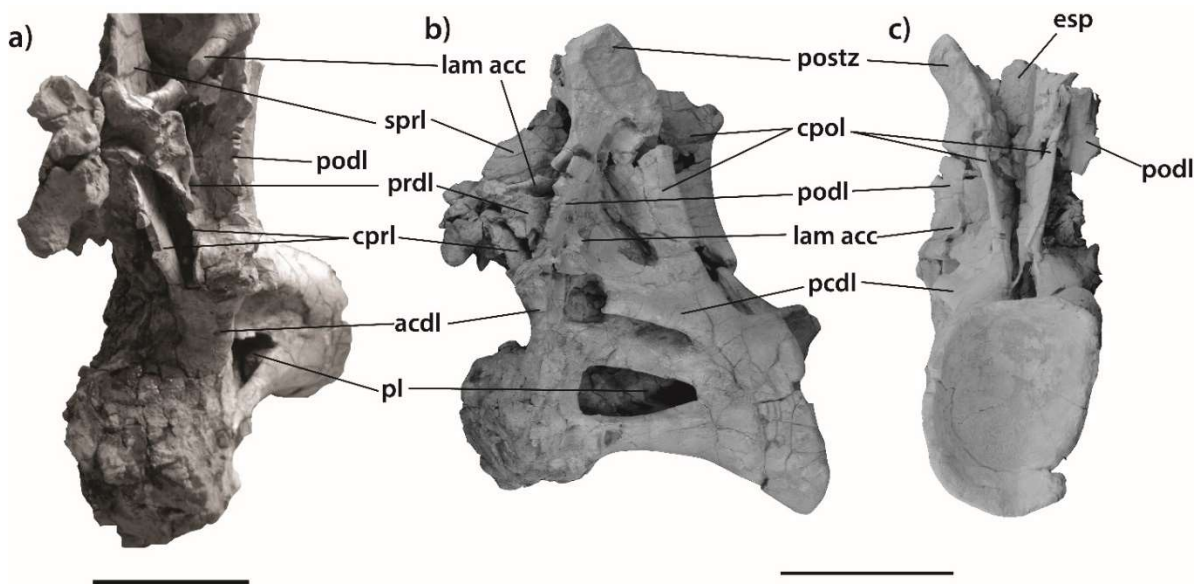


Figura 8.- Vértebra cervical CL-2, con sus láminas indicadas. a) Vista anterolateral. b) Vista lateral izquierda. c) Vista posterior. Abreviaturas: **acd**: lámina centrodiapofisial anterior; **pcdl**: lámina centrodiapofisial posterior; **cprl**: lámina centroprezigapofisial; **prdl**: lámina prezigodiapofisial; **spdl**: lámina espinoprezigapofisial; **cpol**: lámina centropostzigapofisial; **podl**: lámina postzigadiapofisial; **esp**: espina neural; **postz**: postzigapófisis; **pl**: pleurocelo; **lam acc**: lámina accesorio. La escala equivale a 20 cm (Modificado de Barco *et al.*, 2006).

El centro vertebral de CL-2 es opistocélico (Fig. 8), con la cara anterior fuertemente convexa y sección del centro subcircular, aunque en la zona media disminuye su diámetro homogéneamente. La cara posterior es cóncava y no presenta ninguna

muesca en su margen dorsal. El centro presenta una longitud máxima (L) de 36,6 cm y la cara posterior tiene una anchura (A) de 19.5 y una altura (H) de 22 cm. Estas medidas permiten calcular los índices de alargamiento: EI de Upchurch, (1993): $L/A = 1,88$; EI de Wilson, (2002): $L/H = 1,66$, aunque para este estudio se ha preferido utilizar el aEI de Chure *et al.* (2010), el cual es un promedio de los dos anteriores, y depende menos de la variabilidad de morfología entre las vértebras de un mismo saurópodo. El aEI de esta vértebra es de 1,77.

La zona ventral del centro es ligeramente cóncava transversalmente, y tiene un pequeño surco limitado a la zona media y orientado anteroposteriormente. El centro presenta pleurocelos (Fig. 8) en sus caras laterales, orientados en sentido anteroposterior y con forma de gota (extremo posterior acuminado, terminación anterior redondeada). El pleurocelo izquierdo presenta una delgada lámina en la zona interna, que divide sutilmente la cámara interna en una excavación anterior y otra posterior. El centro se encuentra fuertemente excavado, dividido internamente en cámaras y celdillas, y también presenta fosas someras no conectadas con los pleurocelos.

El arco neural está alargado anteroposteriormente, y presenta escaso desarrollo lateromedial, resultando ser más alto que ancho. Presenta una serie de láminas que conectan los principales elementos del arco entre sí y con el centro vertebral (Fig. 8). Pese que las cabezas articulares de las diapófisis no se han conservado, se puede observar que están conectadas al centro vertebral por dos láminas centrodiapofisiales, una anterior (acdl) y otra posterior (pcdl) (Fig. 8). A su vez, las prezigapófisis se unen con el centro vertebral mediante sus respectivas láminas centroprezigapofisiales (cprl), si bien éstas no conectan directamente con el centro, sino con las láminas centrodiapofisiales anteriores. Estas láminas, además se dividen hacia dorsal (Fig. 8 a) resultando en una cprl lateral y otra cprl medial, conectándose esta última con la lámina intraprezigapofisial (tprl) en vez de con la prezigapófisis. Con las láminas centropostzigapofisiales (cpol), sucede algo similar, al conectar las postzigapófisis directamente con las pcdl sin entrar en contacto con el centro, pero no se dividen, existiendo entre ambas una fosa, tan solo ocupada por un par de láminas intrapostzigapofisiales muy finas. Las postzigapófisis presentan una superficie articular alargada y plana (Fig. 8).

Las diapófisis están conectadas con el resto de zigapófisis por una serie de láminas, y se puede observar la presencia de una lámina postzigadiapofisial (podl) y una lámina prezigadiapofisial (prdl). Además de la podl surgen dos lámina accesorias (Fig. 8), una anterior, que enlaza con la lámina espinoprezigapofisial (sprl) y que limita una fosa estrecha y profunda; y otra posterior que simplemente refuerza la podl.

La espina neural es corta y le falta el extremo superior. Tiene una morfología simple aparentemente y es relativamente equidimensional. Está unida con la prezigapófisis mediante las láminas espinoprezigapofisiales (sprl), las cuáles, limitan una fosa junto a las láminas podl y prdl. Barco (2009) sitúa esta vértebra en la zona posterior de la serie vertical, probablemente entre la 10ª y 13ª vértebra por su centro vertebral corto.

GAL00/CL/48 y costillas asociadas

Esta vértebra está mucho peor preservada que la CL-2, conservando tan solo la parte ventral del centro vertebral. Junto a esta vértebra aparecieron dos costillas cervicales (GAL00/CL/60 y GAL01/C/181) a las que se asoció con el centro, pese a no estar en conexión (Fig. 9).

El centro vertebral es opistocélico, y presenta una sección transversal ovalada, aunque conviene señalar que se encuentra aplastada dorsoventralmente por la deformación fosildiagenética. Es notablemente más alargado que CL-2, teniendo una longitud máxima (L) de 62 cm. Por otro lado, su cara articular posterior tiene una anchura (A) de 18,7 cm y una altura (H) de 12 cm, lo que permite calcular un aEI (Chure *et al.*, 2010) para esta vértebra de 4,23.

La zona ventral del centro es relativamente plana transversalmente (Fig. 9) aunque tiene un surco somero que recorre la zona media en su totalidad en sentido anteroposterior. El centro tiene pleurocelos, los cuales tienen una morfología fusiforme. El pleurocelo derecho se encuentra claramente dividido por una lámina que

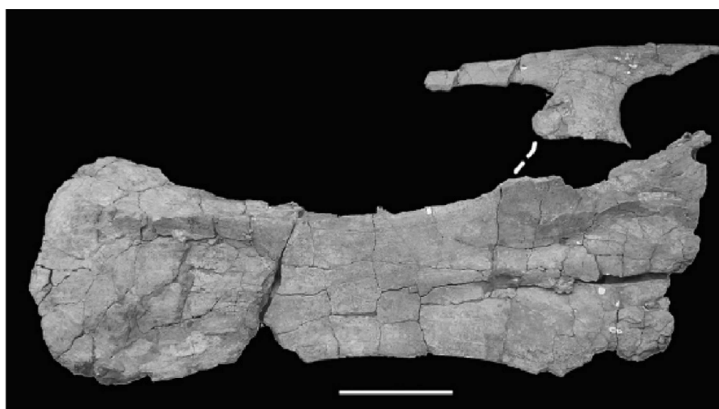


Figura 9.- Vértebra cervical GAL00/CL/48 con la costilla cervical GAL00/CL/60 en vista ventral. La escala equivale a 10 cm. Modificado de Barco (2009).

es más gruesa que la del vértebra CL-2. Barco (2009) sitúa esta vértebra en la zona media (entre 4ª y 6ª) de la serie cervical, debido a su forma alargada y su escaso desarrollo lateromedial.

Las costillas cervicales asociadas a esta vértebra se encuentran algo fragmentadas, más la costilla izquierda que la derecha. El tubérculo es alargado, y tiene un mayor desarrollo hacia posterior que hacia anterior, pese a ello no sobrepasa el margen caudal del centro (Fig. 9). El tubérculo forma un ángulo de unos 65° (Fig. 9) con el capítulo, lo que estima una posición ventrolateral de articulación respecto al centro y en la unión de ambas ramas aparece una fosa, pero internamente las costillas no presentan cavidades.

MPZ 2003/884 (CL-3)

Esta vértebra está bastante mal preservada, muy fragmentada y presenta un grado de deformación fosildiagenética alto. Se encontró con muchos fragmentos desarticulados. Además no está terminada de preparar, por lo que hay fragmentos de hueso bastante grandes que cubren parte de la vértebra (Fig. 10 a), por lo que parte la laminación del arco neural no puede describirse.

El centro vertebral tiene su parte anterior erosionada, y su parte central no se puede observar debido a que está cubierta por un fragmento de hueso, siendo su cara articular posterior el único elemento que se puede describir. La cara articular posterior es fuertemente cóncava (Fig. 10 c), lo que permite deducir que la vértebra era opistocélica. Solo se conserva la mitad izquierda de esta cara articular, pero se puede observar que la cara del centro tenía mayor desarrollo ventrodorsal que lateromedial, teniendo un contorno elíptico (Fig. 10 c). En vista lateral no se puede observar la presencia de pleurocelos, pero sí que se observan excavaciones en el hueso: hay una fosa subcircular profunda cerca del margen posterior del centro que aparentemente no se conecta con la cavidad interior (Fig. 10 b) y una fosa de mayor tamaño, pero más somera, con forma ovalada situada por encima de la anterior (Fig. 10 c).

