

Un dinosaurio saurópodo (Titanosauria) en el Cretácico superior de Cubilla, Soria (España)

A sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Cubilla, Soria (Spain)

X. Pereda Suberbiola(*) y J.I. Ruiz-Omeñaca(**)

(*) Universidad del País Vasco/EHU, Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Apartado 644, 48080 Bilbao y Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris, Francia. E-mail: gpbmubej@lg.ehu.es

(**) Universidad de Zaragoza, Departamento de Ciencias de la Tierra, Área de Paleontología, 50009 Zaragoza, España. E-mail: jiguiz@posta.unizar.es

ABSTRACT

An isolated sauropod vertebra from the Late Cretaceous of Cubilla (Soria, Spain), described originally in 1957 by Lapparent and collaborators, has recently been rediscovered in the collections of the Muséum National d'Histoire Naturelle of Paris. The specimen was recovered from fluvial clays of the „Garumnian facies“ (Santibañez del Val Formation sensu Floquet, Maastrichtian in age). It is a posterior caudal vertebra characterised by a subrectangular centrum that has nearly flat ventral and lateral surfaces. The presence of a neural arch situated on the anterior part of the centrum is a synapomorphy of Titanosauriformes. The Cubilla vertebra is roughly similar to those of basal titanosaurs in having an amphicoelous centrum, in contrast to the procoelous caudals of the Titanosauridae. It is here referred to Titanosauria indet.

Key words: Sauropoda, Titanosauria, Late Cretaceous, Soria, Spain.

Geogaceta, 30 (2001), 175-178
ISSN:0213683X

Introducción

En 1957, A.F. de Lapparent y colaboradores publicaron el hallazgo de restos fósiles de dinosaurios en el Cretácico superior de Cubilla (Soria). El material consistía en una vértebra caudal de un saurópodo, atribuida al titanosaurio *Hypselosaurus*, y una vértebra dorsal, un fragmento de fémur y otro de tibia de un ornitópodo, identificados como pertenecientes a *Rhabdodon*. En la publicación original sólo se figuraban los restos asignados a *Rhabdodon* (Lapparent *et al.*, 1957: figs. 1-3). El carácter fragmentario del material y el hecho de que estuvieran en paradero desconocido impedía confirmar las identificaciones hechas por Lapparent y colaboradores.

Recientemente, con motivo de la revisión y estudio de la colección Lapparent de restos de dinosaurios provenientes de yacimientos ibéricos, conservados en el Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) de París, se ha podido localizar la vértebra de saurópodo de Cubilla. Esta vértebra se depositó originalmente en el Institut Catholique de París

hasta febrero de 1971, fecha en la que Lapparent hizo donativo, junto con otro material de dinosaurio procedente de varias provincias españolas, al MNHN de París, según consta en el inventario de este museo con el número de catálogo 1972/3 (Ruiz-Omeñaca, 2000).

La etiqueta de la caja que contiene la vértebra de saurópodo dice: «*Hypselosaurus* nov. sp., vertèbre caudale postérieure, Danién, Cubilla (Province de Soria), Espagne, A.F. de Lapparent, 1956.» De la etiqueta se deduce que Lapparent pensó que la vértebra pertenecía a una nueva especie de titanosaurio, aunque no llegara a publicarlo. No obstante, la presencia de «*Hypselosaurus* nov. sp. (Diplodocidae)» en Cubilla ha sido citada por Bataller (1960). La única mención posterior a esta vértebra es la de Le Loueff (1993, p. 109), quien la asigna a un Titanosauridae indet.

Contexto geográfico y geológico

El yacimiento fue descubierto entre Cubilla y Cubillos en 1956, al realizar la Hoja geológica de Fuentearmegil, actual-

