

DESCRIPCION DEL PRIMER EJEMPLAR DE *CERESIOSAURUS* (REPTILIA: SAUROPTERYGIA), HALLADO EN LA PENINSULA IBERICA EN EL LADINIENSE (TRIASICO MEDIO) DE MONT-RAL-ALCOVER (TARRAGONA)

J.M. Quesada*, S. Aguera González**

RESUMEN

El género *Ceresiosaurus* fue un grupo de *Nothosauria*, que habitó en las cuencas alpinas más meridionales del mar del Tethys durante el Ladinense (Triásico medio). En este trabajo se describe el primer hallazgo de un ejemplar de este género en la Península Ibérica, en Mont-ral-Alcover (Tarragona), un yacimiento rico en fauna y flora, pero en el que la dolomitización destruye todo el material esquelético original. Se revisa la posición taxonómica de los géneros *Lariosaurus* y *Ceresiosaurus*, pertenecientes al clado *Lariosauridae* mediante un análisis cladístico y se discuten aspectos paleoecológicos y paleobiológicos de dicho grupo.

Palabras clave: Reptilia, Sauropterygia, Nothosauria, *Ceresiosaurus*, *Lariosaurus*, Triásico medio, Ladinense, Mont-ral-Alcover, Tarragona, España.

ABSTRACT

The *Ceresiosaurus* genus was a *Nothosauria* group, that inhabited in the more meridional Alpine basins of the Tethys sea during Ladinian age (Middle Triassic). In this paper, we describe the first finding of this genus in the Iberian peninsula, in Mont-ral-Alcover (Tarragona), an outcrop with abundant fauna and flora but where dolomitization destroyed all original skeletal material. We review the taxonomic position of the genus *Lariosaurus* and *Ceresiosaurus* to belong to *Lariosauridae* branch by means of cladistic analysis and we discuss some paleobiological and paleoecological aspects.

Key words: Reptilia, Sauropterygia, Nothosauria, *Ceresiosaurus*, *Lariosaurus*, Middle Triassic, Ladinian, Mont-ral-Alcover, Tarragona, Spain.

Introducción

En 1839 fue hallado, en las facies calcáreas del Monte Perledo (cerca de Varenna, norte de Italia), un reptil fósil incompleto del Triásico medio descrito por Balsamo-Crivelli como representante de la «famiglia dei Paleosauri». Curioni (1847) detalla un ejemplar hallado en los mismos depósitos, como *Macromirosaurus Plinij* Curioni 1847, que distinguió del ejemplar de Balsamo-Crivelli llamando a este último *Lariosaurus balsami* Curioni, 1847. Hasta la fecha se han encontrado bastantes ejemplares más de *L. balsami*, como el descrito por Zittel en 1887-1890, Boulenger (en 1893, también hallado en Perledo), Mariani (en 1921, proveniente del

mismo lugar), Kuhn-Schwyder (1974), encontrado en Meride, Alpes de Tessin, Sanz (1976), hallado en Estada (Huesca) y en 1983 y 1993, en Mont-ral-Alcover (Tarragona). Mazin (1985) describe como *L. balsami* un ejemplar hallado en Amélie-les-Bains (Pirineos orientales, Francia) que Rieppel (1998) redescubre como *Lariosaurus curionii* Rieppel, 1998. Kuhn-Schwyder (1987) se refiere a un ejemplar juvenil de *Lariosaurus* como la nueva especie, *Lariosaurus lavizzarii* Kuhn-Schwyder, 1987. Tschanz (1989) describe otra nueva especie, *Lariosaurus buzzii* Tschanz, 1989, hallada en el Monte San Giorgio (Suiza). Otra nueva especie de lariosaurio fue descrita por Tintori y Renesto (1990), *Lariosaurus valceresii* Tintori-Renesto, 1990, halla-

* María Zambrano, 3, portal 14, 2.º B. 28529 Rivas-Vaciamadrid (Madrid). E-mail: juanmquesada@hotmail.com

** Violeta, 68. 28760 Tres Cantos (Madrid). E-mail: altramuz88@hotmail.com

da en Valceresio (Varese, norte de Italia). Por último, Rieppel (1999) redescubre *Micronothosaurus stensioei* Haas, 1963, como *Lariosaurus stensioei* Rieppel, 1999.

En 1927 se hallaron en Acqua del Ghiffo, en el Valle Nera (cerca de Serpiano, sur de Suiza), restos de tres esqueletos de reptiles, denominados «A», «B» y «C», creyendo en un principio que se trataba de «Paquipleurosaurios grandes». Peyer (1931) describió los tres ejemplares como pertenecientes a una nueva especie, *Ceresiosaurus calcagnii* Peyer, 1931, incluyéndola en la familia Nothosauridae Baur, 1889. Se han hallado posteriormente otros restos de ejemplares del mismo género en el Valle Nera, en Hoheneck (Rieppel, 1994a), y en Sulzheim (Alemania) por Schultze y Wilczewski (1970). Estos últimos autores lo describieron como «cercano a *Lariosaurus* y principalmente a *Ceresiosaurus*».

Estos reptiles del Triásico medio se encuadran dentro del orden Sauropterygia Owen, 1860, e incluyen plesiosaurios, notosaurios y placodontos, todos ellos reptiles marinos mesozoicos. Hasta 1882, los notosaurios estaban incluidos por Meyer y otros investigadores contemporáneos dentro del grupo de los Plesiosaurios. En ese año, Seeley definió un nuevo suborden, Nothosauria Seeley, 1882, incluyendo en él a *Neusticosaurus* Seeley, 1882, y a otros reptiles afines. Baur (1889) definió la primera familia de este suborden, Nothosauridae Baur, 1889, y en ella incluyó a todos los géneros hasta entonces conocidos. Lydekker (1889) definió un nuevo grupo, la familia Lariosauridae Lydekker, 1889, término acuñado por Gervais (1859) como «Lariosauridés» (que incluía *Lariosaurus*, *Macromirosaurus* y *Pachypleura*). Lydekker (1889) apunta que esta familia constaba de los géneros *Lariosaurus* y *Neusticosaurus*, sugiriendo que este grupo «parece conectar los marinos *Plesiosauridae* con los de agua dulce o terrestres *Nothosauridae*». Otros investigadores hicieron análisis del grupo; Peyer (1933-1934), Huene (1948, 1952 y 1956), Saint-Seine (1955), Romer (1956), Tatarinov y Novozhilov (1964), Young (1965), Carroll y Gaskill (1985), Sues (1987), Rieppel (1987), Tschanz (1989), Sanz *et al.* (1993), Storrs (1993b) y Rieppel (1994a y 1998b). Rieppel (1998a) analiza los géneros *Lariosaurus*, *Silvestrosaurus* Kuhn-Schnyder, 1990, y *Ceresiosaurus*, fusionándolos en *Lariosaurus*. Li *et al.* (2002) describen una nueva especie, *Lariosaurus xingyiensis* Li *et al.*, 2002.

El Triásico medio que aflora en la Península Ibérica se centra fundamentalmente en la mitad este (fig. 3). Son muchos los yacimientos existentes en esta área: Bienservida (Albacete) (Sanz, 1991, y Alafont, 1992), Villarodrigo (Jaén) (Sanz, 1991, y Alafont, 1992), Tordelrábano, Valdecubo y Riba de

Santiuste (Guadalajara) (Alafont y Sanz, 1994, y Alafont, 1999), Estada (Huesca) (Sanz, 1976), Mont-ral-Alcover (Tarragona) (Sanz, 1976, y 1983), Olesa (Barcelona) (Almela y Llopis, 1947) y Aiguafreda (Barcelona) (Sanz, 1983), Royuela (Teruel) (Alafont, 1999) y Henarejos (Sanz, 1983), Rillo de Gallo, Valdemeca (Cuenca) (Alafont, 1999).

En todos los yacimientos citados, excepto en Mont-ral-Alcover, suelen aparecer huesos aislados o fragmentos de huesos, sobre todo, de huesos largos (húmeros, ulnas, radios, fémures) o centros vertebrales, en gran cantidad. La mayoría de estos restos pertenecen al piso Ladiniense.

Los primeros hallazgos en España fueron citados por Almela y Llopis (1947), refiriéndose al yacimiento de Olesa. Kuhn-Schnyder (1966) hace referencia a unas vértebras aisladas encontradas en Royuela. Sanz (1976) describe un ejemplar de un notosaurio casi completo, descubierto en Estada, como *Lariosaurus balsami*. Sanz (1983) detalla un centro vertebral hallado en Henarejos y lo atribuye a un ejemplar de la familia Nothosauridae. En el mismo trabajo de 1983, habla también del yacimiento barcelonés de Aiguafreda, en el que se encontraron restos vertebrales, arcos neurales y centros vertebrales aislados, y los atribuye a la familia Pachypleurosauridae Nopcsa, 1928. El hallazgo más importante de notosaurios en la década de los años 1980, se produjo en 1983, en Mont-ral-Alcover, donde se encontró un ejemplar desarticulado descrito por Sanz (1983) como *Nothosaurus cymatosauroides* Sanz, 1983, además de algunos ejemplares completos de *Lariosaurus balsami*.

Sanz (1991) cita restos fósiles de centros vertebrales, coracoides, elementos de ambas cinturas y dientes, pertenecientes a notosaurios y paquipleurosaurios, en los yacimientos de Bienservida y Villarodrigo. Alafont (1992) describe en estos últimos yacimientos restos vertebrales y coracoides pertenecientes a la familia Nothosauridae y a Pachypleurosauridae. Sanz *et al.* (1993) citan un cráneo incompleto de un pistosaurio hasta entonces desconocido en la Península Ibérica, hallado en Mont-ral-Alcover. Estos sauropterigios se consideran un grupo de reptiles marinos cercano, evolutivamente hablando, tanto a los notosaurios como a los plesiosaurios (Alafont y Sanz, 1996). Alafont y Sanz (1996) describen este ejemplar. Alafont y Sanz (1994) citan centros vertebrales aislados y coracoides, atribuidos a la familia Nothosauridae, hallados en Riba de Santiuste y Tordelrábano (Guadalajara) y Rillo de Gallo y Valdemeca (Cuenca).

El ejemplar de este estudio se encontró en una cantera en Mont-ral-Alcover, en el año 1995.

El yacimiento de Mont-ral-Alcover es importante por la buena conservación de su fauna y flora, casi



Fig. 3.—Línea de costa durante el Triásico medio (Ladiniense) en la Península Ibérica, según Smith *et al.* (1994). Aparecen marcados los principales yacimientos en los que han sido hallados restos fósiles de notosaurios.

Paleontología sistemática

Orden SAUROPTERYGIA Owen, 1860.
 Suborden EUSAUROPTERYGIA Tschanz, 1989.
 Superfamilia NOTHOSAURIA Seeley, 1882.
 Familia LARIOSAUURIDAE Lydekker, 1889.
 Género *Ceresiosaurus* Peyr, 1931.

Material

Como en la mayoría de los casos de la fauna del yacimiento de Mont-ral-Alcover, el fósil del reptil del presente estudio está articulado completamente en posición rectilínea, con la columna vertebral en vista latero-ventral en casi toda su longitud, excepto en un fragmento proximal de la cola (ventral). Lo que ha fosilizado es básicamente una impresión ósea (hecho que ha dificultado bastante su estudio) del área posterior del cuello, la zona dorsal, la sacra, la mitad anterior de la cola y las extremidades anterior y posterior derechas (figs. 4 y 5). Las extremidades derechas se encuentran articuladas y en posición ventral, al igual que el extremo proximal del fémur izquierdo. El brazo izquierdo está incompleto y, a diferencia del resto del cuerpo, desarticulado. Los huesos de la mano y el antebrazo derecho están en posición anatómica natural. El fósil se halla preservado en dos placas de dolomías laminadas, que parecen haber estado expuestas al aire libre a juzgar por las numerosas disoluciones que presentan o simplemente se pueden deber a procesos diagenéticos tardíos. En ambas placas han quedado las impresiones del molde externo del animal y en una de ellas hay, incluso, alguna vértebra y costilla fósil. Del reptil se ha perdido parte del cuello, el cráneo y el extremo distal de la cola.

El ejemplar fue encontrado en una cantera propiedad de De Lucas, de la que se extraen losas de «la pedra d'Alcover». En dicha cantera la extracción del material se hace mediante explosiones controladas, después de las cuales se seleccionan las losas adecuadas para su uso industrial, y gracias a las cuales se han hallado gran cantidad de restos fósiles que De Lucas se encarga de conservar o donar a diferentes museos, como es el caso del ejemplar de este trabajo. Actualmente, una de las pla-

cas del ejemplar se encuentra depositada en el Centre d'Historia Natural de la Conca de Barberà (Montblanc, Tarragona), con la sigla AM 024. La otra placa pertenece a la colección privada de De Lucas.

Descripción

Esqueleto axial

La columna vertebral está compuesta por unas 57 vértebras alineadas y articuladas entre sí; visibles lateralmente, excepto el fragmento más proximal de la cola (visible ventralmente) (figs. 4 y 5). Las vértebras pertenecientes a la serie cervical son apenas distinguibles y sólo las más próximas a la región dorsal están claras; los dorsales son visibles completamente, en algún caso, y en la mayoría de ellos lo son por las neuroapófisis; las vértebras sacras son prácticamente indistinguibles y las de la cola, en cambio, están bien delimitadas por sus centros, arcos hemales y costillas.

Vértebras cervicales

Se trata de las que se encuentran comprendidas entre el atlas (incluido) y la anterior al solapamiento entre clavícula y vértebra. Se pueden contar seis o siete. Las últimas de la serie cervical están bien articuladas, pero sus límites son casi inapreciables, excepto en las tres últimas, en las que se pueden observar las espinas neurales e incluso las articulaciones zigapofisiarias (fig. 6).

Los centros vertebrales son difusos, pero deben de ser anficélicos (también como en el género *Lariosaurus* y *Ceresiosaurus* [Tschanz, 1989]). Las neuroapófisis, en cambio, se ven bien y son bastante altas y esbeltas (como los de las primeras vértebras dorsales), con contornos laterales distales redondeados (véase fig. 5) y muy juntas entre sí. Se han conservado las costillas de las cuatro últimas vértebras del lado izquierdo como unas estructuras alargadas, casi paralelas al eje del cuello y con los extremos muy redondeados. La última costilla del cuello es ligeramente más corta que la primera dorsal, como sucede en *Pachypleurosaurus* (Carroll y Gaskill, 1985), y tampoco se puede distinguir en su extremo proximal si tienen doble cabeza articular o simple.

La longitud del cuello que se ha preservado es de unos 12 cm. Suponiendo que tuviese entre 23 y 25 vértebras, como según Rieppel (1998a) aparecen en todos los sauropterigios lariosáuridos, se podría deducir que la longitud del cuello sería de unos 40 cm aproximadamente; un 87% de la longitud del tórax (46 cm).