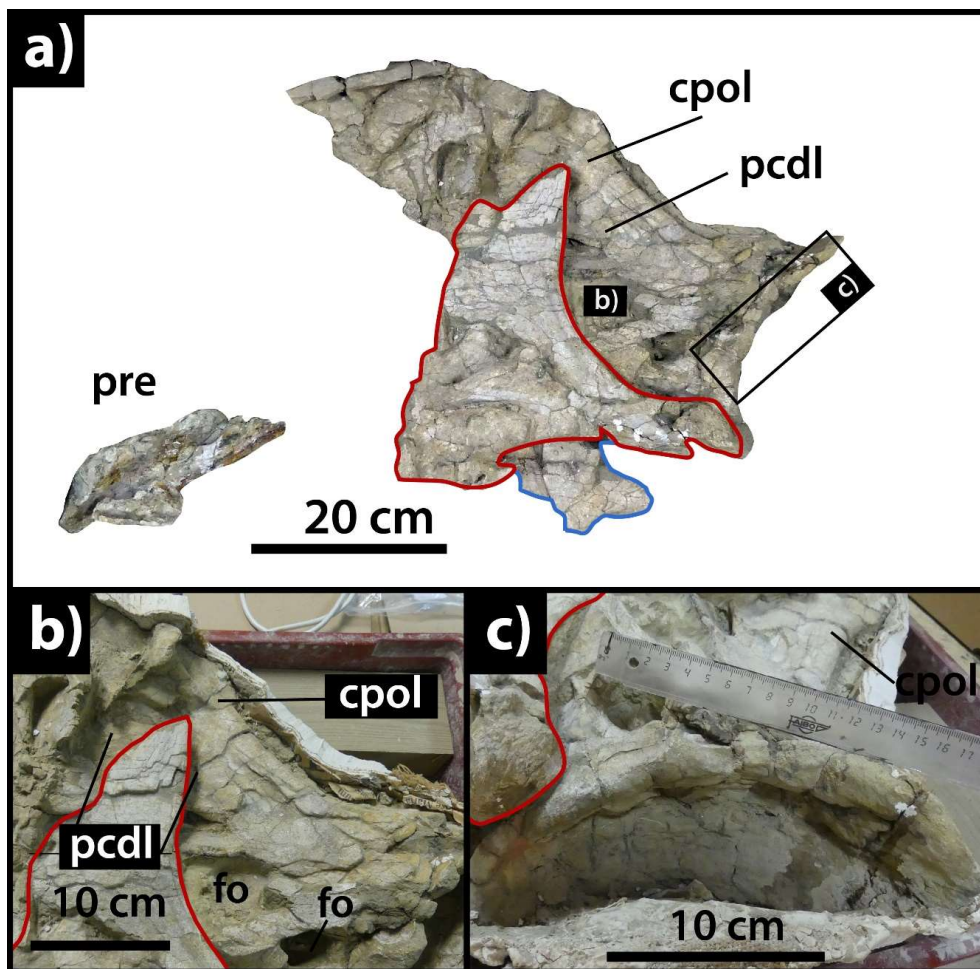


Figura 10.- Vértebra cervical MPZ- 2003/884, con sus láminas indicadas. a) Vista lateral de la vértebra y de la prezigapófisis asociada b) Detalle del centro vértebral y sus láminas asociadas Vista posterior de la cara articular caudal del centro vertebral. Abreviaturas: **cpol**: lámina centropostzigapofisial; **pcdl**: lámina centrodiapofisial posterior; **fo**: fosa; **pl**: **pre**: prezigapófisis. Las líneas roja y azul delimitan fragmentos de hueso aislados que cubren parte de la vértebra.

En lo que respecta al arco neural, solo se conserva su parte posteroventral. Se pueden identificar tanto la lámina centropostzigapofisial (**cpol**) y la lámina centrodiapofisial posterior (**pcdl**) (Fig. 10 a y b). Al igual que ocurre en CL-2, la lámina “cpol” no llega a conectarse con el centro, sino que se une a la lámina “pcdl”. Esta última, a su vez delimita una fosa pequeña y somera en una posición ventral respecto a la lámina.

• VÉRTEBRAS DORSALES

Se han recuperado una vértebra dorsal media (CLH-16) , dos espinas dorsales posteriores (CL-62 y CLH-JMH) y tres costillas dorsales (GAL00/CL/102, CLH-5 y CLH-22).

CLH-16

Presenta un estado de conservación bastante aceptable, habiendo sólo perdido la parte anterior del centro vertebral ni las cabezas articulares de las diapófisis y de las prezigapófisis (Fig. 11). Presenta un notable desarrollo lateromedial y un escaso desarrollo anteroposterior

El centro vertebral carece de la cara anterior, aunque sí que se conserva la zona de unión entre el centro vertebral y la lámina centrodiapofisial anterior (Fig. 11), lo que permite deducir que esta conservado casi todo el centro, y que solo falta la parte final de la cara anterior, por lo que se infiere una longitud (L) del centro de 10,8 cm. Por otro lado la cara posterior es cóncava, por lo que el centro se asume que es opistocélico. La cara posterior tiene una morfología ovalada con una altura (H) de 15,8 cm y una anchura (A) de 20,8 cm. Su aEI (Chure *et al.*, 2010) es de 0,67.

El centro presenta un pequeño pleurocelo en su cara lateral izquierda, y la erosión de su cara anterior permite ver que el centro internamente es prácticamente hueco (Fig. 11), con solo una lámina delgada en la parte media del centro. Por tanto se puede definir como una vértebra camerada (Barco, 2009).

El arco neural está adelgazado anteroposteriormente y expandido lateromedialmente y dorsoventralmente, constituyendo al menos 2 tercios del total de la altura de la vértebra. Del centro parten las láminas centrodiapofisiales anteriores y posteriores (acd1 y pcd1), orientadas hacia lateral (Fig. 11), y siendo las responsables de la expansión de la vértebra en este sentido, además del único punto de unión entre el centro y el arco neural. Las prezigapófisis son pequeñas y se encuentran en una posición cercana a la espina dorsal. Están unidas entre sí por una lámina intraprezigapofisial (tpr1). De ellas parten por sendas láminas centroprezigapofisiales (cpr1) que no llegan a conectar con el centro, sino con las láminas centrodiapofisiales anteriores (acd1) (Fig. 11). La lámina “tpr1” está conectada a las láminas “cpr1” por dos láminas accesorias que conectan su parte media con su extremo ventral. Por otro lado las prezigapófisis están unidas a diapófisis y parapófisis por dos láminas cortas, la prezigadiapofisial (prdl) y la prezigaparapofisial (prpl) (Fig. 11).

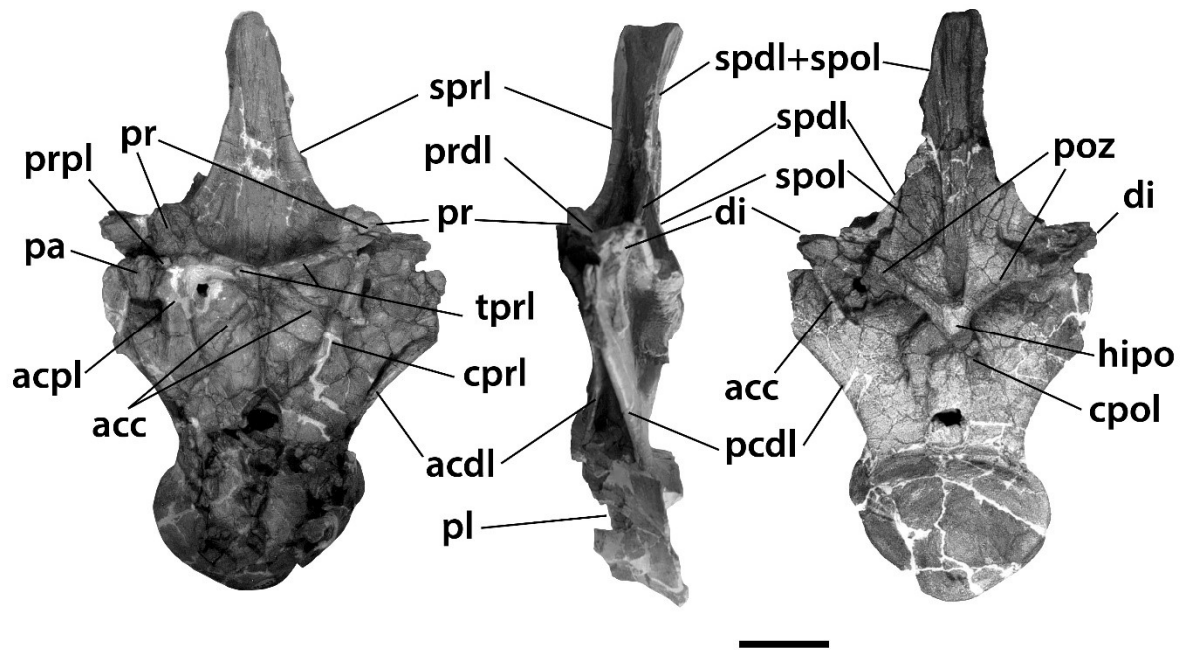


Figura 11.- Vértebra dorsal CLH-16, con sus láminas indicadas, en vista anterior, lateral izquierda y posterior. Abreviaturas: **acdl**: lámina centrodiapofisial anterior; **acpl**: lámina centroparapofisial anterior; **cpol**: lámina centropostzigapofisial; **cpri**: lámina centroprezigapofisial; **pcdl**: lámina centrodiapofisial posterior; **prdl**: lámina prezigoparapofisial; **prdl**: lámina prezigadiapofisial; **spdl**: lámina espinodiapofisial, **spol**: lámina espinopostzigapofisial; **sprl**: lámina espinoprezigapofisial; **acc**: lámina accesoria; **hipo**: hiposfeno; **pl**: pleurocelo; **di**: diapófisis; **pa**: parapófisis; **poz**: postizapófisis **pre**: prezigapófisis. La barra de escala equivale a 10 cm (modificado de Barco, 2009).

Las postzigapófisis están situadas en la base de la espina neural y están orientadas ventromedialmente (Fig. 11). Entre ambas se encuentra el hiposfeno, que pese estar algo erosionado, conserva su forma romboide. Al no tener hipantro en su cara anterior, se puede deducir que es la primera dorsal que desarrolla este sistema de articulación, por lo que estaría en una posición media en la serie (Apesteguía, 2005; Barco, 2009). De las postzigapófisis salen las láminas centropostzigapofisiales (cpol) que conectan con las láminas “pcdl” sin llegar al centro (Fig. 11). Las parapófisis se sitúan en la parte dorsal del arco neural, y no dividen a la lámina “acdl” en dos, como pasa en otros saurópodos (Wilson, 1999), sino que dividen la lámina “cpri” en la centroparapofisial anterior (acpl) y la prezigoparapofisial (prpl).

La espina neural se encuentra erosionada en su extremo distal, pero muy levemente, lo que permite deducir que no presenta procesos aliformes colgantes, y por lo tanto se refuerza la hipótesis de su posición media. La espina se encuentra reforzada por un par de láminas espinoprezigapofisiales (sprl) que la unen con las prezigapófisis y por las láminas espinopostzigapofisiales (spol) y espinodiapofisiales (spdl). Estas dos últimas

láminas se fusionan hacia distal (Fig. 11), mientras en la zona más proximal a la vértebra limitan una pequeña fosa. Las láminas “sprl” y “spdl” limitan dos fosas profundas (una a cada lado) que se orientan dorsoventralmente (Fig. 11).

CL-62 y CLH-JMH

Se han recuperado dos espinas neurales que corresponden a vértebras situadas en la zona posterior de la serie dorsal, fracturadas antes del proceso de fosilización. Presentan un mayor desarrollo anteroposterior que lateromedial. Uno de los caracteres más relevantes que presentan son los procesos triangulares colgantes, los cuáles son unos engrosamientos triangulares del extremo terminal de la espina que se desarrollan en sentido lateromedial, sobresaliendo a los lados de la espina, siendo este un rasgo característico de los neosaurópodos (Wilson, 2002). Las espinas están reforzadas por dos láminas: la espinodiapofisial (spdl) y la espinopostzigapofisial lateral (latapol), las cuáles se fusionan en una sola hacia la parte superior de la espina, enlazándose con los procesos triangulares.

GAL00/CL/102, CLH-5 y CLH-22

Las tres costillas conservadas de la serie dorsal se caracterizan por la ausencia de estructuras neumáticas en la zona proximal, y por tener una sección rectangular en la más anteriores (GAL/00/CL/102) y subtriangular en las más posteriores (CLH-22).

• SACRO (GAL01/CL/90)

El sacro de *Galvesaurus* está bastante completo, tan solo faltando la barra iliaca derecha, la parte distal de las costillas que conectan con ella y las terminaciones de las costillas sacras (Fig. 12). Está formado por la fusión de 5 vértebras (Fig. 12 b), en las que aparentemente no se observa cicatrices de sutura. Los centros son cilíndricos, con las partes mediales adelgazadas respecto a las caras articulares. Las caras articulares tienen una morfología ovalada (Fig. 12c, d), como consecuencia de un mayor desarrollo lateromedial que dorsoventral, con la cara anterior ligeramente convexa y la posterior ligeramente cóncava, por lo que son vértebras ligeramente opistocélicas, y por tanto se puede deducir que las vértebras dorsales posteriores también lo son.