mente Hoja de San Leonardo de Yagüe (Quintero Amador *et al.*, 1981). Lapparent *et al.* (1957: p. 62) dicen lo siguiente sobre el hallazgo del material fósil: «a 2 km al sur de Cubilla, la carretera corta en trinchera el Danés de capas plegadas que suceden el Senonense [sic] vertical. En arcillas blancas y violáceas, situadas inmediatamente debajo de una caliza litográfica blanca característica, hemos encontrado restos óseos de dinosaurios y recogido algunos en los desmontes de carretera, la cual ha debido cortar un yacimiento que de otra manera no sería visible en superficie». Los mismos autores señalaban la presencia, en los mismos niveles geológicos y en los alrededores de Cubilla, de fósiles de moluscos, concretamente del gasterópodo *Lychnus*. Y añadían: «estas facies lacustres son típicas del Danés continental o Garumnense [sic] en sentido estricto» (Lapparent *et al.*, 1957). Conviene recordar que hasta 1960, año en el que se celebró el Congreso Geológico Internacional de Copenhague, se consideraba que el Daniense (antiguamente «Danés») era el último piso del Cretácico y que los restos de dinosaurios

en las facies continentales «garumnien-ses» de la Península ibérica y del «Rognacien» del sur de Francia eran de edad Daniense (Jeletzky, 1960, 1962). Sin embargo, años más tarde, Quintero Amador *et al.* (1981) sitúan el yacimiento de Cubilla en el Paleoceno.

Según Quintero Amador *et al.* (1981, 1982), el hallazgo se produjo en facies del Garumniense, concretamente en el «Subtramo medio de calizas de Gasterópodos y pisolitos», formado en llanuras de barro dentro de un medio supramareal dulceacuícola (lacustre). Estos autores citan gasterópodos continentales en este subtramo (*Melania* sp. y *Lychnus sanchezi*). Según el mapa de la Hoja de San Leonardo de Yague (realizado en 1977 por I. Quintero, H. Mansilla y R. Rey), el yacimiento se encontraría dentro de la unidad de «Calizas de *Lychnus* y pisolitos».

El yacimiento de Cubilla se sitúa en el borde sur de la Sierra de los Cameros, en la parte septentrional de la Cordillera Ibérica. El sinclinal al que hacen referencia Lapparent *et al.* (1957) es el sinclinal de Arganza-Cubillos, como señala Floquet (1991: fig. 11, p. 26). Este último autor sitúa los restos de dinosaurios descritos por Lapparent y colaboradores en la base de la Formación Santibañez del Val (considerada como Paleoceno en Pol *et al.*, 1992) y, más concretamente, en arcillas arenosas y areniscas de relleno de canal del Miembro Valdelacasa (Floquet, 1991: fig. 278, p. 765). Estas facies terrígenas caracterizan pequeños canales fluviales y de llanura de inundación. Según Floquet (1991: p. 764), la malacofauna indica una edad Maastrichtiense (la presencia de *Lychnus ellipticus* y la ausencia de especies grandes, como *L. bourguignati* y *L. vidali*, estaría a favor de una edad Maastrichtiense inferior).

Paleontología sistemática

Dinosauria Owen, 1842
 Sauropodomorpha Huene, 1932
 Sauropoda Marsh, 1878
 Titanosauriformes Salgado, Coria y Calvo, 1997
 Titanosauria Bonaparte y Coria, 1993
 Titanosauria indet.

Material. MNHN 1972-3 partim, una vértebra caudal posterior (Fig. 1).

Procedencia y edad. 2 km al sur de Cubilla (Soria); arcillas arenosas de la Formación Santibañez del Val, Maastrichtiense (*sensu* Floquet, 1991).

Descripción

La descripción de la vértebra proporcionada por Lapparent *et al.* (1957) es muy sucinta: «vértebra caudal posterior, alargada y amphicoélica, de 9 cm, debía pertenecer a un saurópodo herbívoro bastante grande del género *Hypselosaurus Matheron*», por lo que en este trabajo se describe y discute con detalle.

Se trata de una vértebra caudal posterior que conserva el centro y la base del arco neural, y carece de procesos transversos (Fig. 1). Los bordes de la superficie articular anterior y los bordes dorsal y lateral izquierdo de la superficie articular posterior, así como parte de la superficie posterolateral izquierda del centro, están rotos, lo que permite observar el tejido esponjoso, que no presenta estructura cancelar (en celdilla). La pieza está recubierta en algunas zonas por una costra ferruginosa de color amarillento-rojizo y una matriz grisácea. El centro es dos veces más largo que ancho o alto. La superficie articular posterior es oval y más ancha que alta. El centro es anficélico, siendo la superficie articular anterior más cóncava que la posterior. Las superficies articulares están ligeramente inclinadas hacia adelante en vista lateral, de tal modo que el borde dorsal está situado en posición anterior con respecto al borde ventral. Las superficies laterales del centro son casi planas, ligeramente cóncavas en sentido longitudinal y convexas dorsoventralmente. La superficie ventral es muy ligeramente cóncava longitudinalmente, convexa transversalmente en la zona media, y plana o ligeramente cóncava transversalmente en los extremos. No se observan facetas para los arcos hemales (chevrones), pero esto puede ser debido a rotura (borde anterior) o a la presencia de una costra de óxidos (borde posterior); si existen, en el borde posterior estarían muy poco marcadas.