Vértebras dorsales

Por sus altas, y más o menos definidas neuroapófisis, se pueden contar unas 25 ó 26, aunque, según Rieppel (1998a), el número característico de esta familia de notosaurios oscilaría entre 20 y 24 vértebras dorsales. La altura de las espinas neurales (aproximadamente la mitad de la altura total de las vértebras) es grande si se compara con otros lariosaurios, como *Lariosaurus buzzi*, en el que la altura de las espinas neurales es un tercio de la altura total de la vértebra (Tschanz, 1989). Esta altura se incrementa en sentido antero-posterior hasta la vértebra dorsal 6 (la más alta del organismo) para disminuir desde aquí en sentido antero-posterior (figs. 4 y 5). Las espinas neurales dejan un estrecho hueco entre vértebras sucesivas, como sucede en todos los sauropterigios y en *Claudiosaurus* Carroll, 1981 (Carroll y Gaskill, 1985). En algunos casos (vértebras 4, 5 y 6) son visibles los contactos entre los arcos neurales y sus

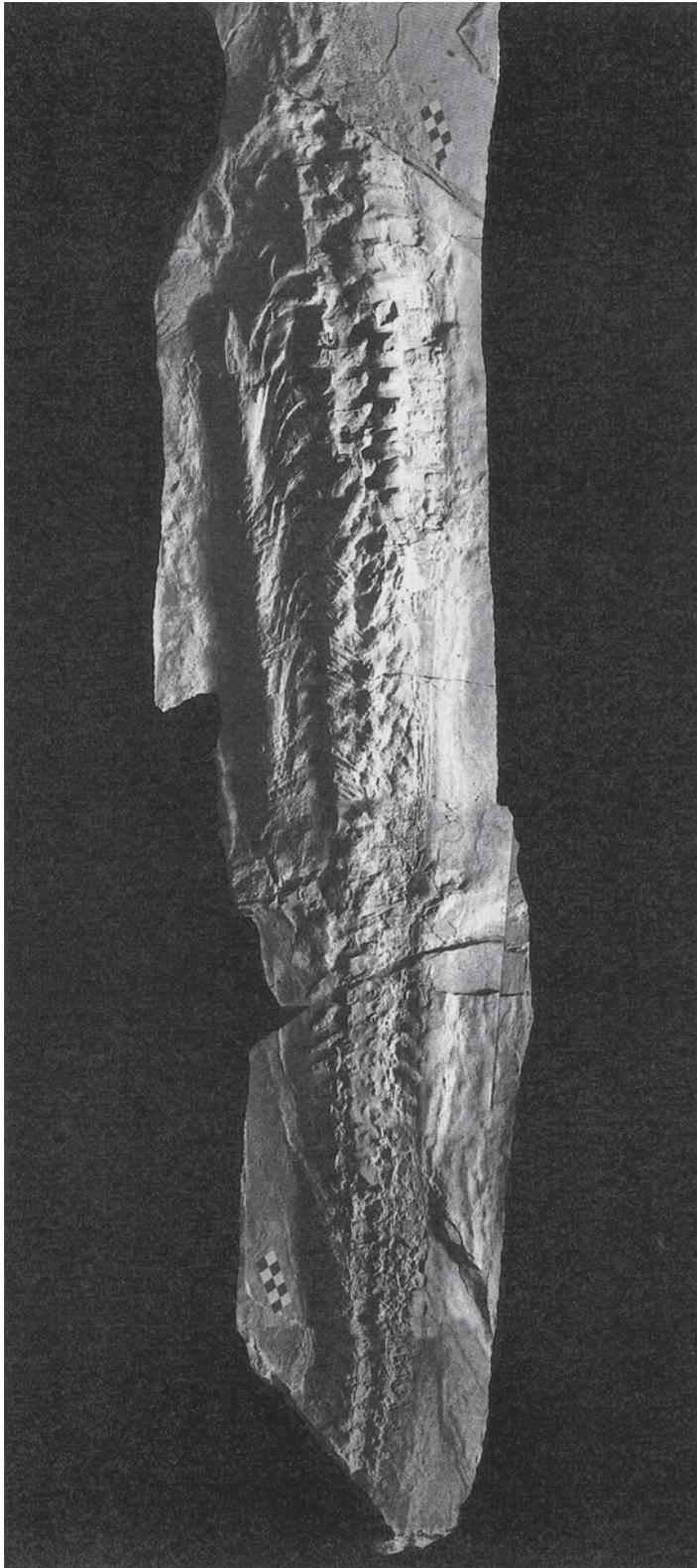


Fig. 4.—Ejemplar AM 024. Escala en cm.

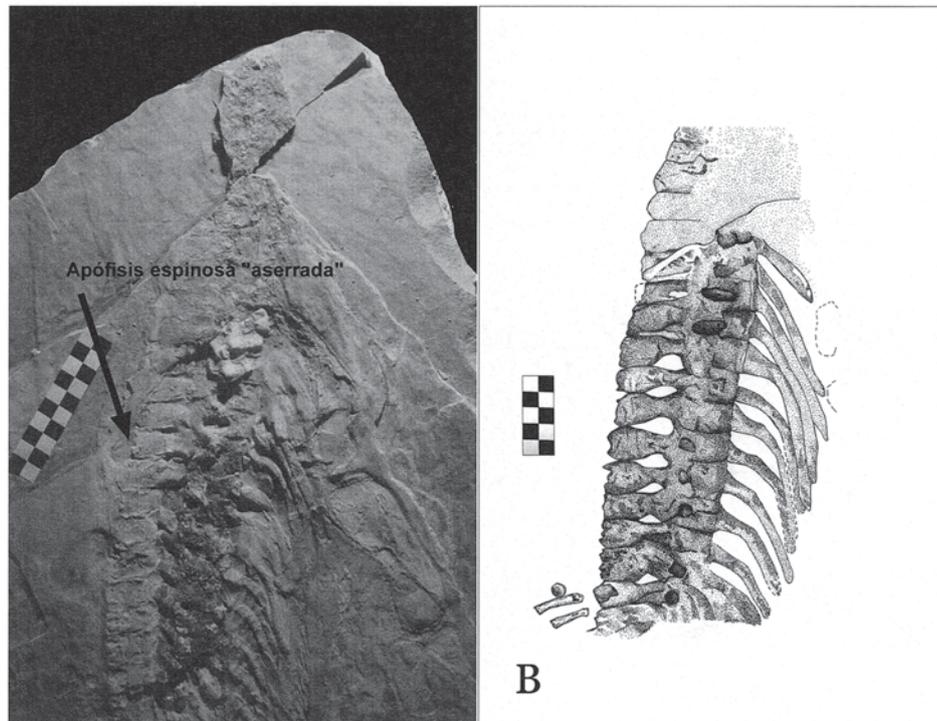


Fig. 5.—Región cervical-dorsal en vista lateral de la placa (A). Esquema (B). Escala en cm. Se pueden apreciar elementos o contornos de elementos óseos, que en las fotografías son apenas perceptibles por la escasez de relieve. A partir de la vértebra 5 se puede apreciar la estructura «aserrada» de los extremos distales de las apófisis espinosas, así como el contorno de sus centros vertebrales.

respectivos centros vertebrales; éstos son cilindros cortos en longitud y subcirculares en sección (en el sentido latero-medial), ligeramente anficélicos (como se puede ver en el número 3). El perfil de estas vértebras es difuso, al igual que en la segunda, pero en esta última se ha conservado la costilla correspondiente al lado derecho, como una estructura gruesa, larga, con bordes muy redondeados, orientada hacia el área posterior del organismo y que forma un ángulo de unos 45° con el eje longitudinal del cuerpo (como en el resto de costillas dorsales). La tercera vértebra dorsal posee un centro vertebral bien delimitado, una costilla derecha más larga que en la primera y su proceso transversal (como ocurre en otros casos: 4, 5, 6). En el cuarto elemento dorsal destacan las costillas, probablemente las de mayor longitud de todo el animal (casi el doble de largas que las de la segunda vértebra de esta misma serie).

Desde la vértebra dorsal 5, las espinas neurales presentan en su extremo más dorsal una forma de sierra similar a *Pistosaurus* Meyer, 1839 (Sues, 1987) y *Augustasaurus* (Sander *et al.*, 1997). En esta vértebra 5 se distingue el contacto de la espina neural con su correspondiente arco neural y prácticamente todo su contorno. La espina neural es alta y delgada con una ligera escotadura posterior. El arco neural tiene otra escotadura posterior, que va desde las zigapófisis hasta el centro vertebral. En el lado anterior y un poco más abajo que la postzigapófisis, hay un pequeño proceso correspondiente a la prezigapófisis (figs. 4 y 5). La forma de estas vértebras es característica de los sauropterídeos «Notosauriformes». En la vértebra número seis, la mejor conservada y con más relieve, es visible el contorno de la espina neural casi completo, así como el contacto entre ésta y el arco neural e incluso el contacto entre éste y el centro vertebral. La línea zigapofisiaria es evidente entre la vértebra 3 y la 15. Tanto la 5 como la 6 tienen grandes costillas, algo más curvas que en la cuarta. En la séptima y octava se distinguen arcos neurales y costillas.

En las vértebras 9, 10, 11, 13 y 14 han quedado unas oquedades correspondientes a los procesos transversos (figs. 5 y 6). A la misma altura que estas vértebras, en posición ventral, aparece una estructura ósea compuesta por pequeños segmentos en forma de «V» en los que el vértice está orientado hacia adelante, la gastralia. En la vértebra 12 han quedado visibles restos óseos fósiles de costilla, consistentes en el fragmento proximal de la costilla izquierda, bastante larga y gruesa y de una constitución claramente paquiostótica, hecho que se da en todos los ejemplares de *Lariosaurus*, excepto en el neotipo de *Lariosaurus balsami* y en *Lariosaurus valceresii* (Rieppel, 1998a).

La longitud de la región dorsal del reptil es de aproximadamente 41 cm y en toda ella es notoria la disminución, en cuanto a tamaño se refiere, de las vértebras y costillas de la serie dorsal en sentido antero-posterior.

Vértebras sacras

Son indistinguibles, porque están ocultas por los huesos de la cintura pélvica; si bien, comparando la superficie que ocupan sus centros con los centros vertebrales de las dorsales más cercanas al área sacra o «lumbares», se puede apuntar que su número oscilaría entre cuatro y cinco, como en todos los lariosaurios (Tschanz, 1989) (fig. 7).

Vértebras caudales

La serie caudal es la mejor conservada en todo el reptil, pudiendo ser contadas unas 21 vértebras (fig. 4). No queda

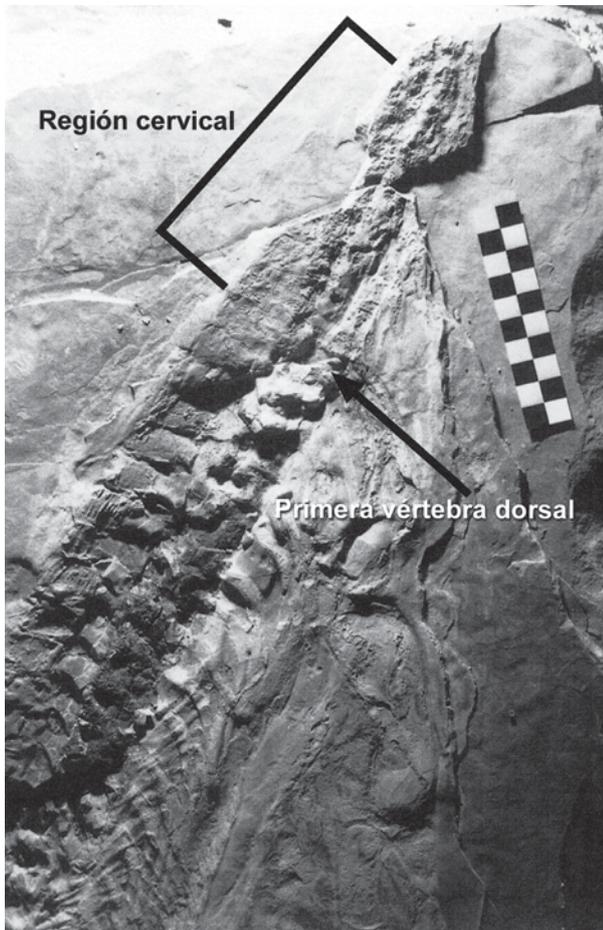


Fig. 6.—Vértices cervicales y las primeras dorsales de AM 024, en vista lateral. Escala en cm.

claro si la primera vértebra visible de la cola es la primera de la serie caudal o la segunda. En posición ventral se encuentran los segmentos 1, 2, 3, 4 y 5 y a partir de la 11, en posición lateral.

Las cinco primeras vértebras carecen de centros vertebrales delimitados, pero se han conservado perfectamente sus costillas, muy gruesas y cortas, orientadas hacia atrás, formando un ángulo de 20° con el eje antero-posterior del animal. Las vértebras caudales 6, 7, 8 y 9 son las peor conservadas y no parece claro si se ven en vista lateral o ventral. A partir de la undécima son patentes las neuroapófisis, mucho más separadas distalmente que las de las vértebras dorsales y también mucho más altas que en el resto de Eusauropterigios, como, por ejemplo, en *Keichousaurus* Young, 1958 (Rieppel, 1998b). Los centros vertebrales son casi del mismo tamaño que los de la serie dorsal y con la misma forma y los arcos hemales, que están orientados ligeramente hacia el área anterior del organismo, disminuyen gradualmente de tamaño en sentido antero-posterior. En el segmento 11 destaca su apófisis espinosa, de gran altura, aunque muy inferior a la de las presacras. En la serie caudal se repite el mismo patrón de alturas neuroapofisiarias que en el tórax; es decir, de «V» invertida, siendo el «pico» de la «V» los segmentos 14 y 15.

En las vértebras 13, 14 y 15 se conservan las espinas neurales y centros vertebrales, pero sus arcos hemales son muy difusos. En la vértebra 16 es visible la articulación con la 17 a nivel de neuroapófisis y arco neural, formando una estructura idénti-

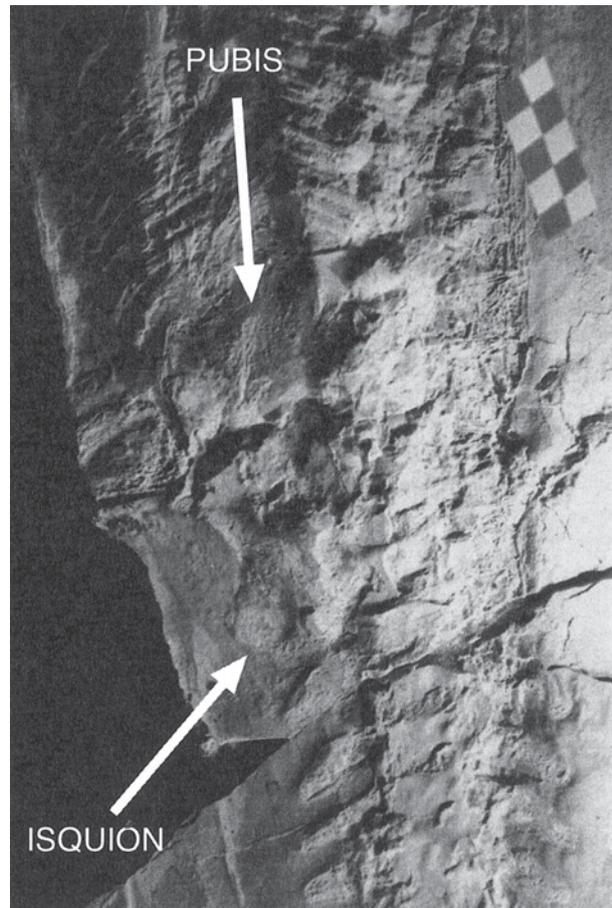


Fig. 7.—Región pélvica de AM 024 en la que se distingue el extremo distal del isquion y el área lateral del pubis en vista ventral. Escala en cm.

ca a las de la serie dorsal. En las 18, 19, 20 y 21 sólo se ven bien las espinas neurales y es muy posible que, a partir de la vértebra 17, las costillas se queden reducidas a un abultamiento (Rieppel, 1998a).

