

OSTEOLOGIA COMPARADA DE LAS FAMILIAS NOTHOSAURIDAE Y SIMOSAURIDAE (REPTILIA, SAUROPTERYGIA)

J. L. Sanz (*)

RESUMEN

La supuesta condición homodonta de *Simosaurus* es inexacta, pudiéndose diferenciar piezas sinfisarias y postsinfisarias, en base a criterios morfológicos y de tamaño. La morfología dentaria de los Simosaurios es única dentro de los Sauropterigios, con piezas dotadas de un diámetro basal de la corona de un elevado desarrollo relativo. Se compara la morfología del centro vertebral entre Nothosauridae y Simosauridae. Frente al morfotipo en "Kreuzform" (zona dorsal del centro) de los primeros, los Simosauridae presentan un morfotipo aquí denominado "Fosetado". *Simosaurus* se caracteriza igualmente por la aparición de estructuras articulares adicionales en el arco neural (infrazigapófisis, Huene, 1952). Del estudio de la variación morfométrica del centro vertebral en *N. raabi* SCHROEDER, 1914, puede concluirse que las vértebras cervicales de *Nothosaurus* son relativamente más largas y netamente más profundas que las torácicas. En *Simosaurus* la variación topográfica del diámetro y la longitud del centro es más acusada que en *Nothosaurus*, mientras la profundidad mantiene una mayor constancia. Los centros vertebrales no paquiostóicos de los Paquipleurosaurios, aunque generalmente de menor tamaño, no son diferenciables morfométricamente de las de los Notosáuridos. La morfología costal de *Simosaurus* es semejante a la de otros Notosaurios. Su coracoides es más robusto que el de *Nothosaurus* y, a diferencia de este último género, la incisión glenoidea presenta una típica disposición anterior. El húmero de *Simosaurus* es más grácil que el del resto de los Notosaurios.

El análisis de los diferentes géneros hasta ahora propuestos como Simosáuridos conduce a la conclusión de que Simosauridae es una familia monogénica. Se propone su diagnóstico dentaria y postcraneal.

PALABRAS CLAVE: Sauropterygia, Nothosauridae, Simosauridae, morfología, taxonomía.

ABSTRACT

The alleged homodont condition of *Simosaurus* is not exact, symphysiary and postsymphysary pieces can be differentiated, based on morphological and size criteria. The dental morphology of *Simosaurus* is unique within the Sauropterygia, with teeth whose basal diameter has a great relative development. The morphology of vertebral centrum between Nothosauridae and Simosauridae is compared. The first ones have a morphotype called "Kreuzform" (dorsal region of centrum) facing that of Simosauridae, here called "Fosetado" (pitted). A typical characteristic of *Simosaurus* is the occurrence (in the neural arch) of additional articulating structures (infrazygapophyses, Huene, 1952). From the consideration of morphometric variation of centrum in *N. raabi* SCHROEDER, 1914, it can be concluded that the cervical vertebrae of *Nothosaurus* are relatively longer and deeper than the thoracic ones. The topographic variation of diameter and length of centrum in *Simosaurus* is more accused than in *Nothosaurus*, while depth is more constant. Based on morphometric criteria the vertebral centra no pachyostotic of Pachypleurosaur (generally smaller in size) can not be discriminated from those of Nothosauridae. The rib morphology of *Simosaurus* is similar to that of other Nothosaurs. The coracoid of *Simosaurus* is stronger and unlike *Nothosaurus* the glenoid notch has a typically anterior position. *Simosaurus* has a more slender humerus than the rest of Nothosaurs.

The analysis of the different genera proposed as Simosauridae up to date, leads towards the conclusion that it is a monogeneric family. Dentary and postcraneal diagnosis of this taxon is proposed.

KEY WORDS: Sauropterygia, Nothosauridae, Simosauridae, morphology, taxonomy.

(*) Departamento de Zoología. División de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Madrid. Cantoblanco. Madrid-34 (España).

Introducción

La mayoría de los trabajos realizados sobre las familias Nothosauridae y Simosauridae (y, por lo tanto, el conocimiento osteológico que sobre ellos se posee en el momento actual) se refieren a la región craneana. La mayor parte de los hallazgos que han permitido una definición sistemática han sido cráneos o porciones aisladas de éstos. De hecho, tan sólo se conoce en la familia Simosauridae un caso de absoluta certeza de asociación de esqueleto craneal y postcraneal (*Simosaurus quilelmi* MEYER var. *angusticeps* HUENE, 1959). En cuanto al género *Nothosaurus*, el único ejemplar en condiciones semejantes es *N. raabi* SCHROEDER, 1914. Los escasos trabajos sobre esqueleto postcraneal se han limitado tradicionalmente, en general, a hacer una descripción del material sin muchas posibilidades de comparación. Debido a ello, ha sido intención de este trabajo recoger material a veces estudiado por otros autores y, sobre todo, gran parte de material inédito (que, debido a su carácter fragmentario, nunca ha sido publicado, pero que toma decidida importancia al reunirlo en un estudio morfométrico estadístico global) depositado en diversas instituciones europeas. Gran parte de las observaciones aquí realizadas respecto al esqueleto postcraneal de *Simosaurus* se basan en los restos siglados globalmente 14.733, depositados en el Staatliches Museum für Naturkunde (Ludwigsburg), publicados por Huene en 1952. La adscripción de este esqueleto al género *Simosaurus* es incuestionable. Las semejanzas con *S. quilelmi* var. *angusticeps* son evidentes, especialmente en lo que se refiere a la morfología coracoidal y humeral, así como costal. Como luego veremos, tanto el coracoides como el húmero son piezas esqueléticas de primera importancia en la diagnosis postcraneal del género.

Las razones por las que se ha incluido en un mismo apartado las familias Nothosauridae y Simosauridae se basan en la intención de comparar esta última con la familia-tipo del Suborden. Además, tradicionalmente, gran cantidad de autores (entre ellos Peyer) han incluido a los Simosáuridos en los Notosáuridos, cuando tienen un rango familiar propio. Aunque gran parte de los autores modernos así lo admiten, creemos que muchos de los puntos diagnósticos propuestos son irrelevantes (véase discusión más adelante). Por todo ello se hacía, pues, indispensable una comparación entre ambas familias. Las características propias de los Pachypleurosauridae los sitúan lo suficientemente alejados de los Simosauridae como para no considerar su comparación directa, excepto en aquellos casos en los que dicha comparación morfológica era desconocida, como ocurre en lo que se refiere a los centros vertebrales.

Dentición

Introducción

Los Notosaurios presentan una implantación dental de tipo tecodonto, con una maxilodondia cierta. En 1893 Boulenger citó en el ejemplar de *Lariosaurus* de Frankfurt la aparición de pequeños dientes pterigoideos. Este punto de vista es recogido por Arthaber (1924), e incluso por autores recientes como Romer (1976). No obstante, un examen atento de dicho ejemplar conduce inmediatamente al rechazo de tal dentición pterigoidea, lo que, por otra parte, parece bastante lógico, dado el hecho de que todos los Sauropterigios conocidos son maxilodontos.

La gran abundancia de dientes de Notosaurios en las diversas facies triásicas de centroeuropa fue la causa de que los autores clásicos (Cuvier, 1825, Meyer, 1851, Gervais, 1859) dedicaran ya su atención a la morfología dentaria de este grupo. Estas publicaciones establecieron las bases de los estudios morfológicos que, por otra parte, han sido muy escasos hasta la fecha. Ello se debe a la parcial irrelevan-

cia, como elemento diagnóstico, del material dentario. Y decimos "parcial" porque creemos en la posibilidad de establecer diferencias a nivel familiar, como luego trataremos de demostrar.

Morfología dentaria de los Nothosauridae

La corona presenta una base más o menos circular, siendo la morfología general cónica, con relaciones variables entre la altura y el diámetro basal del diente. Ello supone la aparición de diversos tipos morfológicos dentarios, desde formas muy afiladas hasta tipos decididamente obtusos.

Una característica típica de todos los Notosaurios (aunque no privativa de este grupo) es el plegamiento del esmalte, lo que supone la aparición de surcos y estrías sobre la superficie de la corona. Algunos autores como Tarlo (1960) diferencian diversas especies de Plesiosaurios en base al diseño de estriación de la corona dentaria. Ello no es posible en sus parientes los Notosaurios. De hecho, puede existir una gran variación incluso intraindividual. El desarrollo de este diseño estriado tampoco permanece constante a lo largo de la superficie de la corona, pudiendo prácticamente desaparecer en sentido oclusal. En algunas especies del género *Nothosaurus*, como *N. raabi*, este surcado del diente está imperceptiblemente desarrollado.

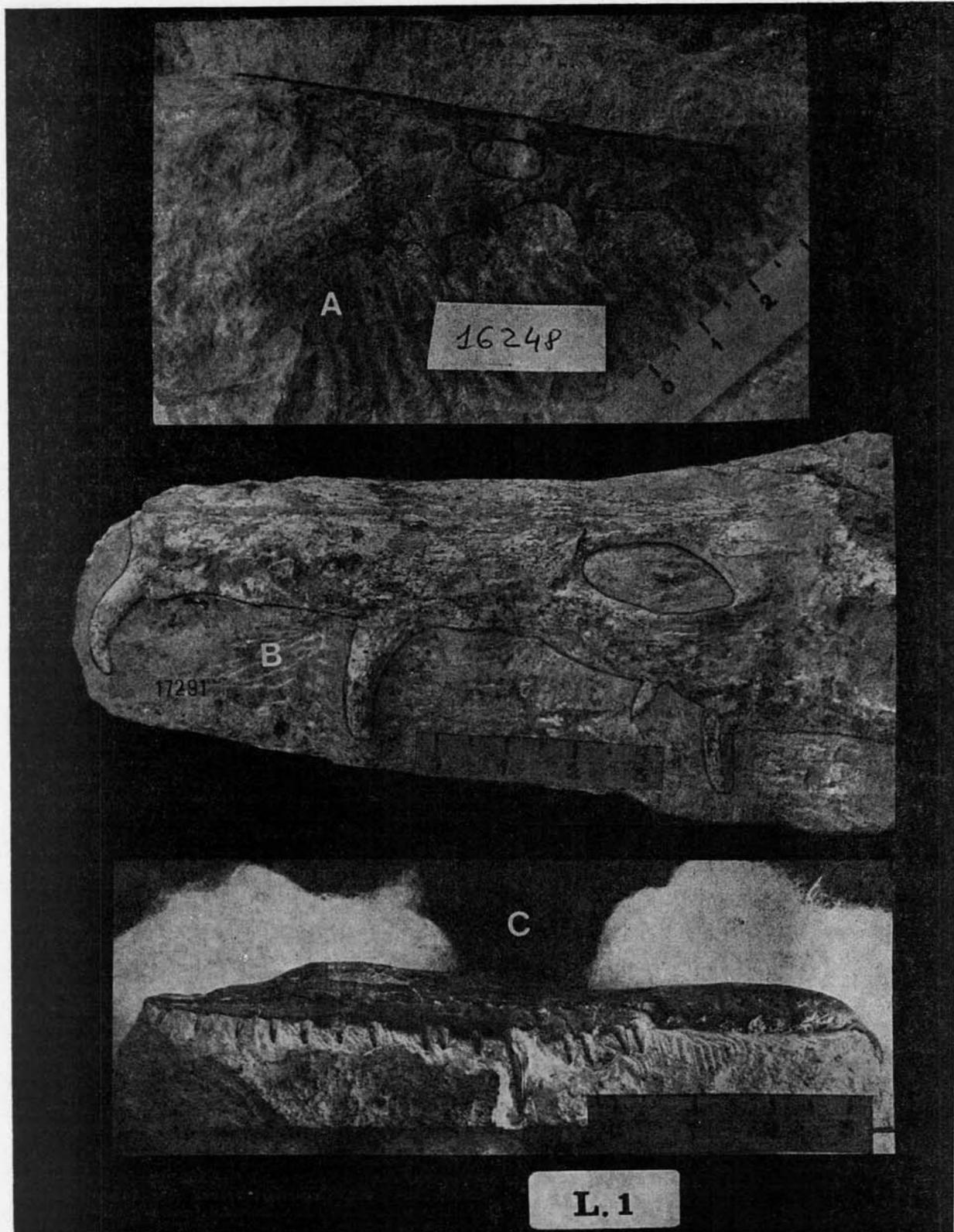
En muy escasas ocasiones puede decirse que las piezas dentarias de los Notosáuridos sean totalmente rectas. En general, presentan una cierta curvatura con su margen cóncavo dirigido en sentido linguo-distal. Esta curvatura oscila, en términos generales, entre los 150°-160° para las piezas aquí denominadas "sinfisiarias" (1). Además, pueden presentar varios tipos de desgaste, lo que supone la aparición de facetas de disposición diversa, de acuerdo con la posición de la pieza dentaria considerada.

El género *Nothosaurus* (y otros Notosáuridos como *Paranothosaurus*, *Ceresiosaurus* y *Lariosaurus*) se caracteriza por una heterodondia manifiesta. Los dientes "sinfisiarios" son grandes, con fuerte curvatura y estriación, mientras los "postsinfisiarios" son más pequeños (en una proporción en la altura de la corona de aproximadamente 1/3) y dotados de una corona de base relativamente más ancha, siendo además, en general, más rectos (véase lám. 1). Es usual que exista igualmente una pieza dentaria de características "sinfisiarias" a la altura del tabique orbito-nasal. Estas apreciaciones son evidentes cuando se observan diversas especies de *Nothosaurus* de talla grande y mediana como *N. andriani*, *N. mirabilis*, *N. venustus*, *N. cuvieri*, *N. aduncidens* y *N. edingerae*. Pero también en este caso *N. raabi* constituye una excepción, ya que esta pequeña especie presenta una heterodondia menos acusada. Este hecho, unido al anteriormente expuesto de su corona dentaria apenas estriada, nos hacen confirmar las sospechas de Edinger (1921) sobre la probable condición subadulta de esta especie de Rüdersdorf.

Morfología dentaria de *Simosaurus*

La supuesta condición homodonta de *Simosaurus* (citada por muy diversos autores como Romer, 1956, Huene, 1956; Edmund, 1969; Ginsburg, 1970; Kuhn, 1971) es esencialmente inexacta. Existe una clara heterodondia que supone la aparición de dos tipos básicos de piezas dentarias, en lo que se refiere a tamaño y morfología. Como ocurre en *Nothosaurus*, la sínfisis dentaria y los premaxilares albergan las piezas mayores ("sinfisiarias"). Pero mientras en *Nothosaurus* y géneros afines la relación de altura es aproxi-

(1) Implantación premaxilar y región sinfisiaria del dentario.



L. 1.—Heterodoncia en el género *Nothosaurus*. A: *Nothosaurus* sp., sigla 16248SMN(L). Staatliches Museum für Naturkunde, Ludwigsburg. Gogolin, Muschelkalk inf. B: *Nothosaurus* "cuvieri". Sigla 17291SMN(L). Hoheneck. Lettenkohle. C: *Nothosaurus* "venustus", sin sigla. Museo Senckenberg, Frankfurt. Muschelkalk inf.

madamente de 1/3 (ver apartado anterior) en *Simosaurus* este valor oscila alrededor de 1/2, lo que, evidentemente, supone un menor grado de heterodancia.

No obstante, ha de tenerse en cuenta que no sólo aparecen diferencias de talla, sino también de morfología. Los dientes sinfisarios presentan una corona relativamente más alta que los postsinfisarios. Se ha efectuado un muestreo en las piezas dentarias del ejemplar 7.861 (*Simosaurus gaillardoti*, Staatliches Museum für Naturkunde, Ludwigsburg; véase tabla 1). Este muestreo confirma el hecho de que los dientes postsinfisarios son más robustos, ya que la relación L/A [L = longitud de la corona (altura); A = anchura basal de la corona] es relativamente menor en éstos. Las piezas sinfisarias se diferencian también morfológicamente de las postsinfisarias por la aparición en aquéllas de una carilla más o menos plana situada en sentido bucal. En esta zona los pliegues del esmalte son mucho menos numerosos que en el resto areal de la corona, aunque más acusados, apareciendo de tres a cinco crestas de gran desarrollo. Las anteriores apreciaciones se aplican sobre todo a *Simosaurus gaillardoti*. En *S. guillelmi* la diferenciación zonal dentaria es menos acusada, produciéndose de un modo más gradual, aunque no por ello menos evidente.