El arco neural está fusionado al centro y se inserta en la mitad anterior del mismo. El borde anterior de los pedicelos neurales está situado muy cerca del borde de la superficie articular. Aunque está cubierto por la costra, el canal neural es de pequeño tamaño. Por debajo de los pedicelos neurales, se observa un surco longitudinal poco profundo.

Medidas de la vértebra: longitud máxima del centro: 88 mm; longitud del centro medida en su base: 80 mm; altura total conservada de la vértebra: 57 mm; altura estimada de la superficie articular anterior: 38 mm; anchura estimada de la superficie articular anterior: 37 mm; altura de la superficie articular posterior: 40

mm; anchura estimada de la superficie articular posterior: 45 mm; longitud conservada del arco neural: 37 mm; dimensiones máximas del surco lateral infrapedicélico: 32 mm (longitud) y 10 mm (altura).

Discusión

La forma general de la vértebra de Cubilla (centro alargado, ausencia de pleurocelos, de procesos transversos y posible ausencia de facetas para los chevrones) indica que se trata de una caudal posterior. La posición anterior del arco neural permite asignarla a los saurópodos y, más concretamente, a los Titanosauriformes (Salgado *et al.*, 1997). Este clado se caracteriza, entre otras sinapomorfías, por la presencia de arcos neurales implantados en la parte anterior en los centros caudales medios y posteriores. En otros saurópodos, como camarasáuridos y diplodócidos, el arco neural se sitúa en la parte media del centro. Según Salgado *et al.* (1997), los Titanosauriformes reúnen a *Brachiosaurus*, *Chubutisaurus* y los Titanosauria, incluyendo las formas primitivas *Andesaurus* y *Malawisaurus*. Por su parte, Wilson y Sereno (1998) consideran que los Titanosauriformes incluyen a los Brachiosauridae y al clado Somphospondyli, compuesto a su vez por *Euhelopus* y los Titanosauria.

Lejos de un consenso, los términos Titanosauridae, Titanosauroida y Titanosauria han sido utilizados por diferentes autores para describir titanosauriformes con vértebras caudales procélicas (Powell, 1986; Salgado *et al.*, 1997; Upchurch, 1998; Wilson y Sereno, 1998; Sanz *et al.*, 1999). Como señala Gomani (1999), la procelia de las vértebras caudales no permite identificar con seguridad a un miembro de los Titanosauria (ejemplo: *Mamenchisaurus*) y, por otra parte, algunos saurópodos titanosaurios poseen vértebras caudales opistocélicas (*Opisthocoelicaudia*). La presencia de vértebras caudales procélicas ha sido considerada un carácter diagnóstico de los Titanosauridae (Lydekker, 1893). No obstante, Powell (1986) advierte que "puede haber ocasionalmente algún elemento anficélico en la porción distal de la cola". Bonaparte y Coria (1993) erigieron el taxón Titanosauria para acomodar aquellas formas primitivas que no presentan algunos caracteres típicos de Titanosauridae, como la procelia en las vértebras caudales, y definieron la familia Andesauridae para incluir al género *Andesaurus*. Algunos autores han seguido esta propuesta (Upchurch, 1998), pero la mayoría rechazan la validez taxonómi-