Esqueleto apendicular

Cintura pectoral

Como el organismo se ha preservado en vista latero-ventral, sólo son visibles los elementos pectorales correspondientes al lado derecho, articulados en posición de vida (fig. 8). Destaca de todo el conjunto la robusta clavícula, que parece ser paquiosiótica. Su forma es de barra ligeramente arqueada de fuera a dentro, en la que el contacto con la interclavícula es imperceptible y el extremo distal está solapado con la escápula, impidiendo conocer la longitud total de la clavícula. Su grosor aumenta en sentido antero-posterior. No se aprecia ninguna «esquina» anterolateral que puede aparecer levemente en algunos ceresiosaurios (Peyer, 1933-1934). La escápula es un hueso con forma de campana, sin aristas. En vista ventral se puede apreciar una «meseta» con forma subelíptica. Como ocurre únicamente en los «notosaurios» y en los plesiosaurios, el margen ventral anterior

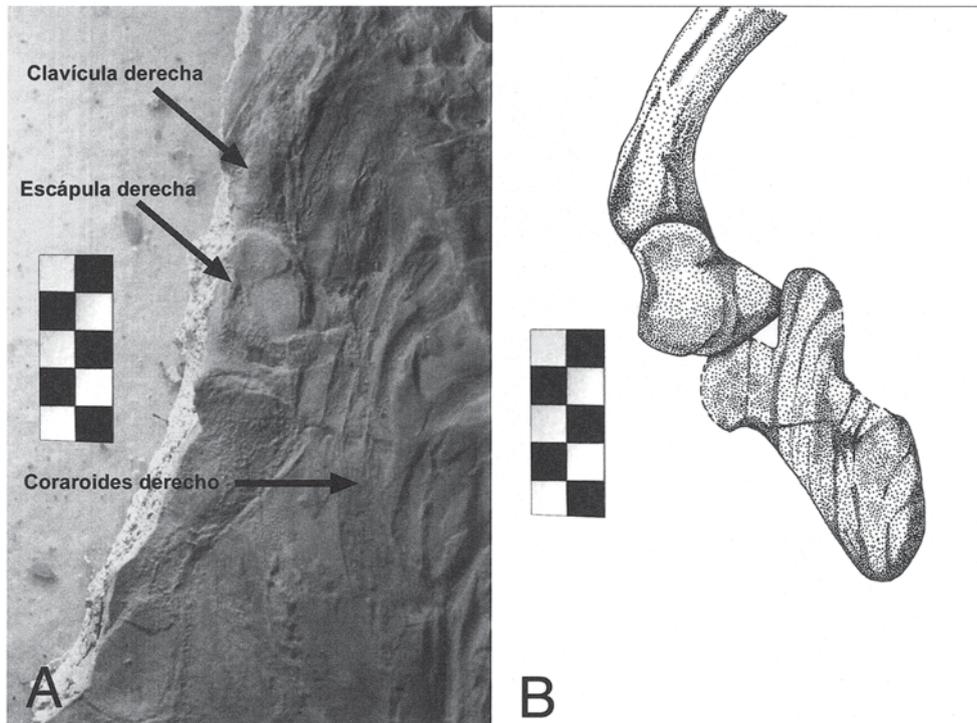


Fig. 8.—Lado derecho de la cintura pectoral en vista ventral (A). El coracoides derecho se ha preservado bajo el cuerpo del animal, quedando las impresiones de las primeras costillas dorsales sobre su superficie ventral, que impiden distinguir el contorno del elemento escapular en su totalidad. Escala en cm. Esquema del lado derecho de la cintura pectoral en vista ventral (B). Escala en cm.

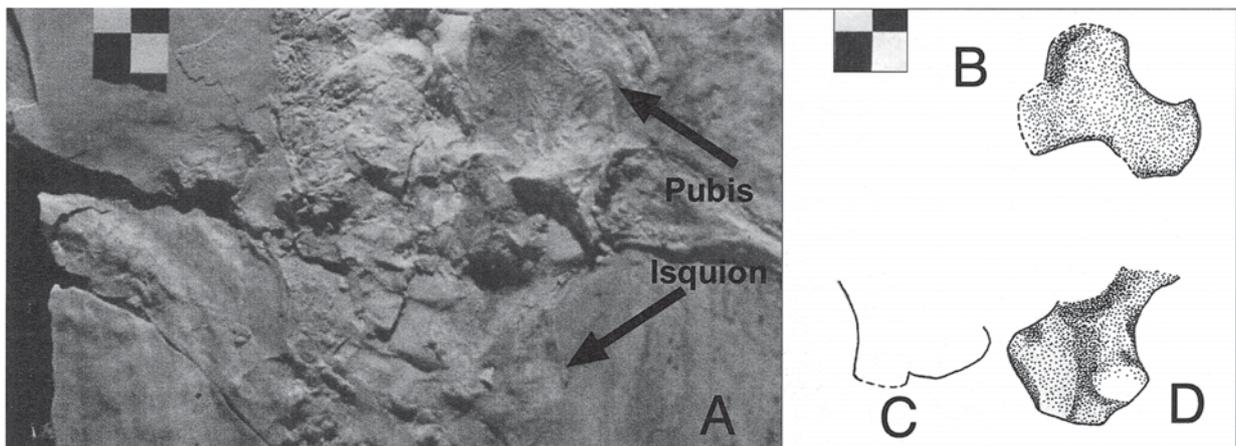


Fig. 9.—Región pélvica de AM 024 en vista ventral (A) donde se aprecia el contorno del extremo posterior del isquion derecho (C), el del isquion izquierdo (D) y el del pubis en su totalidad (B). Escala en cm.

de la escápula es subyacente a la posición posterior de la hoja clavicular (Carroll y Gaskill, 1985). El coracoides es un hueso con forma aproximadamente rectangular, más plano que la escápula, que parece tener algún grado de paquiositosis (fig. 8). Este elemento se ha preservado bajo las primeras costillas dorsales del animal, hecho que impide observar el contorno en su totalidad, apenas tridimensional; sólo es visible bajo luz rasante. Tiene dos grandes expansiones en los extremos; anterior y pos-

terior, el área glenoidea que articula con la escápula y el húmero, y el área sinfisiaria, que articularía con el otro coracoides en la línea medial axial ventral del animal. La incisión glenoidea (Sanz, 1984), que divide en dos áreas la región glenoidea, no se aprecia, ya que sólo se ha preservado la región más interna del hueso. El contorno del hueso por el área lateral externa del coracoides apenas es observable. Sobre la superficie del hueso se pueden ver las impresiones de algunas costillas dorsales (fig. 6).

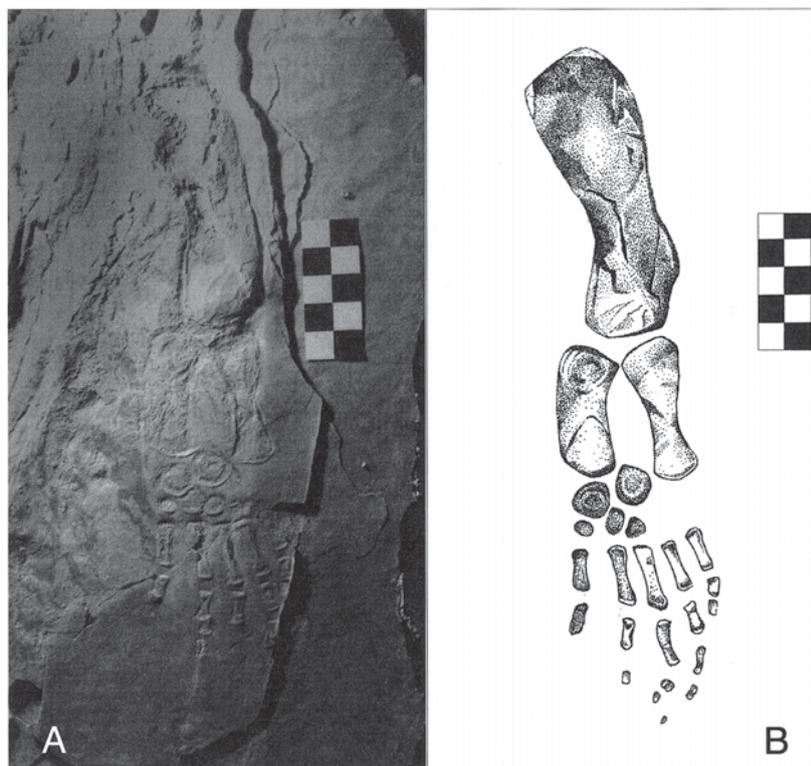


Fig. 10.—Brazo derecho articulado en vista ventral (A). Esquema del brazo derecho (B). La escala de A y B es la misma. En cm.

Cintura pélvica

Sólo se distinguen someramente los extremos distales de pubis e isquion y parte del ilion del lado derecho de la cintura; es posible ver el contorno en vista ventral del acetábulo, donde aparece la cabeza del fémur articulado con este último (fig. 9). El área posterior del isquion derecho está bien diferenciada y da al conjunto del hueso una forma de «hacha de verdugo», siendo esta parte posterior la «hoja» del mismo.

Del lado izquierdo de la pelvis se ha conservado la impresión del perfil isquiático (fig. 9). El ilion se ha preservado como un hueso con forma triangular cuyo lado más largo forma una «V» con el vértice orientado hacia la parte interior del mismo, si bien su contorno no es distinguible.

Húmero

Sólo se ha conservado el húmero derecho en vista ventral. Es un hueso largo y ligeramente delgado, algo engrosado dorso-ventralmente en el extremo distal, donde el área articular con ulna y radio es amplia y de forma oval. Proximalmente, la cresta delto-pectoral no es distinguible, pero sí se pueden apreciar las marcas de las inserciones musculares de estos dos músculos (fig. 10). En esta área lateral del hueso, en posición semidistal, se puede observar una prominente cresta ectepicondilar que desaparece poco antes del extremo más caudal. Esta prominencia colabora en el aspecto general del hueso, curvado de fuera a dentro, con la convexidad hacia el área lateral interna y la concavidad hacia el área lateral externa, a la altura de la mediáfisis. En el área semiproximal, en la cara interna del húmero, existe una zona con estrías, que podría haber servido para la inserción del músculo *latissimus dorsi*. El área de articulación entre este

hueso y escápula y coracoides resulta más amplia que la existente entre húmero y ulna y radio. Su estado de conservación impide reconocer algún elemento más.

Fémur

De este hueso estilopodial, se han preservado las tres cuartas partes más proximales del elemento derecho, el resto del hueso es una sombra apenas perceptible, pero permite conocer su contorno total (fig. 11). Del fémur izquierdo, únicamente queda la cabeza articular. Ambos están en vista ventral y perfectamente articulados con la zona acetabular correspondiente. El fémur es un hueso más corto que el húmero (el 78% de la longitud de éste), como ocurre en casi todos los eusauropterigios, excepto en *Lariosaurus xingyiensis*, en el que el húmero es más corto que el fémur (Rieppel, 2003). Se trata de un elemento mucho más gracil, recto y menos plano que el húmero. El área proximal femoral es más ancha y más ovalada que la distal, que es recta (fig. 11). La anchura mediafisiaria es más o menos igual a la del área distal. Este hueso estilopodial resulta menos aplanado que el húmero y su aspecto recuerda mucho al de sus ancestros terrestres. El área distal tiene en su zona central una concavidad poco profunda, intercondilar, «que separa las articulaciones tibiales y fibulares, de forma similar a la de los fémures de *Simosaurus*» (Rieppel, 1994a) y *Lariosaurus buzzii* (Tschanz, 1989).

Ulna

Es uno de los huesos mejor conservados; la ulna derecha está articulada en posición anatómica en vista ventral, y la

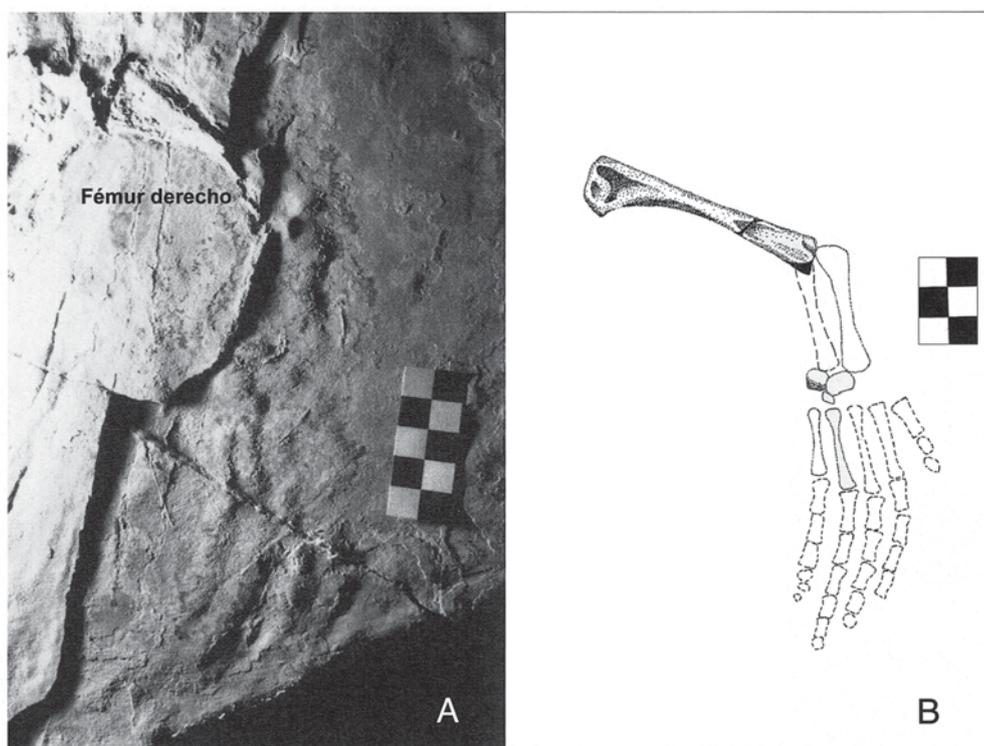


Fig. 11.—Extremidad posterior derecha en vista ventral (A). Reconstrucción de la extremidad posterior derecha (B). La escala de A y B es la misma. En cm.

izquierda está desarticulada y apenas se distingue su contorno (figs. 10 y 12). Es un hueso casi rectangular, ancho y plano, carácter éste empleado por Peyer (1933-1934) como diagnóstico de los lariosáuridos. Es la ulna más amplia de todos los eosauropterigios, aunque en *Pachypleurosaurus*, *Keichousaurus* y *Ceresiosaurus* también resulta bastante amplia (Rieppel, 1998a). Su longitud es aproximadamente la mitad de la del húmero (véase fig. 10). En el área lateral interna tiene una marcada concavidad; en cambio, el área lateral externa es bastante recto. La región proximal está más expandida que la distal y ambas tienen una ligera curvatura.