TABLA 1

Muestreo efectuado en las piezas dentarias del ejemplar 7.861 (Staatliches Museum für Naturkunde, Ludwigsburg) perteneciente a la especie *Simosaurus gaillardoti*. L = Longitud (altura) de la corona. A = Anchura basal de la corona. Medidas en milímetros.

	L	A	L/A	
PIEZAS SINFISARIAS	a	14	~ 8	1,75
	b	13,6	7,2	1,88
	c	12,7	7	1,81
PIEZAS POSTSINFISARIAS	a'	7,2	6,2	1,16
	b'	5	5,7	0,87
	c'	5,8	6,4	0,90

A diferencia de los Nothosauridae, no existe en *Simosaurus* las piezas de características "sinfisarias" a la altura del tabique orbito-nasal. También existe notable diferencia en la morfología dentaria entre ambas familias. Los *Simosaurus* poseen dientes mucho más obtusos, de corona ensanchada después de una ligera constricción basal de la misma.

Esqueleto axial

Morfología vertebral de *Nothosaurus*

La estructura vertebral de *Simosaurus* contiene algunos rasgos típicos ausentes en el resto de los Notosaurios. Para mejor describir su morfología vertebral se ha realizado una revisión de la misma en el género *Nothosaurus* s. l. Esta última especificación es necesaria, ya que las consideraciones que ahora van van a ser expuestas se basan principalmente en el estudio de vértebras aisladas depositadas en diversos Museos (véase tabla 2). Todos estos ejemplares figuran como *Nothosaurus* sp., cuando parece obvio suponer que algunos pueden no pertenecer a dicho género, por lo que sería más adecuado considerarlos como Nothosauridae gen. indet. Y

es bajo este punto de vista con el que se ha enfocado el presente trabajo.

El centro vertebral de los Notosaurios es platicélico o ligeramente anficélico, aunque en algunos ejemplares cervicales ha podido observarse una ligera opistocelia. El carácter platicélico puede aplicarse a la totalidad del Suborden. Los Notosaurios presentan típicamente una persistencia de la sutura neurocentral que ha sido señalada por algunos autores, desde los más antiguos (Von Meyer, 1855), hasta los más recientes (Gorce, 1960; Lazurkin y Ochev, 1968). Este raro fenómeno se presenta hoy día en los Cocodrilos y en la región cervical de algunas Tortugas (Hoffstetter y Gasc, 1969). Como consecuencia de ello, la gran mayoría de los restos vertebrales de Notosaurios aparecen fragmentados en dos partes, el centro, por un lado, y el arco neural por otro. Dado que esta última estructura es de más frágil consistencia, es el centro vertebral el resto fósil más abundante del esqueleto axial de los Notosaurios. La superficie dorsal del centro presenta una típica morfología que recuerda el contorno de una "cruz de Malta", y que los autores alemanes denominan "Kreuzform" (véase lámina 2, 2A). Esta estructura se produce por la combinación de dos factores: a) La incisión producida por los pedicelos del arco neural, que forman las dos áreas laterales. b) El área axial que forma la base del conducto neural, estrechada en la zona media. Este perfil en cruz es típico de la familia Nothosauridae y aparece también en Pachypleurosauridae.

El centro se caracteriza igualmente por una constricción medial más o menos acusada que, en el presente trabajo, ha sido medida mediante un parámetro (P = Profundidad) (2). Las apófisis transversas (sustentadoras de la región proximal de la costilla) se sitúan a ambos lados del centro en la zona cervical, donde puede apreciarse una diapófisis y parapófisis perfectamente diferenciadas. Caudalmente ambas apófisis emigran en sentido dorsal, hasta que en la serie torácica se unen para formar una gran apófisis transversa que ahora parte del arco neural. Esta estructura apofisiaria puede adquirir un gran desarrollo dorsoventral (hasta llegar a hacerse de una magnitud semejante al diámetro vertical del centro; véase lám. 4) y anteroposterior, llegando a ocupar por completo el área existente entre ambas superficies zigapofisiales. En la región caudal, la apófisis sustentadora de la costilla vuelve a situarse en el centro vertebral. Los centros caudales poseen, además, ventralmente dos crestas paralelas que se resuelven posteriormente en dos apófisis para la articulación del arco hemal.

El arco neural cuenta con zigapófisis bien constituidas. En general, las áreas zigapofisarias son de contorno ovalado. El *margo lateralis* está escasamente desarrollado, por lo que la discontinuidad en la disposición del *tectum* se produce de forma paulatina. La morfología y dimensiones de la apófisis espinosa varía con arreglo a la situación topográfica de la vértebra. En la región cervical las neura-pófisis son bajas, su altura va aumentando hasta alcanzar gran dimensión en la zona torácica (en donde pueden presentar una altura de más de dos veces el diámetro del centro) (ver lám. 4), para volver a hacerse más pequeñas en la región caudal. Estas últimas consideraciones han de aplicarse en principio tan solo a *Nothosaurus*, ya que otros Notosaurios, como *Paranothosaurus*, poseen apófisis espinosas de altura reducida. En las primeras cervicales el perfil de la cresta neuroapofisiaria es oblicuo con relación al perfil del centro, pasando posteriormente a ser subparalelo en las regiones torácica y caudal.

Los Notosaurios poseen, además, una articulación del tipo zigosfeno/zigantro perfectamente constituida. Su desarrollo puede establecerse, en términos generales, como intermedio entre el de algunos lagartos (por ejemplo, Iguanidae) y el

(2) Distancia entre dos paralelas, una a través del punto de inflexión de la concavidad y otra a través del punto de posición más ventral (en norma lateral).

TABLA 2

SIGLA	INSTIT.	EDAD	L	DIAMETRO			P	PO-SIC.	Ø/P	L/P	2L
				MAX	MIN	MED					Ø-2σ
50333	SMN (L)	MUS	32	45	-	-	5	CE	9	6,4	1,82
	SMN (L)	K. I.	25,4	31,7	29,8	30,7	1,6	TO	19,1	15,8	1,84
17438	SMN (L)	MUS	46	57	-	-	5,2	TO	10,9	8,8	1,97
—	SMN (L)	MUS	22,5	23,5	-	-	3,5	CE	6,7	6,4	2,72
—	SMN (L)	MUS	31,4	37	-	-	4,4	TO	8,4	7,1	2,22
—	SMN (L)	MUS	33	39	-	-	4	TO	9,7	8,2	2,12
—	SMN (L)	MUS	30,3	33,8	33,5	33,6	3,1	TO	10,8	9,7	2,21
—	SMN (L)	MUS	25,2	25,6	-	-	1,7	TO	15	14,8	2,27
—	SMN (L)	MUS	24	30	27	28,5	2,3	TO	12,3	10,4	2,00
—	SMN (L)	MUS	19,2	22,4	19,6	21	1,6	TO	13,1	12	2,15
—	SMN (L)	MUS	18	20,5	16,5	18,5	1,3	TO	14,2	13,8	2,26
—	SMN (L)	MUS	22	24	21,3	22,6	2	TO	11,3	11	2,36
—	SMN (L)	MUS	29	31	29	30	2,9	TO	10,3	10	2,39
—	SMN (L)	MUS	41,15	~58	-	-	~3,8	TO	15,2	10,9	1,64
—	SMN (L)	MUS	25	27	24	25,5	2	TO	12,7	12,5	2,32
—	SMN (L)	MUS	18,3	18,8	18,1	18,4	1	TO	18,4	18,3	2,23
— (1)	SMN (L)	K. I.	31,3	49,7	-	-	3,5	TO	14,2	8,9	1,46
15952	SMN (L)	MUS	47	~52,7	-	-	6,3	TO	8,3	7,4	2,34
18285	SMN (L)	MUS	42	49	-	-	4,2	TO	11,6	10	2,06
—	SMN (L)	MUS	~30,5	~38	-	-	3,5	TO	10,8	8,7	1,96
—	SMN (L)	MUS	27	31	27,4	29,2	1	TO	29,2	27	1,98
—	SMN (L)	MUS	20,8	21,6	17,4	19,5	1,7	TO	11,4	12,2	2,58
—	SMN (L)	MUS	11,4	12	11	11,5	0,7	TO	16,4	16,2	2,25
—	SMN (L)	MUS	21	23,5	-	-	1,5	CE	15,6	14	2,04
—	SMN (L)	MUS	18,2	18,4	-	-	~1,9	CE	9,6	9,5	2,49
—	SMN (L)	MUS	28,4	30	-	-	3,3	CE	9	9	2,42
—	SMN (L)	MUS	18	19,5	18	18,7	1,8	CE	10,3	10	2,38
—	SMN (L)	MUS	30	41	39	40	2,8	TO	14,2	10,7	1,74
14731	SMN (L)	MUS	26	31	30	30,5	0,3	TO	101,6	86,6	1,73
R736	MS (F)	MUS	18	17,5	16	16,7	1,9	CE	8,7	9,2	2,79
R929	MS (F)	MUS	20	20,7	20,2	20,4	2,2	CE	9,2	9,4	2,5
R940	MS (F)	MUS	14	14,6	-	-	0,9	CE	16,2	15,5	2,18
R602	MS (F)	MUS	31	34,3	32,5	33,4	3,7	CE	9	8,3	2,38
R568	MS (F)	MUS	34	30	-	-	4	CE	7,5	8,5	3,09
R598	MS (F)	MUS	29	28	27,1	27,5	3,2	CE	8,5	9	2,74
R739	MS (F)	MUS	31,5	31,5	28,4	29,9	3	CE	9,9	10,5	2,63
—	MS (F)	MUS	25,5	24,1	22,7	23,4	3	CE	7,5	8,5	2,93
R47 (2)	MS (F)	MUS	30	42	-	-	4,2	CE	10	7,1	1,78
R514	MS (F)	MUS	41,3	56	52	54	4,3	CE	12,5	9,6	1,81
R549 (2)	MS (F)	MUS	32,2	35	33,5	34,2	2,3	TO	14,8	14	2,17
R1040 (2)	MS (F)	MUS	23	34,3	30	32,1	1,2	TO	26,7	19,1	1,54
R914	MS (F)	MUS	47	61,2	51,5	56,5	3,6	TO	15,6	13	1,90
R934	MS (F)	MUS	46	51,7	49	50,3	50	TO	10	9,2	2,28
R962	MS (F)	MUS	39	55	52	53,5	5	TO	10,7	7,8	1,79
R1036	MS (F)	MUS	48,4	58,5	51,5	55	3,8	TO	14,4	12,7	2,04
R566	MS (F)	MUS	35,7	41,8	35	38,4	2,5	TO	15,3	14,2	2,13
R1043	MS (F)	MUS	47	53,3	49,3	51,3	2,9	TO	17,6	16,2	2,06
R932	MS (F)	MUS	49	65	62	63,5	4,1	TO	15,1	11,9	1,77
R937	MS (F)	MUS	49	54	53,5	53,7	3,7	TO	14,5	13,2	2,11
R935	MS (F)	MUS	44,2	53,8	47,8	50,8	4,5	TO	11,2	9,8	2,11
R22	MS (F)	MUS	13,3	11	10,7	10,8	0,4	TO	27	33,2	2,66
R95	MS (F)	MUS	12,5	13,5	13	13,2	0,8	TO	16,5	15,6	2,15

(continúa tabla 2)

SIGLA	INSTIT.	EDAD	L	DIAMETRO			P	PO-SIC.	Ø/P	L/P	2L	
				MAX	MIN	MED					Ø-2p	
R886	MS (F)	MUS	17	17	13,4	15,2	2,1	TO	7,2	8	3,09	
R945	MS (F)	MUS	17,4	21	19,4	20,2	1,2	TO	16,8	14,5	1,95	
R949	MS (F)	MUS	21,4	22,7	21	21,8	2,2	TO	9,9	9,7	2,45	
R590	MS (F)	MUS	20	23,2	20,5	21,8	2,6	TO	8,3	7,6	2,40	
R695	MS (F)	MUS	24,7	26,2	25,1	25,6	1,7	TO	15	14,5	2,22	
R689	MS (F)	MUS	25,5	33	32,3	32,6	4,2	TO	8,1	6	2,10	
R603	MS (F)	MUS	30,4	31	30	30,5	2,8	TO	10,8	10,8	2,44	
R712	MS (F)	MUS	30	33,8	31	32,4	2,6	TO	12,4	11,5	2,20	
R697	MS (F)	MUS	23,2	24,7	23,4	24	2,9	TO	8,2	8	2,54	
R554	MS (F)	MUS	29	31	30,5	30,7	1,5	TO	20,4	20,6	2,09	
R601	MS (F)	MUS	32,8	34,2	33	33,6	2	TO	16,8	17,1	2,21	
—	MS (F)	MUS	28,7	30	27	28,5	2	TO	14,2	14,3	2,34	
R682	MS (F)	MUS	32,5	32,4	28	30,2	3,3	TO	9,1	9,8	2,75	
R939	MS (F)	MUS	30	29,5	28	28,7	2,1	TO	13,6	14,2	2,44	
R891	MS (F)	MUS	32	33	31	32	4,2	TO	7,6	7,6	2,71	
R688	MS (F)	MUS	27,3	34,6	32,6	33,6	2,3	TO	14,6	11,8	1,70	
—	MS (F)	MUS	35,4	40,2	32	36,1	3,2	TO	11,2	11	2,38	
R979	MS (F)	MUS	28	29,5	25	27,2	2,6	CE	10,4	10,7	2,54	
—	UH (B)	MUS	40,2	42,3	—	—	5,7	CE	7,4	7	2,60	
—	UH (B)	MUS	31	34,7	27	30,8	3,2	CE	9,6	9,6	2,54	
—	UH (B)	MUS	36	39	33	36	4,7	CE	7,6	7,6	2,70	