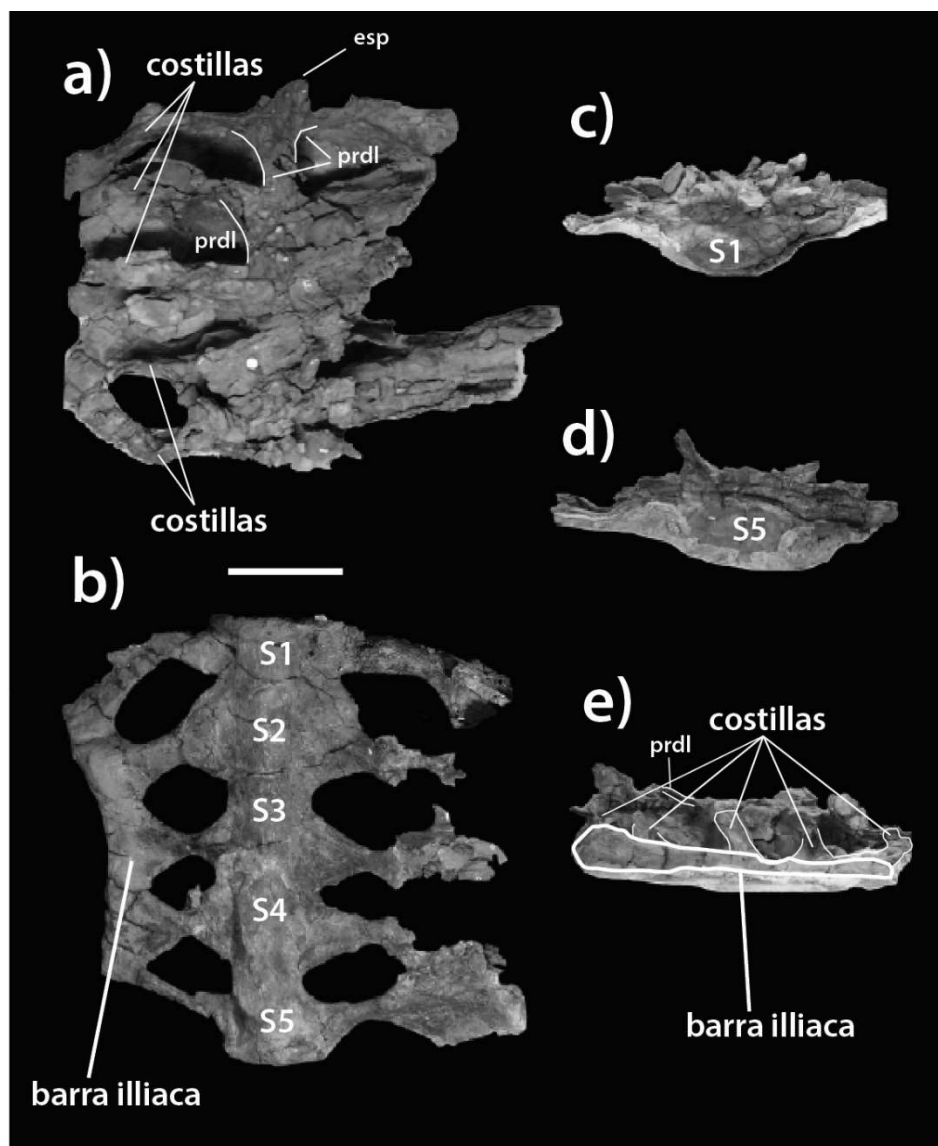


Figura 12.- Sacro de Galvesaurus (GAL01/CL/90), (a) vista dorsal; (b) vista ventral; (c) vista anterior; (d) vista posterior; (e) vista lateral derecha. Abreviaturas: **esp**: espina neural, **prdl**: lámina prezigadiapofisial. La escala equivale a 20 cm (Modificado de Barco, 2009).

Las caras ventrales de los centros más anteriores (S1-S3) son de planos a ligeramente convexos mientras que las dos vértebras más posteriores tienen una convexidad más marcada, implicando esto que con las vértebras anteriores, la unión con las costillas sacras se produzca sin que parezca que son dos huesos distintos, en continuidad. Los centros no están neumatizados, son de hueso macizo.

Las parapófisis tienen una marcada expansión anteroposterior, de tal manera que en las 4 primeras vértebras, ocupan completamente los márgenes laterales de los centros, esto hace que las ramas proximales de las costillas sacras están conectadas entre sí. Por

otro lado las parapófisis están conectadas a los procesos transversos mediante una lámina orientada dorsoventralmente, y que limita una pequeña cavidad neumática sobre la parapófisis. Por otro lado, los procesos transversos de las vértebras están interconectados entre sí por láminas prezigodiapofisiales (prdl) y postzigodiapofisiales (podl), la cuales prácticamente conforman una lámina continua (Fig. 12d).

Las espinas neurales están bastante erosionadas (Fig. 12a), siendo la espina de S5 la mejor preservada. Esta espina se encuentra reforzada por una lámina de poco grosor, y que se puede identificar con la lámina espinodiapofisial (spdl), enlazando la espina con el proceso transversal. Se conserva el extremo distal de S5, que apareció en el yacimiento desarticulado, pero muy cercano a la última vértebra sacra (Barco, 2009), y se puede ver que no hay indicios que indiquen que los extremos distales de las espinas estuvieran conectados. Este extremo distal presenta procesos triangulares, pero de menores dimensiones que los de las dorsales. Como el margen proximal de dicha espina es menor que el margen más distal conservado de la base de la espina, se puede afirmar que falta un fragmento medio de espina, y se puede estimar una altura de la espina de unos 28 cm (Barco, 2009). Esto permite afirmar que la longitud dorsoventral de las espinas es aproximadamente 2,33 veces mayor que la longitud de los centros (~12 cm).

Las costillas sacras conservadas están conectadas entre sí por la zona del tubérculo, donde están expandidas anterioposteriormente. Se estrechan progresivamente hacia su parte media, y luego se vuelven a expandir, aunque en menor medida hacia su parte distal. La orientación general de las costillas es lateral-posterolateral. La barra iliaca es una estructura con forma aplanada que enlaza con los extremos distales de las costillas y se fusiona con ellos. En la zona lateral de su margen ventral (Fig. 12e) presenta una concavidad somera, que puede interpretarse como la parte del acetábulo que aporta el sacro (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004).

- **VÉRTEBRAS CAUDALES**

Se conservan 5 vértebras de la serie caudal: dos anteriores (CLH-8; CLH-15), tres de la zona media (dos fusionadas CL (CBC)-31; CLH (sin sigla)).

Son todas vértebras de hueso sólido, sin cavidades neumáticas internas ni pleurocelos, y no presentan laminación. Los centros vertebrales presentan caras

articulares anterior y posterior cóncavas, pero no muy marcadas, por lo que se tratan de vértebras procélicas. Las centros anteriores tienen mayor desarrollo dorsoventral que anteroposterior, y conforme la serie se aproxima a posiciones más posteriores, esta tendencia varía, alargándose los centros en su dimensión anteroposterior y adquiriendo una morfología cilíndrica. La cara ventral es convexa transversalmente, aunque presenta en su margen posterior dos pequeñas depresiones que corresponden con las facetas donde se articulan los arcos hemales, pero no hay ni surcos ni crestas ventrales.

Los procesos transversos tienen forma triangular y se desarrollan a partir del margen dorsal del centro vertebral, situándose en una posición media en sentido anteroposterior. La superficie ventral está orientada ligeramente hacia ventral, mientras que la superficie dorsal es bastante plana. Los procesos se proyectan hacia el arco neural, aunque esta conexión se va reduciendo conforme más posterior es su posición en la serie.

Los arcos neurales son simples, sin láminas, y se sitúan en la zona anterior del centro en las vértebras anteriores, mientras que en las medias su tamaño es más reducido, reduciéndose el diámetro del canal neural, y tienen una posición un poco más posterior. No se ha conservado en ninguna vértebra la espina neural.

Se ha conservado un arco hemal o *chevron* fusionado a las dos vértebras caudales medias CL (CBC)-31, aunque le falta un fragmento del extremo distal. Se articula con su caudal en una posición orientada hacia posterior, y superando el margen posterior de la vértebra con la que se articula. No presenta una barra dorsal uniendo sus extremos proximales. Por otro lado, el canal hemal que queda entre las dos ramas del arco constituiría aproximadamente un cuarto de la longitud total del arco hemal si este estuviera completo.

• **CINTURA ESCAPULAR**

Escápula (CLH-14)

La escápula que se conserva de *Galvesaurus* es la escápula derecha, la cual presenta erosionado el extremo distal de la lámina escapular, y buena parte de su lámina proximal, incluyendo los márgenes dorsal y proximal (Fig. 13).

La lámina proximal presenta una marcada expansión dorso-ventral, de un 300% respecto a la lámina escapular, como consecuencia del notable desarrollo hacia dorsal que

presenta el proceso acromial, mientras que la zona ventral de la lámina presenta una proyección hacia ventral más gradual (Fig. 13), de hecho la transición hacia la lámina escapular en la zona ventral es más paulatina.

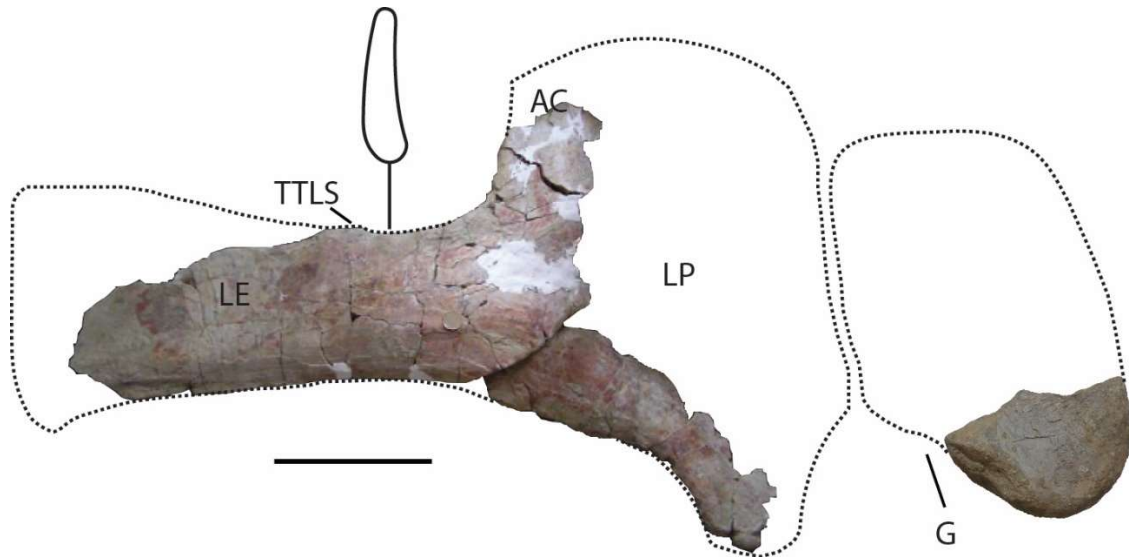


Figura 13.- Reconstrucción de la cintura escapular de *Galvesaurus* en vista lateral. La línea discontinua indica los contornos estimados de la escápula y el coracoides. Se muestra también la sección transversal de la lámina escapular. Abreviaturas: **AC**: proceso acromial; **G**: glenoide; **LE**: lámina escapular; **LP**: lámina proximal; **TTLS**: tubérculo del trapecio y del "levator scapulae" (modificado de Barco, 2009). La escala equivale a 20 cm.

La lámina proximal no tiene preservado ni su margen dorsal ni su margen distal, lo que hace que se desconozca la orientación de la zona de articulación coracoidea, ni la fosa glenoidea ni el margen dorsal del acromion, por lo que su posición y morfología en la Figura 13 es estimada. No obstante, sí que se puede afirmar que la posición del proceso acromial estaría más cercano a la fosa glenoidea que al punto medio de la lámina escapular, puesto que la zona ventral preservada de la lámina proximal parece que ya ha alcanzado su máximo desarrollo hacia ventral.

