

Presencia en Riodeva (Teruel) de la mayor vértebra caudal (Dinosauria, Sauropoda) de Europa

The biggest caudal vertebra (Dinosauria, Sauropoda) from Europe found in Riodeva (Teruel)

R. Royo-Torres y A. Cobos

Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis. Avenida Sagunto s/n 44002 Teruel. royo@dinopolis.com, cobos@dinopolis.com.

ABSTRACT

A big caudal vertebra from the Villar del Arzobispo Formation (Tithonian-Berriasian), found in Riodeva (Teruel, Spain), is described in this work. Its main characters are a transverse process deep, extending from the centrum to the neural arch, centra procoelus without condyle, centre with absence of spongy bone texture and lack of pleurocoels. The principal character is the cranio-caudal compression. This vertebra is similar to an isolated vertebra reported in the Cognac region (France) and to the vertebrae of both *Cetiosauriscus greppini* and *Cetiosauriscus stewarti*. The four aforementioned taxa would constitute a new clade included in Omeisauridae + (Jobaria + Neosauropoda).

Key words: Sauropoda, caudal vertebra, Tithonian-Berriasian, Riodeva, Teruel

Geogaceta, 38 (2005), 23-26
ISSN: 0213683X

Introducción

En el yacimiento La Cautiva 2 (Riodeva, Teruel) se han recuperado en superficie restos aislados de dinosaurio. Éste es uno de los más de 30 afloramientos con dinosaurios documentados en el término municipal de Riodeva durante los trabajos de prospección paleontológica desarrollados por la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis desde el año 2002. Hasta el momento se han citado restos de dinosaurios saurópodos, estegosáuridos y terópodos (Royo-Torres *et al.*, 2003), entre los que se ha descrito un ilion asignado a Diplodocidae indet. (Royo-Torres y Cobos, 2004). Riodeva se sitúa geológicamente al suroeste de la Cuenca del Maestrazgo, en la subcuenca denominada Sur-Ibérica. Los niveles de donde procede el centro vertebral son areniscas y microconglomerados pertenecientes a la Formación Villar del Arzobispo con una edad Titónico-Berriasiense (Luque *et al.*, 2005). Entre los fósiles recuperados en La Cautiva 2 destaca un gran centro vertebral de saurópodo que se describe a continuación.

Paleontología sistemática

Sauropoda MARSH, 1878
Eusauropoda UPCHURCH, 1995
Eusauropoda indet.

Material: RD-27-65R. Vértebra caudal (Fig.1)

Yacimiento: La Cautiva 2 (Riodeva, Teruel)

Edad: Titónico-Berriasiense

Descripción

El material fósil objeto de este estudio corresponde a una vértebra caudal anterior. Se ha recuperado el centro completo, parte de los procesos transversos y los pedicelos neurales. El centro es ligeramente elíptico con mayor desarrollo lateromedial que dorsoventral. La cara anterior es de mayor diámetro que la posterior. La vértebra se caracteriza por estar muy comprimida en sentido anteroposterior. Tiene una articulación ligeramente procélica, con la cara anterior cóncava y la posterior convexa, presentando en esta última una depresión en su zona central. En su cara ventral presenta una cresta o quilla de dirección anteroposterior y borde convexo. Las caras laterales y ventral están deprimidas, siendo su superficie cóncava en sentido anteroposterior. El interior es macizo, careciendo de cavidades neumáticas internas. Los procesos transversos presentan una orientación dorsolateral y tienen un gran desarrollo desde la mitad dorsal del centro y llegando hasta el arco neural. Los pedicelos ocupan la superficie dorsal del centro, situados en posición centrada y desarrollados ligeramente hacia la parte anterior. La ausencia de facetas para los chevrones y el gran

desarrollo de los procesos transversos indican que se trata de una vértebra caudal anterior, probablemente la primera o segunda. El carácter más diagnóstico es el escaso desarrollo anteroposterior del centro. Es significativo el tamaño de esta vértebra, cuyo diámetro supera el registrado actualmente en cualquier vértebra caudal anterior del registro europeo (ver Tabla I).