Radio

El radio del brazo derecho y un fragmento del izquierdo se presentan en buen estado de conservación. El izquierdo se encuentra paralelo a la ulna, pero desplazado con respecto a ésta. Es un hueso más grácil que la ulna pero de su misma longitud (figs. 10 y 12). Su extremo proximal es más ancho y menos redondeado que el distal. La diáfisis es estrecha en el punto medio comparándolo con la de la ulna. El área lateral interna de la ulna, que es muy cóncava, junto con la convexidad del área lateral externa del radio y la forma circular truncada del carpo intermédium, forman el espacio interóseo, con forma de proyectil, con la parte más estrecha de dicho proyectil dirigiéndose hacia la zona anterior. Se ha propuesto que el espacio interóseo estaba relleno de cartilago y que formaba una amplia superficie epipodial casi plana, de gran importancia en la natación de los sauropterigios, Romer (1956), Saint-Seine (1955), Robinson (1975) y Schmidt (1986).

Tibia y fibula

La tibia y la fibula derechas están mal conservadas, siendo difícil diferenciar los caracteres diagnósticos; si bien, se han conservado en su posición anatómica natural. En vista ventral se puede apreciar el contorno de la fibula y su longitud y la articulación de ésta con estilópodo y zeugópodo (véase fig. 11). La fibula es un hueso cilíndrico con ambos extremos de similar anchura y con una diáfisis más estrecha en su punto medio. Es más grácil que ulna y radio y de longitud similar. La tibia es apenas perceptible.

Elementos carpales

Elementos carpales proximales. Se han conservado el ulnar e intermédium; el radial no se ha preservado (figs. 10 y 12). El ulnar es un hueso de contorno subcircular con forma tridimensional de «plato sopero», situado distalmente con respecto a la ulna. En este caso se ha conservado el derecho, articulado, y el izquierdo, sin articular. El intermédium es el elemento carpal proximal más grande. Tiene forma circular, truncada en el área más proximal. Está situado en la zona distal, entre la ulna y el radio, haciendo posible la existencia de un espacio interóseo cerrado. Sólo se han preservado tres elementos carpales distales, los correspondientes a los dedos III, IV y V. El del dedo V es el más pequeño de los tres y está situado entre el ulnar y el metacarpo V, su contorno es también semicircular, algo achataado y su forma tridimensional es similar a la del ulnar. El hueso carpal distal correspondiente al dedo IV es el doble de grande que el anterior y su forma es similar. Está situado bajo el ulnar

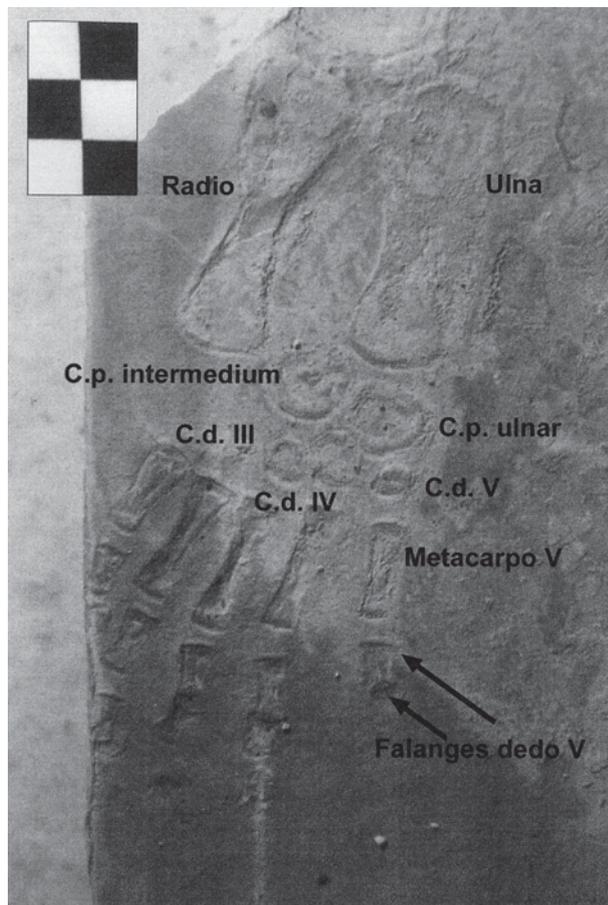


Fig. 12.—Zeugópodo y autópedo del brazo derecho de AM 024 en vista ventral. C. p. = elemento carpal proximal, C. d. = elemento carpal distal. Escala en cm.

e intermédium. El carpal distal correspondiente al dedo III tiene forma triangular y su superficie es similar a la del dedo V. Proximalmente al metacarpo II hay un hueso pequeño, diez veces más pequeño que el carpal distal correspondiente al dedo V, si bien no queda clara su naturaleza mesopodial.

El número de elementos carpales osificados fosilizados (entre 5 y 6) corresponde al existente en géneros como *Lariosaurus* (Rieppel, 1998a), *Ceresiosaurus* (Rieppel, 1998a) y *Corosaurus* Case, 1936 (Storrs, 1991).

Elementos tarsales

No se han preservado lo suficientemente bien como para poder conocer su morfología, sólo es apreciable una forma que podría corresponder al astrágalo del pie derecho. Tampoco se distinguen los metatarsos.

Metacarpos

Se han conservado los cinco de la mano derecha en posición natural y dos completos de la izquierda, separados (figs. 10 y 12).

Son huesos cilíndricos con ambos extremos de similar anchura y con una diáfisis más estrecha en su punto medio; su forma es semejante a la de los reptiles terrestres más primitivos, pero ligeramente aplanada. El metacarpo I es el más pequeño de la serie. El II y el IV son de forma y longitud similares, el III es el de mayor longitud, y el V un poco menor, pero más grueso que el I, al igual que en *Lariosaurus buzzi* y *Simosaurus*, como describen Tschanz (1989) y Rieppel (1994a).

Falanges

Son parecidas a los metacarpos (figs. 10 y 12) en cuanto a forma se refiere, pero de menor talla según avanzamos hacia el área distal de los dedos, siendo las últimas subcirculares. En la mano, en el dedo I se pueden contar dos o tres; en el II, cinco; en el III, cinco o seis; en el IV, tres y en el V, dos. La fórmula falangeal de la mano sería 2-3 / 5 / 5-6 / 3 / 2, similar a la de *Ceresiosaurus calcagnii* Peyer, 1931, alejándose de la de *Lariosaurus* (Tschanz, 1989) (3 / 5 / 4 / 3 / 2) sobre todo por el dedo III.

En el pie derecho, las falanges no se pueden delimitar, pero la longitud de los dedos II, III, IV y V sí es visible. El dedo I no se ha preservado al igual que el pie izquierdo. Comparando la longitud de cada dedo más la de su metacarpo correspondiente, la fórmula falangeal se aproximaría también a la del género *Ceresiosaurus* (2 / 3 / 5 / 6 / 6) (Peyer, 1931), dándose así una ligera polifalangea en el pie del ejemplar.

Gastralia

Consiste en unas 30-40 filas de arcos muy unidos, en forma de «V», con el vértice dirigido hacia el cráneo. Las dos «ramas» de la «V» forman ángulos más cerrados en las más cercanas a la cintura pectoral (unos 90°) y, según vamos hacia atrás, éste se va abriendo hasta cerca de los 140° en las últimas. Cada arco gastral está formado por cinco piezas, dos pares en los lados de la «V» y una central, más grande, que las une, pero que no se ha preservado, excepto en un caso (fig. 13). La gastralia es visible en toda su longitud y cubre aproximadamente la totalidad del área ventral del reptil. Aparece superpuesta sobre las costillas dorsales derechas e izquierdas; empieza un poco más abajo de la cintura escapular (entre las vértebras dorsales 8 y 9) y termina en el área lumbar, sin llegar a cubrir la cintura pélvica. Hay al menos tres filas gastrales por segmento dorsal del animal.

Tegumento

En la placa en mejor estado de conservación, la siglada como AM 024, junto al borde de las costillas dorsales y de la gastralia, se presenta un ligero cambio de estructura en la roca que podría ser una impresión de la piel, perteneciente a zona abdominal del animal. Una impresión similar se puede observar en el área caudal, en la región dorsal, similar a las crestas caudales de los tritones jaspeados. Estos sauropterigios carecían de escamas y de cualquier otro tipo de elementos dérmicos externos de protección.

Discusión

El esqueleto de *Ceresiosaurus*, de Mont-ral-Alco-ver parece pertenecer a individuo adulto, a juzgar por la longitud del tronco, medida hecha desde el



Fig. 13.—Elementos de la gastralia. Se puede apreciar cómo están entrelazados los huesos laterales de una fila gastral, compuesta de dos huesos laterales entrelazados y un elemento central en forma de «V» que aquí no es visible.

área glenoidea hasta el área acetabular, que es de 365 mm; en los ejemplares conocidos de *Ceresiosaurus* y *Lariosaurus*, se puede apreciar una gran variabilidad de tamaños (tabla 1), debida, sin duda, a diferentes estados ontogenéticos. Dada la escasez de individuos hallados, es imposible establecer diferencias debidas al dimorfismo sexual, sobre todo, con respecto a los ejemplares del género *Ceresiosaurus*, si bien, Schmidt (1986) comenta que «existe un ejemplar que destaca, por su fuerte cintura escapular y su antebrazo, mientras que esta característica está mucho menos desarrollada en otros restos de *Ceresiosaurus*, pudiendo suponerse que se trata del esqueleto de un macho y que, por lo tanto, se trata de una característica sexual; un dimorfismo sexual parecido, por lo menos durante la época de apareamiento, se conoce en anfibios anuros, los cuales, desarrollan durante este período, una fuerte musculatura para poder sujetarse a la hembra, lo que podría llevar a una modificación del hueso». Aunque la longitud del tronco no se puede emplear como carácter en este caso, debido a la variabilidad ontogenética, sí es posible comparar esta medida entre distintos géneros y se puede apreciar que en

Lariosaurus (longitud total máxima de 1 metro) (tabla 1), esta longitud es mucho menor que en *Ceresiosaurus* (longitud total máxima de 2,30 metros), pero hay individuos de este último género que tienen medidas del tronco que entrarían en la variabilidad de *Lariosaurus* [por ejemplo, en el caso del ejemplar T-2462 (Peyer, 1931)]; en cambio, lo contrario, que un ejemplar de *Lariosaurus* tenga valores próximos a los de *Ceresiosaurus* es bastante más raro [ejemplar de Munich (Kuhn-Schnyder, 1987) y *Lariosaurus xingyiensis* (Rieppel, 2003)].

Como conclusión, el ejemplar AM 024 es el fósil de un individuo adulto que por morfología y tamaño, parece pertenecer al género *Ceresiosaurus* y no a *Lariosaurus*.

Los cuatro géneros de notosaurios, *Lariosaurus*, *Nothosaurus* Münster, 1834, *Paranothosaurus* Peyer, 1934 y *Ceresiosaurus*, tenían unas morfologías muy parecidas, tórax fusiformes, cuellos y áreas caudales largos y extremidades anteriores aplanadas, pero sus proporciones eran muy diferentes (tabla 1) posiblemente desarrolladas en función del tipo y tamaño del alimento existente en su ecosistema.

Tabla 1.—La longitud es la distancia entre el área glenoidea y el área acetabular de cada animal. En *L. xingyiensis* dicha medida se desconoce

Género/especie Ejemplar	Longitud del tronco (en mm)
<i>Ceresiosaurus</i>	
Ejemplar T-2462 (Peyer, 1931)	125
Ejemplar T-2460 (Peyer, 1931)	260
Holotipo (ejemp. «A», Peyer, 1931)	520
Ejemplar sin sigla (Peyer, 1931)	545
Ejemplar Schultze y Wilczewski (1970)	232
Ejemplar AM-024	365
<i>Lariosaurus balsami</i>	
Holotipo Tipo (Curioni, 1847)	56
Ejemplar Curioni VI (en Rieppel, 1998a)	194
Ejemplar Munich (en Kuhn-Schnyder, 1987)	250
Ejemplar MNCN 63704 (Sanz, 1976)	92
Ejemplar sin sigla Alcover (Sanz, 1983)	74
<i>Lariosaurus lavizzarii</i>	
Holotipo (Kuhn-Schnyder, 1987)	65
<i>Lariosaurus valceresii</i>	
Holotipo (Tintori y Renesto, 1990)	215

Los hábitats que ocupaban los notosaurios parecen haber sido diversos. Desde ambientes parcialmente dulceaquécolas, como en el caso de unos fragmentos de *Nothosaurus* hallados en Kupferzell (Alemania) pertenecientes al Keuper inferior (Rieppel, 1998a), a los que supuestamente se les da un origen deltaico, si bien el propio Rieppel (1998a), discute esta probabilidad y sugiere que son restos que llegaron allí tras un transporte postmórtem; hasta los hábitats costeros o los restringidos, como los «lagos» Rieppel (1998a). Ambos ambientes marinos se distribuyen según Mazin (1985) tanto en la cuenca Germánica, como en el Triásico Alpino, desde el Triásico medio, hasta el superior (en facies Keuper). En el Mont-ral-Alcover se da únicamente el ambiente marino de lagoon (Calvet y Tucker, 1995).

Las distintas especies de lariosáuridos habitaron en aguas hipersalinas, aisladas del mar abierto, si bien parece que desempeñaron un rol similar en los ecosistemas, como demuestra el hecho de que *Lariosaurus* y *Ceresiosaurus* no se han encontrado nunca en el mismo yacimiento. Sólo en un caso, ambos géneros parecen haber coincidido en el mismo ecosistema; en el yacimiento de Mont-ral-Alcover. Esta excepción puede deberse a lo sesgado del registro fósil en otros yacimientos europeos o a que, simplemente, no competían entre sí por el alimento, dada la diferencia de tamaño entre ambos géneros (tabla 1). Según Schmidt (1986) el biotopo donde vivía *Ceresiosaurus* lo formaban las aguas llenas de riscos, cerca de la costa del mar de Tetis.

Los notosáuridos eran, en general, animales mucho más grandes que los lariosáuridos; algunos alcanzaban los 4 metros de longitud, como *Paranothosaurus amsleri* Peyer, 1933-34 e incluso 5 metros, como *Nothosaurus raabi* Schöder, 1914, y es posible que habitase en zonas costeras, no separadas físicamente del mar abierto, como en el caso de los lariosáuridos (Schmidt, 1986). similares a las del género *Ceresiosaurus*.