La lámina escapular se proyecta hacia distal y presenta menor expansión dorso-ventral que la lámina proximal. Aunque le falta su extremo distal, la morfología del hueso conservado permite deducir que dicha lámina presentaría una escasa expansión dorsoventral.. Su superficie lateral es ligeramente convexa dorso-ventralmente, mientras que la superficie medial es ligeramente cóncava, lo que hace que en sección transversal, tenga una morfología en "D" (Fig. 13), aunque con el margen ventral ligeramente más expandido. Por otro lado, el margen dorsal de la lámina escapular presenta en su zona proximal un tubérculo que crea una inflexión en su desarrollo próximo-distal, y que

corresponde con la inserción de los músculos trapecio y *levator scapulae* (Meers, 2003), el cuál ha sido identificado en diplodócidos, macronarios basales y titanosauriformes (Janensch, 1950; Curtice *et al.*, 1996; Hocknull *et al.*, 2009) (Fig. 15b).

Coracoides (CL-CBC-908)

Se ha recuperado el coracoides derecho, aunque bastante mal preservado, ya que solo se conserva la parte cranioventral (Fig. 13), faltando la zona de articulación con la escápula y toda la zona dorsal y craniodorsal. El aspecto del margen de rotura que presenta el coracoides parecen indicar que se fracturó previamente a la fosilización.

El margen cranioventral es convexo y tiene un contorno subredondeado, lo que permite deducir que el contorno general del coracoides es ovalado más que rectangular (Fig. 13). Los coracoides rectangulares son un rasgo característico en saurópodos no titanosaurios y otros saurópodos avanzados (Upchurch *et al.*, 2004).

Por otro lado, el coracoides presenta un perfil transversal asimétrico, pues mientras que su cara lateral es relativamente plan, su cara medial es cóncava. El margen ventral está engrosado, proyectándose hacia medial. Se desconoce la posición del foramen coracoideo, por no estar preservada la zona posterior del coracoides.

Placa esternal (CLH- 7)

Se recuperó del yacimiento una placa esternal, la cual está incompleta, faltándole partes de su margen medial y su margen lateral, por lo que no es posible determinar de si se trata de la placa derecha o izquierda (Barco, 2009). Los dos márgenes que preserva (el anterodorsal y el posterodorsal) presentan unos contornos redondeados, lo que permiten inferir que el contorno general de la placa es ovalado.

La placa presenta una superficie anteroposteriormente cóncava, que se identifica con la cara dorsal de la placa, mientras la superficie opuesta, que es convexa, equivale a la cara ventral (Upchurch *et al.*, 2004). Los márgenes anterior y posterior presentan un relativo engrosamiento, sobre todo en la zona dorsal del margen anterior, si bien no llega a tener una morfología aguzada de cresta. Tampoco se ha observado ninguna cresta en la cara ventral, la cual es lateromedialmente plana. Finalmente cabe señalar que su máxima longitud anteroposterior es de 64 cm, lo que establece un ratio respecto a la longitud del

húmero de 0,45, menor por tanto de 0,75, lo que es un carácter típico de los saurópodos distintos de Somphospondyli (Upchurch *et al.*, 2004; Barco, 2009).

- **EXTREMIDADES ANTERIORES**

- Húmeros (CLH- 1 y CLH-4)**

Se han preservado los dos húmeros de *Galvesaurus* en bastante buen estado de conservación. Tienen una forma general recta, con una sección con forma elíptica (Fig. 14). Los extremos articulares están expandidos lateromedialmente, aunque en mayor medida el extremo proximal (Fig. 14). El húmero derecho es más largo que el izquierdo como consecuencia de las labores de preparación del hueso.

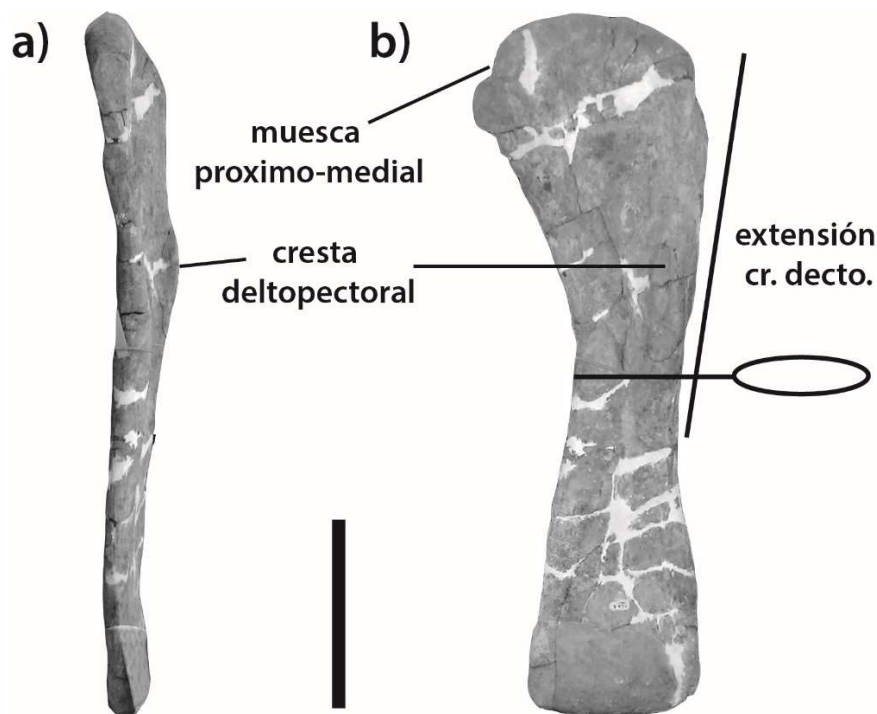


Figura 14.-Húmero izquierdo (CLH-4) en vistas: a) medial, b) anterior. La escala mide 40 cm. Se muestra también la sección transversal de la diáfisis (Modificado de Barco, 2009).

El extremo proximal es rugoso y no tiene tubérculo supracoracoideo en el extremo proximolateral. En el extremo proximomedial presenta una muesca similar al canal trioseo presente las aves, y que tienen otros saurópodos como algunos saurópodos basales como *Barapasaurus* (Jain *et al.*, 1975), macronarios como *Tehuelchesaurus* (Rich *et al.*, 1999), y rebaquisauridos y titanosaurios (Bonaparte y Powell, 1980; Torcida *et al.*, 2011). La zona de articulación se proyecta hacia posterior, haciendo que este lado tenga una convexidad más marcada que la zona anterior que es ligeramente cóncava. La zona

proximal presenta una proyección muy marcada hacia medial mientras que tiene poco hacia lateral, por lo que la transición hacia la diáfisis es ligeramente convexa en el margen lateral, y marcadamente cóncava en el margen medial, en un sentido proximodistal (Fig. 14). De la zona proximolateral del húmero surge un engrosamiento de hueso, la cresta deltopectoral, que recorre el húmero paralelamente al margen lateral hasta la zona media de la diáfisis (Fig. 14). Está poco desarrollada comparada con los prosaurópodos.

El extremo distal es rugoso también. Los cóndilos articulares (ulnar y radial) se sitúan solo en la zona del margen, sin proyectarse hacia la cara anterior. Están poco marcados, tan solo separados por una concavidad somera. El RI (índice de robustez) de Upchurch y Wilson (2003) es de 0,25, lo que indica que es un húmero grácil comparado con otros saurópodos.

• **CINTURA PÉLVICA**

Isquion (CLH-16)

Se ha recuperado el isquion derecho de *Galvesaurus*, el cual está bastante bien preservando, teniendo erosionado solo una pequeña parte del pedicelo púbico (Fig. 14). En él se diferencia una rama proximal, conformada por rama iliaca y rama púbica, y una rama distal o isquiática (Fig. 15).

La rama proximal presenta un contorno trapezoidal, con la rama púbica orientada hacia anterior y la rama iliaca orientada hacia dorsal. Ambas ramas están separadas en el margen dorsoanterior por una suave depresión que constituye la aportación del isquion al acetábulo (Fig. 15). La superficie articular del acetábulo se mantiene con el mismo grosor a lo largo de toda su longitud.

La rama iliaca presenta una morfología relativamente triangular. Su margen anterior está engrosado en la zona de articulación con el ilion para posteriormente adelgazarse hacia el acetábulo. La rama iliaca no presenta un estrechamiento o cuello, ni tampoco tubérculo en su cara lateral. La rama púbica está algo erosionada en su margen anterior, pero se intuye la morfología parcialmente rectangular que presentaría (Fig. 15)

La rama isquiática es alargada y estrecha, con el extremo distal sin expandir, y orientado posteroventralmente. Se articula con la rama proximal formando un ángulo obtuso, de unos 100°, con la línea del acetábulo. La distancia del extremo distal de la rama

isquiática al extremo dorsal del pedicelo púbico es de 65 cm y corresponde a la longitud del isquion (IsL) según Salgado *et al.* (1997). En corte transversal, la rama isquiática presenta una morfología subrectangular, y por el ángulo que forma con la rama proximal al articularse, puede deducirse que la unión de las ramas isquiáticas de ambos isquiones es prácticamente coplanar, formando un ángulo obtuso entre ambas ramas.

Pubis (GAL/01/150)

Tan solo se conserva el extremo distal de la rama púbica del pubis derecho. Se han conservado unos 40 cm de la rama púbica, y aunque no llega a presentar ninguna inflexión en su margen anterodorsal que marque la conexión con el pedúnculo iliaco, la longitud que presenta parece indicar que la transición a dicho pedúnculo está próxima (Fig. 15). Esto permite estimar un tamaño aproximado del pubis, que podría tener una longitud entre 95-100 cm, lo que supondría aproximadamente un 145% de la longitud del isquion. Este carácter es una sinapomorfía de Titanosauriformes (Upchurch, 1998), no obstante conviene ser prudente, puesto que el pubis está bastante incompleto.

La rama púbica es alargada, con un marcado desarrollo anteroposterior y poco desarrollo lateromedial. Su cara lateral convexa y su cara medial ligeramente cóncava, y el contorno de su margen distal, aunque ligeramente erosionado, es redondeado. Un aspecto remarcable es que el extremo más distal no está expandido apenas respecto al resto de la rama (Fig. 15), rasgo que está presente en algunos diplodócidos basales como *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903).

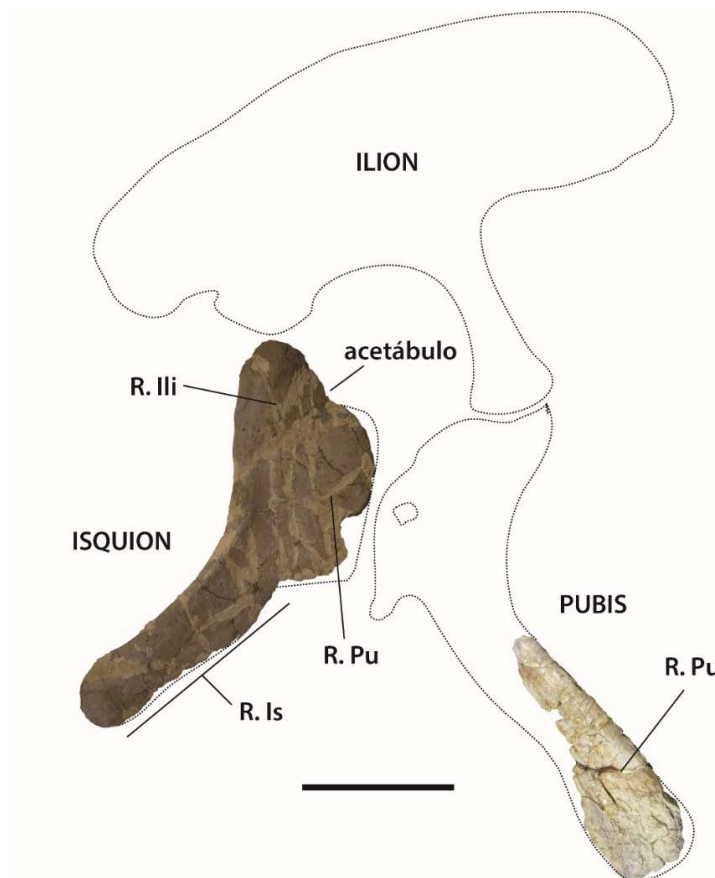


Figura 15.- Reconstrucción de la cintura pélvica derecha de *Galvesaurus* en vista medial. La línea discontinua indica los contornos estimados para ilión, isquion y pubis. La morfología y tamaño del ilion es estimado. Abreviaturas: **R. Ili**: rama iliaca; **R. Is**: rama isquiática; **R. Pu**: rama púbica. La escala equivale a 30 cm.