Análisis comparativo y discusión

La comparación de las características morfológicas de la vértebra se ha realizado teniendo en cuenta los caracteres diagnósticos propuestos en las últimas revisiones cladísticas de dinosaurios saurópodos realizadas por Wilson (2002) y Upchurch *et al.*, (2004) que se reconocen en RD-27-65R.

Sauropoda

La presencia de procesos transversos prominentes desarrollados desde el centro vertebral al arco neural permite incluir RD-27-65R en el clado Sauropoda (Wilson, 2002). La vértebra estudiada se diferencia de las vértebras caudales del saurópodo basal *Kotasaurus*, en que en este caso los procesos transversos triangulares tienen un escaso desarrollo dorsoventral (Yadagiri, 2001).

Eusauropoda

RD-27-65R se diferencia de los saurópodos pertenecientes al clado Eusauropoda

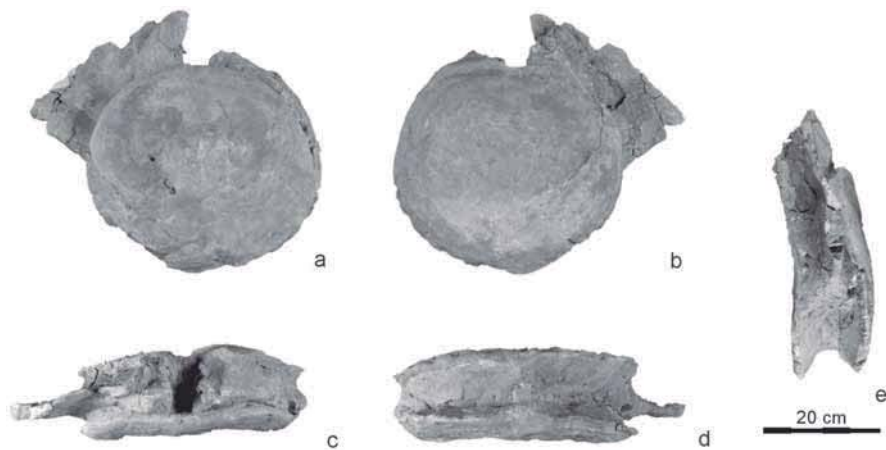


Fig. 1.- Vértebra caudal RD-27-65R en vista posterior (a), anterior (b), dorsal (c), ventral (d) y lateral izquierda (e).

Fig. 1.- Caudal vertebrae RD-27-65R. Caudal view (a), cranial view (b), dorsal view (c) ventral view (d) and lateral left view (e).

poda en que aquéllos tienen los centros caudales con mayor desarrollo dorsoventral, excepto *Omeisaurus* y *Cetiosaurus* (Tabla II), mientras que del género *Mamenchisaurus* es claramente distinta, además de por presentar RD-27-65R menor desarrollo dorsoventral por carecer de procelia con un cóndilo posterior (Young y Zhao, 1972).

Omeisauridae + (*Jobaria* + *Neosauropoda*)

La proporción entre la longitud anteroposterior del centro y la longitud dorsoventral (propuesta por Upchurch, 1998) tiene en RD-27-65R un valor similar al clado *Omeisauridae* + (*Jobaria* + *Neosauropoda*) de Wilson (2002) (Tabla III).

Dentro de este clado, el desarrollo de los procesos transversos tiene dos modelos. El primero consiste en procesos transversos triangulares, propio de *Macronaria* y *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903), y el segundo presenta procesos transversos con forma de ala de mariposa, característico del clado *Diplodocidae* + *Dicraeosauridae* (Wilson, 2002). La pérdida en parte de los procesos transversos impide comprobar el modelo en la caudal RD-27-65R, aunque se infiere que tendrían un gran desarrollo. Se puede descartar la asignación al clado *Diplodocinae* (McIntosh 1990; Calvo y Salgado, 1995; Wilson, 2002) por la ausencia de pleurocelos y de surco ventral en RD-27-65R.