Análisis de los géneros *Lariosaurus* y *Ceresiosaurus*

Tradicionalmente, ambos grupos han estado incluidos en la familia Nothosauridae, Peyer (1934), Kuhn (1934), Romer (1945, 1956 y 1966), Huene (1952), Saint-Seine (1955) y Carroll y Gaskill (1985) o han pertenecido a familias distintas, *Ceresiosaurus* a Nothosauridae y *Lariosaurus* a Lariosauridae Lydekker, 1889: Huene (1948 y 1956), Kuhn (1964), Tatarinov y Novozhilov (1964), Young (1965) y Kuhn-Schnyder (1987). El primer autor que citó ambos géneros con una relación de grupo-hermano fue Sues (1987), por tener los dos húmeros anchos y ligera hiperfalangia en las manos. Esta hipótesis fue después corroborada por Storrs (1991) y Rieppel (1994a). En 1989, Tschanz también incluye a los dos géneros dentro de Lariosauridae y los separa entre sí porque en *Ceresiosaurus* «el número de vértebras cervicales se incrementa en relación con todos los demás Notosaurios», además, en *Lariosaurus* «la ventana temporal superior disminuye en longitud, con respecto a la longitud de la órbita» y «sólo en éste género la ulna es más ancha en su extremo distal». Esta propuesta fue seguida por Sanz *et al.* (1993) y por Storrs (1991 y 1993), quien añade además que: «Con la excepción de *Lariosaurus*, todos los Notosauriformes conocidos eran animales grandes (normalmente dos metros o más)». También diferencia a los dos géneros en la posición de foramen parietal, teniendo *Ceresiosaurus* este foramen centrado en la tabla craneal y el otro género, más desplazado caudalmente. El tamaño del prefrontal es más pequeño que el postfrontal en *Lariosaurus*, cosa que no ocurre en *Ceresiosaurus*. El contacto que se produce entre nasal y narina externa en *Lariosaurus*, no se produce en *Ceresiosaurus*, ni tampoco en *Pistosaurus*. En *Ceresiosaurus*, «el brazo, y más notablemente el húmero, es más robusto y sólido que la pierna (fémur)», además, añade Storrs, «este es un rasgo aparentemente autopomórfico para *Ceresiosaurus*» que no ocurre en *Lariosaurus*. También referente a las extremidades, el autor distingue ambos géneros por la diferencia de longitud entre

extremidades anteriores y posteriores, suponiendo que se hayan analizado sólo los individuos adultos; *Ceresiosaurus* tiene las anteriores más largas que las posteriores y lo contrario ocurre en *Lariosaurus*. Por último, emplea un carácter del pie, *Lariosaurus* carece del hueso pisiforme y *Ceresiosaurus* no.

Sanz *et al.* (1993) diferencia los dos géneros basándose en un carácter citado por Kuhn-Schnyder (1987), en el que *Ceresiosaurus* posee un contacto entre los huesos nasales a través de una sínfisis medial, más amplia que en el caso de *Lariosaurus*, que tiene «un contacto muy corto entre nasales».

Rieppel (1993), separa *Lariosaurus* de *Ceresiosaurus* únicamente por el número de costillas sacras, pudiendo tener *Lariosaurus* cuatro o más de cuatro (¿pares?) y *Ceresiosaurus*, más de cuatro.

En su análisis de 1998a, Rieppel, como ya hemos dicho, incluye a *Ceresiosaurus calcagnii* dentro de *Lariosaurus*, llamándolo «*Lariosaurus calcagnii*» y cuyo diagnóstico es el siguiente: «Una especie grande de *Lariosaurus* con el foramen pineal desplazado hacia la extremidad posterior del parietal, brazos más grandes que piernas en el adulto; húmero no constreñido en la región mediafisiaria en el adulto; cresta deltopectoral reducida; ulna sin una clara cabeza proximal más ancha; pubis con un ligero margen ventral cóncavo; hiperfalangia en pies y altura de las espinas neurales incrementadas en la región caudal anterior». En cuanto al otro género, nos referiremos a la diagnosis hecha para todas las especies de *Lariosaurus*, puesto que dicho autor incluye en el análisis hasta cinco especies de este género: «Pequeños a grandes Notosaurios; paquiositosis presente en zigapófisis; 4 o más costillas sacras; interclavícula de forma romboidal (triangular) sin signos de rama posterior; ala dorsal del ilium reducida a un proceso engrosado; foramen obturador abierto en adultos; ulna ensanchada en la mediáfisis; radio algo más corto que ulna e hiperfalangia en manos». En 1999, el mismo autor añade una nueva especie de *Lariosaurus*, *L. stensioei*, antigua *Micronothosaurus stensioei* Haas, 1963 y por último, Rieppel (2003) describe otra nueva especie, *Lariosaurus xingyiensis* LI *et al.* 2002, hallada en el sureste de China.

Análisis de AM 024

AM 024 pertenece al grupo de Nothosauria Seeley, 1882, por su característico húmero curvado y aplanado y por tener 4 ó 5 pares de costillas sacras (Tschanz, 1989).

Dentro de este grupo, pertenece a la familia **Lariosauridae** Lydekker, 1889, por «la ligera hiperfalangia observada en las manos de *Lariosau-*

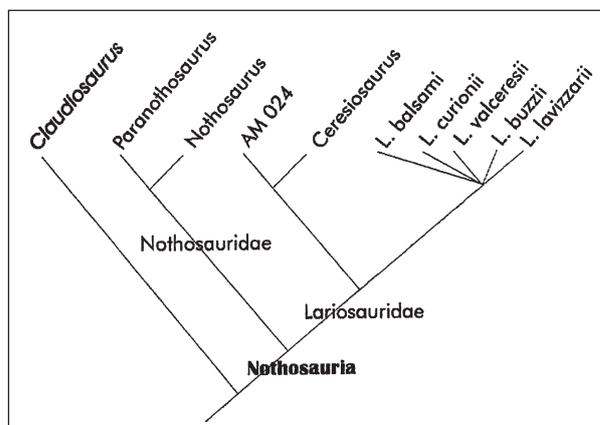


Fig. 14.—Hipótesis filogenéticas de los sauropterigios, basadas en las propuestas de Tschanz (1989), Rieppel (1994 y 1998a) y Nosotti y Pinna (1996).

rus Curioni, 1847 y *Ceresiosaurus* Peyer, 1931, sólo en los dígitos 1 a 3 de la mano» (Tschanz, 1989); en nuestro caso, la fórmula falangeal es 2-3 / 5 / 5-6 / 3 / 2, en cambio, la de los reptiles terrestres primitivos es 2 / 3 / 4 / 5 / 3 (Romer, 1956), observándose falanges extras en todos los dedos excepto en el V. Ambos géneros se diferencian en el número de falanges en el dedo I (*Lariosaurus* tiene 4 y *Ceresiosaurus*, 3) y en el III, donde *Ceresiosaurus* tiene 6 y *Lariosaurus*, 5. Para Tschanz (1989), sólo en *Lariosaurus*, la ulna es más ancha en su extremo distal, cosa que no sucede en nuestro caso, donde la anchura proximal es de 1,95 cm y la distal de 1,78 cm. Tampoco ocurre en *Lariosaurus xingyiensis* (Rieppel *et al.*, 2003).

Storrs (1991) separa ambos grupos de lariosáuridos por la robustez de las extremidades anteriores (sobre todo en el húmero) y posteriores (fémur), existiendo una marcada diferencia entre ambas extremidades en el caso de *Ceresiosaurus*. En AM 024, el húmero es hasta tres veces más ancho que el fémur. Rieppel (1998a) describe a «*Lariosaurus calcagnii*» con una cresta deltopectoral «reducida», carácter que según el autor también se da en otras especies, como *Lariosaurus curionii*, *Lariosaurus balsami* y en *Lariosaurus xingyiensis* (Rieppel *et al.*, 2003). Esta reducción de la cresta deltopectoral también aparece en el ejemplar de este estudio, aunque incluso se podría considerar que carece de ella. Se puede aceptar que la cresta deltopectoral reducida o ausente es un carácter de los lariosáuridos. Los pistosaurios *Pistosaurus* (Sues, 1987) y *Augustasaurus* (Sander *et al.*, 1997) comparten un carácter exclusivo de estos géneros con nuestro notosaurio; es la forma aserrada o «serrated» (Sues, 1987) de las últimas espinas neurales

cervicales y primeras espinas neurales dorsales, pero parece ser un carácter convergente de ambos grupos; en *Claudiosaurus germaini* Carroll, 1981 (Carroll, 1985), se aprecia esa forma aserrada en las espinas neurales cervicales más craneales. Es posible que esto se deba a que en ambos grupos las espinas neurales son muy altas, comparadas con las del resto de eusauropterigios, debido a la inserción de una potente musculatura epiaxial, necesaria para su modo de locomoción acuática.

Rieppel y Hagdorn (1998) citan AM 024 y apuntan que «en la región caudal proximal, las espinas neurales muestran un incremento de altura; una autopomorfía única derivada de *Lariosaurus* (*Ceresiosaurus*) *calcagnii*». Sin embargo, este carácter no puede observarse porque sus primeras vértebras caudales se observan en vista ventral, con lo cual las neuroapófisis de éstas quedan ocultas observándose sólo las primeras costillas caudales.

Análisis filogenético

El análisis cladístico del ejemplar de Montral-Alcover, AM 024, ha sido hecho únicamente con caracteres postcraneales (tabla 2 y apéndices), dado que contienen suficiente información para discriminar los diferentes taxones. La ausencia del cráneo ha dificultado llegar a conclusiones filogenéticas más incisivas (a nivel de especie). Aproximadamente, la mitad de los caracteres empleados por los autores que han usado este método de análisis, hacen referencia a rasgos craneales: Rieppel (1987), 75% de caracteres postcraneales; Tschanz (1989), 52%; Storrs (1991 y 1993), 50%; Sanz (1991), 65%; Sanz *et al.* (1993), 64%; Rieppel (1994b) 0%; Rieppel (1994a), 50%; Alafont y Sanz (1996), 0%; Rieppel (1997, 1998a y 1999), 53%.

Se han analizado todos los géneros de Eusauropterygia Tschanz, 1989 pertenecientes a Nothosauria Seeley, 1882, por ser los más próximos morfológicamente a AM 024. Se ha escogido un grupo externo empleado habitualmente en el estudio filogenético de notosaurios, *Claudiosaurus*, por representar el grupo de diápsidos basales más afín a los sauropterigios, aunque incluso el propio Carroll (1981), duda de esta relación «es difícil proporcionar evidencias específicas de que *Claudiosaurus* es un ancestro para las especies de notosaurios o para los notosaurios como grupo». En base a los caracteres postcraneales empleados, y utilizando el programa HENNIG 86, versión 2.1, para MS-DOS, se ha obtenido un cladograma con un índice de consistencia (c.i.) de 84, un índice de retención (r.i.) de 78 y un número de pasos evolutivos de 25 (fig. 15).

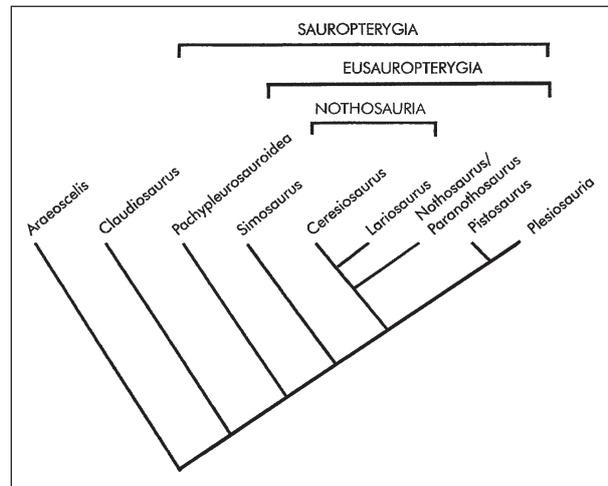


Fig. 15.—Cladograma de las hipótesis filogenéticas del grupo Nothosauria (Seeley, 1882), en el que se representan las relaciones filogenéticas entre todos sus géneros. Se ha empleado como grupo externo el género *Claudiosaurus*.

El cladograma (fig. 15) muestra que Nothosaurus es el grupo hermano de Paranothosaurus. Por otro lado, el ejemplar AM 024 es el grupo hermano de *Ceresiosaurus*. Todas las especies de *Lariosaurus* tienen su origen en el mismo nodo, como consecuencia de que las diferencias entre ellas se deben básicamente a caracteres craneales. El clado *Ceresiosaurus* + AM 024 + *L. xingyiensis* es el grupo hermano del género *Lariosaurus*. Por último, el clado formado por *Nothosaurus* + *Paranothosaurus* (Nothosauridae), es el grupo hermano del compuesto por *Lariosaurus* + *Ceresiosaurus* + AM 024 (*Lariosauridae*).

Diagnosis de *Lariosauridae* LYDEKKER, 1889:

Cresta del topectoral muy reducida o ausente; espacio interóseo del zeugópodo anterior con forma de «proyector»; el número total de osificaciones carpales es de cinco o seis; ligera hiperfalangia en manos; cuatro o cinco pares de costillas sacras; interclavícula romboidea, sin rama posterior; la tasa craneal *Longitud fosa temporal* (FT)/*Longitud órbita ocular* (OC) es aproximadamente de 2,0; dientes premaxilares alargados; sólo un diente «caniniforme» en el maxilar; nasales parcial o totalmente separados mediante procesos posteriores de los premaxilares; foramen pineal situado aproximadamente en el centro del parietal; el yugal, que es reducido, forma parte del borde orbital.

Diagnosis de *Lariosaurus* CURIONI, 1847:

Cinco pares de costillas sacras; extremo distal de las espinas neurales dorsales «bajas» (menos de un tercio de la altura total de la vértebra) y no aserradas;

Tabla 2.—Distribución de los caracteres postcraneales de Nothosauria, incluyendo AM 024

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q
<i>Claudiosaurus germaini</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Paranothosaurus amsleri</i>	1	1	1	0	1	0,1	1	1	?	0	1	2	0	?	0	1	0
<i>Nothosaurus</i> sp.	1	1	1	0	1	0,1	1	1	2	0	1	2	0	1	0	1	0,1
<i>Lariosaurus balsami</i>	3	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	?	1	0	0	1	0,1
<i>Lariosaurus buzzii</i>	3	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	?	0	?	1	0
<i>Lariosaurus valceresii</i>	3	?	1	0	1	1	1	1	1	0	1	2	?	0	?	?	0
<i>Lariosaurus curionii</i>	3	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	?	0	?	?	1
<i>Lariosaurus lavizzarii</i>	3	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	2	?	0	?	?	?
<i>Lariosaurus xingyensis</i>	3	0	1	1	1	1	1	?	1	0	0	2	?	0	1	1	1
Ejemplar AM 024	2,3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	1	1	1
<i>Ceresiosaurus calcagnii</i>	2,3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	1	1	0

extremo distal de la ulna más ancho que el proximal; paquiostosis en las zigapófisis; tasa (FT)/(OC) ligeramente inferior a 2,0.

Diagnosis del género *Ceresiosaurus* PEYER, 1931:

Extremidad anterior mucho más robusta que la posterior (sobre todo, con respecto a los elementos estilopodiales); hiperfalangia en manos y pies; extremo distal de la ulna no más ancho o igual que el proximal; área mediafisaria postaxial de la ulna ligeramente convexa; apófisis espinosas de las primeras vértebras caudales altas; neuroespinas de las vértebras dorsales altas y *aserradas*; tasa craneal (FT)/(OC) ligeramente superior a 2,0.