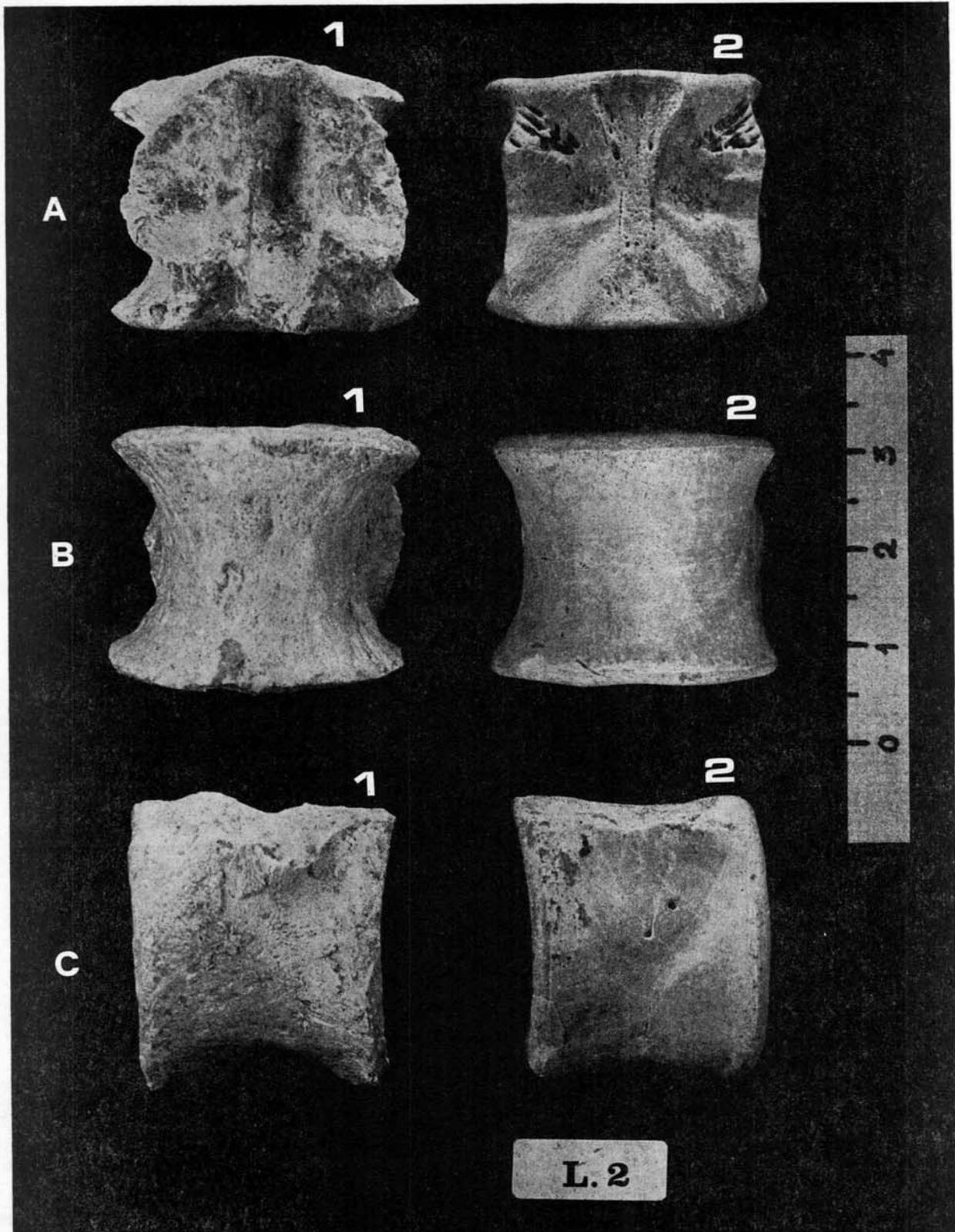
Diversas medidas e índices de los centros vertebrales de la Familia Nothosauridae considerados en el presente trabajo. Instituciones: SMN (L): Staatliches Museum für Naturkunde Ludwigsburg. MS (F): Museo Senckenberg, Frankfurt. UH (B): Universidad Humboldt, Berlín. Edad: MU. Muschelkalk. K. Keuper. I: Inferior. S: Superior. L: Longitud del centro. (Ø): Diámetro. Máx.: Máximo. Mín.: Mínimo. Med.: Medio. Cuando tan solo se especifica el diámetro máximo quiere decirse que el ejemplar presenta en este parámetro un carácter más o menos constante. P: profundidad del centro. Posición: CE: Cervical. TO: torácica. El signo ~ indica una estimación aproximada. Medidas en milímetros.

(1) Atribuido a *Nothosaurus chelydrops*. (2) Atribuido a *Nothosaurus mirabilis*.

TABLA 3

SIGLA	INSTIT.	EDAD	L	DIAMETRO			P	POSIC.	Ø/P	L/P	2L	
				MAX.	MIN.	MED.					Ø-2p	
14733 (22)	SMN (L)	MU. S	28	31,4	—	—	4	TO.	7,8	7	2,39	
14733 (23)	SMN (L)	MU. S	27	32	—	—	3,9	TO.	8,2	6,9	2,23	
14733 (24)	SMN (L)	MU. S	27,2	31,6	—	—	3,6	TO.	8,7	7,5	2,22	
14733 (164)	SMN (L)	MU. S	28	29,3	—	—	4,2	TO.	6,9	6,6	2,67	
14733 (157)	SMN (L)	MU. S	26,3	31,3	—	—	4,2	TO.	7,4	6,2	2,29	
14733 (192)	SMN (L)	MU. S	25,5	29,4	—	—	4,4	TO.	6,6	5,7	2,47	
14733 (198)	SMN (L)	MU. S	27	29,5	—	—	3,6	TO.	8,1	7,5	2,42	
14733 (159)	SMN (L)	MU. S	27	30,2	—	—	4,3	TO.	7	6,2	2,50	
14733 (199)	SMN (L)	MU. S	21,4	26	—	—	4,3	CE	6	4,9	2,45	
14733 (130)	SMN (L)	MU. S	20	25	—	—	4,4	CE.	5,6	4,5	2,56	
14733 (147)	SMN (L)	MU. S	23	27,4	—	—	3,8	CE.	7,2	6	2,32	
14733 (166)	SMN (L)	MU. S	27,3	32	—	—	4,3	TO.	7,4	6,3	2,33	
14733 (98)	SMN (L)	MU. S	27	32	—	—	4,4	TO.	7,2	6,1	2,32	
R931	MS (F)	MU. S	29	31	28,7	29,8	1,5	TO.	19,8	19,3	2,16	
R950	MS (F)	MU. S	23	27,2	23	25,1	1,7	TO.	14,7	13,5	2,11	

Diversas medidas e índices de los centros vertebrales de la familia Simosauridae considerados en el presente trabajo. Para la identificación de las siglas que representan las Instituciones consultar la tabla 2. Edad: MU.S: Muschelkalk superior. L: longitud del centro. Diámetro (Ø); MAX.: máximo; MIN.: mínimo; MED.: medio. Cuando tan solo se especifica el diámetro máximo quiere decirse que el ejemplar presenta en este parámetro un carácter más o menos constante. P: profundidad del centro. Posición: CE: cervical; TO: torácica. El signo ~ indica una estimación aproximada. Medidas en milímetros.



L. 2.—Diferencias morfológicas en el centro vertebral entre *Simosaurus* y *Nothosaurus*. 1: *Simosaurus* sp. 14733 (166). SMN(L). Staatliches Museum für Naturkunde, Ludwigsburg. Tiefenbach. Muschelkalk sup. 2: *Nothosaurus* sp. SMN(L). Hoheneck. Letten-Keuper. A. norma dorsal. B: norma ventral. C: norma lateral. SMN(L).

TABLA 4

SIGLA	INSTIT.	EDAD	L	DIAMETRO			P	POSIC.	Ø/P	L/P	2L	
				MAX.	MIN.	MED.					Ø-2P	Ø-2L
50235 (a)	SMN (L)	MUS.	9,5	10	-	-	0,9	TO.	11,1	10,5	2,31	
50235 (b)	SMN (L)	MUS.	10,5	10	-	-	1	CE.	10	10,5	2,62	
50228 (a)	SMN (L)	-	14	12	9	10,5	1,4	CE.	7,5	10	3,63	
50228 (b)	SMN (L)	-	11	9,3	8,2	8,7	0,5	TO.	17,4	22	2,89	
50228 (c)	SMN (L)	-	8,3	10,5	7	8,7	0,5	TO.	17,4	16,6	2,19	
50228 (d)	SMN (L)	-	8,3	6	4	5	0,4	TO.	12,5	15	3,99	
50228 (e)	SMN (L)	-	4,7	3,5	2,3	2,9	0,1	TO.	21	47	3,48	
-	SMN (L)	MU.S	14	16	13,3	14,6	1,2	TO.	12,1	11,6	2,29	
-	SMN (L)	MU.S	13,8	13	11,4	12,2	0,9	TO.	13,5	15,3	2,65	
-	SMN (L)	MU.S	13,5	16	11,6	13,8	1	TO.	13,8	13,5	2,28	
-	SMN (L)	MU.S	14,4	13,5	12,5	13	0,6	TO.	21,6	24	2,44	
-	SMN (L)	MU.S	15	14,5	13	8,7	1,3	TO.	6,6	11,5	4,91	
-	SMN (L)	MU.S	11	11	-	-	0,7	CE.	15,7	15,7	2,29	
-	SMN (L)	MU.S	12,5	13,5	13	13,2	0,6	TO.	22	20,8	2,08	
-	SMN (L)	MU.S	14,5	12,5	9,4	10,9	2	TO.	5,4	7,2	4,20	
-	SMN (L)	MU.S	11	11,8	10,3	11	0,4	TO.	27,5	27,5	2,19	
-	SMN (L)	MU.S	8,2	7,6	6,7	7,1	0,1	TO.	71	82	2,37	
-	SMN (L)	MU.S	13	13,7	12,3	13	0,8	TO.	16,2	16,2	2,28	
-	SMN (L)	MU.S	11,3	12	-	-	1,1	TO.	10,9	10,2	2,30	
-	SMN (L)	MU.S	10,4	11	10,4	10,7	0,5	TO.	21,4	20,8	2,14	
-	SMN (L)	MU.S	13	12,2	-	-	0,7	TO.	17,4	18,5	2,38	
-	SMN (L)	MU.I	13,7	12,6	11	11,8	0,4	TO.	29,5	34,2	2,49	
-	SMN (L)	MU.I	11,8	9,6	8,8	9,2	0,3	TO.	30,6	39,3	2,74	

Diversas medidas e índices de los centros vertebrales de la familia Pachypleurosauridae considerados en el presente trabajo. Para la identificación de las siglas que representan las Instituciones consultar la tabla 2. Edad: MU: Muschelkalk; I: inferior; S: superior; L: longitud del centro; Diámetro (Ø): MAX.: máximo; MIN.: mínimo; MED.: medio. Cuando tan sólo se especifica el diámetro máximo quiere decirse que el ejemplar presenta en este parámetro un carácter más o menos constante. P: profundidad del centro. Posición: CE: cervical; TO: torácica. El signo ~ indica una estimación aproximada. Medidas en milímetros.

más complejo de los ofidios. El zigantro está formado por dos compartimentos simétricos separados por un tabique vertical de disposición axial, y que incluso produce una suave cresta en el piso de la estructura. Este tabique es típico de los Notosaurios, y tan solo se esboza ligeramente en los ofidios. El zigofeno posee dos apófisis con facetas articulares dirigidas oblicuamente. En sentido dorsal cada faceta se continúa mediante una cresta que acaba uniéndose a la neurapófisis, formando un contorno en Y invertida más o menos desarrollado. Las dos apófisis articulares del zigofeno están separadas por un canal medial en el que articula el tabique axial del zigantro (véase lám. 3).

Morfología vertebral de *Simosaurus*

El típico perfil en "Kreuzform" presente en el centro vertebral de Nothosauridae y Pachypleurosauridae desaparece en *Simosaurus* para dar paso a un nuevo diseño basado en la modificación de los factores que antes describíamos: a) Los pedicelos del arco neural poseen una zona sinartrosis dispuesta de tal modo que producen sobre la cara dorsal del centro dos foseas laterales simétricamente dispuestas con respecto al canal neural. b) Este último se hace bastante más profundo y menos estrechado en la zona media que en la "Kreuzform". Este nuevo diseño, al que hemos denominado de tipo "Fosetado", se asemeja al que aparece en los Plesiosaurus (véase lám. 2, 1A).

El arco neural de *Simosaurus* contiene una estructura supernumeraria sorprendente que fue denominada por Hue- ne (1952) infrazigapófisis. Se trata de una superficie articular dispuesta en la cara inferior de cada prezigapófisis (quedando de este modo más individualizada del arco neural) que se apoya, en condición articular, sobre un proceso de la cara posterior que delimita externa y dorsalmente el

canal neural (véase fig. 1). El plano de articulación de la infrapostzigapófisis continua más o menos el trazado de la superficie postzigapofisiaria, mientras que la cara articular de la infraprezigapófisis forma un ángulo de unos 30° con la superficie prezigapofisiaria. El resultado de esta disposición es una estructura en X sobre la cara caudal del arco neural y una doble V horizontal en la cara cefálica (fig. 1).

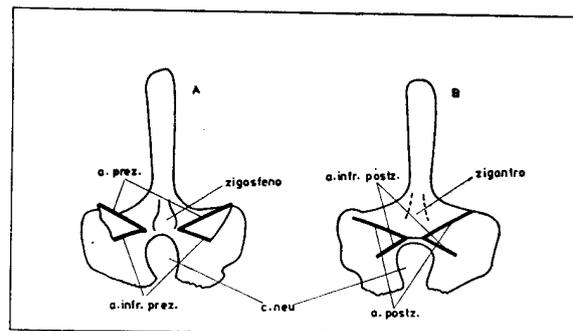


Fig. 1- Dibujo esquemático del arco neural de *Simosaurus* para mostrar la articulación supernumeraria (infrazigapófisis). Se han indicado con trazo más grueso las superficies articulares infra- y zigapofisiarias.

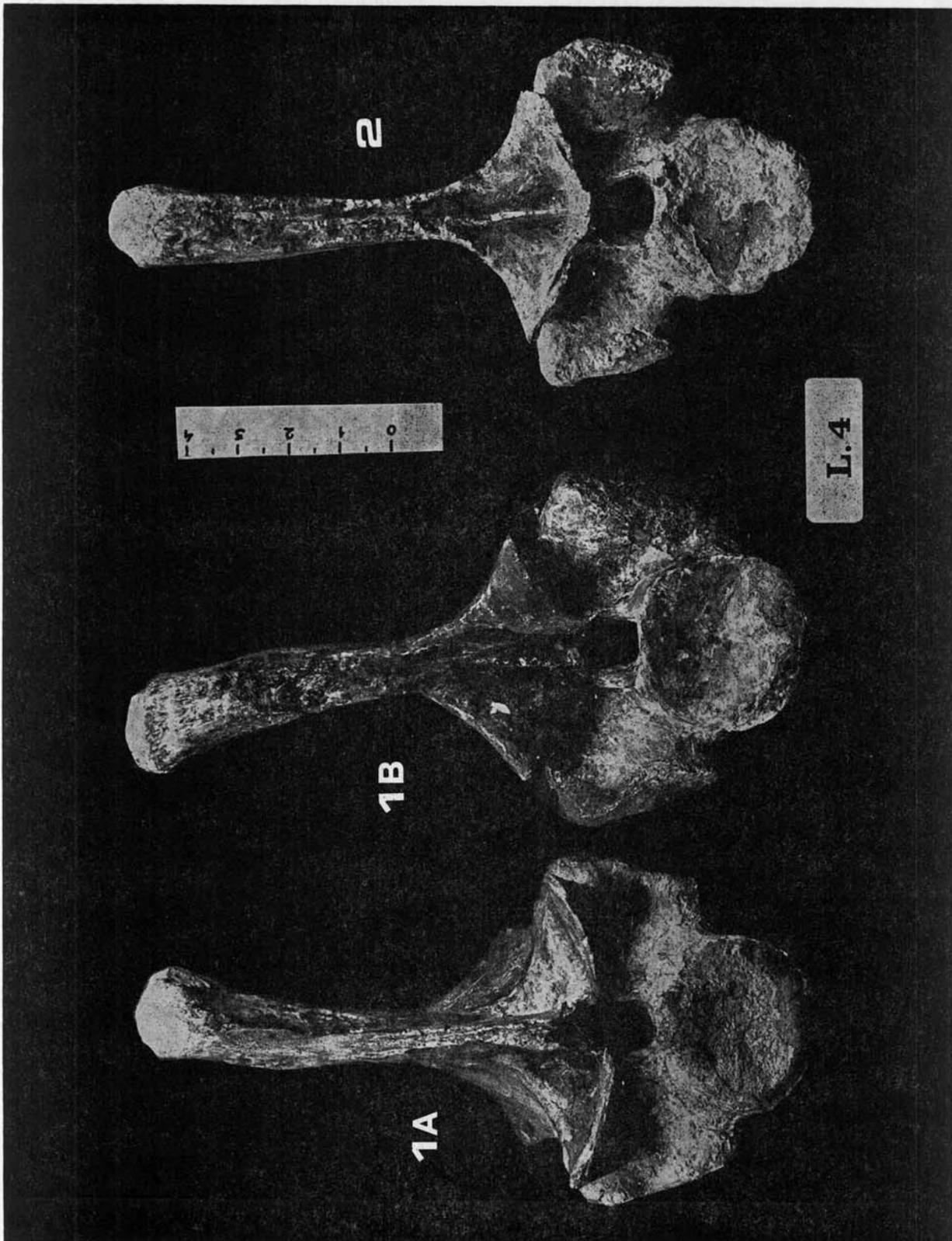
A: Vista cefálica; B: Vista caudal

a. prez.: área prezigapofisiaria; a. postz.: área postzigapofisiaria; c. neu.: canal neural; a. infr. prez.: área infraprezigapofisiaria; a. infr. postz.: área infrapostzigapofisiaria.