Titanosauriformes

La posición del arco neural centrado separa la vértebra de Riodeva de los Titanosauriformes (Salgado *et al.*, 1997; Upchurch *et al.*, 2004), diferenciándose también en que éstos desarrollan fosas laterales de pequeño tamaño, descritas en *Veneno-*

saurus, *Brachiosaurus* (Tidwell *et al.*, 2001) y en *Cedarosaurus* (Tidwell *et al.*, 1999), estando ausentes en RD-27-65R.

Titanosauria

La vértebra RD-27-65R es procélica. Este carácter se desarrolla en diferentes grupos y taxones de Eusauropoda, Neosauropoda y Titanosauria (Bonaparte *et al.*, 2000). Un carácter diagnóstico relacionado con la articulación de las vértebras es la presencia de un cóndilo posterior desarrollado (Sanz *et al.*, 1999) que permite excluir a RD-27-65R de los titanosáurios ya que esta, carece de cóndilo posterior. Esto la separa del clado Lithos-

trota (Upchurch *et al.*, 2004), así cómo de *Malawisaurus* (Gomani, 1999), *Alamosaurus* (Lehman y Coulson, 2002), *Pellegrinisaurus* (Salgado, 1996) y *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977), que presentan caudales anteriores biconvexas. RD-27-65R difiere de *Saltasaurinae* por la ausencia de tejido esponjoso, carácter derivado y presente en las caudales anteriores de *Saltasaurus* y *Neuquensaurus* (Wilson, 2002).

Neosauropoda basal

Los resultados de la relación entre la longitud anteroposterior y la longitud dorsoventral indican que RD-27-65R estaría próxima a los neosauropodos basales como *Haplocanthosaurus* (Wilson, 2002) (Tabla III). Sin embargo, de este género se diferencia en que *Haplocanthosaurus* tiene morfología subcuadrada en los centros caudales, mientras que en el caso de Riodeva es elíptica. Se ha comparado con neosauropodos europeos como *Losillasaurus giganteus* (Casanovas *et al.*, 2001), *Lourinhasaurus alenquerensis* y el Titanosauriformes *Lusotitan atalaiensis* (Lapparent y Zbyszewski, 1957; Antunes y Mateus, 2003) diferenciándose mediante los valores de la relación longitud anteroposterior/longitud dorsoventral.

Se han encontrado caracteres semejantes en una vértebra caudal anterior aislada del Titónico de la región de Cognac (Francia), con proporciones (Tabla III y IV) y morfologías similares: cara anterior cóncava, caras laterales y ventrales profundas y

Taxón o ejemplar	M1	M2	M3	M4	Referencia
RD-27-65R	364	335	393	380	Este trabajo
<i>Seismosaurus</i> 8 ^o caudal (1-7 sin preparar)	320		394		Gillette, 1991
<i>Apatosaurus</i> YPM 1980	358		387		Ostrom y McIntosh, 1966
<i>Paralititan stromeri</i>	300		330		Smith <i>et al.</i> , 2001
<i>Lourinhasaurus alenquerensis</i>	300		300		Lapparent y Zbyszewski, 1957
<i>Losillasaurus giganteus</i>	330		230		Casanovas <i>et al.</i> , 2001
<i>Brachiosaurus altithorax</i>	280		330		Riggs, 1904
<i>Cetiosauriscus stewarti</i> BMNH R3078	270		280		Woodward, 1905
<i>Lusotitan atalaiensis</i>	240		260		Lapparent y Zbyszewski, 1957
<i>Cetiosaurus oxoniensis</i>	200		240		Upchurch y Martin, 2003
Vértebra de Cognac (juvenil)	210		205		Le Loeuff <i>et al.</i> , 1996
<i>Cetiosauriscus greppini</i>	111		119		Meyer y Thüring, 2003

Tabla I.- Medidas de vértebras caudales anteriores de saurópodos. M1: longitud dorsoventral anterior del centro; M2: longitud dorsoventral posterior del centro; M3: longitud lateromedial anterior del centro; M4: longitud lateromedial posterior del centro.