7.3 Análisis filogenético

Se ha procedido a realizar un análisis filogenético para *Galvesaurus* usando una versión modificada de la matriz de Carballido *et al.* (2015), en la que se ha revisado la codificación de *Galvesaurus*, además de añadir cuatro nuevos caracteres (Fig. 16). Dicha matriz está constituida por 374 caracteres (20 de ellos ordenados), los cuáles se codifican para 74 taxones de saurópodos correspondientes a todos los clados pertenecientes a este grupo. Para *Galvesaurus* se han codificado 137 caracteres de 374, un 36% de los caracteres. Un listado de los caracteres que conforman esta matriz puede consultarse en el Anexo 1 y la codificación de los taxones en el Anexo 2.

El estudio de los huesos de *Galvesaurus* ha permitido definir 4 nuevos caracteres con el fin de añadir información que permita mejorar el resultado del análisis cladístico. Los nuevos caracteres son los siguientes:

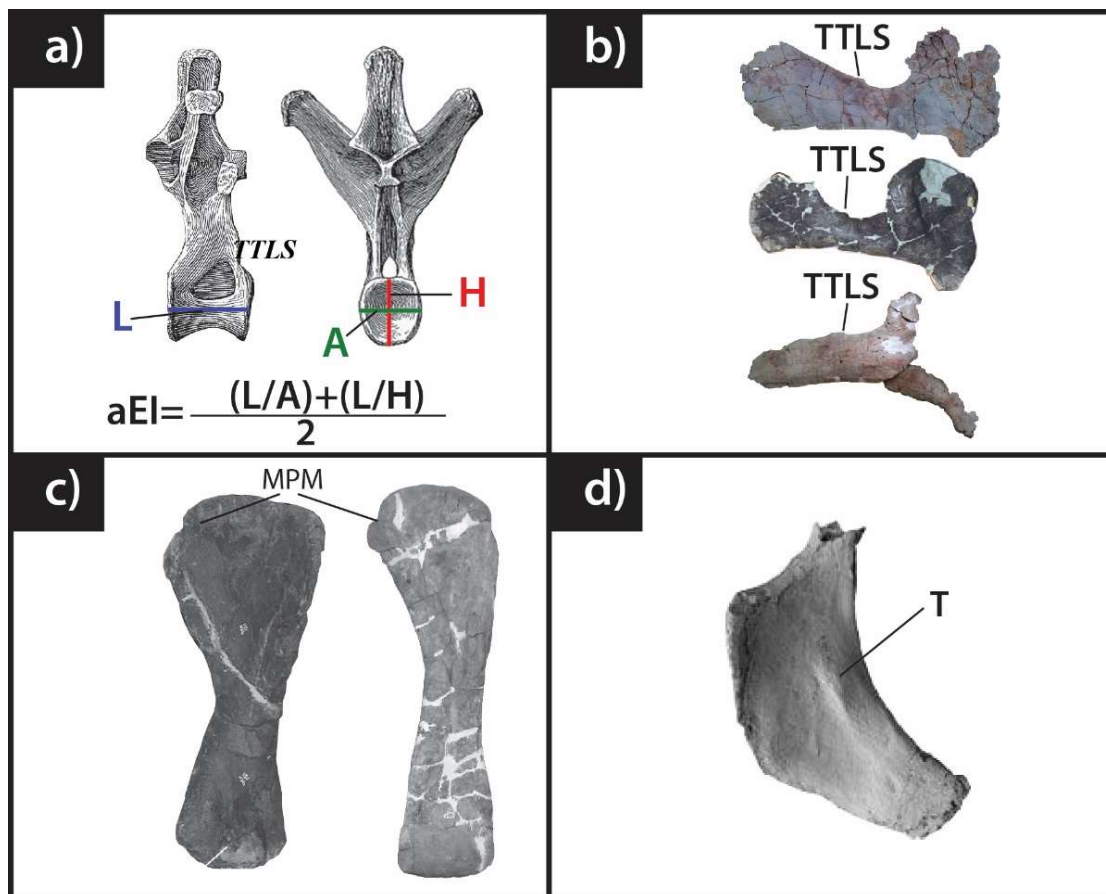


Figura 16.- Nuevos caracteres definidos para la matriz de Carballido et al., (2015). a) “average elongation index” (aEI) de Chure et al. (2010) con los parámetros trazados sobre una vértebra dorsal media de Haplocanthosaurus, en vistas lateral izquierda y posterior (Hatcher, 1903; b) : tubérculo del trapecio y del levator scapulae (TTLS) indicado en las escápulas derechas de (de arriba abajo) Europatitan eastwoodi, Camarasaurus grandis y Galveaurus herreroi (modificado de Torcida et al., 2017, Yale, 2017); c) Muesca próximomedial (MPM) marcada en los húmeros de Tehuelchesaurus y Galvesaurus (modificado de Carballido et al., 2011); d) Túberculo (T) en la superficie lateral de la rama iliaca del isquion de Rapetosaurus krausei (modificado de Currie-Rogers y Forster, 2001). Los huesos no están a escala.

371) Centros vertebrales de las vértebras dorsales medias: media aritmética entre el ratio longitud del centro (L) / anchura (A) del centro en cara articular posterior y el ratio longitud del centro / altura (H) del centro en la cara articular posterior (Fig. 16a) (aEI de Chure *et al.*, 2010): menos de 1.1 (0); más de 1.1 (1).

Este carácter viene dado por la necesidad de obtener un índice de alargamiento que no dependa de la variabilidad morfológica que presentan las vértebras de la misma serie de un saurópodo y que no haya confusiones entre los cambios en la elongación de los centros con aquellos en su morfología en sección transversal. Es una combinación de los índices de alargamiento de Upchurch (1993) y Wilson (2002).

372) Margen dorsal de la rama escapular: tubérculo del trapecio y del *levator scapulae* (Fig. 16 b): ausente (0); presente (1). Para una descripción de este carácter, ver la descripción de la escápula de *Galvesaurus* en el apartado de paleontología sistemática.

373) Húmero: presencia de una muesca en el sector medial del extremo proximal (Fig. 16 c): ausente (0), presente (1). Para una descripción de este carácter, ver la descripción de los húmeros de *Galvesaurus* en el apartado de paleontología sistemática.

374) Presencia de una tuberosidad en la superficie lateral de la rama iliaca del isquion (Fig. 16 d): ausente (0), presente (1).

Esta tuberosidad o tubérculo isquiático, es un ligero engrosamiento o proceso, alargado dorsoventralmente, con su superficie rugosa, que se identifica con el punto de anclaje del músculo *M. flexor tibialis internus 3* (Hutchinson 2001, 2002). Este carácter aparece en arcosaurios primitivos, y que reaparece puntualmente en algunos grupos de saurópodos, como es el caso de los titanosaurios como *Rapetosaurus* (Fig. 16 d).

Utilizando los datos de la matriz se ha realizado una búsqueda heurística de los árboles más parsimoniosos con la aplicación TNT (Goloboff y Catalano, 2016). La búsqueda se realizó utilizando árboles iniciales Wagner y 1000 secuencias de adición aleatorias, salvándose 10 árboles por réplica. Se excluyó *a priori* al taxón nº 74 “*Europatitan eastwoodi*”, porque se observó, en una búsqueda previa, que provocaba mucha inestabilidad en los árboles.

El análisis generó 25 árboles igual de parsimoniosos (MPTs ‘*most parsimonious trees*’) de 1119 pasos evolutivos, con un índice de consistencia (CI) de 0,394 y un índice de retención (RI) de 0,72. Los árboles presentan escasas diferencias entre sí mostrando una estructura bastante estable. Se puede consultar los MPTs obtenidos en el Anexo 3, mientras que el árbol de consenso estricto corresponde a la Figura 16. Las principales variaciones observadas son:

- *Shunosaurus* y *Barapasaurus* alternan su posición relativa como grupos taxones hermanos sucesivos del clado Eusauropoda.
- La posición de *Histriasaurus* dentro del clado Diplodocoidea es inestable, pues en algunos cladogramas aparece se incluye en Rebbachisauridae y en otros en Flagellicaudata.

- Dentro del clado Macronaria, la posición de *Lusotitan* sufre variaciones, apareciendo en algunos árboles como titanosauriforme basal, en otros dentro de Somphospondyli, y también en ocasiones dentro del clado Brachiosauridae.
- Las variaciones más relevantes, y que más afectan a los objetivos de este trabajo corresponden a las posiciones de *Galvesaurus* y *Haplocanthosaurus*. Ambos aparecen siempre en la base de Neosauropoda, unas veces incluidos en el clado Macronaria (5 árboles) y normalmente incluidos dentro de Diplodocoidea (20 árboles).

Estas variaciones en los MPTs provocan que el árbol de consenso de estos 25 árboles (Fig. 17) tenga mayor longitud que los árboles individuales. El árbol de consenso sitúa a *Galvesaurus* en una politomía con Macronaria, Diplodocoidea y *Haplocanthosaurus* (Fig.17), constituyendo dicha politomía el clado Neosauropoda. Las sinapomorfias que caracterizan a dicho clado están recogidas en la Tabla 2.

Nº carácter	Descripción carácter	Sinapomorfia
96	Número de dientes del dentario: mayor que 20 (0); 10-17 (1); 9 o menos (2). Carácter ordenado.	0→1
106	Presencia de surcos longitudinales en los dientes en vista lingual: ausentes (0); presentes (1).	0→2
120	Neumaticidad de los centros cervicales: ausente (0); presente, con cavidades únicas y amplias (1); presente, con varias cavidades internas pequeñas y complejas.	0→1
161	Lámina centroparapofisial (PCPL) en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores: ausente (0); presente (1).	1→0
225	Presencia de una barra ósea uniendo los extremos dorsales del canal hemal (<i>crus bridging</i>): presente (0); ausente (1).	0→1

Tabla 2.- Caracteres apomórficos que constituyen las sinapomorfias del clado Neosauropoda en el análisis filogenético realizado en este trabajo.

Además de las sinapomorfias mostradas en la Tabla 2, en 5 MPTs, aparecen como sinapomorfias adicionales de Neosauropoda las apomorfias que muestran los caracteres 139: 0→1 y 177: 0→1.

Dado que *Galvesaurus* es incluido tanto en Diplodocoidea en algunos árboles como en Macronaria en otros, es conveniente estudiar si las sinapomorfias que lo sitúan

en un clado o en otro, para evaluar cuáles son más verosímiles. Las sinapomorfias que sitúan a *Galvesaurus* en dicho clados se recogen en la Tabla 3.

Nº carácter	Descripción carácter	Sinapomorfia
Diplodocoidea		
177	Costillas cervicales, ejes distales de las costillas cervicales más largas: son alargados y se superponen (0); son cortos y no se proyectan más allá del extremo caudal del centro al que están unidos (1).	0→1
235	Escápula, desarrollo del proceso acromial: sin desarrollar (0); bien desarrollado (1).	0→1
Macronaria		
161*	Lámina centroparapofisial (PCPL) en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores: ausente (0); presente (1).	1→0
174	Centros dorsales posteriores, forma de la cara articular: anficélica (0); ligeramente opistocélica(1); opistocélica (2).	0→1
236	Longitud de la escápula / anchura mínima de la lámina escapular : 5,5 o menos (0); 5,5 o más (1).	0→1

Tabla 3.- Caracteres apomórficos que constituyen las sinapomorfias de los clados *Diplodocoidea* y *Macronaria* cuando *Galvesaurus* es incluido en ellos. El carácter 161* deja de ser sinapomorfia de *Neosauropoda* en aquellos MPTs en los que *Galvesaurus* pasa a formar parte de *Macronaria*.