Otras características del arco neural de *Simosaurus* parecen esencialmente semejantes a la condición presentada por *Nothosaurus*. La variación morfológica y dimensional de la apófisis espinosa es análoga, así como la estructura articular zigofénica y la variación en dimensiones y emplazamiento de la apófisis transversa.



L. 3.—*Nothosaurus* sp. Vértebra cervical completa con costilla asociada. Sigla R47. Museo Senckenberg, Frankfurt. Bayreuth. Muschelkalk. 1: norma cefálica. 2: norma caudal.



L. 4.—*Nothosaurus (mirabilis?)*. Vértebra dorsal anterior completa. 1A: norma anterior. 1B: norma posterior. Sigla R549. MS(F). Museo Senckenberg, Frankfurt. Bayreuth. Muschelkalk superior. 2: Vértebra dorsal completa atribuida a *Nothosaurus mirabilis*, sigla R1040. MS(F). Norma caudal.

El centro vertebral de los Nothosauria

Debido a su abundancia como resto aislado, el centro vertebral cobra en los Notosaurios una cierta importancia.

Para su estudio, se ha considerado el siguiente material: a) 73 centros vertebrales atribuibles a Notosáuridos. b) 15 centros vertebrales atribuibles a Simosáuridos. c) 23 centros vertebrales atribuidos en diversas instituciones a Paquipleurosáuridos.

Esta especificación es necesaria por razones que luego expondremos. Para cada ejemplar se han realizado tres medidas básicas (longitud, L; Diámetro, Ø; Profundidad, P), así como diversos índices paramétricos.

En un análisis de este tipo debe tenerse en cuenta la variación morfológica que se produce con la diferencia en el emplazamiento vertebral. Así, el procedimiento idóneo sería la comparación de la misma vértebra en diversos individuos. Este procedimiento raras veces es posible por obvias razones. Para tratar de eliminar en lo posible los errores que se derivan de esta variación topográfica se han diferenciado dos regiones, cervical y torácica, cuyos hallazgos son estadísticamente predominantes sobre las zonas sacra y caudal. De hecho, apenas hemos podido hallar vértebras caudales en las diversas colecciones visitadas.

Para determinar la variación morfométrica del centro vertebral en *Nothosaurus* se ha elegido la única especie de este género con cráneo indudablemente asociado a esqueleto postcranial. Se trata de *N. raabi* SCHROEDER, 1914, cuyos datos se especifican en la tabla 5.

TABLA 5

Diversas medidas e índices de los centros vertebrales en *Nothosaurus raabi* SCHROEDER, 1914. La columna más a la izquierda establece la posición topográfica ordinal de cada vértebra. L: longitud del centro. Ø: diámetro. P: profundidad. Posición: CE: cervical; TO: torácica; SA: sacra; CA: caudal. El signo ~ indica una estimación aproximada. Medidas en milímetros.

Nº verteb.	L	Ø	P	POSICI.	Ø/P	$\frac{2L}{\delta-2p}$
4ª	10	8,2	-	CE	-	-
5ª	11	8,6	-	CE	-	-
6ª	11,2	~8	-	CE	-	-
7ª	10,7	8,6	1,3	CE	6,6	3,56
8ª	9,8	8,4	1,4	CE	6	3,50
9ª	10,2	9,3	1,1	CE	8,4	2,87
10ª	~11	9,4	-	CE	-	-
11ª	~11	~9	-	CE	-	-
12ª	11,3	~9,3	0,9	CE	10,3	3,01
13ª	11,4	9	~0,8	CE	11,2	3,08
14ª	11,1	9,8	-	CE	-	-
15ª	12	0,6	-	CE	-	-
16ª	11,5	11,3	-	CE	-	-
17ª	11,3	11,3	0,7	CE	16,1	2,28
18ª	11,4	11,3	0,5	CE	22,6	2,21
21ª	11,4	11,1	0,2	TO	55,5	12,13
22ª	11,3	11,3	0,1	TO	113	2,03
24ª	11,5	~11	~0	TO	-	2,09
25ª	11,9	11	~0	TO	-	2,16
26ª	12,2	11,2	~0	TO	-	2,17
35ª	12,4	11,4	~0	TO	-	12,17
36ª	12,4	11,3	~0	TO	-	12,19
37ª	12	11,4	0,4	TO	28,5	2,26
39ª	11	11,6	0,4	SA	29	0,3
40ª	10,7	10,7	0,3	SA	35,6	2,11
43ª	12	10	0,4	CA	25	2,60
44ª	12	10	0,3	CA	33,3	2,55
45ª	11,6	9,6	0,6	CA	16	2,76

Si se compara la longitud con respecto a la relación diámetro/profundidad (fig. 2), puede apreciarse que, mientras la primera se mantiene más o menos constante, la variación morfométrica está condicionada por el comportamiento de la relación Ø/P. Pero, en realidad, la variación del diámetro con respecto a la longitud es perfectamente normal (fi-

gura 3), por lo que podemos concluir que, quien se comporta de modo decididamente irregular es el parámetro P. La profundidad, para un mismo individuo, es máxima en la serie cervical (incluso para las tres familias, Nothosauridae, Simosauridae y Pachypleurosauridae) y va haciéndose paulatinamente menor en sentido posterior, hasta que en la

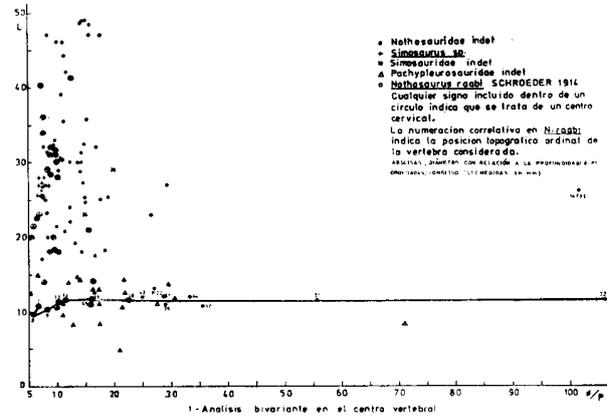


Fig. 2

región dorsal posterior alcanza valores de 0 (lo que hace a la relación Ø/P tomar valores infinitos). En la región lumbar el valor de P es de nuevo apreciable, y aumenta en la zona sacra. Con la serie caudal vuelve a tomar valores rápidamente en aumento, semejantes a los presentados en la zona cervical. Esta variación puede apreciarse perfectamente en la figura 4. La representación de esta especie (*N. raabi*) en la figura 2 indica que, aunque L pueda considerarse

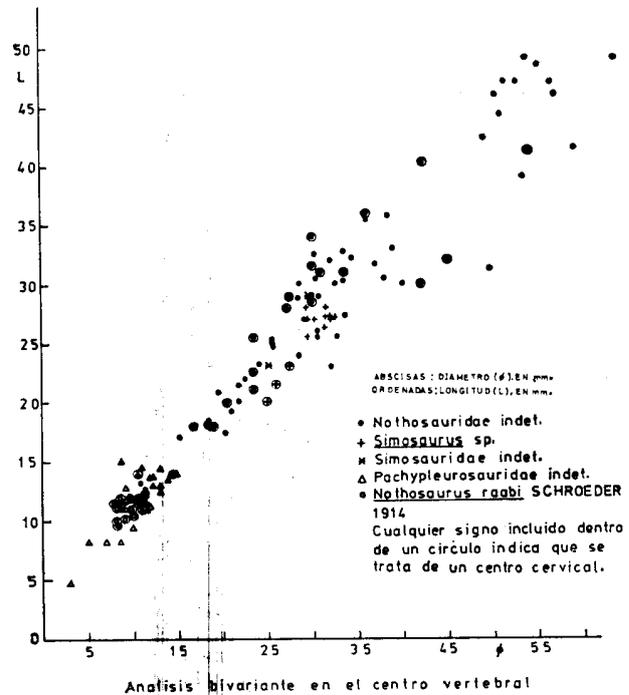


Fig. 3

constante frente a la gran variación de P, también alcanza dimensiones diferentes en la serie según el emplazamiento topográfico del centro considerado. Después de pequeñas oscilaciones en las primeras cervicales, la longitud presenta un aumento patente que sitúan ya a la vértebra cervical número 17 en el rango de variación de toda la serie torácica hasta mediada la región sacra. La longitud de las sacras sufre una disminución que desaparece con el comienzo de la zona caudal. El diámetro aumenta en la serie cervical a un ritmo mucho mayor que la longitud, se mantiene con valores semejantes a los de ésta durante la región torácica, y disminuye luego rápidamente con las primeras caudales.

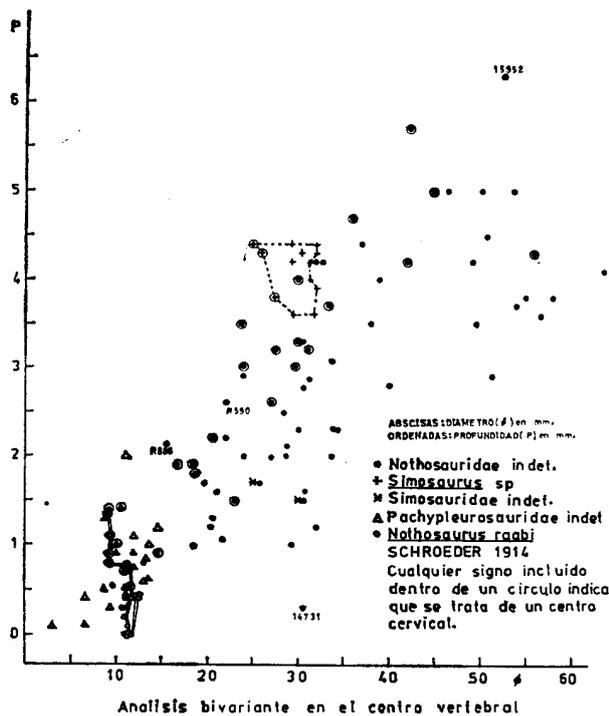


Fig. 4

Como resultado de estas relaciones entre los parámetros Ø, L y P, las vértebras cervicales se separan más o menos netamente de las torácicas en las tres figuras 2, 3 y 4 (las consideraciones sobre sacras y caudales se apoyan en la morfometría proporcionada por *N. raabi* (véase tabla 5), aunque, por razones obvias, dicha separación nunca puede llegar a ser completa. En general, puede afirmarse, pues, que las vértebras cervicales son relativamente más largas y netamente más profundas que las torácicas. No obstante, existen matices entre las diferentes familias que es preciso señalar.

Como era de esperar, los centros vertebrales pertenecientes a *Simosaurus* sp. se comportan de forma homogénea, aunque no análoga a los de los Notosaurios s. s., es decir, la Familia Nothosauridae, por lo menos de lo que se puede deducir de la consideración de *N. raabi*. En principio, existe para el mismo individuo una variación topográfica de la longitud mucho más acusada que en *Nothosaurus* (véase fig 2), y otro tanto ocurre con el diámetro (fig. 4). Por el contrario, la profundidad se mantiene más constante, lo que hace que la serie cervical no se aparte notablemente de la torácica con respecto a este parámetro. Estas diferencias morfoparamétricas separan al *Simosaurus* de Ludwigsburg

de los representantes de la familia Nothosauridae, por otro lado, diferenciados gracias al perfil dejado por los pedicelos neurales y el canal neural sobre la cara dorsal del centro vertebral. Pero existen dos centros vertebrales en el Museo Senckenberg (Frankfurt), cuyas siglas son R950 y R931, de interpretación problemática. Poseen el diseño "Fosetado" típico de los centros vertebrales de *Simosaurus* junto a una morfología enteramente comparable a la que presentan los Notosaurios. Esta aparente controversia puede ser solucionada mediante dos hipótesis alternativas: a) Que existan forma dentro de la Familia Nothosauridae con centros vertebrales dotados de un perfil dorsal "Fosetado" y no en "Kreuzform". b) Que los dos especímenes arriba citados pertenecen a la Familia Simosauridae, pero no al género *Simosaurus*, sino a una forma genéricamente desconocida.

Con respecto al primer punto, es necesario precisar que en todos los centros vertebrales conocidos pertenecientes a la familia Nothosauridae a través de una atribución genérica indudable (como es el caso de *Nothosaurus*, *Ceresiosaurus*, *Lariosaurus* y *Paranothosaurus*), aparece la estructura en "Kreuzform", por lo que, en principio, no existe una base cierta para dudar de la aparición general a nivel familiar de dicha estructura. Por otro lado, la ostentación de una u otra morfología se correlaciona con acusadas diferencias anatómicas en el resto del esqueleto (tanto en cráneo como en postcraneal) que inequívocamente definen taxones familiares perfectamente diferenciados. Por todo ello, creemos más acertada la segunda hipótesis, dado que el ejemplar de *Simosaurus* de Obersontheim parece presentar una morfología central semejante a la del esqueleto postcraneal de Tiefenbach.

Como anteriormente apuntábamos, se han considerado 23 centros vertebrales que, en diversas instituciones alemanas se tienen como Pachypleurosauridae (tabla 4).

Como en otras zonas esqueléticas, algunos Paquipleurosáuridos muestran en las vértebras fenómenos de paquiositosis. En estos casos, el perfil lateral del centro adopta una forma convexa en vez de cóncava (como es general para el resto de los Notosaurios) morfología que ya en 1902 fue denominada por Volz "Tönnchenwirbeln". Esta forma en "barrilete" aparece en ciertos Paquipleurosáuridos como *Neusticosaurus* y *Pachypleurosaurus*. Pero, incluso dentro del mismo género (como es el caso de *Pachypleurosaurus*) algunos ejemplares presentan una morfología que podríamos denominar "normal", coincidente en general con los individuos de mayor tamaño. Un caso análogo, aunque de menor entidad, se presenta en algunos Nothosauridae como *Lariosaurus*. El problema estriba, pues, en saber si estos centros aislados no paquiostóicos atribuidos a Paquipleurosáuridos pertenecen realmente a esta familia. En principio poseen un contorno dorsal en "Kreuzform" muy semejante al que presentan los Nothosauridae, por lo que no puede ser utilizado este criterio como carácter diferenciador.

Parece deducirse de las figuras 2, 3 y 4 que los centros vertebrales de los Paquipleurosáuridos son, en general, de más reducidas dimensiones (lo que, en principio, está de acuerdo con el resto de datos conocidos, es decir, el tamaño global del animal) y que presentan una menor profundidad. El número de ejemplares que sobrepasan el valor 20 del índice Ø/P es de ocho entre los Paquipleurosáuridos y de cuatro entre los Notosaurios. Dado el número de ejemplares considerados, ello supone un 34,7 % para la primera familia y un 5,4 % para la segunda. Pero el campo de distribución de los centros vertebrales de *N. raabi* coincide plenamente con el de los Pachypleurosauridae, y tres ejemplares aislados de Notosaurios se incluyen igualmente en dicho campo. Por todo ello, las estimaciones arriba precisadas han de considerarse tan solo a nivel de tendencia, por lo que ha de concluirse que, desde el punto de vista morfométrico, los centros vertebrales no paquiostóicos de los Paquipleurosáuridos no son diferenciables de los de los Nothosauridae.

Resultados análogos a todos los anteriormente expuestos pueden deducirse de la consideración de la tabla 6. Esta tabla es el resultado del tratamiento estadístico del índice

$$\frac{2L}{\varnothing - 2P}$$

para cada centro vertebral.