Table I.- Cranial caudal sauropod vertebrae measurements. M1: centrum height in cranial view; M2: centrum height in caudal view; M3: centrum width in cranial view; M4: centrum width in caudal view.

Género	Relación longitud D-V/longitud L-M	Referencia
<i>Mamenchisaurus</i>	1,67	Young y Zhao, 1972
<i>Losillasaurus</i>	1,4	Casanovas <i>et al.</i> , 2001
<i>Shunosaurus</i>	1,25	Zhang <i>et al.</i> , 1984
<i>Ferganasaurus</i>	1,19	Alifanov y Averianov, 2003
<i>Kotasaurus</i>	1,10	Yadagiri, 2001
<i>Cetiosaurus oxoniensis</i>	0,82 (primera)-1,16	Upchurch y Martin, 2003

Tabla II.- Relación entre la longitud dorsoventral (D-V) y la lateromedial (L-M) en caudales anteriores desarrolladas dorsoventralmente.

Table II.- Relation between height and width in cranial caudals with dorsoventral development.

cóncavas en sentido anteroposterior (Le Loeuff *et al.*, 1996). El grado de compresión anteroposterior tiene valores bajos tanto en la vértebra de Cognac como en RD-27-65R (Tabla IV). Solamente se diferencia en la cara posterior, que en nuestro ejemplar es ligeramente convexa y en la vértebra de Cognac es plana; esta variabilidad entra sin embargo dentro de lo habitual en la serie caudal, incluso dentro de un mismo individuo. Por ello, estas dos vértebras podrían pertenecer a un taxón similar. La asignación de la caudal de Cognac por Le Loeuff *et al.* (1996) a un camarasáurido indeterminado se considera dudosa y carece de elementos diagnósticos determinantes. Tampoco en la caudal de Riodeva se da el caso de una relación con *Camarasaurus* (McIntosh *et al.* 1996), pues RD-27-65R presenta un centro más comprimido en sentido dorsoventral.

Vértebras caudales similares a RD-27-65R se reconocen en niveles de edad más antigua; una de ellas es la vértebra caudal asignada a *Cetiosauriscus greppini* de Suiza, descrita también con una longitud anteroposterior corta y con una morfología anterior similar a la de RD-27-65R (Meyer y Thüring, 2003). Este saurópodo pertenece al Kimmeridgiense inferior y su principal diferencia es el tamaño, tres veces más pequeño que el de Riodeva (Tabla I), lo que hace poco probable que se trate de la misma especie (ya que ambos son individuos adultos). Sin embargo, pudieran tener una relación a nivel de grupo o formar parte de un mismo clado. El análisis del género *Cetiosauriscus* nos lleva a compararla con la especie *C. stewarti* del Calloviense de Inglaterra (Woodward, 1905; Charig, 1993) compartiendo con RD-27-65R la presencia de centros caudales elípticos, cóncavos en su parte anterior, ligeramente procélicos, y la presencia de una quilla redondeada, además de ser muy comprimidas en sentido anteroposterior. *Cetiosauriscus* es un género asignado a un Neosauropoda basal y relacionado con Diplodocoidea, según Wilson *et al.* (1999), considerado un Diplodocoidea

incertae sedis según Upchurch *et al.* (2004) ó incluso un género más primitivo relacionado con *Tehuelchesaurus*, *Omeisaurus* y *Mamenchisaurus* (Heathcote y Upchurch, 2003). Vista la similitud entre la vértebra caudal de Riodeva, la vértebra de Cognac y las de *Cetiosauriscus greppini* y *C. stewarti*, probablemente constituyan un clado situado en la base de Neosauropoda y relacionado con Diplodocoidea (como ya proponen Wilson *et al.*, 1999, en un análisis cladístico que incluye *Cetiosauriscus*) ó un grupo nuevo dentro del clado Omeisauridae + (*Jobaria* + Neosauropoda) (Heathcote y Upchurch, 2003; Wilson, 2002).