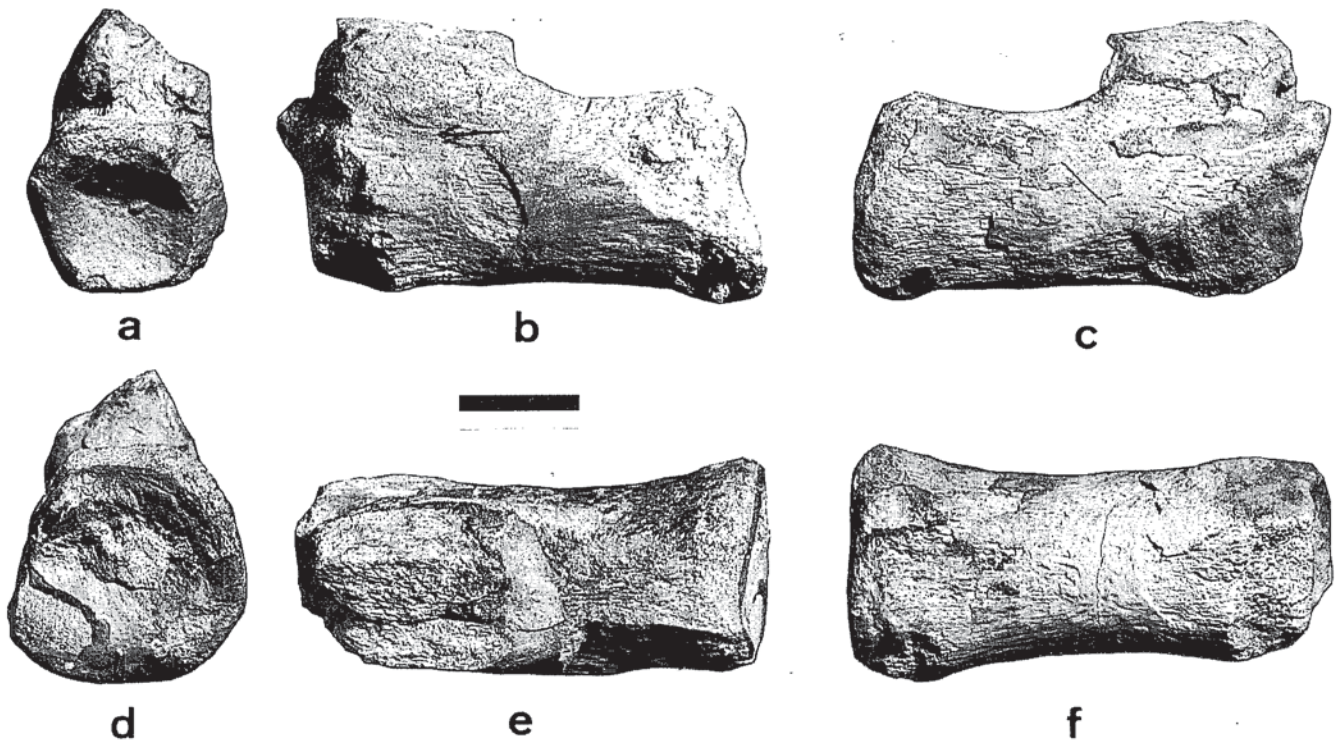


Fig. 1.- MNHN 1972/3 partín, vértebra caudal posterior, Titanosauria indet., Cubilla (Soria, España), Formación Santibañez del Val, Maastrichtiense. Vistas: a, anterior; b, lateral izquierda; c, lateral derecha; d, posterior; e, dorsal; f, ventral. Escala: 2 cm.

Fig. 1.- MNHN 1972/3 partín, posterior caudal vertebra, Titanosauria indet., Cubilla (Soria, Spain), Santibañez del Val Formation, Maastrichtian. Views: a, anterior; b, left lateral; c, right lateral; d, posterior; e, dorsal; f, ventral. Scale bar: 2 cm.

ca de los Andesauridae y consideran que *Andesaurus* y *Malawisaurus* son titanosaurios primitivos, es decir no pertenecen al clado Titanosauridae (Salgado *et al.*, 1997; Calvo, 1999; Gomani, 1999).