Paleobiología y paleoecología

La práctica totalidad de notosaurios habitaron las aguas poco profundas y cálidas del mar del Tetis (área oeste) y del Pacífico oeste (China) durante el Triásico medio y su origen pudo producirse, según Rieppel (1998a), «en la región alemana de Alta Silesia, al comienzo del Muschelkalk (durante el Anisiense inferior)», como indican los restos aislados del género *Nothosaurus* (Rieppel y Hagdorn [1997]), apuntan que se produjo una invasión por parte de *Nothosaurus* y de otros sauropterigios, como los paquipleurosaurios de la cuenca Germánica, en el límite Anisiense-Ladiniense, en las cuencas alpinas más meridionales, como el área suiza correspondiente al Monte San Giorgio (Triásico alpino), donde se produjo la aparición del género *Lariosaurus*, con la especie *Lariosaurus buzzii* y de *Ceresiosaurus calcagnii*. Esta invasión de los notosaurios continuó hacia el sur de Europa, y al comienzo del Ladiniense superior, alcanzaron las regiones del norte de Italia (Perledo-Varenna), del este de los Pirineos (Amélie les Bains, Francia) y del noreste de la Península Ibérica (Mont-ral-Alcover).

Todos los notosaurios tenían adaptaciones, en mayor o menor grado, a la vida marina (Benton, 1991); huesos engrosados (paquiostóticos), extremidades ensanchadas y posiblemente palmeadas y largos cuellos y colas (Saint-Seine, 1955). La mayor parte de estos animales vivía en áreas costeras y, sobre todo, en *lagoons*. Son muchos los autores que han propuesto un modo anfíbio de vida para los notosaurios (Peyer, 1931; Saint-Seine, 1955; Romer, 1956; Sanz, 1976, y Schmidt, 1986); sin embargo, diversos estudios de biomecánica (Robinson, 1975; Sanz, 1976, y Schmidt, 1986) sugieren que estos reptiles diápsidos eran incapaces de caminar en tierra; si bien, pudieron salir eventualmente del agua, arrastrándose, para depositar sus huevos. Todavía no se han encontrado restos indirectos de notosaurios que verifiquen estas hipótesis.

Durante todo el Triásico se dieron importantes cambios climáticos que afectaron indirectamente al nivel del mar (Haq *et al.*, 1987); se produjeron diversos ciclos de transgresión-regresión marina, que ocasionaron grandes cambios en la fauna animal de aquel período (Bardet, 1994). Entre el final del Anisiense y el comienzo del Ladiniense (hace unos 235 millones de años), se produjo la transgresión marina más importante del Triásico, hecho éste que facilitó una destacable radiación evolutiva, apareciendo un nuevo grupo: los lariosáuridos y los pistosaurios, y ampliándose el de los notosáuridos (Mazin, 1988). La máxima densidad registrada de notosaurios se produjo durante el Ladiniense superior, coincidiendo con el nivel máximo del mar durante el Triásico (Mazin, 1988). Hacia los 230 millones de años, al término del Ladiniense, el mar del Tetis se retiró parcialmente de la plataforma continental (Haq *et al.*, 1987). Esta regresión fue posiblemente el factor determinante que produjo la extinción de todos los lariosáuridos (tabla 3), los notosáuridos (excepto el género *Nothosaurus*) y de otros sauropterigios de los hábitat costeros, como

Tabla 3.—Distribución temporal de los géneros y especies de Nothosauria y del género *Pistosaurus*, posible antecesor de los plesiosaurios. Se puede observar en la tabla cómo, a partir del límite entre los períodos geológicos Ladiniense y Carniense, desaparecen los pistosaurios, además de los lariosáuridos, animales menos pelágicos que los primeros

Piso (facies)	Triásico					
	Inferior Scytiense (Buntsand.)	Medio Anisiense-Ladiniense (Muschelkalk)		Superior Carniense-Noriense-Retiense (Keuper)		
Millones de años	245	240	235	230	220	205
<i>Nothosaurus</i> sp.						
<i>Paranothosaurus amsleri</i>						
<i>Ceresiosaurus calcagnii</i>						
<i>Lariosaurus balsami</i>						
<i>Lariosaurus buzzii</i>						
<i>Lariosaurus valceresii</i>						
<i>Lariosaurus curionii</i>						
<i>Lariosaurus lavizzarii</i>						
<i>Lariosaurus xingyiensis</i>						
<i>Pistosaurus</i> sp.						

los paquipleurosaurios y los placodontos (excepto los placoquélidos y los henodóntidos) (Mazin, 1988). Según Bardet (1994) en total, desaparecieron el 64% de todas las familias y el 83% de géneros de reptiles marinos; sólo sobrevivieron las especies más pelágicas, que ocupaban los hábitat más alejados de la costa, y a las que afectó en menor grado el fuerte descenso del nivel del mar.

Conclusiones

1.^a El ejemplar de Mont-ral-Alcover AM 024 pertenece a un individuo adulto de *Ceresiosaurus*, basándose en sus rasgos postcraneales, fundamentalmente, a su extremidad anterior derecha. La ausencia de cráneo impide identificarlo como *Ceresiosaurus calcagnii* Peyer, 1931.

2.^a Que no se puede incluir el género *Ceresiosaurus* dentro de *Lariosaurus*, como propone Rieppel, (1998a) y que *Lariosaurus xingyiensis* es una especie más cercana a *Ceresiosaurus* que a *Lariosaurus*.

3.^a Que no se pueden incluir los cuatro géneros, *Nothosaurus*, *Paranothosaurus*, *Lariosaurus* y *Ceresiosaurus*, en una única familia (Nothosauridae), porque sus rasgos morfológicos son muy diferentes y porque si existiese sólo la familia Nothosauridae, este grupo sería sinónimo de Nothosauria. Apoyando la propuesta de Tschanz (1989), en la cual diferencia a estos cuatro géneros situándolos en dos grupos mayores; la familia Lariosauridae y la familia Nothosauridae, puesto que en el cladograma hay una dicotomía basal dos a dos (*Nothosaurus* + *Paranothosaurus* y *Ceresiosaurus* + *Lariosaurus*).

4.^a En este trabajo se describe por primera vez un representante del género *Ceresiosaurus* en la Península Ibérica, de gran importancia desde el punto de vista paleoecológico porque en el mismo yacimiento se han hallado ejemplares de otro lariosáurido, *Lariosaurus balsami*, siendo la primera vez que ambos géneros se encuentran en el mismo yacimiento, lo que podría significar que convivían en un mismo hábitat (un *lagoon*) y que, por tanto, la alimentación de ambos tenía que ser forzosamente distinta.

AGRADECIMIENTOS

A Luis Sebastián Alafont por su revisión del trabajo, a Joan Cartanyà y al señor De Lucas por su amabilidad y generosidad en el préstamo del ejemplar de estudio, a Carmen Diéguez y a Fran Poyato-Ariza por sus muy útiles consejos, a María Antonia Fregenal-Martínez y Nieves Meléndez por su colaboración geológica y tafonómica, a Antonio y Jesús Quesada por sus traducciones y figuras, a Patxi Ortega, Fernando Escaso, José Joaquín Moratalla, Montse de la Fuente, Xavier Delclòs, Bernardino Pérez-Moreno y Angela D. Buscalioni, por estar ahí siempre para ayudar y al señor Murcia y a José Luis Sanz por su cooperación.

Referencias

- Alafont, L. S. (1992). *Notosaurios y Placodontos (Reptilia) del Triásico Medio de Bienservida-Villarodrigo*. Instituto de Estudios albacetenses de la Excm. Diputación de Albacete. Serie I - Estudios, 60, 131 pp.
- Alafont, L. S. y Sanz, J. L. (1994). Notosaurios y Placodontos (Reptilia) en el Triásico Ibérico. En: *III Coloquio de Estratigrafía y Paleogeografía del Pérmico y Triásico de España*, C.S.I.C. - Universidad Complutense de Madrid, Resúmenes, 3.
- Alafont, L. S. y Sanz, J. L. (1996). Un nuevo Sauropteriogio (Reptilia) en el Triásico de la Sierra de Prades (Tarragona). *Cuad. Geol. Ibérica*, 20: 313-329.

- Alafont, L. S. (1999). Reptiles del Triásico de Castilla-La Mancha. En: *La huella del pasado. Fósiles de Castilla-La Mancha*. (E. Aguirre y I. Rábano, coords.), Serie Patrimonio Histórico. Arqueología. Toledo, 143-159.
- Almela, A. y Llopis Lladó, N. (1947). *Explicación al Mapa Geológico de España a escala 1: 50.000*. Hoja núm. 392. Sabadell. Sin paginar.
- Bardet, N. (1994). Extinction events among Mesozoic marine reptiles. *Historical Biology*, 7: 313-324.
- Baur, G. (1889). Nothosauridae. En: *Handbuch der Paläontologie. I. Paläozoologie. III, Band Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves)*. (Zittel edit.). Múnich y Leipzig, 478.
- Benton, M. J. (1991). *Vertebrate Palaeontology. Biology and evolution*. Unwin Hyman, Londres, 377 pp.
- Brenchley, P. J. y Harper, D. A. T. (1998). *Palaeoecology: Ecosystems, environments and evolution*. Chapman & Hall, Londres, 402 pp.
- Calvet, F. y Tucker, M. E. (1995). Geological setting Alcover laminated dolomites. En: *II International Symposium on Lithographic Limestones. Montsec & Montral-Alcover. Two Konservat-Lagerstätten, Field trip guide book* (X. Martínez-Delclòs, coord.). Catalonia, Spain, 73-80.
- Carroll, R. L. (1981). Plesiosaur ancestors from the Upper Permian of Madagascar. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 293: 315-383.
- Carroll, R. L. y Gaskill, P. (1985). The nothosaur *Pachypleurosaurus* and the origin of plesiosaurs. *Phil. Trans. R. Soc.*, 309: 343-349.
- Cartañà I. y Martí, J. (1992). Cordats. En: *Els fòssils de la Conca de Barberà. Evidències de vida passada. Monografies 1*. Consell Comarcal de la Conca de Barberà, Montblanc, 212-243.
- Cartanyà, J. (1995). Vertebrata. Systematic Paleontology. En: *II International Symposium on Lithographic Limestones. Montsec & Montral-Alcover. Two Konservat-Lagerstätten, Field trip guide book* (X. Martínez-Delclòs, coord.) Catalonia, Spain, 87-93.
- Curioni, G. (1847). Cenni sopra un nuovo sauro fossile dei monti di Perledo sul Lario e sul terreno che lo racchiude. *G. I. R. Lombardo*, 16: 157-170.
- Gervais, P. (1859). *Zoologie et paléontologie francaises* (2.^a ed). Paris, 544 pp.
- Haq, B. U., Hardenbol, J. y Vail, P. R. (1987). Chronology of Fluctuating Sea Levels Since the Triassic. *Science*, 235: 1156-1167.
- Huene, F. R. F. (1948). *Simosaurus* and *Corosaurus*. *Amer. J. Sci.*, 246: 41-43.
- Huene, F. R. F. (1952). Skelett und Verwandtschaft von *Simosaurus*. *Palaeontogr. Abt.*, A 102 (3-6): 163-182.
- Huene, F. R. F. (1956). *Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden*. Jena, 716 pp.
- Kuhn, O. (1934). Sauropterygia. En: *Animalia*, vol. 69. *Fossilium catalogus* (Quenstedt edit.). Gravenhage, 127 pp.
- Kuhn-Schnyder, E. (1966). Über Wirbeltier-Reste aus dem Muschelkalk der Provinz Teruel (Spanien). *Oberrhein. Geol. Abh.*, 15: 99-106.
- Kuhn-Schnyder, E. (1974). Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. *Vierteljahresschrift der naturforschenden Gesellschaft*, 118: 1-119.
- Kuhn-Schnyder, E. (1987). Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXVI. *Lariosaurus lavizzarii* n. sp. (Reptilia, Sauropterygia). *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, 110: 1-24.
- Li, J., Lui, J. y Rieppel, O. (2002). A new species of the genus *Lariosaurus* (Sauropterygia: Nothosauridae) from Triassic of Guizhou, China. *Vertebrata Palasiatica*, 40: 114-126.
- Lydekker, R. (1889). *Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part II, Orders Ichthyopterygia y Sauropterygia*. Trustees of the British Museum (Natural History), Londres, 307 pp.
- Martínez-Delclòs, X. (1995). Plants. Invertebrates. Systematic Paleontology. En: *II International Symposium on Lithographic Limestones. Montsec & Montral-Alcover. Two Konservat-Lagerstätten, Field trip guide book* (X. Martínez-Delclòs, coord.) Catalonia, Spain, 81-87.
- Massare, J. A. (1987). Tooth morphology and prey preference of mesozoic marine reptiles. *J. Vertebrate Paleontol.*, 7 (2): 121-137.
- Mazin, J. M. (1985). A specimen of *Lariosaurus balsami* CURIONI 1847, from the eastern Pyrenees (France). *Palaeontographica*, 189: 159-169.
- Mazin, J. M. (1988). *Paléobiogéographie des reptiles marins du Trias. Phylogénie, systématique, écologie et implications paléobiogéographiques*. Tesis doctoral. Mémoires des Sciences de la Terre, Université Pierre et Marie Curie, París, 313 pp.
- Nosotti, S. Y. y Pinna, G. (1996). Osteology of the skull of *Cyamodus kuhnschnyderi* Nosotti and Pinna 1993 (Reptilia, Placodontia). *Paleont. Lomb.*, 6: 1-42.
- Peyer, B. (1931). Die Triasfauna der tessiner Kalkalpen. IV. *Ceresiosaurus calcagnii* nov. gen. nov. spec. *Abh. Schweiz. Palaeontol.*, 51: 1-68.
- Peyer, B. (1933-1934). Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. VII. Neubeschreibung der Saurier von Perledo. *Abh. Schweiz. Palaeontol.*, 53: 1-130.
- Quesada, J. M., De la Fuente, M., Ortega, F. y Sanz, J. L. (1998). Bibliografía del registro español de vertebrados mesozoicos. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Geol.)*, 94 (1-2): 101-137.
- Rieppel, O. (1987). The Pachypleurosauridae: an annotated bibliography. With comments on some lariosaurus. *Eclogae Geol. Helvet.*, 80 (3): 1105-1118.
- Rieppel, O. (1993). Euryapsid relationships: A preliminary analysis. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 188 (2): 241-264.
- Rieppel, O. (1994a). Osteology of *Simosaurus gaillardoti* and the Relationships of Stem-Group Sauropterygia. *Fieldiana, Geol.*, 28: 1-85.
- Rieppel, O. (1994b). The braincases of *Simosaurus* and *Nothosaurus*: Monophyly of the Nothosauridae (Reptilia: Sauropterygia). *J. Vertebrate Paleontol.*, 14 (1): 9-23.
- Rieppel, O. (1995). A Revision of the Genus *Nothosaurus* (Reptilia: Sauropterygia) from the Germanic Triassic, with Comments on the Status of *Conchiosaurus clavatus*. *Fieldiana, Geol.*, 34: 1-82.
- Rieppel, O. (1997a). Revision of the Sauropterygian reptile Genus *Cymatosaurus* v. Fritsch, 1894, and the Relationships of *Germanosaurus* Nopcsa, 1928, from the Middle Triassic of Europe. *Fieldiana, Geol.*, 36: 1-38.
- Rieppel, O. (1997b). *Corosaurus alcovensis* Case and the phylogenetic interrelationships of Triassic stem-group Sauropterygia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 124: 1-41.
- Rieppel, O. (1998a). The Status of the Sauropterygian Reptile Genera *Ceresiosaurus*, *Lariosaurus*, and *Silvestrosaurus* from the Middle Triassic of Europe. *Fieldiana, Geol.*, 38: 1-46.