Las vértebras de Riodeva y de la región de Cognac comparten un gran diámetro del centro vertebral, siendo menor en el caso de la vértebra de Francia por tratarse de un ejemplar juvenil (Le Loeuff *et al.*, 1996). El tamaño de los ejemplares del Calloviense y del Kimmeridgiense es todavía mucho menor. El aumento de tamaño debió de ser una de las adaptaciones de este grupo durante el Titónico. El resto de vértebras caudales halladas en los saurópodos europeos muestra menor tamaño.

Por ello, RD-27-65R representa el centro caudal más grande descrito en Europa hasta el momento (ver Tabla I). Otros restos de saurópodos propuestos como pertenecientes a los mayores saurópodos de Europa son también fragmentarios y no han podido compararse entre sí, como es el caso de una vértebra cervical procedente del Cretácico Inferior de Isla de Wight asignada como *Brachiosauridae* indet. dentro de los Titanosauriformes (Naish *et al.*, 2004). Comparado con el registro en el resto del mundo, RD-27-65R supera a las caudales anteriores de grandes saurópodos como *Brachiosaurus* y *Apatosaurus* (Tabla I) pero es menor que las caudales anteriores de *Seismosaurus* (Gillette, 1991).

Conclusiones

La presencia de procesos transversos prominentes desarrollados desde el centro vertebral al arco neural permite incluir la vértebra RD-27-65R en el clado Sauropoda (Wilson, 2002). Los valores entre la longitud dorsoventral y longitud lateromedial del centro vertebral con 0,92-0,88 permiten separarla de Eusauropoda e incluirla dentro de Omeisauridae + (*Jobaria* + Neosauropoda) (Wilson, 2002). Dentro de este clado tiene caracteres que permiten separarlo de Diplodocinae, Titanosauriformes y Lithostrotia (Upchurch *et al.*, 2004). RD-27-65R comparte con *Cetiosauriscus stewarti*, *C. greppini* y una vértebra caudal de Cognac una marcada compresión anteroposterior de los centros caudales anteriores, ligera procelia y una cresta ventral convexa; estos cuatro saurópodos formarían parte de un clado propio dentro de Omeisauridae + (*Jobaria* + Neosauropo-

Género	Relación longitud D-V/longitud L-M	Referencia
<i>Haplocanthosaurus</i>	1	Hatcher, 1903
<i>Lourinhasaurus</i>	1	Lapparent y Zbyszewski, 1957
<i>Camarasaurus</i>	1	McIntosh <i>et al.</i> , 1996
<i>Brachiosaurus brancai</i>	0,9-1	Janensch, 1950
<i>Venenosaurus</i>	0,9	Tidwell <i>et al.</i> , 2001
	0,95-0,97	Le Loeuff <i>et al.</i> , 1996
<i>Lirainosaurus</i>	0,94	Sanz <i>et al.</i> , 1999
<i>Omeisaurus</i>	0,93	Feng <i>et al.</i> , 2001
<i>Apatosaurus</i>	0,94	Riggs, 1903
<i>Cetiosauriscus greppini</i>	0,92	Meyer y Thüring, 2003
<i>Lusottitan</i>	0,92	Lapparent y Zbyszewski, 1957
<i>Malawisaurus</i>	0,85-0,92	Gomani, 1999
<i>Opisthocealicaudia</i>	0,85-0,71	Borsuk-Bialynicka, 1977
<i>Epachosaurus</i>	0,83	Martinez <i>et al.</i> , 2004
RD-27-65R	0,82-0,92	Este trabajo
<i>Saltasaurus</i>	0,7	Powell, 1992
<i>Barosaurus</i>	0,65-0,7	Lull, 1919
<i>B. altithorax</i>	0,68	Riggs, 1903
<i>Cedarosaurus</i>	0,43-0,6	Tidwell <i>et al.</i> , 1999

Tabla III.- Relación entre la longitud dorsoventral (D-V) y la lateromedial (L-M) en caudales anteriores de proporción similar o comprimidas dorsoventralmente.

Table III.- Relation between height and width in cranial caudals with similar proportion or with transversal development.