TABLA 6

	\bar{X}	n	σ_{n-1}
Nothosauridae indet.			
Cervicales	2,45	20	0,36
Torácicas	2,16	53	0,31
Simosauridae indet.			
Torácicas	2,34	12	0,15
<i>Simosaurus</i>			
Cervicales	2,41	3	0,07
Torácicas	2,38	10	0,13
Pachypleurosauridae indet.			
Cervicales	2,84	3	0,69
Torácicas	2,72	20	0,78
<i>Nothosaurus raabi</i>			
Cervicales	2,93	7	0,53
Torácicas	2,15	8	0,06

Tratamiento estadístico del índice.

$$\frac{2L}{\varnothing - 2p}$$

L = longitud del centro vertebral
 \varnothing = diámetro
 p = profundidad

Costillas

Aunque el grado de paquiostosis costal pudo variar en los Notosaurios con la edad (parece comprobado en *Pachypleurosaurus*), posición topográfica de la pieza considerada, desigualdades específicas, e incluso quizás con el sexo, no parece aventurado afirmar que el género *Nothosaurus* posee una morfología costal de características "normales" en lo que se refiere al grado de paquiostosis. La morfología costal de *Simosaurus* es muy semejante a la de *Nothosaurus*, presentando ambos géneros una región distal escasamente paquiostótica.

Morfometría coracoidal

El coracoides de los Notosaurios presenta una morfología característica. Es un hueso más o menos plano, que, en principio, puede definirse de contorno aproximadamente simétrico. En efecto, tanto la zona glenoidea, como la sinfisiaria están enormemente ensanchadas, en una magnitud semejante, quedando separadas netamente por un estrecho cuello medial (véase lám. 5). La superficie dorsal es prácticamente plana, mientras la ventral presenta tuberosidades y crestas características. La cresta subsinfisiaria puede estar más o menos desarrollada, según la diversas formas, depen-

diendo muy posiblemente también de la edad del individuo. El foramen supracoracoidal está representado por una incisión o muesca a veces cerrada por mediación de la escápula. Debido a ello, y a la posición relativamente horizontal del coracoides en el conjunto esquelético, hemos denominado a esta estructura incisión glenoidea, de gran importancia sistemática.

Esta descripción general se ajusta tanto a la morfología coracoidal de *Nothosaurus* como de *Simosaurus*. Según Huene (1952), el coracoides de este último género se diferencia por su amplio trazado del borde anterior, su forma grácil y la posición anterior de la incisión glenoidea. De estas tres proposiciones, tan sólo puede aceptarse la última. La consideración del trazado del contorno coracoidal anterior como elemento diagnóstico ha de rechazarse, puesto que tan sólo se cumple en contadas ocasiones, como es el caso de compararse el coracoides de *Simosaurus* con el de *N. mirabilis*. Se conocen algunos ejemplares (en el que el perfil del borde anterior es amplio), que, sin llegar a la disposición extrema de *Paranothosaurus*, pueden atribuirse al género *Nothosaurus*. Dichos ejemplares (sin sigla) proceden de Crailsheim (Muschelkalk superior) y se encuentran depositados en el Museo Estatal de Ciencias de Ludwigsburg.

La segunda apreciación de Huene ha de ser precisada justamente en sentido contrario. El coracoides de *Simosaurus* parece ser más robusto. Según puede apreciarse en la tabla 7, la media del índice de gracilidad coracoidal (IG_c) (3) en ocho coracoides de *Nothosaurus* (pertenecientes a diferentes individuos) es de 118, mientras la de dos ejemplares de *Simosaurus* es de 135. Es notable la relativa constancia morfométrica de los coracoides de *Nothosaurus*, en el que el 62,5 % de los individuos presentan índices de gracilidad comprendidos entre 114-118.

La posición relativa de la incisión glenoidea es un buen carácter diagnóstico. Mientras en *Nothosaurus* ocupa una posición más o menos equidistante de los bordes anterior y posterior, en *Simosaurus* se dispone claramente mucho más cerca del contorno anterior. Esta disposición se ha cuantificado mediante la relación entre la distancia de la incisión al borde posterior y al borde anterior [DI (P)/DI (a)] (véanse tablas 7 y 8). La variación de este índice en *Nothosaurus* es de 0,87-1,60 (con una media de 1,29). Los valores de dicho índice en los dos ejemplares de *Simosaurus* son de 2 y 2,07, lo que supone una media unas centésimas más alta del valor 2. Considerando los datos citados se ha elaborado la figura 5 en base a la relación DI (P)/DI (a) y al índice de gracilidad coracoidal, que demuestra la separación morfométrica de los coracoides de *Nothosaurus* s. l. y *Simosaurus*.

Esqueleto apendicular

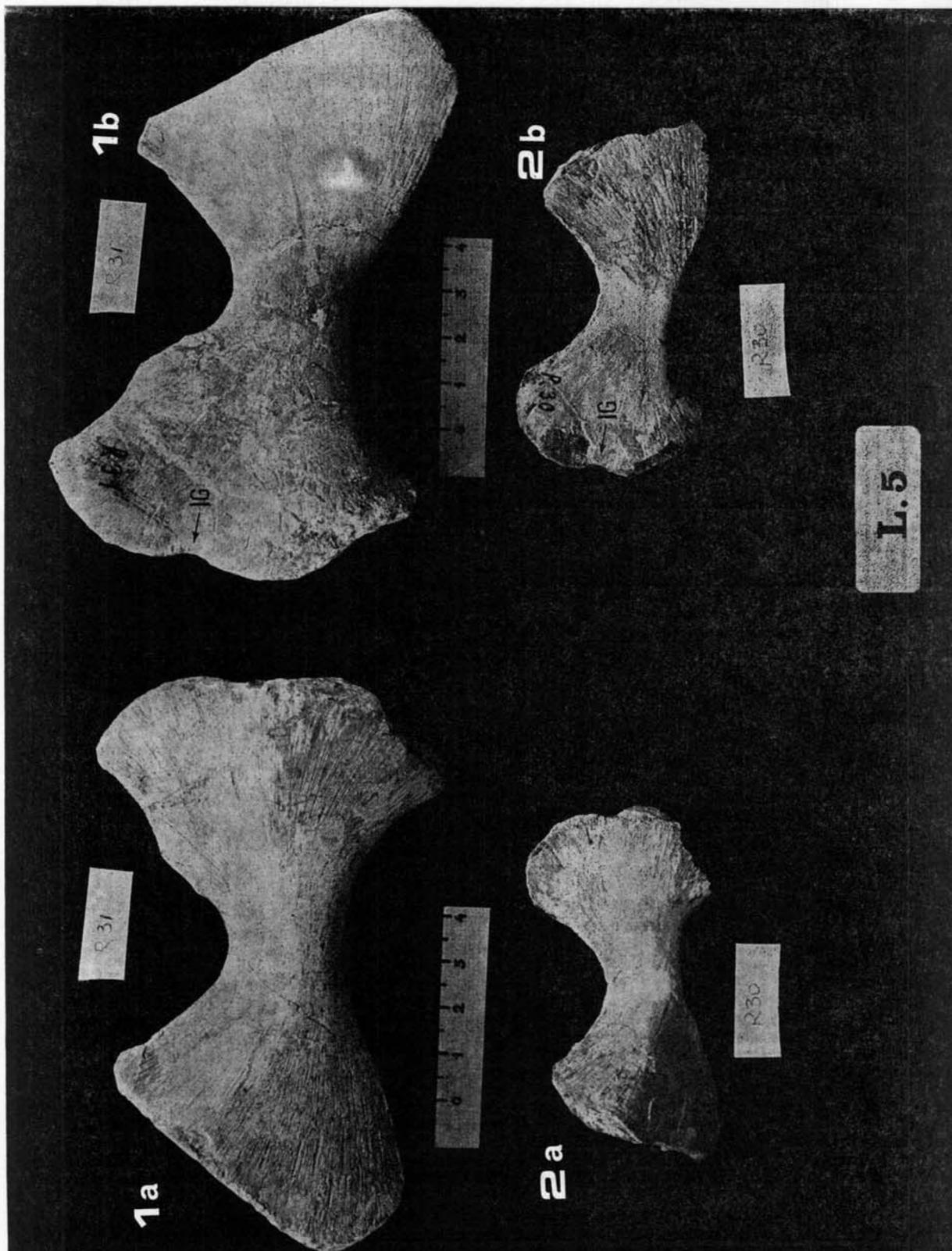
Húmero

El húmero de los Notosaurios presenta evidentemente características intermedias entre las morfologías típicas de los reptiles terrestres y aquéllos decididamente acuáticos.

La epífisis proximal posee un condilo de escaso desarrollo, apareciendo diversas tuberosidades más o menos acusadas. Aunque Romer (1956) afirma que la cresta deltopectoral está pobremente desarrollada, existen algunas formas de Notosáuridos con la cresta deltoidea perfectamente acusada (véase lám. 6, A y B). Un rasgo característico de la epífisis proximal es su gran desarrollo dorsoventral.

La diáfisis presenta el contorno preaxial cóncavo, mientras el postaxial es convexo. Un carácter típico es el gran

$$(3) \text{ } IG_c = \frac{\text{Máx. anchura glenoidea} + \text{Máx. anchura sinfisiaria} + \text{Anch. medial}}{\text{Longitud}} \times 100$$



L. 5.—Morfología coracoidal. 1: *Nothosaurus* sp. Coracoides izquierdo. Sigla R31. MS(F). Museo Senckenberg, Frankfurt, Bayreuth, Muschelkalk. 2: *Nothosaurus* sp. Coracoides izquierdo. Sigla R30. MS(F). Bayreuth, Muschelkalk. a) norma ventral. b) norma dorsal. IG: Incisión glenoidea.

TABLA 7

Diversas medidas e índices de los ejemplares del Coracoides atribuibles a *Nothosaurus* estudiados en el presente trabajo. Edad: M: Muschelkalk; I: infer.or; S: superior. Institución: véase tabla 2. Posición: izdo.: izquierdo; decho.: derecho; L: longitud. A.G.: anchura máxima de la región glenoidea. A.M.: anchura medial; A.S.: anchura máxima de la región sinfisaria; DI(a): distancia de la incisión glenoidea al borde coracoidal anterior; DI(p): distancia de la incisión glenoidea al borde coracoidal posterior; IG_c: índice de gracilidad coracoidal. El signo ~ indica una estimación aproximada. Medidas en milímetros. (1) Atribuido a *Nothosaurus mirabilis*.

SIGLA	PROCEDECIA	EDAD	INSTIT.	POSICIO.	L	A.G.	A.M.	A.S.	D.I(a)	D.I(p)	DI(p) DI(a)	L/A.M	IG _c
18517 (2) (1)	Heidenmüle	M.S.	SMN (L)	IZDO	~383	~183	~86	~181	77	~123	1,59	4,45	117
	Heidenmüle	M.S.	SMN (L)	IZDO	151,6	~77	~26,4	~81	~32,5	~45,5	1,40	5,74	121
	Schandtam-berhole	M.	SMN (L)	DECHO	~73,3	~38	~17	~32	~17,5	~24	1,37	4,31	118
R30	Bayreuth	M.S.	MS (F)	IZDO	77,2	39,1	16	36	~24	25,5	1,06	4,82	118
R31	Bayreuth	M.S.	MS (F)	IZDO	125,8	~77	23,6	~66,2	~38	48,5	1,27	5,33	132
R33	Bayreuth	M.S.	MS (F)	IZDO	~402	~182	61,3	~188	~71	~114	1,60	6,55	107
	Magdeburg	M.I.	UH (B)	DECHO	62	28,4	12,4	30,2	~17,4	15,3	0,87	5	114
	oberdorla	M.I.	UH (B)	IZDO	76	38	16	35	~18	21	1,16	4,75	117

TABLA 8

Diversas medidas e índices de los ejemplares de coracoides atribuibles a *Simosaurus* considerados en el presente trabajo. Para la explicación de las siglas véase la tabla anterior (7). Medidas en milímetros.

SIGLA	PROCEDECIA	EDAD	INSTIT.	POSICIÓN	L	A. G.	A. M.	A. S.	DI (p) DI (a)	DI (p)	DI (a)	L/AM	IG _c
16736	Tiefenbach	M. S.	SMN (L)	IZDO.	220	126	44	109	40	80	2	5	126
10046	Crailsheim	M. S.	SMN (L)	DECHO.	138	83	35	81,5	27,6	~57,4	2,07	3,9	144

desarrollo de una cresta interna que sirve de base a la inserción del músculo *latissimus dorsi* (denominación anatómica según Watson, 1924). La posición de esta cresta varía en los Notosáuridos, desde un emplazamiento submedial hasta francamente proximal. La diáfisis presenta una cara

ventral más o menos aplanada o cóncava, mientras en la cara dorsal aparece una cresta que alcanza su máximo desarrollo en la zona med.al. El desarrollo de esta cresta varía grandemente en las diversas formas de la familia Nothosauridae. La sección diafisaria es asimétrica: mientras la región postaxial está engrosada, lo que supone un contorno seccional redondeado, la mitad preaxial presenta una disposición angular de ambas caras humerales, lo que significa un borde más o menos afilado (véase fig. 6).

La epífisis distal presenta la máxima dimensión transversal. Existe un foramen entepicondilar (ulnar) bien marcado que dorsalmente adopta una posición algo más proximal que en su expresión ventral. En el borde lateroexterno de la epífisis distal aparece una muesca ectepicondilar (radial) de muy variado desarrollo dentro del grupo.

Es evidente que, en principio, puede establecerse una distinción inmediata con respecto a la morfología general del húmero entre los Paquipleurosáuridos, por un lado, y los Notosáuridos y Simosáuridos, por otro. Esta afirmación está decididamente en contra de las precisiones que Huene hizo en 1952, según las cuales el húmero de *Pachypleurosaurus* se asemeja al de *Simosaurus*. Creemos que ambos morfotipos humerales pueden separarse fácilmente en base a dos puntos esenciales: a) El diferente grado en el desarrollo lateral de la epífisis distal, relativamente mayor en los Paquipleurosáuridos. b) La diferente disposición de la diáfisis. Con respecto a este segundo punto hemos de hacer notar la