Finalmente *Galvesaurus* está caracterizado por las siguientes autopomorfias:

- Centros cervicales, neumaticidad interna presente, con varias cavidades internas pequeñas y complejas (**carácter 120:2**). Compartido con *Diplodocidae* y *Titanosauriforme*.
- Centros cervicales medios, relación entre la longitud anteroposterior y la altura de la superficie articular posterior mayor que 4 (**carácter 126:1**). Compartido con *Mamenchisauridae*, *Diplodocinae* y *Titanosauriforme* no *Saltosauridae*.
- Centros dorsales anteriores y medios con pleurocelos afilados, con los márgenes caudales agudos (**carácter 147:1**). Compartido con *Euhelopus* y *Somphospondyli*.
- Centros dorsales anteriores y medios con pleurocelos con márgenes caudales redondeados (**carácter 149:0**). Compartido con *Prosauropoda*, *Eusauropoda* no *Neosauropoda* y *Brachiosauridae* (*Giraffatitan* y *Brachiosaurus*).

- Vérttebras dorsales medias y posteriores con una sola lámina (lámina TPOL) sosteniendo el hiposfeno o la postzigapófisis desde ventral (**carácter 154:1**). Compartido con *Patagosaurus*, Diplodocidae, *Nigersaurus* y *Tehuelchesaurus*.
- Centros dorsales medios y posteriores en sección transversal están fuertemente comprimidos (presentan una relación altura/anchura por debajo de 0,8) (**carácter 162:2**). Compartido con Saltosauridae y con *Rapetosaurus* y *Epachthosaurus*.
- La espina neural de las vértebras dorsales medias y posteriores presenta procesos aliformes triangulares que se proyectan lateralmente más allá de las zigapófisis caudales (**carácter 163:2**). Compartido con *Mamenchisaurus*, *Camarasaurus*, Brachiosauridae (*Giraffatitan* y *Brachiosaurus*) y algunos titanosaurios basales.
- Vérttebras dorsales posteriores con la espina neural más estrecha transversalmente que anteroposteriormente (**carácter 175:0**). Compartido con Prosauropoda, *Jobaria* y *Tehuelchesaurus*.
- Arcos neurales de las vértebras caudales anteriores sin lámina preespinal (PRSL) (**carácter 207:0**). Compartido con Prosauropoda, Eusauropoda no Neosauropoda, *Zapalasaurus* y *Malarguesaurus*.
- Centros caudales medios ligeramente procélicos (**carácter 210:2**). Compartido con *Malarguesaurus* y *Mendozasaurus*.
- Centros caudales medios con los arcos neurales situados en la mitad anterior del centro (**carácter 211:1**). Compartido con todo Macronaria, menos *Camarasaurus* y *Bellusaurus*.
- Húmero grácil, con un índice de robustez (RI) menor de 0,27 (**carácter 256:0**). Compartido con Prosauropoda basal, *Patagosaurus*, *Barosaurus*, *Nigersaurus*, Brachiosauridae, Somphospondyli no Titanosauria y *Alamosaurus*.
- Longitud del pubis un 120% mayor que las del isquion (**carácter 285:1**). Compartido con Somphospondyli.
- Cóndilo radial del húmero sin dividir por una muesca en su cara anterior (**carácter 363:1**). Compartido con Prosauropoda, Titanosauria y *Chubutisaurus*.
- Presencia en el margen dorsal de la rama escapular del tubérculo del trapecio y del *levator scapulae* (**carácter 372:1**). Compartido con *Omeisaurus*, Diplodocinae, *Demandasaurus*, *Camarasaurus*, *Phuwiangosaurus*, *Rapetosaurus* e *Isisaurus*.

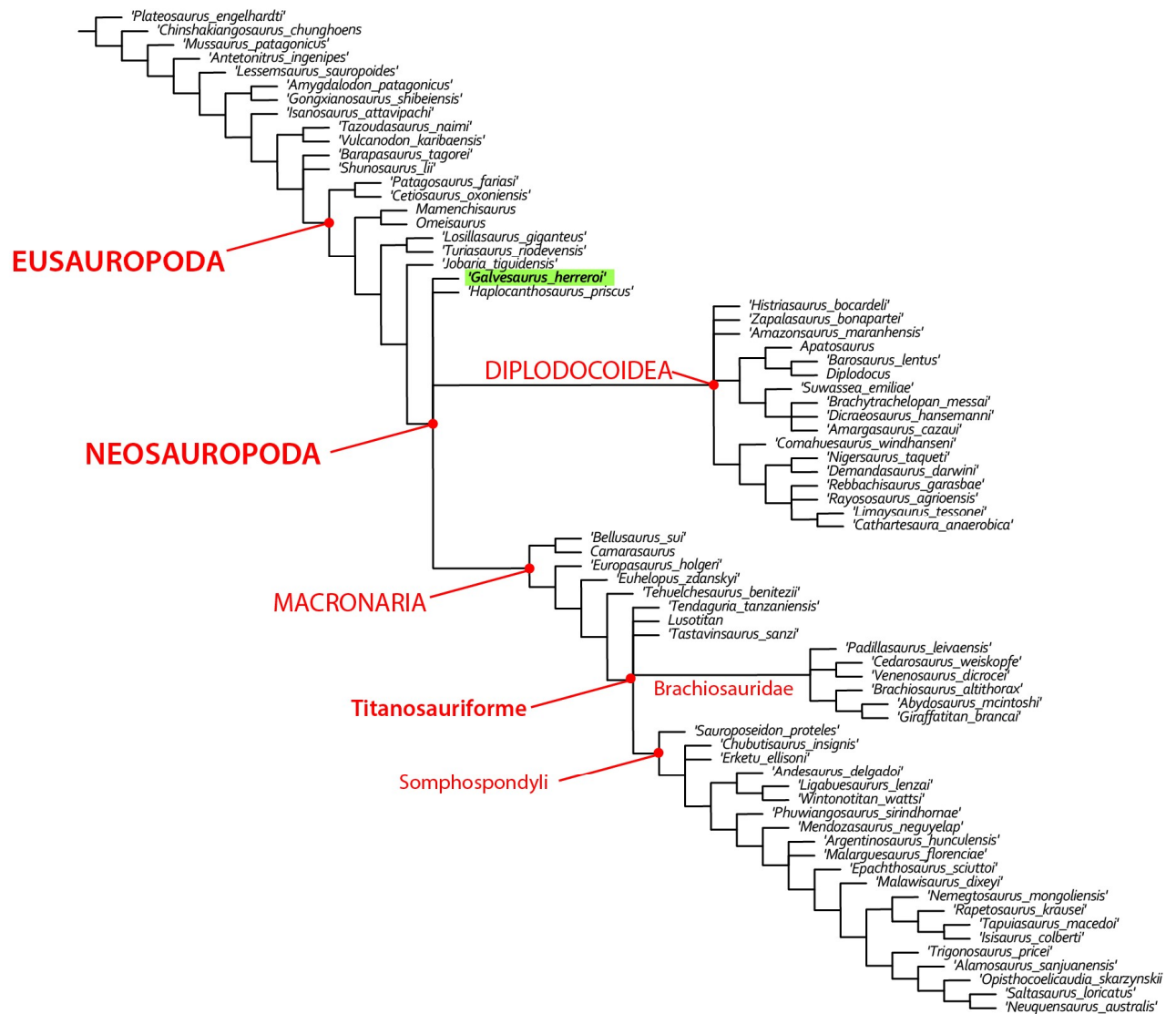


Figura 17.- Árbol de consenso estricto que muestra las relaciones filogenéticas de *Galvesaurus herreroi* dentro de Sauropoda, usando una versión modificada de la matriz de Carballido et al. (2015).

8. Interpretación y discusión

8.1. Edad de *Galvesaurus*

En trabajos previos se asignaba una edad Titoniense-Berriasiense a *Galvesaurus* (Barco *et al.*, 2005a). En una revisión reciente Aurell *et al.* (2016) datan a la Formación Villar del Arzobispo con una edad de Titoniense medio-superior (Fig. 3), y la Formación Aguilar del Alfambra con una edad de Titoniense superior - Berriasiense, quedando en ella el límite Jurásico-Cretácico en la Formación Aguilar del Alfambra. Como se ha podido ver en este trabajo, el yacimiento de Cuesta Lonsal queda situado en la parte inferior del Formación Villar del Arzobispo (Fig. 5). Esto implica que se puede asignar a

Galvesaurus una edad de Titoniense medio-superior, aunque no llegaría al límite con el Cretácico (Fig. 18).

8.2. Posición filogenética de *Galvesaurus*

Hasta el momento existen tres propuestas filogenéticas hechas por diferentes autores. Las dos primeras clasifican a *Galvesaurus* como un saurópodo primitivo (eusaurópodo): en primer lugar, Sánchez-Hernández (2005) incluye *Galvesaurus* dentro en Cetiosauridae, por tanto un eusaurópodo no neosaurópodo. Posteriormente, Royo-Torres *et al.* (2006) definen un nuevo clado denominado Turiasaura, el cual incluye a todos eusaurópodos más próximos a *Turiasaurus riodevensis* que a *Saltasaurus loricatus*. Según estos autores este clado incluye a saurópodos de la Formación Villar del Arzobispo: *Turiasaurus riodevensis*, *Losillasaurus giganteus* y *Galvesaurus herreroi*. Barco (2009) y Barco y Canudo (2012) plantean argumentos para rechazar las dos hipótesis previas y clasifican a *Galvesaurus* como Macronaria no Titanosauriforme.

En el presente trabajo, el análisis filogenético llevado a cabo incluye a *Galvesaurus* dentro de Neosauropoda (Fig.17), pero no deja claro si está dentro del clado Macronaria, o por el contrario, está dentro del clado Diplodocoidea. Ambas posiciones son posibles, pues están refrendadas por MPTs, y por tanto es cuestión de discutir cuál es la más plausible.

El clado Neosauropoda está definido sobre todo con caracteres craneales y de las del astrágalo y de las falanges (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004), elementos de los que no hay registro en *Galvesaurus*. No obstante, Wilson (2002) indica como sinapomorfía la ausencia de una barra ósea uniendo los extremos dorsales del canal hemal (*crus bridging*). Este carácter también aparece como sinapomorfía para Neosauropoda en el análisis realizado este trabajo (Tabla 2, carácter 225:1), lo que descartaría a *Galvesaurus* como Cetiosauridae y Turiasaura, que sí que tiene *crus bridging* (como es el caso de *Patagosaurus*). Por otro lado la ausencia de una lámina centroparapofisial (PCPL) en los arcos neurales de las dorsales medias y posteriores (Tabla 2, carácter 161:0) es un carácter presente en los neosaurópodos basales como *Camarasaurus*, *Haplocanthosaurus* y el propio *Galvesaurus*, este carácter es compartido con Cetiosauridae, pero se debe a que es un carácter revertido a su estado primitivo, ya que eusaurópodos más avanzados sí que la presentan (*Turiasaurus*, *Jobaria*). Otros caracteres

que apoyarían la posición de *Galvesaurus* dentro de Neosauropoda son la neumaticidad bien desarrollada con cámaras pequeña y complejas en las vértebra cervicales (Tabla 2, carácter 120:2), vértebras cervicales con pleurocelos divididos (Barco y Canudo, 2012) y la contribución de la barra iliaca al acetábulo (Upchurch *et al.*, 2004).

Esto parece apoyar la hipótesis de Barco y Canudo (2012) en la que refutan que *Galvesaurus* pertenezca a Cetiosauridae o a Turiasauria. Estos autores afirman que el análisis llevado a cabo Sánchez-Hernández (2005) y que relaciona a *Galvesaurus* con Cetiosauridae es poco plausible, ya que interpreta erróneamente algunos caracteres, otros que identifica como exclusivos de Cetiosauridae son en realidad caracteres primitivos que no han desarrollado el estado derivado y que están presentes en varios grupos de saurópodos (*e.g.*, la ausencia de pleurocelos en las vértebras caudales es un carácter que está presente en Cetiosauridae, pero también en Diplodocidae, en Macronaria, en Brachiosauridae, etc...)

Por otro lado, en lo que respecta a la inclusión de *Galvesaurus* en Turiasauria, Barco y Canudo (2012) afirman que hay al menos 40 caracteres mal interpretados o mal codificados en el análisis realizado por (Royo-Torres *et al.*, 2006) y que pueden haber llegado a situar a *Galvesaurus* en el clado Turiasauria. Además *Galvesaurus* sólo comparte una de las cuatro sinapomorfías que definen al clado Turiasauria (Barco 2009, Barco y Canudo, 2012).