Género	Longitud A-P/longitud D-V	Referencia
<i>Shunosaurus</i>	0,25	Zhang <i>et al.</i> , 1984
Vértebra de Cognac	0,26-0,3	Le Loeuff <i>et al.</i> , 1996
RD-27-65R	0,30	Este trabajo
<i>Cetiosauriscus stewarti</i>	0,37	Woodward, 1905
<i>Kotasaurus</i>	0,4 - 0,6	Yadagiri, 2001
<i>Cetiosaurus</i>	0,42	Upchurch y Martin, 2003
<i>Haplocanthosaurus</i>	0,44	Hatcher, 1903
<i>Apatosaurus</i>	0,51	Riggs, 1903
<i>Patagosaurus</i>	0,56	Bonaparte, 1986
<i>Camarasaurus</i>	0,57	McIntosh <i>et al.</i> , 1996
<i>B. altithorax</i>	0,58	Riggs, 1904
<i>B. brancai</i>	0,58	Janensch, 1950
<i>Diplodocus</i>	0,6	Osborn, 1899
<i>Venenosaurus</i>	0,67-0,73	Tidwell <i>et al.</i> , 2001
<i>Cedarosaurus</i>	0,7-0,86	Tidwell <i>et al.</i> , 1999
<i>Malawisaurus</i>	1,04	Gomani, 1999
<i>Janenschia</i>	1,09	Bonaparte <i>et al.</i> , 2000
<i>Saltasaurus</i>	1,5	Powell, 1992
<i>Lirainosaurus</i>	1,5	Sanz <i>et al.</i> , 1999

Tabla IV.- Relación entre la longitud anteroposterior y la altura dorsoventral en caudales anteriores.

Table IV.- Relation between length and height in cranial caudals.

da). Su rango temporal abarcaría, al menos, desde el Calloviense hasta el tránsito Jurásico-Cretácico en Europa. La vértebra RD-27-65R es hasta el momento la caudal anterior de dinosaurio de mayor tamaño que se ha registrado en Europa y una de las más grandes del mundo.

Agradecimientos

La actuación paleontológica corresponde al expediente 252/02/03/2004 de la Dirección General de Patrimonio Cultural del Gobierno de Aragón y el trabajo se ha desarrollado en el marco del proyecto FOCONTUR (Fósiles continentales turolenses-Foco turístico) de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis, financiado parcialmente por la Dirección General de Investigación, Innovación y Desarrollo del Gobierno de Aragón. Agradecemos la colaboración de la Diputación Provincial de Teruel, el Gabinete Geológico de dicha Diputación y del Ayuntamiento y población de Riodeva.

Referencias

Alifanov, V.R. y Averianov, A.O. (2003). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23, 2, 358-372.

Antunes M. T. y Mateus, O. (2003). *Comptes Rendues Palevol*, 2, 77-95.

Bonaparte, J.F. (1986). *Annales de Paléontologie*, 72, 4, 247 - 289.

Bonaparte, J. F., Heinrich, W. D. y Wild, R. (2000). *Palaeontographica Abteilung, A*, 256, 25-76.

Borsuk-Bialynicka, M. (1977). *Paleontologia Polonica*, 37, 1-64.

Charig, A.J. (1993). *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 50, 282-283.

Calvo, J.O. y Salgado L. (1995). *GAIA*, 11, 13-33.

Casanovas, M. L., Santafé, J. V. y Sanz, J. L.

(2001). *Paleontologia i Evolució*, 32-33, 99-122.

Feng, T., Xingsheng, J., Ximin, K. y Goujon, Z. (2001). *Research Works of Natural Museum of Zhejiang*, 128.

Gillette, D.D. (1991). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11, 417-433.

Gomani, E. M. (1999). En: *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium* (Y. Tomida, T.H. Rich y P. Vickers-Rich, Eds.). National Science Museum Monographs, Tokyo, 15, 235 - 248.

Hatcher, J. B. (1903). *Memoirs of the Carnegie Museum*, 2, 1-75.

Heathcote, J. y Upchurch, P. (2003). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23, 60A.

Jannensch, W. (1950). *Palaeontographica*, Suppl. 7, 27-93.

