

Nuevos datos sobre *Demandasaurus darwini* (Sauropoda, Rebbachisauridae)

FIDEL TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR¹, MARTIN JÁUREGUI VALMALA², XAVIER PEREDA-SUBERBIOLA³, PEDRO HUERTA⁴, JOSE IGNACIO CANUDO⁵

RESUMEN

Demandasaurus darwini es un dinosaurio saurópodo rebaquisáurido descrito en el Cretácico inferior (Barremiense superior-Aptiense inferior) de Salas de los Infantes (Burgos, España). El holotipo de *Demandasaurus*, MDS-RVII, se compone de material craneal y postcraneal, constituyendo el único rebaquisáurido incuestionable descrito en Eurasia. La presencia de *Demandasaurus* en Europa es una de las mejores evidencias de la dispersión de dinosaurios al final del Cretácico inferior entre Gondwana y Laurasia. La revisión del material del yacimiento Tenadas de los Vallejos II, donde se recuperó este taxón, ha permitido identificar dos centros vertebrales dorsales anteriores que asignamos a *Demandasaurus*. Son las primeras vértebras dorsales anteriores procedentes del yacimiento-tipo de este taxón. La serie vertebral dorsal anterior de rebaquisáuridos es poco conocida y cuenta con descripciones escasas e incompletas en la literatura. El presente estudio aporta datos novedosos sobre esa zona anatómica. La semejanza entre vértebras dorsales anteriores de *Demandasaurus* y un ejemplar del Barremiense inglés sin describir refuerza las hipótesis de que pudieran ser el mismo taxón.

Palabras clave: *Vértebras dorsales, Sauropoda, Sistemática, Barremiense*

Demandasaurus darwini is a rebbachisaurid sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous (Upper Barremian–Lower Aptian) of Salas de los Infantes (Burgos, Spain). The holotype specimen of *Demandasaurus*

¹ Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes y Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas (CAS), Plaza Jesús Aparicio 9, 09600 Salas de los Infantes, Burgos, España. fideltorcida@gmail.com *Autor de correspondencia

² Departamento de Botánica y Geología, Universitat de València, C. Dr. Moliner, 50, 46100 Burjassot, València, España. martin.jauregui1c@gmail.com

³ Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Geología, Apartado 644, 48080 Bilbao, España. xabier.pereda@ehu.es

⁴ Departamento de Geología, Universidad de Salamanca. phuerta@usal.es

⁵ Grupo Aragosaurus-IUCA, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, 50009 Zaragoza. España. jicanudo@unizar.es

DOI: <https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.12>

includes both cranial and postcranial material and represents the only unquestionable rebbachisaurid taxon described from Europe and Asia. The presence of Demandasaurus in Europe provides key evidence for dinosaur dispersal between Gondwana and Laurasia toward the end of the Early Cretaceous. A recent reexamination of material from Tenadas de los Vallejos II, the locality where the taxon was discovered, has led to the identification of two anterior dorsal vertebral centra, which we attribute to Demandasaurus. These represent the first anterior dorsal vertebrae reported from the type locality of the species. The anterior dorsal vertebrae of rebbachisaurids are poorly known, with few and often incomplete descriptions available in the literature. This study provides new data on this poorly understood anatomical region. The similarities between the anterior dorsal vertebrae of Demandasaurus and those of a yet undescribed specimen from the English Barremian support the hypothesis that they may belong to the same taxon.

Key words: Dorsal vertebrae, Sauropoda, Systematics, Barremian

1. INTRODUCCIÓN

Los rebaquisáuridos constituyen un grupo de saurópodos diplodocoideos con representación en Gondwana (América del Sur, África) y Laurasia (Europa), desde la parte media del Cretácico inferior hasta la parte baja del Cretácico superior (Salgado *et al.* 2006; Sereno *et al.* 2007; Carballido *et al.* 2012; Fanti *et al.* 2013; Wilson y Allain 2015). Debido a la escasez o el carácter fragmentario de sus restos fósiles, existen todavía muchos interrogantes sobre el origen, filogenia y diversidad interna del grupo. Filogenéticamente es un grupo con origen hipotético en el Jurásico medio, pero hasta el momento no se han descrito rebaquisáuridos inequívocos de esa edad (Fanti *et al.*, 2015; Xu *et al.*, 2018). Este grupo tiene una gran importancia paleobiogeográfica, al permitir documentar importantes procesos de dispersión en Gondwana y en Laurasia, o entre ambos supercontinentes (Dalla Vecchia 1999; Pereda-Suberbiola *et al.*, 2003; Sereno *et al.*, 2007; Canudo *et al.*, 2009; Mannion 2009; Fanti *et al.*, 2015).