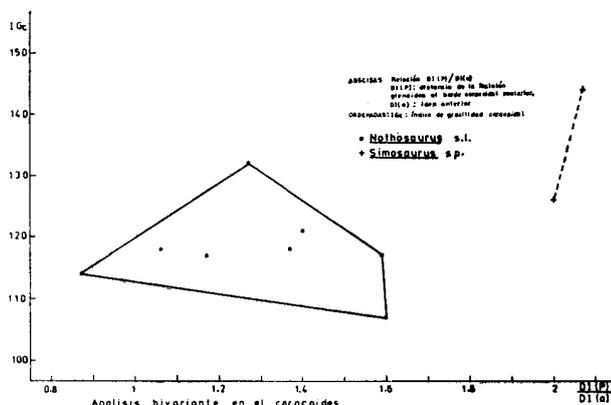
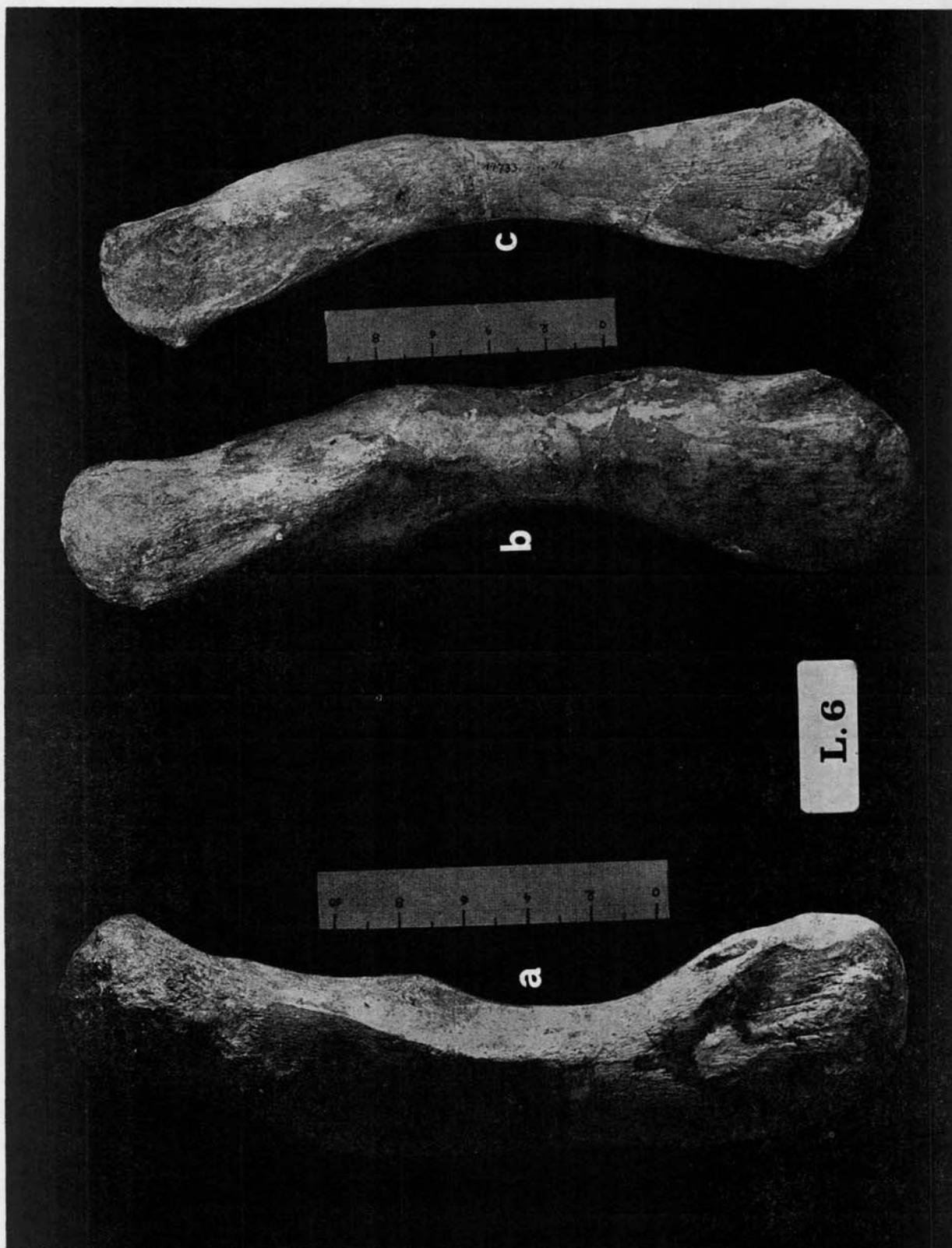


Fig. 5



L. 6.—Comparación morfológica humeral entre *Nothosaurus* y *Simosaurus*. a: *Nothosaurus* sp. Húmero izquierdo. Norma dorsal. Sigla R24, MS(F), Museo Senckenberg, Frankfurt, Bayreuth, Muschelkalk. b: *Nothosaurus* sp. Húmero derecho. Norma dorsal. Sigla 16250 SMN(L), Staatliches Museum für Naturkunde, Ludwigsburg, Bayreuth, Muschelkalk. c: *Simosaurus* sp. Húmero derecho. Norma dorsal. Sigla 14733 (76), SMN(L), Tiefenbach, Muschelkalk sup.

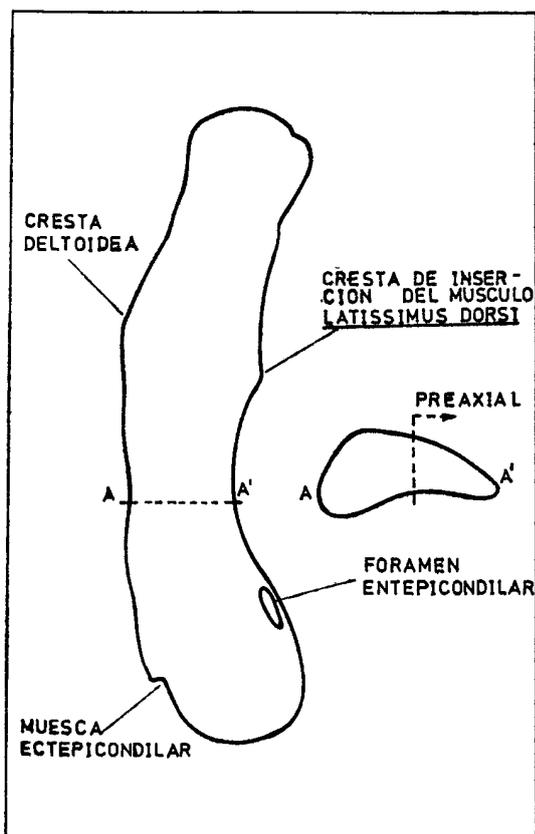
propuesta de Peyer (1934) sobre el carácter "más o menos recto" de la diáfisis de los Paquipleurosáuridos. Esta imprecisión ha venido arrastrándose constantemente en la Bibliografía, incluso hasta en publicaciones modernas como la de Schultze y Wilczewski (1970). Estos autores oponen el carácter "± gerade" (*sic*) de la diáfisis de Paquipleuro-

sáuridos al tipo "gebogen" (*sic*) de Notosáuridos y Simosáuridos. Otro carácter diferenciador puede establecerse en el desarrollo de la muesca ectepicondilar, mínimamente presente en los Paquipleurosáuridos. Estos tres aspectos diferenciales quedan resumidos en la tabla 9.

Establecidas de este modo las diferencias humerales entre

TABLA 9
Diferencias morfológicas en el Húmero entre Paquipleurosáuridos y Notosáuridos + Simosáuridos.

	Pachypleurosauridae	Nothosauridae + Simosauridae
Epífisis distal	Muy desarrollada	Desarrollada
Contorno preaxial de las diáfisis	Recto	Curvado
Muesca ectepicondilar	Poco desarrollada	Desarrollada



Esquema del contorno del húmero de los Nothosauridae en vista dorsal en el que se identifican los principales rasgos estructurales a los que se hace referencia en el texto. El contorno A-A' indica la sección diáfisaria.

Fig. 6

la familia Pachypleurosauridae y el grupo Nothosauridae + Simosauridae, plantearemos las diferencias a nivel familiar entre estos últimos. Hemos de hacer notar previamente que mientras de la familia Nothosauridae se dispone de 23 especímenes humerales, tan sólo contamos con tres (dos del mismo individuo probablemente) de *Simosaurus* (los únicos conocidos), por lo que los datos estadísticos relativos a este género han de considerarse con cierta reserva.

a) La dimensión transversal de ambas epífisis es de un orden semejante en los Simosáuridos. En la familia Nothosauridae la anchura de la epífisis distal tiende a ser mayor que la de la proximal. Según Schultze y Wilczewski (1970) las epífisis de la familia-tipo de los Notosáuridos se distinguen por ser de forma semejante o distalmente ensanchadas. Esta consideración sitúa a los Notosáuridos como intermedios entre el ensanchamiento distal típico de los Paquipleurosáuridos y el desarrollo semejante de las dos epífisis en los Simosáuridos. Creemos necesario proponer algunas precisiones. Si analizamos la relación AD/AP (véanse tablas 11, 12 y 13) (AD = anchura de la epífisis distal; AP = anchura de la epífisis proximal), podemos comprobar que este índice alcanza en *Simosaurus* valores perfectamente semejantes a los que presentan *Paranothosaurus amsleri*, *Ceresiosaurus calcagnii* y algunos ejemplares de *Lariosaurus balsami*. No obstante, la tendencia general de los Notosáuridos supone un mayor desarrollo transversal de la epífisis distal, aunque existan entre ellos algunas formas con gran semejanza dimensional relativa entre ambas epífisis (carácter típico de *Simosaurus*). En este último género, la media de la relación AD/AP es de 1,03, mientras que para los ejemplares considerados de la familia Nothosauridae es de 1,32.

b) El rasgo morfométrico más característico de la diáfisis de *Simosaurus* es su alto grado de constricción medial, aspecto que lo diferencia claramente de cualquier Notosáurido. Para evidenciar este punto se ha obtenido la relación AP/AM (AP = anchura de la epífisis proximal; AM = anchura medial de la diáfisis) (véanse tablas 11, 12 y 13) y un gráfico de correlación de ambos parámetros (véase fig. 7). Los límites de variación del índice AP/AM oscilan en *Simosaurus* entre 1,6-2 (con una media de 1,83) y en Notho-

TABLA 10
Diferencias morfológicas en el Húmero entre Notosáuridos y Simosáuridos.

	Nothosauridae	Simosauridae
Desarrollo transversal de ambas epífisis.	Tendencia a desarrollar más la epífisis distal.	Equivalente.
Constricción medial de la diáfisis.	Semejante o mayor que la epífisis proximal.	Menor que la epífisis proximal.
Relación entre la longitud total y la anchura distal.	Relativamente menor.	Relativamente mayor.
Gracilidad humeral.	Relativamente menor.	Relativamente mayor.
Cresta para la inserción del músculo <i>latissimus dorsi</i> .	Desarrollada.	Poco desarrollada.

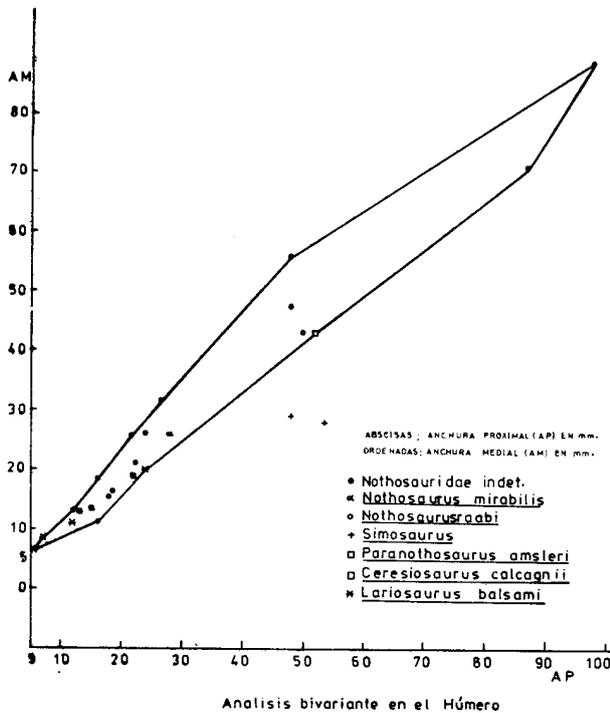


Fig. 7

sauridae entre 0,8-1,4 (media de 1,01). Hemos de hacer notar que entre los ejemplares con dimensión transversal de la diáfisis más acusada se encuentran los ejemplares españoles de *Lariosaurus balsami* (véase tabla 12), en los que dicho parámetro excede en longitud a la correspondiente anchura de la epífisis proximal. En cualquier caso, este fenómeno no es excepcional, ya que pueden encontrarse multitud de ejemplares alemanes (véase tabla 11) en los que la relación AP/AM es menor de la unidad; entre ellos se cuenta la especie *Nothosaurus raabi*.

e) Aunque los límites de variación de la relación L/AD (L = longitud total; AD = anchura de la epífisis dis-

tal) (véanse tablas 11, 12 y 13) se solapan, existe una tendencia en *Simosaurus* a ser relativamente mayores que en los Notosáuridos (véase fig. 8). Ello es debido, naturalmente, a la mayor longitud relativa de la totalidad de la pieza humeral.

d) En términos generales la morfometría del húmero de *Simosaurus* indica claramente una mayor gracilidad que la que presentan los miembros de la familia Nothosauridae. En aquél los límites de variación del

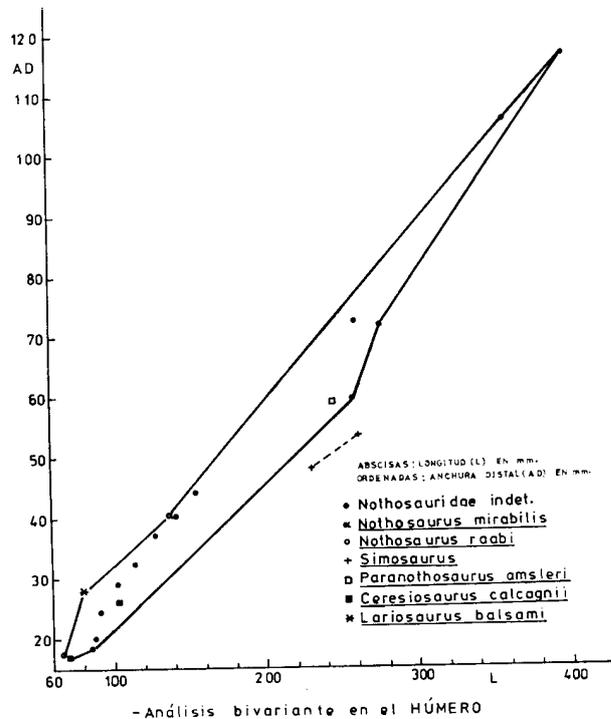


Fig. 8

TABLA 11

Diversas medidas e índices en el húmero de los ejemplares de *Nothosaurus* s. l. considerados en el presente trabajo. Edad: M. Muschelkalk; I: inferior; S: superior. Institución: véase tabla 2. Posición: izdo.: izquierdo; decho.: derecho; L: longitud; AP: anchura de la epífisis proximal; AM: anchura medial de la diáfisis; AD: anchura de la epífisis distal; IG_h: índice de gracilidad humeral. El símbolo ~ indica una estimación dimensional aproximada. Medidas en milímetros. (1) Atribuido a *Nothosaurus andriani*. (2) Datos obtenidos de la figura 3 de Hooijer (1959) (3) Mining Department of Technical College (Delft). (4) Datos obtenidos de la figura 1, lámina 44, de Meyer (1855).

SIGLA	PROCEDECENCIA	EDAD	INSTIT.	POSIC.	L	AP	AM	AD	L/AD	AP/AM	AD/AP	L/AM	IG _H
16250 ^a	Bayreuth	MS	SMN (L)	—	277	50	43	72	3,8	1,1	1,4	6,44	59
— (1)	Crailsheim	MS	SMN (L)	—	359	87	71	106	3,3	1,2	1,2	5,05	73
15957	Tiefenbach	MS	SMN (L)	—	397	98	79	117	3,3	1,2	1,1	5,02	74
—	Crailsheim	MS	SMN (L)	IZDO	88	18,5	16,4	20	4,4	1,1	1,0	5,36	62
16253	Geoglin	MI	SMN (L)	IZDO	102	18	15,3	29	3,5	1,1	1,6	6,66	61
R676	Bayreuth	MS	MS (F)	IZDO	142	26,5	31,4	40,3	3,5	0,8	1,5	4,52	69
R24	Bayreuth	MS	MS (F)	IZDO	258	48	47,4	59,5	4,3	1	1,2	5,44	60
R27	Bayreuth	MS	MS (F)	DECHO	260	48	56	72,6	3,5	0,8	1,5	4,64	67
—	Oberdorla	M. I.	UH (B)	IZDO	127	24	26	37	3,4	0,9	1,5	4,88	68
—	Oberdorla	M. I.	UH (B)	DECHO	91	16	18,3	24,4	3,7	0,8	1,5	4,97	64
—	Oberdorla	M. I.	UH (B)	DECHO	86	16	11,2	18,5	4,6	1,4	1,1	7,67	53
—	Oberdorla	M. I.	UH (B)	DECHO	150,5	21,6	25,5	44	3,4	0,8	2,0	5,90	60
6810 (2)	Winterswijk	M. I.	MDTC (D) (3)	IZDO	114	22,3	21	32,3	3,5	1	1,4	5,42	66
<i>N. mirabilis</i> (4)	Bayreuth	M. S.	Bayreuth	IZDO	136,9	28,1	26	40,6	3,3	1	1,4	5,26	69
<i>N. raabi</i>	Rüdersdorf	M. I.	UH (B)	DECHO	67,1	12,2	13,1	17,5	3,8	0,9	1,4	5,12	68

TABLA 12

Diversas medidas e índices en el húmero de varias especies de *Nothosauridae*. Para la explicación de las siglas véase la tabla anterior (11). Medidas en milímetros. (1) Según Peyer, 1939. (2) Según Peyer, 1931. (3) Según Peyer, 1933. (4) Ejemplar de Estada (Huesca). (5) Ejemplar de Montral (Tarragona). Museo de Solenhofen (Aktien-Verein).