El clado Diplodocoidea está definido por una única sinapomorfía según Wilson (2002), la cual se refiere a costillas cervicales con menor longitud que el centro vertebral, y que es similar a uno de los caracteres sinapomórficos del análisis de este trabajo (Tabla 3, carácter 177:1). Upchurch *et al.* (2004) definen a Diplodocoidea basándose solo en caracteres del cráneo, que no está preservado. *Galvesaurus* solo conserva dos costillas cervicales que son menores que la longitud del centro (Fig. 9), aunque están bastante mal preservadas, por lo que hay que ser prudente con las implicaciones de este carácter. Otro carácter que apoya la inclusión en Diplodocoidea es el desarrollo del proceso acromial en la escápula (Tabla 3, carácter 235:1), dicho carácter está fuertemente desarrollado en Rebbachisauridae, pero, no en otros diplodócidos más basales. No obstante *Galvesaurus* no presenta *forked chevrons*, un carácter característico de Diplodocoidea, (Upchurch *et al.*, 2004).

El clado Macronaria está definido sólo con caracteres del cráneo en Upchurch *et al.*, (2004), mientras que Wilson (2002), además de caracteres del cráneo, incluye como sinapomorfias algunos caracteres de los metacarpales, que las vértebras dorsales posteriores sean opistocélicas y que el contacto pubis-isquion sea al menos la mitad de la longitud total del pubis. En el caso de *Galvesaurus*, el único carácter que se cumple es el de las vértebras dorsales posteriores, las cuáles son ligeramente opistocélicas (Tabla 3, carácter 171:1), los otros presentan una incertidumbre alta, puesto que no hay restos craneales, ni de la mano, y no se ha conservado la superficie de articulación del pubis con el isquion (Fig. 15). Otros caracteres que apoyan su inclusión en Macronaria son la ausencia de una lámina centroparapofisial en los arcos neurales dorsales medios y posteriores (Tabla 3, carácter 161:0) y una relación entre la longitud de la escápula y la anchura mínima de la lámina escapular mayor de 5,5 (Tabla 3, carácter 236:1), aunque este último es estimado, puesto que no se conserva la escápula completa (Fig. 13)

Galvesaurus presenta sinapomorfias tanto de Diplodocoidea como de Macronaria, aunque de este último presenta una única sinapomorfia que es inferida, puesto que no se conservan vértebras posteriores, y se ha deducido que son opistocélicas a partir de la primera vértebra del sacro. Por otro lado algunas de las autapomorfias que caracterizan a *Galvesaurus* en el cladograma lo relacionan con Diplodocoidea (120:2; 126:1; 154:1; 372:1) también alguno con Macronaria basal (163:2 ; 372:1) y algunos otros que lo relacionan con otros grupos más avanzados de Macronaria, como Brachiosauridae o Titanosauria, si bien pueden ser casos de convergencia evolutiva.

Whitlock (2011), realiza un análisis filogenético del clado Diplodocoidae, en el que obtiene al saurópodo *Haplocanthosaurus* en la base de Diplodocoidae, fuera del clado formado por (Rebbachisauridae + Flagellicaudata). *Haplocanthosaurus* es otro neosaurópodo problemático, que debido a sus pocos restos descritos y su carácter plesiomórfico ha presentado diferentes posiciones filogenéticas dependiendo del análisis realizado (Wilson 2002, Harris, 2006). En el análisis realizado en este trabajo, *Haplocanthosaurus* aparece como taxón hermano de *Galvesaurus* (Fig. 17), y en todos los MPTs obtenidos, aparece un nodo por encima o por debajo de *Galvesaurus*.

Asumiendo la hipótesis de Whitlock (2011), y valorando los caracteres sinapomórficos de *Galvesaurus*, se ha decidido incluir a *Galvesaurus* en la base de

Diplodocoidea (Fig. 18), como taxón hermano de *Haplocanthosaurus*. No obstante sigue habiendo una ventana para la duda, puesto que *Galvesaurus* presenta algunas diferencias sustanciales con *Haplocanthosaurus* (e.g., ausencia de lámina prespinal en vértebras dorsales. *Haplocanthosaurus* sí que tiene (Whitlock, 2011), y sigue habiendo sinapomorfias que apoyan su inclusión en Macronaria.

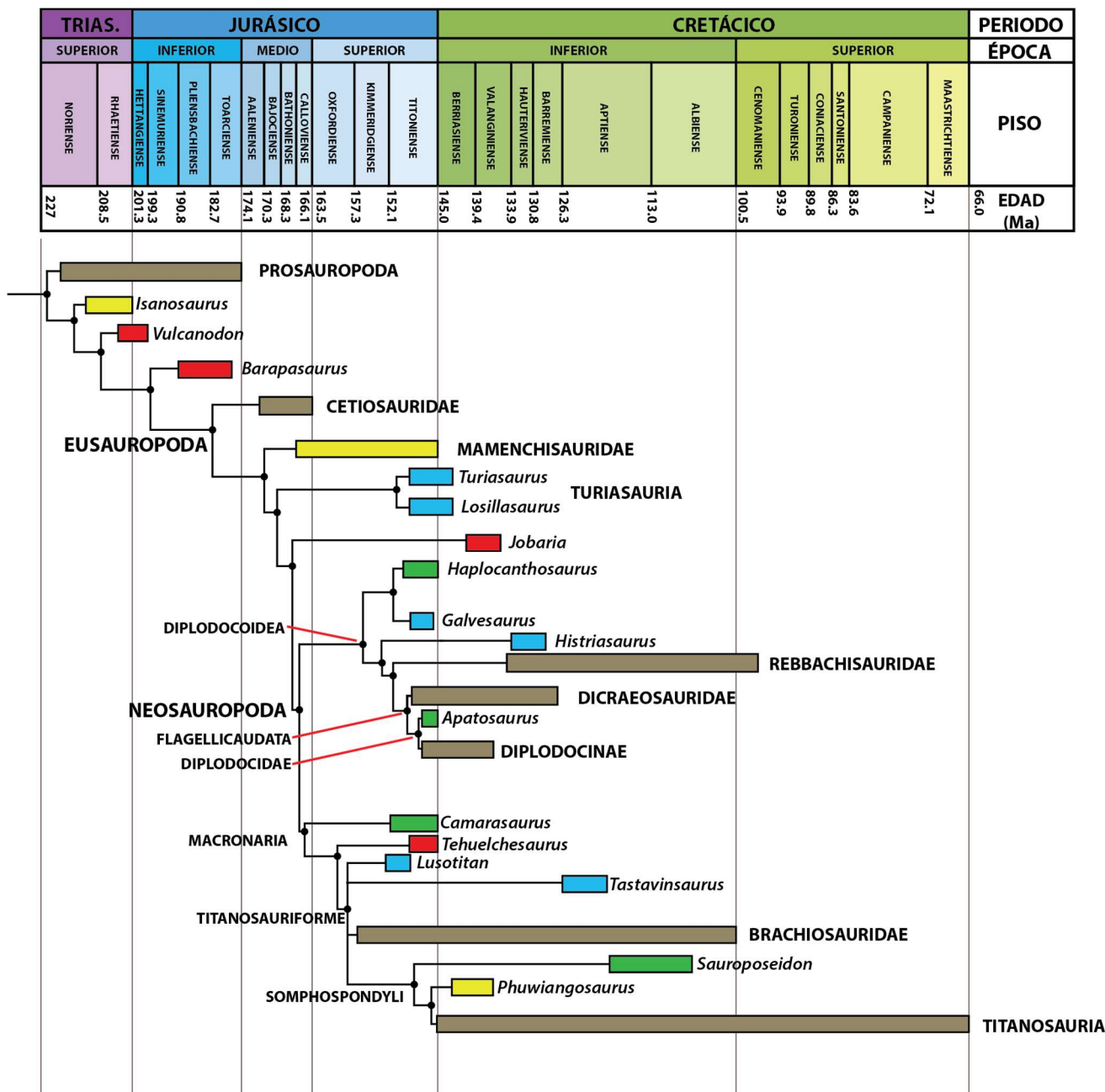


Figura 18.- Cladograma calibrado temporalmente, simplificado del cladograma de consenso y coherente con la hipótesis filogenética propuesta en este trabajo (Fig. 16). Cada taxón y cada clado muestra su intervalo temporal estimado y el color indica su distribución paleogeográfica: marrón: global; amarillo: Asia; rojo: Gondwana; verde: Norteamérica; azul: Europa. Las edades están tomadas de IUGS (2017).

8.3. Implicaciones paleobiogeográficas

El tránsito Jurásico – Cretácico está marcado por el relevo de las faunas de saurópodos del Jurásico (eusarópodos, diplodocoideos basales, macronarios basales y titanosauriformes basales) a faunas típicas del Cretácico (con rebaquisáuridos, braquiosáuridos y titanosaurios) (Fig. 18), probablemente debido al enfriamiento del clima producido al final del Jurásico (Holz, 2015). La posición del península Ibérica, próxima tanto de Laurasia como de Gondwana, es estratégica para estudiar este reemplazo de faunas, si bien no está claro cuál de los dos continentes tenía mayor influencia. Ambos continentes están representados por abundantes dinosaurios, tanto en la Formación Morrison de Norteamérica como en las capas de Tendaguru en África (Barco, 2009).

En España, se han encontrado dinosaurios afines a los de la Formación Morrison, como es el caso de *Allosaurus* (Antunes y Mateus, 2003) o *Stegosaurus* (Escaso *et al.*, 2007). Por otro lado en Iberia también hay reconocidos taxones endémicos como el clado Turiasauria, *Lourinhasaurus* o *Dacentrurus* (Barco, 2009). *Galvesaurus* como diplodocoideo basal, refuerza la idea de una conexión real entre Norteamérica e Iberia al final del Jurásico, si bien que existan diferencias con otros diplodocoideos basales puedan indicar que pese que habría circulación de faunas entre el continente e Iberia, podrían existir episodios de aislamiento, que favorecieran que los taxones ibéricos desarrollaran caracteres endémicos.

9. Conclusiones

Se ha propuesto una nueva hipótesis filogenética para el saurópodo *Galvesaurus herreroi*, basándose, por un lado, en la descripción de nuevos restos (una vértebra cervical, un coracoides y un fragmento de pubis) y en la redesccripción de los restos ya estudiados, y por otro lado, en la realización de un análisis filogenético utilizando una versión ligeramente modificada de la matriz de Carballido *et al.* (2015).

Los resultados del análisis sitúan a *Galvesaurus* en una posición algo incierta dentro del clado Neosauropoda, mostrando distintas sinapomorfías que lo sitúan en una posición basal tanto en el clado Diplodocoidea como en el clado Macronaria. No obstante en este trabajo se ha escogido su inclusión en Diplodocoidea, justificándose en la relevancia de las sinapomorfías que presenta y por la inclusión de *Haplocanthosaurus*

(taxón hermano de *Galvesaurus*) en la base de Diplodocoidea en la hipótesis de Whitlock (2011).

Se le ha asignado a *Galvesaurus* una edad de Titoniense medio-superior, tras realizar levantar un perfil estratigráfico de la parte inferior de la Formación Villar del Arzobispo, de edad Titoniense medio-superior (Aurell *et al.*, 2016) y situar en dicho perfil el yacimiento de Cuesta Lonsal, donde se recuperó *Galvesaurus*. Esta nueva datación junto a la nueva propuesta filogenética como diplodocoideo basal refuerzan la hipótesis de una influencia de faunas de Laurasia en Iberia durante el tránsito Jurásico-Cretácico, estando *Galvesaurus* relacionado con diplodocoideos basales norteamericanos como *Haplocanthosaurus*.