- Rieppel, O. (1998b). Functional Morphology and ontogeny of *Keichousaurus hui* (Reptilia, Sauropterygia). *Fieldiana, Geol.*, 39: 1-35.
- Rieppel, O. (1998c). *Corosaurus alcovensis* Case and the phylogenetic interrelationships of Triassic stem-group Sauropterygia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 124: 1-41.
- Rieppel, O. (1999). The sauropterygian genera *Chinchenia*, *Kwangsisaurus* and *Sanchiaosaurus* from the Lower and Middle Triassic of China. *J. Vertebrate Paleont.*, 19: 321-337.
- Rieppel, O. (2000). Middle Triassic marine vertebrates from the northern Gondwanan shelf. *Zbl. Geol. Paläont.*, 9-10: 1269-1284.
- Rieppel, O. y Hagdorn, H. (1997). Paleobiogeography of Middle Triassic Sauropterygia in Central and Western Europe. En: *Sea Reptiles of the Past* (Callaway y Nichols, eds.). Academic Press, San Diego, 121-124.
- Rieppel, O. y Hagdorn, H. (1998). Fossil reptiles from the Spanish Muschelkalk (Mont-ral and Alcover, province Tarragona). *Historical Biology*, 13: 77-97.
- Rieppel, O., Jinling, L. y Jun, L. (2003). *Lariosaurus xingyiensis* (Reptilia: Sauropterygia) from the Triassic of China. *Can. J. Earth Sci.*, 40: 621-634.
- Rieppel, O., Mazin, J. M. y Tchernov, E. (1999). Sauropterygia from the Middle Triassic of Makhtesh Ramon, Negev, Israel. *Fieldiana, Geol.*, 40: 1-85.
- Robinson, J. A. (1975). The locomotion of plesiosaurs. *N. Jahrb. Geol. Paläont. Abh.*, 149 (3): 286-332.
- Romer, A. S. (1956). *Osteology of the Reptiles*. University of the Chicago Press. Chicago y Londres, 772 pp.
- Saint-Seine, P. (1955). Sauropterygia. En: *Traité de Paléontologie*, vol. 5 (Piveteau, edit.) Masson, París, 420-457.
- Sander, P. M.; Rieppel, O. y Bucher, H. (1997). A new Pistosaurid (Reptilia: Sauropterygia) from the Middle Triassic of Nevada and its implications for the origin of the Plesiosaurs. *J. Vertebrate Paleont.*, 17 (3): 526-533.
- Sanz, J. L. (1976). *Lariosaurus balsami* (Sauropterygia, Reptilia) de Estada (Huesca). *Estudios Geol.*, 32: 547-567.
- Sanz, J. L. (1983). Los Notosaurios (Reptilia, Sauropterygia) españoles. *Estudios Geol.*, 39: 193-215.
- Sanz, J. L. (1984). Osteología comparada de las familias Nothosauridae y Simosauridae (Reptilia, Sauropterygia). *Estudios Geol.*, 40: 81-105.
- Sanz, J. L. (1986). Sauropterygios. En: *Paleontología, Vertebrados*. Tomo 2: *Peces Anfibios, Reptiles y Aves*. Capítulo X (B. Meléndez, edit.) Paraninfo, Madrid, 256-278.
- Sanz, J. L. (1991). Notosaurios y Placodontos (Reptilia). Su registro en el Triásico medio de Bienservida-Villarrodrigo (Albacete-Jaén). En: *Jornadas sobre el Medio Natural Albacetense*. Instituto de Estudios albacetenses de la Excma. Diputación de Albacete, 17-32.
- Sanz, J. L., Alafont, L. S. y Moratalla, J. J. (1993). Triassic reptile faunas from Spain. *Paleontologia Lombarda della Società di Scienze Naturali del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, vol. II: 153-164.
- Schmidt, S. (1986). *Lokomotion und lebensweise der Nothosaurier (Diapsida, Sauropterygia; Trias)*. Tesis doctoral, Universidad de Tübingen, Alemania, 102 pp.
- Schultze, H. P. y Wilczewski, N. (1970). Ein Nothosauride aus dem unteren Mittel-Keuper Unterfrankens. *Göttinger Arbeiten zur Geologie und Paläontologie*, 5: 101-112.
- Smith, A. G., Smith, D. G. y Funnell, B. M. (1994). *Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines*. Cambridge University Press, Cambridge, 99 pp.
- Storrs, G. W. (1991). *Anatomy and Relationships of Corosaurus alcovensis (Diapsida: Sauropterygia) and the Triassic Alcovia Limestone of Wyoming*. Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, Connecticut. Bulletin n.º 44, 151 pp.
- Storrs, G. W. (1993a). Function and phylogeny in sauropterygian (Diapsida) evolution. *Amer. J. Sci.*, 293A: 63-90.
- Storrs, G. W. (1993b). The systematic position of *Silvestrosaurus* and a classification of Triassic sauropterygians (Neodiapsida). *Paläont. Z.*, 67: 177-191.
- Sues, H. D. (1987). Postcranial skeleton of *Pistosaurus* and interrelationships of the Sauropterygia (Diapsida). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 90: 109-131.
- Tatarinov, L. P. y Novozhilov, N. (1964). Order Sauropterygia. En: *U. A. Osnovy Paleontologii 12*, (Orlov, edit.), Rusia, 309-332.
- Tintori, A. y Renesto, S. (1990). A new *Lariosaurus* from the Kalkschieferzone (Uppermost Ladinian) of Valceresio (Varese, N. Italy). *Boll. Soc. Paleont. Italia.*, 29: 197-210.
- Tschanz, K. (1989). *Lariosaurus buzii* n. sp. from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland) with comments on the classification of Nothosaurs. *Palaeontographica*, 208: 153-179.
- Wild, R. (1980). Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen XXIV. Neue Funde von *Tanytropheus* (Reptilia, Squamata). *Schweiz. Paläont. Abh.*, 102: 1-43.
- Young, C. (1965). On the new Nothosaurs from Hupeh and Kweichow, China. *Vertebrata Palasiatica*, 9 (4): 337-356.
- Zangerl, R. (1935). Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. IX. *Pachypleurosaurus edwardsi* Cornalia sp., Osteologie-Variationsbreite-Biologie. *Abh. Schweiz. Palaeontol. Ges.*, 56: 1-80.

Recibido el 7 de abril de 2005
Aceptado el 22 de julio de 2005

Apéndices

Caracteres

a) Número de pares de costillas sacras, dos (0), tres (1), cuatro (2), cinco (3).

El carácter plesiomórfico es de dos pares de costillas en el grupo externo, *Claudiosaurus* Carroll, 1981. Tres pares de costillas sacras tienen los paquipleurosaurios, como *Dactylosaurus* Gürich, 1884, *Serpianosaurus* Rieppel, 1989 y *Neusticosaurus* Seeley, 1882 y el notosáurido *Nothosaurus* Münster, 1834. En las cuatro especies de *Lariosaurus* Curioni, 1847 y en *Ceresiosaurus* Peyer, 1931, el número oscila entre 4 y 5, si bien es probable que sea de 4 en *Ceresiosaurus* (Peyer, 1931) y de 5 en *Lariosaurus* (Peyer, 1933; Tintori y Renesto, 1990, y Rieppel, 1998a).

b) Clavículas sin «esquinas» anterolaterales expandidas (0), expandidas en mayor o menor grado (1).

Esta expansión clavicular se aprecia bien en *Nothosaurus*, pero es muy leve en *Lariosaurus*, *Claudiosaurus* y *Ceresiosaurus* porque, según Rieppel (1994a y 1998a), «está oculta por la paquiositosis de la clavícula». Es un carácter empleado también por Storrs (1991).

c) Orientación de los elementos de la cintura pectoral normal (0), inverso (1).

La orientación inversa de escápula y clavícula fue citada por primera vez por Carroll y Gaskill (1985) como sinapomorfía de Sauropterygia. Hipótesis apoyada también por Sues (1987) y Tschanz (1989). En *Claudiosaurus* no sucede lo mismo y la orientación es la normal.

d) Naturaleza de las extremidades anteriores. Extremidad anterior poco más robusta que la posterior (0), extremidad anterior mucho más robusta que la posterior (1).

Según Storrs (1991), «este carácter es aparentemente una autapomorfía de *Ceresiosaurus*», además, en este mismo género, la extremidad anterior (sobre todo si comparamos ambos estilópodos) es mucho más ancha y robusta que la posterior. En *Lariosaurus* y *Nothosaurus*, la diferencia entre ambas extremidades es palpable, en mucho menor grado que en *Ceresiosaurus* y en *Claudiosaurus* el húmero está sólo un poco más engrosado que el fémur en el extremo distal.

e) Húmero recto (0) o curvado (1).

El húmero curvado es un carácter habitualmente citado como «típico de Notosaurios». Este hueso aparece curvado en los individuos adultos de algunos sauropterigios debido a la distinta angulación a lo largo de su margen anterior (relacionado con la cresta deltopectoral en su superficie ventral) y un margen posterior cóncavo alisado; si bien, Sues (1987) relaciona la curvatura humeral con el aplanamiento del hueso. Se aprecia bien esta curvatura en *Nothosaurus*, *Lariosaurus* y *Ceresiosaurus*; en cambio, en *Claudiosaurus* esta angulación estilopodial es mucho menor y se debe a la forma «mazuda» del hueso. Este carácter no está restringido a los Eusauropterigios; en los paquipleurosaurios *Dactylosaurus* y *Neusticosaurus*, el húmero es muy parecido al de *Nothosaurus* (viene de Rieppel, 1994a), además, según este mismo autor, «la curvatura del húmero podría depender de la variación gradual entre taxones y de la variación ontogenética», dato que parece lógico. Este carácter es empleado por Rieppel (1987, 1994a y 1998a), Tschanz (1989), Storrs (1991 y 1993) y Sanz *et al.* (1993).

f) Cresta deltopectoral bien desarrollada (0), reducida o ausente (1).

Como se ha mencionado anteriormente en la discusión, el género *Lariosaurus* y *Claudiosaurus* y *Ceresiosaurus* poseen esta cresta humeral muy reducida; *Nothosaurus* la tiene prominente, aunque en algunos ejemplares de este género a veces aparecen crestas deltopectorales reducidas, pudiendo favorecer esta variación los factores ontogenéticos.

g) Espacio interóseo zeugopodial con forma ahusada (0), con forma de proyectil (1).

Todos los sauropterigios (excepto los plesiosaurios) y reptiles primitivos, como *Claudiosaurus*, poseen un espacio interó-

seo con forma ahusada, tanto en las extremidades anteriores como en las posteriores (aquí nos referiremos a las anteriores), delimitado por ulna y radio. Algunos sauropterigios, como *Lariosaurus* y *Ceresiosaurus*, tienen salientemente este espacio por un tercer elemento, el carpo intermedium, un hueso semi-circular con una zona proximal achatada, que conecta las áreas distales de ulna y radio y que formaría la parte más ancha. En *Lariosaurus* y *Ceresiosaurus*, los extremos distales de ulna y radio nunca contactan entre sí.

h) La forma del carpo intermedium es circular o subcircular (0), subcircular con el área proximal achatada (1).

En todas las especies de *Lariosaurus*, en *Ceresiosaurus cal-cagnii* y en casi todas las del género *Nothosaurus*, el hueso carpal proximal intermedium tiene una forma muy particular; es un hueso subcircular con el área proximal casi plana. En otros sauropterigios, este hueso está también achatado, pero en mucho menor grado, como en *Simosaurus gaillardoti* (Rieppel, 1994a). En *Claudiosaurus germaini* (Carroll, 1981) no está achatado.

i) El número de osificaciones carpales es superior a seis (0), seis o cinco (1), tres (2).

La condición primitiva es de 11 en *Claudiosaurus*. En *Lariosaurus*, según Rieppel (1998a), «el máximo número de elementos carpales osificados es de seis, y en *Ceresiosaurus* adultos, también es de seis». Rieppel (1987) emplea el mismo carácter, pero sólo para la familia Pachypleurosauridae, y dice que este carácter podría estar ligado al estado ontogenético del individuo; sin embargo, el número de elementos osificados carpales proximales y distales siempre oscila entre cinco y seis, y esta variación se produce tanto en individuos considerados como juveniles o como adultos, indistintamente. En el género *Nothosaurus*, el número total de elementos carpales nunca es mayor de tres (Rieppel, 1995).

j) Ulna con el área mediafisaria postaxial cóncava o recta (0), ligeramente convexa (1).

En el género *Lariosaurus*, la ulna tiene el borde postaxial de la mediáfisis cóncava en mayor o menor grado; en *Lariosaurus buzzii* y *Lariosaurus xingyiensis* es recta; en *Lariosaurus lavizzarii*, *Lariosaurus valceresii* y *Lariosaurus balsami* es cóncava. También sucede en *Claudiosaurus* y en *Nothosaurus*. En *Ceresiosaurus*, el área postaxial ulnar está ligeramente curvada, hecho que, junto con la concavidad del área preaxial (al igual que sucede en *L. xingyiensis*), hace que el hueso tenga una forma general curvada, muy parecida a la del húmero.

k) Extremo distal de la ulna no más ancho o igual que el proximal (0), distal más ancho que el proximal (1).

Este carácter, citado por Tschanz (1989), Sanz (1991), Sanz *et al.* (1993) y por Rieppel (1998a), se encuentra en todas las especies de *Lariosaurus* como estado derivado (1); anchura proximal/longitud ulnar (ap)-anchura distal (ad)/longitud ulnar; en *L. buzzii* (0,45-0,39), *L. balsami* ([0,45-0,73]-[0,40-0,62]), *L. xingyiensis* (0,44-0,37), *L. lavizzarii* y *L. curioni* (se desconoce). En *Ceresiosaurus* es de (0,44-0,56)-(0,26-0,36) y en *Nothosaurus* (0,67-0,33); en *Paranothosaurus* ([0,44-0,46]-[0,35-0,36]), y en *Claudiosaurus* (0,27-0,22). En el ejemplar de este estudio, (0,43-0,39). En *Ceresiosaurus* y en *Claudiosaurus* se da la condición plesiomórfica, pero es posible que se deba a una convergencia evolutiva entre ambos grupos.

l) Radio más corto que ulna (0), más largo que ulna (1), aproximadamente de la misma longitud (2). Es un carácter ampliamente citado en la bibliografía de los notosaurios; Tschanz (1989), Storrs (1991 y 1993), Sanz (1991), Sanz *et al.* (1993), Rieppel (1994a, 1998a, 1999, 2003). La condición plesiomórfica es que la ulna sea más larga que el radio, por la existencia del olécranon, como sucede en *Claudiosaurus*. En los sauropterigios, este elemento no está osificado, lo que reduce la longitud de la ulna. En *Nothosaurus* y en *Paranothosaurus*, ambos huesos epipodiales son de la misma longitud. En *Ceresiosaurus*, la relación -longitud radio-longitud ulna- es de 1,03, y se pueden considerar como iguales en longitud, en *Lariosaurus buzzii* esta tasa es de 1,08 (es más larga la ulna), en *L. balsami* existe una variabilidad entre el estado (0) y el (2), probablemente debida a circunstancias ontogenéticas; es posi-

ble que en el individuo adulto, ulna y radio sean de la misma longitud. En *L. valceresii*, la tasa es de 0,98 y en *L. xingyiensis* 0,95 (iguales en ambos casos). En *L. lavizzarii*, la relación es de 1, en *L. curionii*, el radio es más corto que la ulna y en AM 024 es de 1,02 (iguales).

m) Número de falanges de la mano normal (0), ligera hiperfalangia (1).