ESPECIE	L	AP	AM	AD	L/AD	AP/AM	AD/AP	L/AM	IG _H
<i>Paranotosaurus amplexi</i> (1)	245	52	43	59	4,1	1,2	1,1	5,6	62
<i>Ceresiosaurus calcagnii</i> (A) (2)	66	13	13	15	4,4	1	1,1	5,0	62
<i>Ceresiosaurus calcagnii</i> (B) (2)	103	22	19	26	3,9	1,1	1,1	5,4	65
<i>Ceresiosaurus calcagnii</i> (C) (2)	70	15	13,5	17	4,1	1,1	1,1	5,1	65
<i>Lariosaurus balsami</i> (Tipo) (3)	80	24	20	28	2,8	1,2	1,1	4	90
<i>Lariosaurus balsami</i> (Curioni VI) (3)	56	12	11	14	4,0	1,0	1,1	5,0	74
<i>Lariosaurus balsami</i> (Estada) (4)	31,2	5,5	6,4	9	3,4	0,8	1,6	4,8	66
<i>Lariosaurus balsami</i> (5)	37,4	7,2	8,6	10,7	3,4	0,8	1,4	4,3	70

TABLA 13

Diversas medidas e índices en el húmero de *Simosaurus*. Para la explicación de las siglas, véase la tabla 11. Medidas en milímetros.

SIGLA	PROCEDECENCIA	EDAD	INSTIT.	POSICIÓN	L	A. P.	A. M.	A. D.	L/AD	AP/AM	AD/AP	L/AM	IG _H
14733 (1)	Tiefenbach	M. S.	SMN (L)	IZDO.	263	57,7	28	60	4,3	2,0	1,0	9,3	55
14733 (76)	Tiefenbach	M. S.	SMN (L)	DECHO.	261	53,6	28	60,7	4,2	1,9	1,1	9,3	54
R26	Bayreuth	M	MS (F)	IZDO.	~231	48	29	~52	4,4	1,6	1,0	7,9	55

TABLA 14a

Diversas medidas e índices femorales en diversos ejemplares atribuidos al género *Nothosaurus* s. l. (a) y a *Simosaurus* (b). Edad: M: Muschelkalk; I: inferior; S: superior. Institución: véase la tabla 2. L: longitud; AP: anchura de la epífisis proximal; AM: anchura medial de la diáfisis; AD: anchura de la epífisis distal; IG_f : índice de gracilidad femoral. El signo ~ indica una estimación aproximada. Medidas en milímetros. (1) Atribuido a *Nothosaurus raabi*.

SIGLA	PROCEDENC.	EDAD	INSTIT.	L	AP	AM	AD	IG_f
15892b	Tiefenbach	MS	SMN(L)	353	69	35	70	49
(1)	Oberdorla	MI	MS (F)	91	17,5	7,4	16	44
R1071	Bayreuth	MS	MS (F)	96	21,6	8	16	47
R52	Bayreuth	MS	MS (F)	111	20	9	15,5	40
R48	Bayreuth	MS	MS (F)	208	45	21	42	51
R46	Bayreuth	MS	MS (F)	240	45	26	47	49
R872	Bayreuth	MS	MS (F)	308	66	27	61	50
—	Magdeburg	MI	UH (B)	141	26,8	14	28	48
9471	Bayreuth	MS	MHN (p)	195	37	20	42	50
<u>N. raabi</u>	Rüdersdorf	MI	UH (B)	74,4	15,3	6,7	12,7	46

TABLA 14b

SIGLA	PROCEDENC.	EDAD	INSTIT.	L	AP	AM	AD	IG_f
14733/81	Tiefenbach	MS	SMN(L)	201	41,7	18,1	42	50

TABLA 15

Diversas medidas e índices femorales en varias especies de Nothosauridae. L: longitud. AP: anchura de la epífisis proximal. AM: anchura medial de la diáfisis. AD: anchura de la epífisis distal. IG_f : índice de gracilidad femoral. Medidas en milímetros. (1) Según Peyer, 1931. (2) Según Peyer, 1933. (3) Ver tabla 12. (4) Según Peyer, 1939.

ESPECIE	L	AP	AM	AD	IG_f
<i>Ceresiosaurus calcagnii</i> (A) (1).	60	15	7	10	53
<i>Ceresiosaurus calcagnii</i> (B) (1).	77	22	8,5	12	55
<i>Lariosaurus balsami</i> (CURIONI VI) (2).	64	15	6	9	46
<i>Lariosaurus balsami</i> (SOLNHOFEN) (3).	37	9,6	3,7	6,3	52
<i>Lariosaurus balsami</i> (ESTADA) (3).	34	8,2	4	5	50
<i>Paranothosaurus amsleri</i> (4).	260	54	29	52	51

IG_h [índice de gracilidad humeral (4), véase tabla 13] son de 54-55 (media de 54, 66). Los límites de variación en los Notosáuridos se establecen entre 53-90 (tablas 11 y 12). De todas formas, este límite inferior de 53 es perfectamente atípico (ejemplar sin sigla procedente del Muschelkalk inferior de Oberdorla y depositado en el Museo de la Universidad Humboldt de

Berlín) (véase tabla 11), ya que se trata de un caso aislado en el material que hemos podido estudiar; el límite inferior real de esta variación habría que situarlo alrededor del valor 60. La media de los IG_h para la familia Nothosauridae es de 66,17. Es de hacer notar que la especie que arroja un menor grado de gracilidad humeral es *Lariosaurus balsami*, con una media (para los cuatro ejemplares considerados) de 75,00. Ello significa el húmero más robusto de todos los Notosáuridos. Los valores de este índice de gracilidad del húmero alcanzan en otros Notosáuridos como *Paranothosaurus amsleri*, *Ceresiosaurus calcag-*

$$(4) \quad IG_h = \frac{AP + AM + AD}{L} \times 100$$

nii y *Nothosaurus raabi* valores semejantes entre sí, que oscilan entre 62 y 65.

- e) Como hemos comentado en el apartado anterior, la morfología general del húmero de la familia Nothosauridae se caracteriza por la presencia de una acusada cresta diafisaria postaxial que sirve como área de inserción al músculo *latissimus dorsi*. Esta cresta, de gran y típico desarrollo entre los Notosáuridos, apenas está acentuada en *Simosaurus* (véase lám. 6).

Puede apreciarse un resumen de estos cinco caracteres diferenciales en la tabla 10.

Fémur

A diferencia del húmero, el fémur de los Notosaurios es un hueso escasamente modificado a partir de un modelo terrestre.

Su diáfisis es más o menos recta, y ambas epífisis están bien desarrolladas, siendo normalmente la proximal la que alcanza una mayor dimensión. El fémur es siempre más grácil que el húmero (compárense tablas 11, 12, 13 y 14, 15). Al igual que en el miembro estilopodial anterior, existe en el fémur de los Notosaurios cierta variación morfológica dentro de la familia Nothosauridae. Estas divergencias pueden esencialmente centrarse en tres puntos: a) El diferente desarrollo de la cabeza femoral. b) El diferente desarrollo del trocánter interno. c) El diferente desarrollo de los dos cóndilos distales, evidenciado por un mayor o menor acentuamiento del surco intercondilar.

El fémur es un hueso de gran constancia morfométrica dentro de la totalidad del Suborden Nothosauria. La variación del índice de gracilidad femoral (IG_f) es sensiblemente semejante entre los Paquipleurosáuridos y los Notosáuridos, familias que marcan las más genuinas divergencias a nivel de Suborden. Dicha variación es en los Nothosauridae (a la luz de los ejemplares estudiados) de 40-55, con una media de 48,8. Si consideráramos que el IG_f del único fémur de *Simosaurus* disponible es de 50, podremos concluir la imposibilidad de separar morfométricamente los Notosáuridos de *Simosaurus* en base al referido índice.

La Familia Simosauridae

El primer taxón supragenérico relacionado con *Simosaurus* data de 1859, fecha en la que Gervais propone el "Ordre des Simosauriens". Este "orden" agrupaba a *Nothosaurus* y *Simosaurus*. En 1928 Nopcsa considera a *Simosaurus* como perteneciente a la familia *Pachypleuridae* (*sic*), proponiendo una nueva subfamilia, Simosaurinae, que agrupaba los géneros *Proneusticosaurus* y *Simosaurus*. Esta agrupación genérica es verdaderamente notable, dado el hecho de que en aquella época se desconocía el esqueleto postcraneal de *Simosaurus* y el cráneo de *Proneusticosaurus*. Por ello, la diagnosis recoge características craneales y postcraneales contradictorias. Este punto de vista es mantenido por Nopcsa en su "Paleontological notes on Reptiles" (1928-1929), así como por Kuhn, 1937.

Quizá debido al hecho anteriormente aludido (el desconocimiento del esqueleto postcraneal de *Simosaurus*), Peyer sitúa a este último género entre los Nothosauridae, alineándolo con formas de corto hocico como *Ceresiosaurus* y *Lariosaurus*. Saint Seine mantiene en 1956 la sistemática propuesta por Peyer (1934). En 1948^a Huene pretende la exclusión de *Simosaurus* del grupo de los Notosaurios y su inclusión dentro de los Plesiosaurios. Bajo tal punto de vista publica ese mismo año (1948^b) una revisión sistemática de los "vertebrados inferiores". En dicha publicación se propone por vez primera el taxón familiar Simosauridae, bajo

la siguiente diagnosis: "Skull and snout broad, without being jagged; lacrymals separated by premaxilla; squamosal forming peduncle to the mandibular articulation; small post-palatinal opening; short, isodont teeth" (pág. 84).

En 1952 Huene (convencido ya de que no se trata de un Plesiosaurio) sitúa a *Simosaurus* dentro de la familia Pachypleurosauridae, basándose sobre todo en la supuesta semejanza humeral entre aquél y *Pachypleurosaurus* y la existencia en este último género de una apófisis caudal interclavicular. Aunque Huene había publicado en 1952 una descripción postcraneal de *Simosaurus*, admite en 1956 que nunca se había encontrado en conexión craneo y postcraneal. Quizás debido a ello su diagnosis propuesta en este año de la Familia Simosauridae tan sólo contiene caracteres craneales. Estos hacen referencia al carácter "isodonto" de la dentición, el contorno craneal en norma dorsal, desarrollo relativo de órbitas y ventanas temporales, premaxilares separando a los nasales y desarrollo y relaciones de diversos elementos óseos como yugal, cuadratoyugal, interparietal, tabular, paraesfenoides, etc. A diferencia de Huene, Romer cree en 1956 (influido sin duda por las consideraciones de Jaekel, 1905) que los premaxilares de *Simosaurus* no llegan a separar a los nasales, y propone la siguiente descripción de la Familia Simosauridae. "Skull broad and short, temporal openings broad. No posterior extension of premaxillae; «postnasal» elements developed lateral to nasal. Teeth isodont" (pág. 663). Kuhn (1961) considera a la Familia Simosauridae *sensu* ROMER, 1956.

Como puede deducirse de todo lo expuesto hasta ahora, la interpretación estructural del cráneo de *Simosaurus* era objeto de una enconada controversia. A comienzos de los sesenta, Kuhn-Schnyder realiza un cuidadoso trabajo sobre el material craneal de *Simosaurus* depositado en Ludwigsburg. En términos generales, sus conclusiones (publicadas en 1961 y 1962) son las siguientes: Los premaxilares conectan con los frontales separando los nasales; la región occipital es muy primitiva; entre el escamoso y el tabular aparece una escotadura ótica; la forma del escamoso y la reducción del cuadratoyugal y el yugal indican que *Simosaurus* procede de antepasados diápsidos.

En 1964 Tatarinov y Novoshilov proponen algunos rasgos postcraneales en la diagnosis de la familia Simosauridae, claramente inspirados en los trabajos de Huene (1952, 1959): número zonal de vértebras, interclavícula en forma de T y húmero curvado.

Basándose en las conclusiones morfológicas de Kuhn-Schnyder (1962), Müller propone en 1968 una diagnosis exclusivamente craneal de *Simosaurus*, incluyendo este género dentro de los Nothosauridae.

Siguiendo la sistemática propuesta por Romer, 1974 (que supone la adición de la familia Simosauridae a las conclusiones de Peyer, 1934), Schultze y Wilczewski (1970) elaboran por primera y única vez una diagnosis postcraneal de dicha familia. Sus consideraciones se basan esencialmente en el número de vértebras cervicales y torácicas, morfología de los elementos escapulares y morfología y relaciones métricas de estilópodo y zeugópodo. Algunas de sus conclusiones ya se han comentado. En 1970 Ginsburg propone como diagnosis de la familia Simosauridae características irrelevantes (que se refieren a la morfología craneana general) o inaceptables, como la supuesta condición "isodonta" de la dentición de *Simosaurus*. Los comentarios de Kuhn (1971) sobre los Simosáuridos refieren los puntos de vista de Kuhn-Schnyder (1961, 1962), proporcionando, además, una lista de los taxones incluidos en dicha familia, aspecto que será comentado después.

Diagnosis familiar dentaria y postcraneal

Como ha podido comprobarse en el apartado anterior, prácticamente la totalidad de las propuestas diagnósticas

de la familia Simosauridae se refieren exclusivamente a estructuras craneales, a veces mediante consideraciones contradictorias. Creemos que los trabajos de Kuhn-Schnyder (1961, 1962) establecieron las bases para una interpretación correcta de las estructuras craneales de *Simosaurus*, por lo que, en lo que a cráneo se refiere, nos remitimos a este autor.

Con respecto a la diagnosis postcraneal y dentaria, proponemos las siguientes características:

FAMILIA SIMOSAURIDAE

- DENTICIÓN de tipo anisodonto, con un grado de heterodoncia menos acusado que en la familia Nothosauridae (relación media de altura entre piezas "sinfisarias" y postsinfisarias: Nothosauridae ~ 1/3, Simosauridae ~ 1/2). Morfología dentaria característica, piezas de corona ensanchada después de una ligera constricción basal. A diferencia de los Nothosauridae, nunca aparece un diente de características sinfisarias a la altura del tabique orbito-nasal.
- Presencia de una estructura articular supernumeraria, la INFRAZIGAPÓFISIS, en las caras cefálica y caudal del ARCO NEURAL. Contorno dorsal del centro vertebral de tipo "FOSETADO" en oposición a la disposición en "KREUZFORM" de Nothosauridae y Pachypleurosauridae. Escaso desarrollo paquiostótico del sistema costal.
- CORACOIDES robusto (media del índice de gracilidad coracoidal superior a la obtenida para la familia Nothosauridae). INCISIÓN GLENOIDEA situada en un punto cercano al contorno coracoidal anterior. Fuerte apófisis interclavicular.
- HÚMERO con un desarrollo transversa de ambas epífisis equivalente. Constricción medial de la diáfisis menor que la epífisis proximal. Relación entre la longitud y la anchura distal relativamente mayor que entre los Nothosauridae. Húmero más grácil que los Nothosauridae. Escaso desarrollo de la cresta para la inserción del músculo *latissimus dorsi*.

Géneros constitutivos del taxón familiar. Conclusiones sistemáticas

Ocho han sido los géneros de Notosaurios tentativa o firmemente asociados por los diversos autores a la familia Simosauridae:

- Anarosaurus* DAMES, 1890.
- Dactylosaurus* GÜRICH, 1884.
- Elmosaurus* HUENE, 1957.
- Corosaurus* CASE, 1936.
- Opeosaurus* MEYER, 1855.
- Conchiosaurus* MEYER, 1842.
- Simosaurus* MEYER, 1842.
- Shingyisaurus* YOUNG, 1965.