Lapparent, A. F. y Zbyszewski, G (1957). *Memoire Services Géologiques du Portugal*, 2, 1-61.

Le Loeuff, J., Buffetaut, E. y Merser, C. (1996). *Géologie de la France*, 2, 79-81.

Lehman, T.M. y Coulson, A.B. (2002). *Journal of Paleontology*, 76, 156-172.

Luque, L., Cobos, A., Royo-Torres, R., Espílez, E. y Alcalá L. (2005). *Geogaceta*, 38, 27-30.

Lull, R.S. (1919). *Memoirs of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 6, 1-42.

Martínez, R.D., Giménex, O., Rodríguez, J., Luna, M. y Lamanna, M.C. (2004). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24, 1, 107-120.

Marsh, O. C. (1878). *American Journal of Science*, Series 3, 411-416

McIntosh, J. S. (1990). En: *The Dinosauria* (D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska, Eds.). University of California press, 345-390.

McIntosh, J.S., Miller, W.E., Stadtman, K.L. y Gillette, D.D. (1996). *Bringham Young University Geology Studies*, 41, 73-115.

Meyer, C. A. y Thüring, B. (2003). *Comptes Rendus Palevol*, 2, 103-117.

Naish, D., Martill, D. M., Cooper, D. y Stevens,

K. A. (2004). *Cretaceous Research*, 25, 787-795.

Osborn, H. F. (1899). *Memoirs of the American Museum of Natural History*, 1, 199-208.

Ostrom, J.H. y McIntosh, J.S. (1966). *Marsh's dinosaurs*. The collections from Como Bluff, 388 p.

Powell, J. E. (1992). *Actas del segundo curso de paleontología en Cuenca*, 166-230.

Riggs, E. S. (1903). *Field Columbian Museum, Geological*, 2, 165-196.

Riggs, E. S. (1904). *Field Columbian Museum, Geological*, 2, 229-247.

Royo-Torres, R., Cobos, A., Alcalá, L. y Bello, Y. (2003). *Libro de resúmenes de las XIX Jornadas de Paleontología de la Sociedad Española de Paleontología*, 147.

Royo-Torres, R. y Cobos, R. (2004). *Geo-Temas*, 6, 59-62.

Salgado, L. (1996). *Ameghiniana*, 33, 355-365.

Salgado, L., Coria, R. A. y Calvo, J. O. (1997). *Ameghiniana*, 34, 3-32.

Sanz, J. L., Powell, J. E., Le Loeuff, J., Martínez, R. y Pereda-Suberbiola, X. (1999). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, 14, Núm. Espec. 1, 235-255.

Smith, J. B., Lamanna, M. C., Lacovara, K. J., Dodson, P., Smith, J. R., Poole, J. C., Gie-gengack, R. y Attia, Y. (2001). *Science*, 292, 1704-1706.

Tidwell, V., Carpenter, K. y Brooks, W. (1999). *Oryctos*, 2, 21-37.

Tidwell, V., Carpenter, K. y Meyer, S. (2001). En: *Mesozoic Vertebrate Life*. (D.H. Tanke y K. Carpenter Eds.). Indiana University Press, 139-165.

Upchurch, P. (1995). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 349, 365-390.

Upchurch, P. (1998). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 124, 43-103.

Upchurch, P. y Martin, J. (2003). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23, 1, 208-231.

Upchurch, P., Barrett, P.M. y Dodson, P. (2004). En: *The Dinosauria* (D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska Eds.). University of California Press, Berkeley, 259-322 p.

Wilson, J. A., Martínez, R. N. y Alcober, O. (1999). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19, 591-594.

Wilson, J.A. (2002). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136, 215-275.

Woodward, S. (1905). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1, 232-243.

Yadagiri, P. (2001). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21, 242-252.

Young, C. C. y Zhao, X. J. (1972). *Memoirs of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology*, Monograph Series, 8, 1-30.

Zhang, Y., Yang, D. y Peng, G. (1984). *Journal of the Chengdu College of Geology*, 2, 1-12.