Recientes descubrimientos sugieren que la forma de los centros caudales medios (y posteriores) puede variar entre los titanosaurios: al menos algunos de ellos tienen centros procélicos, anficélicos y/o incluso opistocélicos (González Riga y Calvo, 1999). Los titanosaurios primitivos como *Malawisaurus* (Jacobs *et al.*, 1993) y *Andesaurus* (Calvo y Bonaparte, 1991; Calvo, 1999) presentan centros caudales anteriores procélicos y centros medios y posteriores ligeramente anficélicos o platicélicos (Calvo, 1999). Por su parte, los saltasaurinos (*Saltasaurus*, *Neuquensaurus*) poseen vértebras caudales distales biconvexas, un carácter adquirido paralelamente por los diplodócidos (Wilson *et al.*, 1999).

El carácter anficélico de la vértebra de Cubilla permite diferenciarla de las caudales procélicas de los Titanosauridae (*Titanosaurus*, *Saltasaurus*, *Alamosaurus*, etc.). La presencia de centros anficélicos en la parte media y posterior de la cola es la condición primitiva observada en titanosaurios basales como *Andesaurus* y *Malawisaurus* (Calvo y Bonaparte,

1991; Jacobs *et al.*, 1993), por lo que la vértebra de Cubilla se asigna en este trabajo a Titanosauria indet. No obstante, se diferencia de las caudales medias y posteriores de *Andesaurus delgadoi* del Albiense-Cenomaniense de Patagonia porque el arco neural se implanta en posición anterior, mientras que en *Andesaurus* se localiza en posición centroanterior (Calvo y Bonaparte, 1991: fig. 4b). Otro tanto puede decirse de las caudales posteriores del braquiosaurio *Brachiosaurus brancai* del Jurásico superior de Tanzania (Janesch, 1950: lám. 3). La vértebra de Soria se parece globalmente a las caudales posteriores de *Malawisaurus dixeyi* del Cretácico inferior de Malawi (Gomani, 1999: fig. 1f). Sin embargo, se distingue de las mismas porque el centro de Cubilla es subrectangular y no redondeado en sección, con la superficie ventral casi plana (no curvada) en vista lateral y las superficies laterales muy poco convexas. Estas mismas características aparecen en las caudales posteriores de un titanosaurio basal de Malawi («undesignated morph 2» de Gomani, 1999: fig. 3d), *Andesaurus* (Calvo y Bonaparte, 1991) y «*Pleurocoelus*» sp. del Cretácico inferior de Texas (Langston, 1974: fig. 5a), éste último considerado un titanosaurio basal por Salgado y Calvo (1997). La presencia de

un surco longitudinal infrapedicélico parece observarse al menos en «*Pleurocoelus*» sp.

Los titanosaurios son los únicos saurópodos conocidos en el Cretácico final de Europa (Le Loeuff, 1992, 1993). En la Península Ibérica, el único titanosaurio descrito es *Lirainosaurus astibiae* del Campaniense superior del Condado de Treviño, que presenta vértebras caudales procélicas, incluidas las posteriores (Sanz *et al.*, 1999: lám. 3). Además, hay restos de titanosaurios en varios yacimientos del intervalo Campaniense-Maastrichtiense de las provincias de Huesca, Lérida, Segovia y Valencia (véanse referencias en Pereda Suberbiola, 1999). Aunque se ha citado la presencia de «*Hypselosaurus priscus*» e *Hypselosaurus* sp. en varios yacimientos ibéricos (Lapparent y Aguirre, 1956; Lapparent *et al.*, 1957; Casanovas *et al.*, 1987; Masriera y Ullastre, 1988), Le Loeuff (1992) considera que este taxón es un *nomen dubium* y que el material tipo («Rognacien» de Provenza), que incluye vértebras caudales posteriores procélicas, debe asignarse a un Titanosauridae indet. Con excepción de los restos atribuidos a *Lirainosaurus*, el material vertebral ibérico es muy escaso (Sanz y Buscalioni, 1987; Casanovas y Santafé, 1993; Casanovas *et al.*, 1987,

1995) y todas las vértebras caudales descubiertas, incluidas las caudales posteriores, poseen centros procélicos.