10. Bibliografía

- Antunes, M.T. y Mateus, O. (2003): Dinosaurs of Portugal. *Comptes Rendus Palevol*, 2 (1), 77-95.
- Apesteguía, S. (2005): The evolution of the hyposphene-hypantrum complex within Sauropoda. In *Thunder-Lizards: the Sauropodomorph Dinosaurs*. (V. Tidwell and K. Carpenter, Eds.) (2005): 248-267.
- Antolín-Tomás, B., Liesa, C.L., Casas, A.M., Gil-Peña, I. (2007): Geometry of fracturing linked to extension and basin formation in the Maestrazgo basin (Eastern Iberian Chain, Spain). *Revista de la Sociedad Geológica de España* 20: 351-365.
- Aurell, M., Bádenas, B., Gasca, J.M., Canudo, J.I., Liesa, C.L., Soria, A.R., Moreno-Azanza, M., Najes, L. (2016): Stratigraphy and evolution of the Galve sub-basin (Spain) in the middle Tithonian-early Barremian: Implications for the setting and age of some dinosaur fossil sites. *Cretaceous Research*, 65:138-162.
- Aurell, M., Mas, R., Meléndez, A., Salas, R., (1994): El tránsito Jurásico-Cretácico en la Cordillera Ibérica: relación tectónica-sedimentación y evolución paleogeográfica. *Cuadernos de Geología Ibérica* 18, 369-396.
- 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, 116 pp. (inédita).
- Barco, J.L. (2005b): 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. (2009): *Sistemática e implicaciones filogenéticas y paleobiogeográficas del saurópodo Galvesaurus herreroi (Formación Villar del Arzobispo, Galve, España)*. Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza. 389 p.

- Barco, J. L., Canudo, J. I. (2012): On the phylogenetic position of the sauropod *Galvesaurus*, and other reflections. *Actas de V Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno, Salas de los Infantes, Burgos*. 17-29.
- Barco, J. L., Canudo, J. I., Cuenca-Bescós, G. (2006): 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., Ruiz-Omeñaca, J.I. (2005a): 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.
- Blakey, R. (en línea). Deep Time Maps. (fecha de consulta: 24/06/2017). Disponible en: <http://deeptimemaps.com/global-series-thumbnails/>
- 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.
- Canudo, J.I., Gasca, J.M., Moreno-Azanza, M., Aurell, M. (2012): New information about the stratigraphic position and age of the sauropod *Aragosaurus ischiaticus* from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Geological Magazine* 149, 252-263.
- Carballido, J.L., Pola, D., Parra Ruge, M.L., Padilla Bernal, S., Páramo-Fonseca, M.E., Etayo-Serna, F. (2015): A new Early Cretaceous brachiosaurid (Dinosauria, Neosauropoda) from northwestern Gondwana (Villa de Leiva, Colombia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35 (5): 1-12.
- Carballido, J.L., Rauhut, O., Pol, D., Salgado, L. (2011): Osteology and phylogenetic relationships of *Tehuelchesaurus benitezii* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Patagonia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163, 605–662.
- 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.
- Castanera, D., Canudo, J.I., Díaz-Martínez, I., Herrero Gascón, J., Pérez-Lorente, F. (2010): Grandes contramoldes de icnitas de saurópodos en el Tithónico-Berriasiense de la Formación Villar del Arzobispo en Galve (Teruel) *Comunicaciones del V Congreso del Jurásico de España*. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), Colunga, 8-11 de septiembre de 2010 (Eds. J.I. Ruiz-Omeñaca, L. Piñuela & J.C. García-Ramos)
- Castanera, D., Barco, J.L., Díaz-Martínez, I., Herrero Gascón, J., Pérez-Lorente, F., Canudo, J.I. (2011): New evidence of a herd of titanosauriform sauropods from the lower Berriasian of the Iberian range (Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310: 227-237.

- Chure, D., Britt, B.B., Whitlock, J.A., Wilson, J.A. (2010): First complete sauropod dinosaur skull from the Cretaceous of the Americas and the evolution of sauropod dentition. *Naturwissenschaften*, 97:379–391.
- Cobos, A., Royo-Torres, R., 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.
- Cuenca-Bescós, G., Canudo, J.I., Ruiz-Omeñaca, J.I. (1997): Dinosaurios del tránsito Jurásico-Cretácico en Aragón. En: *V Jornadas Aragonesas de Paleontología "Vida y ambientes del Jurásico"* (Eds. J.A. Gámez Vintaned, J.A. y Liñán, E.). Ricla, 193-221.
- Curtice B, Stadtman K, Curtice L. (1996): A reassessment of *Ultrasaurus macintoshi* (Jensen, 1985) *Museum of Northern Arizona Bulletin* 60:87-96.
- Díaz-Molina, M.; Yébenes, A; Goy, A, Sanz, J. L. (1984): Landscapes inhabited by Upper Jurassic-Lower Cretaceous archosaurs (Galve, Teruel, Spain). *Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers*. Tübingen, 67-72.
- Díaz-Molina, M., Yébenes, A. (1987): La sedimentación litoral y continental durante el Cretácico Inferior. Sinclinal de Galve, Teruel. *Estudios Geológicos*, volumen extraordinario Galve-Tremp: 3-21.
- 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. (2007): New evidence of shared dinosaur across Upper Jurassic Proto-North Atlantic: *Stegosaurus* from Portugal. *Naturwissenschaften*, 94 (5), 367-374.
- García-Penas, A. (2016): *La Formación Aguilar del Alfambra en el entorno de Galve: Análisis de facies y estudio tectonosedimentario*. Trabajo Final de Grado, Universidad de Zaragoza, 26 pp.
- Haq, B.U., (2014): Cretaceous eustasy revisited. *Global and Planetary Change* 113, 44-58.
- Harris, J. D. (2004): Confusing dinosaurs with mammals: tetrapod phylogenetics and anatomical terminology in the world of homology. *The Anatomical Record Part A* 281:1240–1246.
- Harris, J. D.(2006): The significance of *Suuwassea emiliae* (Dinosauria: Sauropoda) for flagellicaudatan intrarelationships and evolution. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4, 185-198.
- Hatcher JB. (1901): *Diplodocus* (Marsh): Its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 1: 1–63.
- Hatcher JB. (1903): Osteology of *Haplocanthosaurus* with description of a new species and remarks on the probable habits. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 2(1):1-72.

- Hocknull SA, White MA, Tischler TR, Cook AG, Calleja ND, Sloan T, Elliott DA. (2009): New mid-Cretaceous (latest Albian) dinosaurs from Winton, Queensland, Australia. *PLoS ONE* 4:e6190.
- Holz, M. (2015). Mesozoic paleogeography and paleoclimates - A discussion of the diverse greenhouse and hothouse conditions of an alien world. *Journal of South American Earth Sciences*, 61, 91-107.
- Hutchinson, J. R. (2001): The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 131 (2), 123-249.
- Hutchinson, J. R. (2002): The evolution of hindlimb tendons and muscles on the line to crown-group birds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 133 (4), 1051-1086.
- IUGS (2017) (en línea) . International Chronostratigraphic Chart v 2017/02 (fecha de consulta: 10/09/2017). Disponible en: <http://www.stratigraphy.org/ICSChart/ChronostratChart2017-02.jpg>.
- Jain, S. L.; T. S. Kuttu; T. Roy-Chowdhury; S. Chatterjee (1975): The Sauropod Dinosaur from the Lower Jurassic Kota Formation of India. *Proceedings of the Royal Society B*, 188 (1091): 221-228.
- Janensch W. (1950):. Die Wirbelsäule von *Brachiosaurus brancai*. *Palaeontographica* 7:27-93.
- Mas, J. R., Alonso, A. (1983): Jurásico terminal y Cretácico. En: *Memoria de la Hoja Escala 1:200.000 de Liria (núm. 55)*. IGME ed. Madrid.
- Meers, M.M. (2003): Crocodylian forelimb musculature and its relevance to Archosauria. *The Anatomical Record Part .* 274: 891-916.
- Price, G.D., (1999): The evidence and implications of polar ice during the Mesozoic. *Earth Sciences Reviews*. 48, 183-210.
- Pérez-Lorente, F., Herrero-Gascón, J. (2007): El movimiento de un dinosaurio deducido de una rastrillada terópoda con estructuras de inmersión de 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., Romero-Molina, M.M. (2001): Nuevas icnitas de dinosaurios terópodos y saurópodos en Galve y Miravete de la Sierra (Teruel, España). *Geogaceta*, 30: 115-118.
- Pérez-Oñate, J., Cuenca-Bescós, G., Sanz, J.L. (1994): Un nuevo saurópodo del Jurásico Superior de Galve (Teruel). *Comunicaciones de las X Jornadas de Paleontología* (Ed. Sociedad Española de Paleontología), Madrid, 159-162.
- Rees, P.M., Noto, C., Parrish, M., Parrish, J. (2004): Late Jurassic Climates, Vegetation, and Dinosaur Distributions. *The Journal of Geology*. 112, 643-653
- Rees, P. M., Ziegler, A.M., Valdes, P. J. (2000): Jurassic phytogeography and climates: new data and model comparisons. In Huber, B. T.; Macleod, K. G.; and Wing, S.

- L., eds. *Warmclimates in earth history*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 297–318.
- Rich, T. H., Vickers-Rich, P., Gimenez, O., Cúneo, R., Puerta P., Vacca, R. (1999): A new sauropod dinosaur from Chubut province, Argentina. *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium, National Science Museum Monographs* 15:61-84.
- Rogers, K., Forster, C. (2001): The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature* 412, 530-534.
- Royo-Torres, R., Canudo, J.I. (2004): En: Dinosaurios y otros Reptiles Mesozoicos en España, pp. 313-334.
- Royo-Torres, R., Cobos, A., Alcalá, L. (2006): A giant European dinosaur and a new sauropod clade. *Science*, 314: 1925-1927.
- Ruiz-Omeñaca, J.I. (2011): *Delapparentia turolensis* nov. gen et sp., un nuevo iguanodontoideo (Ornithischia: Ornithopoda) en el Cretácico Inferior de Galve. *Estudios geológicos*, 67, 1, 83-110.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Canudo, J.I., Cuenca-Bescós, G., Cruzado-Caballero, P., Gasca, J.M., Moreno-Azanza, M. (2012): A new basal ornithopod dinosaur from the Barremian of Galve, Spain. *Comptes Rendus Palevol*, 11, 6, 435-444.
- 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 y P. A. Ziegler). *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle*, 186: 145-185.
- Salgado, L., Coria, A. R. A., Calvo, J. O. (1997): Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, 34 (1), 3-32.
- Sánchez-Hernández, B. (2005): *Galveosaurus herreroi*, a new sauropod dinosaur from Villar del Arzobispo Formation (Tithonian-Berriasian) of Spain. *Zootaxa*, 1034: 1-20.
- 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.
- 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.
- Torcida, F., Canudo, J.I., Huerta, P., Montero, D., Pereda Suberbiola, X., Salgado, L. (2011): *Demandasaurus darwini*, a new rebbachisaurid sauropod from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Acta Palaeontologica Polonica* 56 (3): 535-552.

- Torcida, F., Canudo, J.I., Huerta, P., Moreno-Azanza, M., Montero, D. (2017): *Europatitan eastwoodi*, a new sauropod from the lower Cretaceous of Iberia in the initial radiation of somphospondylans in Laurasia. *PeerJ*, 5:e3409.
- Upchurch, P. (1993): *The Anatomy, Phylogeny and Systematics of the Sauropod Dinosaurs*. PhD. Thesis University of Cambridge, 483 pp.
- Upchurch, P. (1998): The Phylogenetic Relationships of Sauropod Dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 124, 43-103.
- Upchurch, P., Barrett, P.M., Dodson, P. (2004): Sauropoda. In: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmolska, H., eds. *The Dinosauria (Second Edition)*. Berkeley: University of California Press. 259-322
- Upchurch, P., Wilson, J. A. (2003): A revision of Titanosaurus Lydekker (Dinosauria-Sauropoda), the first dinosaur genus with a Gondwanan distribution. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1 (3): 125–160
- Verdú, F.J., Royo-Torres, R., Cobos, A., Alcalá, L. (2015): Perinates of a new species of Iguanodon (Ornithischia: Ornithomimidae) from the lower Barremian of Galve (Teruel, Spain). *Cretaceous Research*, 56, 250-264.
- Yale Peabody Museum of Natural History (en línea): Yale Peabody Museum of Natural History: Marsh's dinosaurs (fecha de consulta 07/09/2017). Disponible en: <http://peabody.yale.edu/collections/vertebrate-paleontology/marshs-dinosaurs>
- Wedel, M. J. (2003): The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:344–357.
- Whitlock, J.A. (2011): A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161, 872-915.
- 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.