El número «normal» de falanges es 2 / 3 / 4 / 5 / 3, que es el que presenta *Claudiosaurus* y *Nothosaurus*. Peyer (1931 y 1933-34), ya cita la hiperfalangia en manos de ambos géneros. En *Lariosaurus lavizzarii*, *L. valceresii*, *L. buzzii* y en *L. xingyiensis* las manos están o desarticuladas o incompletas. En *Lariosaurus balsami* la fórmula falangeal es de 4 / 5 / 5 / 4-5 / 3 y en *Ceresiosaurus calcagnii* es de 3 / 5 / 6 / 5 / 3. Es un carácter citado habitualmente, Romer (1956), Sues (1987), Tschanz (1989) y Rieppel (1998a). Parece posible que en base a este carácter (y a otros), exista una relación más próxima (no convergente) entre estos notosaurios y los plesiosaurios, vía pistosaurios.

n) Extremo distal de las neurapófisis dorsales bajas y no aserradas (0), altas y/o aserradas (1).

En el género *Lariosaurus*, las neuroespinas se citan tradicionalmente como «muy bajas», pero sólo Tschanz (1989) propone un porcentaje para cuantificarlas (aunque no lo emplea como carácter), considera que son bajas por medir «no más de 1/3 de la altura total de la vértebra». Hay que tener en cuenta que en los ejemplares preservados de lariosáuridos, la posición suele ser dorsal o ventral y es bastante raro su fosilización en vista lateral, excepto en el caso de neuroespinas desarticuladas de su centro vertebral. En *Pistosaurus* (Sues, 1987) y en *Augustasaurus* (Sander *et al.*, 1997), además de ser, como dice Sues (1987), «tall and erect», los bordes distales dorsales de las espinas neurales son «serrated». En el ejemplar de este estudio también se cumplen ambas condiciones. En *Ceresiosaurus*, las espinas neurales dorsales son altas, aunque Peyer (1931) no lo cita en su descripción del fósil. En *Nothosaurus*, las apófisis espinosas de las vértebras torácicas, alcanzan, según Sanz (1984), «una altura de más de dos veces el diámetro del centro; en cambio, en otros notosáuridos como *Paranotosaurus*, poseen apófisis espinosas de altura reducida». En *Claudiosaurus*, las espinas neurales están, como cita Carroll (1985), «notablemente desarrolladas» y también tiene «ranuras y aserraduras (grooves and ridges)». Es muy posible que la existencia de estos rasgos en *Claudiosaurus* y en los Pistosaurios se deba a una convergencia evolutiva.

o) Espinas neurales de las primeras vértebras caudales bajas (0), altas (1).

Este carácter es bastante importante porque puede ayudar a aclarar qué tipo de locomoción tenía este grupo de notosaurios. Tschanz (1989), relaciona estas espinas neurales con notosaurios porque el animal poseía una «cola nadadora», como ocurre en *Ceresiosaurus*. Tschanz (1989), cree que este carácter es una autapomorfía de este género. En los lariosáuridos, como se ha dicho anteriormente, debido a la peculiar posición en la que se han encontrado sus restos, es difícil poder medir la altura de las neuroespinas. En todas las especies de *Lariosaurus*, en las que éstas se han podido medir, resultan bajas (ver carácter anterior), excepto en el caso de *L. xingyiensis* (Rieppel, 2003). También son bajas en *Claudiosaurus*, *Nothosaurus* y *Paranotosaurus*.

p) El número de elementos por fila gastral es de tres (0), cinco (1).

Cada fila de la gastralía está compuesta por un hueso medial con forma de «V», y uno o dos laterales. Cuando hay dos pares laterales por segmento, éstos están enroscados entre sí. Este carácter es frecuentemente empleado; Peyer (1934), Romer (1954), Carroll *et al.* (1985), Rieppel (1987, 1998a y 1999), Sander (1989), Tschanz (1989) y Storrs (1991). Para este último autor, la condición plesiomórfica es tener cinco elementos por segmento. Para Rieppel (1999), la polaridad del carácter es la inversa, que es la que se seguirá en este análisis.

q) Costillas dorsales sin engrosar (0), costillas dorsales engrosadas (paquiosostosis) (1).

Algunos notosaurios tienen una paquiosostosis pronunciada en sus costillas (se cree que para tener una flotabilidad negativa, necesaria para su ambiente acuático), carácter que se ha usado muchas veces para definir el grupo; (Rieppel, 1987, 1994a y 1998a), Sander (1989) y Storrs (1991); en cambio, los reptiles plesiomórficos, como *Claudiosaurus*, carecen de ella. Zangerl (1935), sugiere que existen tres grados de diferenciación histológica dentro del engrosamiento de las costillas (en el caso de los paquipleurosaurios); prepaquiosostosis, paquiosostosis y postpaquiosostosis, que parecen reflejar una tendencia filogenética y, seguramente, también ontogenética, que se puede aplicar a los eusauropterigios. Así, por ejemplo, en el género *Nothosaurus* y en *Lariosaurus balsami* (Rieppel 1994a), en unos casos aparecen las costillas engrosadas y en otros, no. En *L. buzzii*, *L. valceresii* y en *Ceresiosaurus*, no se aprecia la paquiosostosis. En *L. curionii*, *L. xingyiensis* y en AM 024, sí.

Tablas de medidas del ejemplar AM 024

Autópodo Carpos	Longitud máxima	Longitud mínima	Diámetro	
Carpal distal dedo III D	7	—	6	
Carpal distal dedo IV D	8,3	—	8,3	
Carpal distal dedo V D	6,5	3,5	—	
Carpal Intermedium D	14	10,8	—	
Carpal ulnar D	12,5	10,9	—	
Carpal indet. mano izq.	8,5	—	8,5	

Metacarpos	Long.	Anchura prox.	Anchura dist.	Anchura med.
Metacarpo dedo I D	16	6,5	5	5
Metacarpo dedo II D	21	6	6	4
Metacarpo dedo III D	22	6	6	3,5
Metacarpo dedo IV D	21	6	5,5	3,5
Metacarpo dedo V D	15,5	6	5,5	4

Falanges	Long.	Anchura prox.	Anchura dist.	Anchura med.
Dedo I falange 1 D	7,5	4 ?	—	—
Dedo I falange 2 D	4	—	—	—
Dedo II falange 1 D	9,5	4,5	4,8	3,8
Dedo II falange 2 D	7	3,8	3,5	3,3
Dedo II falange 3 D	5,5	—	—	—
Dedo II falange 4 D	3,8	3,8	3,8	3,8
Dedo II falange 5 D	1,5	1,5	1,5	1,5
Dedo III falange 1 D	10,5	5	4,5	4
Dedo III falange 2 D	7,8	3,8	4	3,5
Dedo III falange 3 D	5,5	4	4	3,3
Dedo III falange 4 D	3,5	3,5	3,5	3,5
Dedo III falange 5 D	1,5	1,5	1,5	1,5
Dedo III falange 6 ? D	1	1	1	1
Dedo IV falange 1 D	10	4,8	5	3,5
Dedo IV falange 2 D	1,5	1,5	1,5	1,5
Dedo IV falange 3 D	1,5	1,5	1,5	1,5
Dedo V falange 1 D	7,5	5	4,5	4,5
Dedo V falange 2 D	4,5	3,5	2	3
Autop. indet. mano izq.	22	—	8,5 ?	—
Autop. indet. mano izq.	17,5	—	7	—

Zeugópodo	Long.	Anchura prox.	Anchura dist.	Anchura med.
Ulna izquierda	43,5	—	—	—
Ulna derecha	44,5	19,5	17,8	16
Radio izquierdo	—	—	—	—
Radio derecho	45,5	18	14	7

Estilópodo	Long.	Anchura prox.	Anchura dist.	Anchura med.	Esqueleto axial	Long.	Anchura prox.	Anchura dist.	Anchura med.
Húmero derecho	99,3	35	27,5	23	Vértebra 12				
Fémur derecho	80,1	28	15,5 ?	8	Centro vertebral	16,5	23,5 ?	—	—
					Neuroapófisis	41 ? Alt.	10 ?	15,5	—
					Neuroapófisis + centro	70,5 Alt.	—	—	—
					Costilla	—	7	—	4
					Vértebra 13				
					Centro vertebral	—	20 ?	—	—
					Neuroapófisis	40,5 Alt.	9,5 ?	13,5	—
					Neuroapófisis + centro	68 ? Alt.	—	—	—
					Costilla izq. (ósea)	—	—	—	7,5
					Vértebra 14				
					Centro vertebral	—	—	—	—
					Neuroapófisis	39 ? Alt.	9 ?	15,5	—
					Neuroapófisis + centro	64 ? Alt.	—	—	—
					Costilla derecha	—	6,5	—	—
					Costilla izq. (ósea)	—	—	—	7,5
					Vértebra 15				
					Centro vertebral	—	—	—	—
					Neuroapófisis	34,5 Alt.	—	16,5	—
					Neuroapófisis + centro	63 ? Alt.	—	—	—
					Costilla derecha	—	—	—	6
					Costilla izq. (ósea)	—	—	—	7 ?
					Vértebra 16				
					Centro vertebral	—	—	—	—
					Neuroapófisis	—	—	14	—
					Vértebra 17				
					Centro vertebral	—	—	—	—
					Neuroapófisis	—	—	15	—
					Costilla	—	—	—	5
					Vértebra 18				
					Neuroapófisis	—	11,5 ?	15,5	—
					Vértebra 19				
					Neuroapófisis	—	10 ?	16 ?	—
					Costilla	—	—	—	5
					Vértebra 20				
					Neuroapófisis	—	10 ?	16 ?	—
					Costilla	—	—	—	6
					Vértebra 21				
					Neuroapófisis	29 ? Alt.	9,5 ?	15	—
					Costilla	—	—	—	5,5 ?
					Vértebra 22				
					Neuroapófisis	—	7,5 ?	13,5	—
					Costilla	—	—	—	6
					Vértebra 23				
					Neuroapófisis	—	—	—	14
					Costilla	—	—	—	4,5
					Vértebra 24 (¿sacra?)				
					Neuroapófisis	—	—	14	—
					Longitud total dorsal	415	—	—	—
					<i>Elementos sacros</i>				
					Vértebra 1				
					Centro vertebral	14,5 ?	—	—	—
					Neuroapófisis	—	—	13,5	—
					Vértebra 2				
					Centro vertebral	12 ?	—	—	—
					Neuroapófisis	—	—	12	—
					Vértebra 3				
					Centro vertebral	20,5 ?	—	—	—
					Neuroapófisis	—	—	22,5	—
					Vértebra 4				
					Neuroapófisis	—	—	18	—
					Vértebra 5 (¿caudal?)				
					Centro vertebral	14,5 ?	—	—	—
					Neuroapófisis	—	—	16	—
					Longitud total sacra	96	—	—	—

Esqueleto axial	Long.	Anchura prox.	Anchura dist.	Anchura med.	Esqueleto axial	Long.	Anchura prox.	Anchura dist.	Anchura med.
<i>Elementos caudales</i>					Vértebra 17				
Vértebra 1					Centro vertebral	12,5	—	—	14,5
Centro vertebral	14 ?	—	—	—	Neuroapófisis	24 Alt.	—	5,5	—
Costilla derecha	27	—	—	8,5	Neuroapófisis + centro	38,5 Alt	—	—	—
Vértebra 2					Vértebra 18				
Centro vertebral	13 ?	28	—	—	Centro vertebral	12	—	—	12
Costilla izquierda	19,5	25 ?	—	9,5	Neuroapófisis	23 Alt.	—	—	4,5
Vértebra 3					Neuroapófisis + centro	35 Alt	—	—	—
Centro vertebral	13	—	—	25 ?	Arco hemal	8	—	—	8
Costilla izquierda	21	—	—	10	Vértebra 19				
Costilla derecha	22,5	—	—	8	Centro vertebral	12	—	—	15,5
Vértebra 4					Neuroapófisis	17 Alt	—	6	—
Centro vertebral	13	—	—	22	Neuroapófisis + centro	32,5 Alt	—	—	—
Costilla izquierda	23	—	—	9	Arco hemal	7,5	—	—	5
Costilla derecha	23	—	—	8,5	Vértebra 20				
Vértebra 5					Centro vertebral	11,5	—	—	11,5
Centro vertebral	13	—	—	23,5	Neuroapófisis	17 Alt.	—	5,5	—
Costilla izquierda	18	—	—	9	Neuroapófisis + centro	28 Alt.	—	—	—
Costilla derecha	21	—	—	8	Arco hemal	7	—	—	6
Vértebra 6					Vértebra 21				
Centro vertebral	—	—	—	24	Centro vertebral	11 ?	—	—	12
Costilla derecha	18 ?	—	—	8	Neuroapófisis	16 Alt.	—	—	—
Vértebra 7					Neuroapófisis + centro	26,5 Alt.	—	—	—
Centro vertebral	—	—	—	—	Arco hemal	7	—	—	6 ?
Costilla izquierda	—	—	—	—	Vértebra 22				
Costilla D. ¿A. hemal?	14,5	—	—	—	Centro vertebral	12	—	—	11,5
Vértebra 8					Neuroapófisis	16 Alt.	—	4,5	—
Arco hemal	—	11	8	—	Neuroapófisis + centro	25 Alt	—	—	—
Vértebra 9					Longitud total caudal	300	—	—	—
Centro vertebral	—	—	—	—	Longitud total ejemplar	938	—	—	—
Vértebra 10									
Centro vertebral	—	—	—	—	Cintura pectoral	Longitud total	Anchura del área glenoidea	Anchura medial	Anchura del área sinfisiaria
Vértebra 11									
Centro vertebral	—	—	—	13	Coracoides	68	45	25	42
Arco hemal	11,5	—	—	6					
Vértebra 12					Cintura pectoral	Longitud total	Anchura del área craneal	Anchura medial	Anchura del área sinfisiaria
Centro vertebral	12	—	—	12					
Neuroapófisis	31 Alt.	—	—	—	Escápula	37	18,5	25	37 ?
Neuroapófisis + centro	42,5 Alt	—	—	—					
Arco hemal	11,5	—	—	6,5	Cintura pectoral	Anchura medial	Anchura del área escapular	Anchura máxima	Anchura del área inter-clavicular
Vértebra 13									
Centro vertebral	13	—	—	12,5	Clavícula	15	21	22	18
Neuroapófisis	30,5 Alt	—	9,5	—					
Neuroapófisis + centro	43 Alt.	—	—	—	Cintura pélvica	Longitud total	Anchura medial	Anchura del área caudal	
Arco hemal	11	—	—	7					
Vértebra 14					Isquion	37,5 ?	18,5	28,5	
Centro vertebral	13	—	—	11					
Neuroapófisis	31 Alt.	—	9,5	—					
Neuroapófisis + centro	44 Alt.	—	—	—					
Vértebra 15									
Centro vertebral	11,5	—	—	—					
Neuroapófisis	31 Alt.	—	9,5	—					
Neuroapófisis + centro	42 Alt.	—	—	—					
Vértebra 16									
Centro vertebral	10,5	—	—	12					
Neuroapófisis	28 Alt.	—	7	—					
Neuroapófisis + centro	40 Alt.	—	—	—					