La presencia de vértebras caudales procélicas es un carácter que se observa en otros titanosaurios europeos, como *Ampelosaurus* del Cretácico final de Languedoc (Le Loeuff, 1995), *Magyarosaurus* del Cretácico final de Transilvania (Huene, 1932), e *Iuticosaurus* del Cretácico inferior de la Isla de Wight (Le Loeuff, 1993). Le Loeuff (1992) indica que los centros caudales distales de *Magyarosaurus* pueden ser anficélicos debido a un problema de osificación (véase Nopcsa, 1915: lám. 3, figs. 6-7). El material de «*Macrurosaurus*», del Cretácico inferior de la región de Cambridge, incluye vértebras caudales anteriores procélicas y caudales posteriores, algunas de ellas procélicas y otras anficélicas con un arco neural situado en posición central (Le Loeuff, 1992). Según Le Loeuff (1993), este material pertenecería a dos saurópodos distintos, siendo uno de ellos un Titanosauridae indet.

La clasificación de una vértebra aislada exige precaución. Siguiendo a Powell (1986) y Le Loeuff (1992), no puede descartarse que la vértebra de Cubilla sea de un titanosáurido, pero la escasa evidencia disponible sugiere que la vértebra de Cubilla pertenece a un titanosauriforme y, más concretamente, a un miembro primitivo del clado Titanosauria, que sería diferente a *Lirainosaurus*.

Conclusión

La reciente revisión de la colección Lapparent de restos fósiles de dinosaurios ibéricos, conservada en el Muséum National d'Histoire Naturelle de París, ha permitido localizar una vértebra de saurópodo del Cretácico superior de Cubilla (Soria), descrita como perteneciente al género *Hypselosaurus* por Lapparent y colaboradores en 1957. Según Floquet (1991), el yacimiento de Cubilla se sitúa en el sinclinal de Arganza-Cubillos, concretamente en la base de la Formación Santibañez del Val (Miembro Valdelacasa), en arcillas arenosas y areniscas de relleno de canal, cuya malacofauna indica una edad Maastrichtiense. Se trata de una vértebra caudal posterior caracterizada por un centro anficélico y un arco neural en posición anterior. Esta última característica permite asignarla a los saurópodos titanosauriformes. El carácter anficélico la excluye en principio de la familia Titanosauridae. En ausencia de material más completo, las comparaciones efectuadas sugieren que la vértebra de Soria pertenece

a un titanosaurio basal distinto de *Lirainosaurus*, el único titanosaurio descrito en la Península Ibérica, por lo que se asigna a un Titanosauria indeterminado.

Agradecimientos

Nuestro agradecimiento a los Drs. Philippe Taquet (MNHN, París), Nathalie Bardet (CNRS-MNHN, París) y Marc Floquet (CNRS, Marsella) por su ayuda. Las fotografías son obra de Imanol Gaztambide. J.I. R.-O. agradece al Grupo de Estudios Masinos la concesión de una ayuda en el IV Concurso de Ayudas a la Investigación «Museo de Mas de las Matas» (1999), para el estudio de los restos de dinosaurios españoles donados por A.F. de Lapparent al MNHN de París.