El género *Anarosaurus* (incluido entre los Simosáuridos por Huene, 1956 y 1958 y Tatarinov y Novoshilov, 1964) es un pequeño reptil cuya posición sistemática plantea ciertos problemas. Sus estructuras craneales pueden considerarse cercanas a los Pachypleurosauridae, siendo especialmente significativas las prolongaciones posteriores de los frontales situadas

entre postfrontales y parietales (véanse las reconstrucciones craneales de *Pachypleurosaurus* propuestas por Kuhn-Schnyder en 1974). Según Schultze y Wilczewski (1970), una disposición semejante puede advertirse en *Corosaurus*, aunque quisiéramos precisar que en este último caso la sutura frontoparietal se sitúa a la altura del borde anterior de las fosas temporales y no en el posterior, como ocurre en *Pachypleurosaurus* y *Anarosaurus*. Otras semejanzas craneales muy notables entre estos dos últimos géneros son el escaso desarrollo de las ventanas temporales y las órbitas de gran tamaño, con la consiguiente reducción en la entidad lateral del arco cigomático. Diversos caracteres postcraneales alejan igualmente *Anarosaurus* de *Simosaurus*, como la morfología humeral o la paquiostosis de los centros vertebrales (característica incluida por Tatarinov y Novoshilov, 1964, como diagnosis de la familia Simosauridae).

Tanto la morfología coracoidal como la estilopodial y zeugopodial separan netamente a *Dactylosaurus* (considerado como un Simosáurido por Tatarinov y Novoshilov, 1964) de *Simosaurus*.

Romer (1974) sitúa tentativamente el género *Elmosaurus* entre los Simosauridae. Dicho género está basado en un fragmento craneal de difícil interpretación. Si se considera la figurada por Huene (1957) pueden advertirse una serie de características de *Elmosaurus* netamente diferentes de *Simosaurus*: a) El rostro formado por la constricción de premaxilares y maxilares. b) La diferente entidad relativa del tabique orbitotemporal. c) Los nasales unidos por una sutura internasal, tan sólo parcialmente separados por la apófisis caudal de los premaxilares. d) La separación relativa de las fosas temporales y su escaso desarrollo. e) La disposición y relaciones estructurales de los elementos craneanos orbito-temporales.

El género *Corosaurus* (incluido entre los Simosáuridos por Huene, 1948^a y Romer, 1974) presenta notables diferencias postcraneales con *Simosaurus*, especialmente en el húmero (de tipo netamente notosauriomorfo) y en el coracoides, mucho más robusto, así como en la morfología y relaciones estructurales de la interclavícula (véase Zangerl, 1963).

La mayoría de los autores (Huene, 1956; Tatarinov y Novoshilov, 1964; Romer, 1974; Kuhn, 1971) coinciden en señalar la gran semejanza de *Simosaurus* con *Opeosaurus*. Este género está basado en un gran fragmento de dentario que supuestamente presenta un foramen en la región posterior, con dientes de corona baja, débilmente estriados y dirigidos en sentido distolingual. La existencia real de dicho foramen puede discutirse, pero la morfología dentaria es muy semejante a la de *Simosaurus*, siendo quizás la corona relativamente más alta. *Opeosaurus* representa, a nuestro parecer, una especie de *Simosaurus* en principio de mayor talla que las conocidas hasta la fecha.

Debido a su especial morfología dentaria, el género

Conchiosaurus ha sido considerado por diversos autores (Huene, 1948 y 1956; Tatarinov y Novoshilov, 1964) como perteneciente a la familia Simosauridae. Kuhn (1971) lo incluye tentativamente entre los Simosáuridos, y aunque advierte sus semejanzas con *Nothosaurus* lo considera como representante de una familia indeterminada. Existe, por último, una tercera postura que, desde los autores clásicos, identifica *Conchiosaurus* con *Nothosaurus* (Meyer, 1855; Lydekker, 1889, Arthaber, 1924; Romer, 1966). Consideramos como la más acertada esta última opinión, y si *Conchiosaurus* no es realmente sinónimo de *Nothosaurus*, al menos es un Notosáurido cierto. Basamos esta postura en los siguientes puntos: a) La morfología dentaria no es exactamente igual a la de *Simosaurus*, presentando esta forma dientes proporcionalmente más anchos, de corona más baja. b) Existe en *Conchiosaurus* un gran diente de características "sinfisarias" situado a la altura del tabique orbitonasal (condición nunca observada en *Simosaurus*). Esta pieza presenta, además, un aspecto típicamente notosauriomorfo. c) La morfología craneal es típica de *Nothosaurus*. Son caracteres inequívocos el contorno de los maxilares, la estrecha barra escamosal, la disposición palatal de los pterigoides y las expansiones laterales formadas por pterigoides, escamoso y cuadrado. d) Si realmente pertenece a *Conchiosaurus* el húmero figurado por Lydekker (1889, pág. 296, fig. 84), esta pieza debe atribuirse inequívocamente a un Notosáurido.

En 1965 Young crea el género *Shingyisaurus*, basado en un cráneo fuertemente deformado acompañado por cinco vértebras cervicales, situándolo de manera inequívoca dentro de la familia Simosauridae. Propone la siguiente diagnosis (pág. 344): "Size moderate. Anterior end of the skull broad and truncated. Nasal opening small and half way between the tip of the skull and the orbit. Intertemporal bar narrow. Teeth pointed and striated. Neck vertebrae constricted with the ventral side ridged".

En principio, esta diagnosis contiene características de gran imprecisión (tamaño moderado) o irrelevantes (dientes estriados, un rasgo común a todos los Notosáuridos). Young concede gran importancia a la morfología, tamaño y relaciones estructurales del contorno y aberturas craneales. La falta de una constricción rostral formada por los premaxilares (típica de *Nothosaurus* y *Paranothosaurus*) no es privativa de *Simosaurus*, y puede encontrarse en determinados Notosauridae como *Lariosaurus* y en menor medida en *Ceresiosaurus*. La posición intermedia de las narinas externas entre el final rostral y las órbitas es más propia de *Lariosaurus* que de *Simosaurus*. La relación de distancias entre el centro de la abertura nasal al final rostral y al borde anterior de la órbita arroja los siguientes resultados: *Shingyisaurus* ~ 1 (5), *Lariosaurus* ~ 1,3 (6) y *Simosaurus* ~ 1,7 (7).

Las prolongaciones latero-caudales de las fosas temporales, expresamente citadas por Young como inexistentes en *Shingyisaurus* frente a su aparición en *Paranothosaurus* y *Lariosaurus* (Young, 1965, página 342) no parecen ser un carácter especialmente importante, ya que tampoco se presentan en otros Notosáuridos como *Nothosaurus* y *Ceresiosaurus*. La posición de la sutura frontoparietal, situada a la altura de la zona anterior de las fosas temporales, es un rasgo común a formas tan heterogéneas como *Nothosaurus/Paranothosaurus*, *Simosaurus* o *Cymatosaurus*. Con respecto a la morfología dentaria, el propio Young (pág. 343) admite su carácter notosauriomorfo. No puede considerarse privativo de los Simosauridae la aparición de una cresta media en la zona ventral de los centros cervicales anteriores, apareciendo también esta estructura en los Notosauridae (ver Meyer, 1855, lám. 25, vértebra cervical tentativamente asignada a *N. mirabilis*, sigla R47 de la colección del Senckenberg Museum y *N. raabi*). El desarrollo de esta cresta subcentral va haciéndose menor en sentido caudal, de modo que los centros cervicales posteriores presentan una morfología ventral semejante a la de los dorsales anteriores. Concluimos con la proposición de incluir el género *Shingyisaurus* YOUNG, 1965 en la familia Notosauridae.

Por todo ello, consideramos dentro de la familia Simosauridae tan sólo al género *Simosaurus* MEYER, 1842. La validez de esta familia monogenérica queda suficientemente demostrada considerando las profundas diferencias que distinguen a *Simosaurus* del resto de los componentes del Suborden Nothosauria.

Agradecimientos

El presente trabajo forma parte de mi tesis doctoral. Quisiera hacer constar mi sincera gratitud a las siguientes personas: al doctor E. Aguirre, por la dirección de mi tesis, cuya ponencia fue amablemente aceptada por el doctor B. Meléndez. A los doctores N. López y F. B. Sanchiz por su inestimable colaboración en todo momento.

A los doctores Kuhn-Schnyder y Rieber (Paläontologisches Institut und Museum der Universität, Zürich); Taquet (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris); Wild (Staatliches Museum für Naturkunde, Ludwigsburg); Struve (Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt); Fischer (Paläontologisches Museum, Humboldt Universität, Berlin); Pinna (Museo civico di Storia Naturale, Milano); Charig (British Museum, N. H., London), y Vía Boada (Museo del Seminario Conciliar, Barcelona), por su amabilidad al proporcionarme el acceso a las colecciones de las instituciones citadas.

(5) Datos tomados de la figura 2 de Young, 1965, página 320.

(6) Datos tomados de la figura 23 de Arthaber, 1924, pág. 499.

(7) Datos tomados de la figura 1 de Kuhn-Schnyder, 1962, pág. 136.

Bibliografía

- ARTHABER, G. V.
1924. Die Phylogenie der Nothosaurier. *Acta Zool.*, 5, 439-516.
- BOULENGER, G. A.
1897. On a Nothosaurian Reptile from the Trias of Lombardy, apparently referable to *Lariosaurus*. *Tr. Zool. Soc. London*, 14, 1-10.
- CUVIER, G.
ridae (relación media de altura entre piezas "sinfidulour et E. D'Ocagne Libraires, Paris, T. V, 547 págs.
- EDINGER, T.
1921. Ueber *Nothosaurus*. Disertación inaugural no publicada en la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad de Frankfurt.
- EDMUND, A. G.
1969. Dentition. In: *Biology of the Reptilia*. 1, Morphology A. (C. Gans, edit.). Academic Press. London, N. Y., 117-200.
- GERVAIS, P.
1859. *Zoologie et Paléontologie Françaises*. Arthus Bertrand, Libraire-Editeur, 2.^a ed., Paris, 543 págs.
- GINSBURG, L.
1970. Reptiles fossiles. In: *Traité de Zoologie*. T. 14 (P. P. Grasse, edit.). Masson et Cie. Paris, 1161-1332.
- GORCE, F.
1960. Etude des quelques vertébrés du Muschelkalk du Djebel Rehach (Sud Tunisien). *Mem. Soc. Geol. Fr. Paléont.*, 88, 1-34.
- HOFFSTETTER, R. y GASC, J. P.
1969. Vertebrae and Ribs of Modern Reptiles. In: *Biology of the Reptilia* (C. Gans, edit.), Academic Press. London, N. Y., 1, 201-310.
- HOOIJER, D. A.
1959. Records of Nothosaurians from the Muschelkalk of Winterswijk, Netherlands. *Geol. Mijnbouw (Nw. Ser.)*, 21, 37-39.
- HUENE, F. VON
1948a. *Simosaurus* and *Corosaurus*. *Amer. J. Sci.*, New Haven, 248, 41-43.
1948b. Short Review of the Lower Tetrapods. *Spec. Pub. Roy. Soc. S. Africa. R. Broom. Commemorative Volume*, 65, 106 págs.
1952. Skelett und Verwandtschaft von *Simosaurus*. *Palaeont. Abt. A.*, 102, 163-182.
1956. *Palaeontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden*. Veb Gustav Fischer Verlag. Jena, 716 páginas.
1918. Aus dem Lechtaler Alpen ein neuer *Anarosaurus*. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 8/9, 382-384.
1959. *Simosaurus Guilielmi* aus dem unteren Mittelkeuper von Obersontheim. *Paläont. Abt. A.*, 113, 18-184.
- JAEKEL, O.
1905. Ueber den Schaedelbau der Nothosauriden. *Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde. Berlin*, 57, 60-85.
- KUHN, O.
1937. *Die fossilen Reptilien*. Verlag. von Gebrüder Berntraeger, Berlin. 121 págs.
1961. *Die Familien der rezenten und fossilen Amphibien und Reptilien*. Druckhaus Meisenbach aud Oeben K. G. Bamberg. 79 págs.
1971. *Die Saurier der deutschen Trias: IX. Ordnung Sauropterygia*. Verlag. Gebr. Geiselbergen. Alttötting. 17-20.
- KUNH-SCHNYDER, E.
1961. Der Schädel von *Simosaurus*. *Paleont. Z.*, 35, 95-113.
1962. La position des Nothosauridés dans le système des reptiles. *Colloq. Int. C. N. R. S.*, 104, 135-144.
1974. *I Sauri del Monte Giorgio*. Archivio Storico Ticinese. Bellinzona, 811-854.
- LAZURKIN, D. V. y OCHEV, V. G.
1968. First discovery of sauropterygian remains in the Triassic of the U. S. S. R. *Paläont. Zh.*, 2, 141-142. (Traducción en *Palaeont. J.*, 2, 279-280.)
- LYDEKKER, R.
1889. *Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History)*. Part. 2. Orders Ichthyopterygia and Sauropterygia. British Museum (Natural History) London, 307 págs.
- MEYER, H. VON
1847-1855. *Zur Fauna der Vorwelt II: Die Saurier des Muschelkalkes, mit Rücksicht auf die Saurier aus Buntem Sandstein und Keuper*. Verlag von Heinrich Keller Frankfurt. 1, 1-167; 2, 70 láms.
- MÜLLER, A. H.
1968. *Lehrbuch der Palaeozoologie*. Band III Vertebraten. Teil 2. Reptilien und Vögel. Gustav Fischer Verlag. Jena. 657 págs.
- NOFCSA, F. VON
1928. The genera of Reptiles. *Paleobiologica*, 1, 172-173 (*Dranitesauria*).
1928-1929. Paleontological Notes on Reptiles. III. On some Nothosaurian Reptiles from the Trias. *Geol. Hungar. Budapest. Ser. Palaeont.*, 1, 20-40.
- PEYER, B.
1931. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen: IV. *Ceresiosaurus calcagnii* nov. gen. nov. spec. *Abh. d. Schweiz. Palaeont. Ges.*, 51, 1-68.
1933. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. VII. Neubeschreibung der Saurier von Perledo. *Abh. d. Schweiz. Palaeont. Ges.*, 53, 1-58.
1934. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen: VII. Neubeschreibung der Saurier von Perledo. *Abh. d. Schweiz. Palaeont. Ges.*, 54, 61-130.
1939. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen: XIV. *Paranothosaurus amsleri* nov. gen. nov. spec. *Abh. d. Schweiz. Palaeont. Ges.*, 62, 1-87.
- ROMER, A. S.
1956. *Osteology of the Reptiles*. The Univ. of Chicago press. Chicago, 772 págs.
1974. *Vertebrate Paleontology*. Univ. Chicago Press. Ltd. London, 468 págs.
- SAINT-SEINE, P.
1955. Sauropterygia. In: *Traité de Paléontologie* (J. Piveteau, edit.). Masson, Paris, 5, 420-457.

- SCHULTZE, H. P. y WILCZEWSKI, N.
1970. Ein Nothosauridae aus den unteren Mittel Keuper. Unterfrankes. *Göttinger Arb. Geol. Palaeont.*, 5, 101-112.
- TARLO, L. B.
1960. A review of the upper Jurassic Pliosaurus. *Bull. British Mus. (Nat. Hist.)*, 4, 1-45.
- TATARINOV, L. P. y NOVOSHILOV, N.
1964. Sauropterygia. In: *Fundamentos de Paleontología* (A. J. Orlov, edit.), Moscú, 12, 309-337 (en ruso).
- VOLZ, W.
1902. *Proneusticosaurus*, eine neue Sauropterygier-Gattung aus dem untersten Muschelkalk Oberschlesiens. *Palaeontogr.*, 19, 121-162.
- WATSON, D. M. S.
1924. The Elasmosaurid Shoulder-girdle and Fore Limb. *London Proc. Zool. Soc.*, 3, 885-917.
- YOUNG, C. C.
1965. On the new Nothosaurs from Hupeh and Kweichou. China. *Vert. Palasiatica*, 9, 315-367.

Recibido el 13 de julio de 1982.