Referencias

- Bataller, J.R. (1960): *Not. Com. Inst. Geol. Min. España*, 60: 141-164.
- Bonaparte, J.F. y Coria, R.A. (1993): *Ameghiniana*, 30: 271-282.
- Calvo, J.O. (1999): Proc. Second Gondwanan Dinosaur Symposium (Eds. Y. Tomida, T.H. Rich y P. Vickers-Rich). *Natl. Sci. Mus. Monogr.*, 15: 13-45.
- Calvo, J.O. y Bonaparte, J.F. (1991): *Ameghiniana*, 28: 303-310.
- Casanovas, M.L. y Santafé, J.V. (1993): *Treb. Mus. Geol. Barcelona*, 3: 67-80.
- Casanovas, M.L., Santafé, J.V., Sanz, J.L. y Buscalioni, A.D. (1987): *Estudios Geol., vol. extra Galve-Tremp*: 95-110.
- Casanovas, M.L., Santafé, J.V., Sanz, J.L. y Powell, J.E. (1995): *Estudios Geol.*, 51: 277-283.
- Floquet, M. (1991): *Mém. Géol. Univ. Dijon*, 14: 925 pp. (2 vol.)
- Gomani, E. (1999): Proc. Second Gondwanan Dinosaur Symposium (Eds. Y. Tomida, T.H. Rich y P. Vickers-Rich). *Natl. Sci. Mus. Monogr.*, 15: 235-248.
- González Riga, B.J. y Calvo, J.O. (1999): *VII Inter. Symp. Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Abstracts*, Buenos Aires, 29-30.
- Huene, F. von (1932): *Monogr. Geol. Paeont.*, (I) 4: 1-361.
- Jacobs, L.L., Winkler, D.A., Downs, W.R. y Gomani, E.M. (1993): *Palaeontology*, 36: 523-534.
- Janesch, W. (1950): *Palaeontographica*, suppl. 7 (3): 27-93.
- Jeletzky, J.A. (1960): Inter. Geol. Congr., Report XXIst Ses. Norden, Part V, Copenhagen: p. 25-40.
- Jeletzky, J.A. (1962): *Jour. Paleontol.*, 36: 1005-1018.
- Langston, W. (1974): *Geoscience and man*, 8: 77-102.
- Lapparent y Aguirre (1956): *C. R. somm. Soc. Géol. France*, 14: 261-262.
- Lapparent, A.F. de, Quintero, I. y Trigueros, E. (1957): *Not. Com. Inst. Geol. Min. España*, 45: 61-63.
- Le Loeuff, J. (1992): *Mém. Sci. Terre, Univ. Pierre et Marie Curie, París*, 273 pp. (inédita)
- Le Loeuff, J. (1993): *Rev. Paléobiol.*, vol. esp. 7: 105-117.
- Le Loeuff, J. (1995): *C. R. Acad. Sci. Paris*, 321 (IIa): 693-699.
- Lydekker, R. (1893): *An. Mus. La Plata*, 2: 1-14.
- Masriera, A. y Ullastre, J. (1988): *Acta Geol. Hisp.*, 23: 71-77.
- Nopcsa, F. (1915): *Mitt. Jb. Ungar. Geol. Reich.*, 23 (1): 1-24.
- Pereda Suberbiola, X. (1999): *Zubia*, 17: 259-279.
- Pol, C., Buscalioni, A. D., Carballeira, J., Francés, V., López Martínez, N., Maradat, B., Moratalla, J. J., Sanz, J. L., Sigé, B. y Villatte, J. (1992): *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 184: 279-314.
- Powell, J. (1986): *Tesis doctoral*, Univ. Nac. Tucumán, 340 pp. (inédita)
- Quintero Amador, I., Mansilla Izquierdo, H., Martínez Díaz, C., Barrio Cruz, S., García Cortés, A., Granados Granados, L., Zapardiel Palenzuela, J. M., Manso Casado, R. García, J. y Pajares López, A. (1981): *Memoria explicativa de la Hoja 348 (San Leonardo de Yagüe) del Mapa geológico Nacional a escala 1:50000, 2ª serie, 1ª ed.* IGME, 40 pp.
- Quintero Amador, I., Mansilla Izquierdo, H., Martínez Díaz, C., Barrio Cruz, S., Granados Granados, L., Zapardiel Palenzuela, J. M. y Josa Mutuberría, J. A. (1982): *Memoria explicativa de la Hoja 315 (Santo Domingo de Silos) del Mapa geológico Nacional a escala 1:50000, 2ª serie, 1ª ed.* IGME, 39 pp.
- Ruiz-Omeñaca, J.I. (2000): *Mas de las Matas*, 19: 39-102.
- Salgado, L. y Calvo, J.O. (1997): *Ameghiniana*, 34: 33-48.
- Salgado, L., Coria, R.A. y Calvo, J.O. (1997): *Ameghiniana*, 34: 3-32.
- Sanz, J. L. y Buscalioni, A. D. (1987): *IV Inter. Symp. Mesozoic Terrestrial Ecosystems*, Drumheller: 197-202.
- Sanz, J.L., Powell, J.E., Le Loeuff, J., Martínez, R. y Pereda Suberbiola, X. (1999): *Estudios Mus. Cienc. Nat. Álava*, 14 (núm. esp. 1): 235-255.
- Upchurch, P. (1998): *Zool. Jour. Linnean Soc.*, 124: 43-103.
- Wilson, J.A. y Sereno, P.C. (1998): *Jour. Vert. Paleontol.*, 18 (suppl. to 2): 1-68.
- Wilson, J.A., Martínez, R.N. y Alcober, O. (1999): *Jour. Vert. Paleontol.*, 19: 591-594.