Uno de los taxones que mejor ilustra la dispersión de los rebaquisáuridos entre Gondwana y Laurasia es *Demandasaurus* (Canudo *et al.*, 2009; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2012). *Demandasaurus* es el único taxón incuestionable rebaquisáurido descrito en Eurasia, aunque no son los únicos restos conocidos de este grupo en Laurasia. Por una parte, hay material sin atribución genérica descrito del Barremiense inglés, (Larkin *et al.*, 2019); y por otra, está *Histriasaurus boscarolii* del Hauteriviense de Italia (Dalla Vecchia, 1998). Sin embargo, *Histriasaurus* es un taxón gondwánico, ya que en el Cretácico inferior la Placa Apúlica formaba parte de Gondwana, no de Laurasia (Canudo *et al.*, 2009). *Demandasaurus* es también probablemente el único Rebbachisauridae de Laurasia si se considera que las atribuciones al grupo de *Xenoposeidon proneneukos* (Taylor, 2018) y de *Maraapunisaurus fragillimus* (Carpenter, 2018) son discutibles. En el caso de *Xenoposeidon* la descripción se basa en material muy fragmentario y poco diagnóstico (D'Emic, 2012), y de *Maraapunisaurus* están desaparecidos los fósiles originales y su descripción se ha realizado a partir de ilustraciones (Carpenter, 2018).

Se ha propuesto un proceso de dispersión de *Demandasaurus darwini* o de sus ancestros directos desde África a Europa durante el Barremiense, probablemente a través de la Ruta Apúlica (Torcida Fernández-

Baldor *et al.*, 2011; Torcida Fernández-Baldor, 2012). La proximidad filogenética entre *Demandasaurus* y los rebaquisáuridos africanos como *Rebbachisaurus garasbae*, *Nigersaurus taqueti* y *Tataouinea hannibalis* (Lavocat, 1954; Sereno *et al.*, 1999; Fanti *et al.*, 2013; Wilson y Allain, 2015) indicaría un origen común para esos cuatro taxones, como apuntan las hipótesis filogenéticas recientes agrupados como nigersaurinos o rebaquisaurinos (Whitlock, 2011; Wilson y Allain, 2015).

El holotipo de *Demandasaurus darwini* incluye material craneal, vertebral (cervical, dorsal, caudal), de la cintura pélvica, y un fémur izquierdo (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011). De la serie vertebral dorsal solo se describieron dos vértebras de la parte media-posterior, incompletas por faltar la mitad dorsal del arco neural en una de ellas, y conservándose solo el centro vertebral en la otra. El material que se estudia en este trabajo son vértebras dorsales anteriores, lo que completa información sobre la serie dorsal en *Demandasaurus*. En este contexto, hay que apuntar la escasez de descripciones detalladas de la serie vertebral dorsal anterior de rebaquisáuridos, tanto en ejemplares gondwánicos como laurasiáticos (Calvo y Salgado, 1995; Carvalho *et al.*, 2003; Sereno *et al.*, 2007; Carballido *et al.* 2012).

El objetivo de este trabajo es describir la morfología de las vértebras dorsales anteriores de *Demandasaurus* y compararlas con los rebaquisáuridos de África y Europa, prestando atención especial a ejemplares británicos, los cuales aún no están descritos en detalle.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

El material descrito en este trabajo consta de dos vértebras dorsales anteriores, MDS-RVII,1 y MDS-RVII,5, depositadas en el Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes (Burgos, España). MDS-RVII,1 y MDS-RVII,5 proceden del yacimiento Tenadas de los Vallejos II, próximo a la localidad de Ahedo de la Sierra (Burgos). Se hallaron muy próximos entre sí, en unas prospecciones del Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas (C.A.S.) en 1998, junto al fémur izquierdo MDS-RVII, 16 de *Demandasaurus darwini*, en la superficie del yacimiento, pero no fueron integrados en el estudio de descripción de dicha especie porque previamente fueron asignados de forma tentativa a un terópodo espinosáurido (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011) Durante los años 2002-2004 se realizaron campañas de excavaciones en dicho yacimiento, recuperando cerca de 800 restos fósiles, entre ellos huesos y dientes, en una superficie aproximada de 60 m² (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2012). La mayoría de los fósiles del yacimiento pertenecía a un esqueleto incompleto de un solo individuo, que se identificó como un rebaquisáurido, y constituyó el holotipo de *Demandasaurus darwini* (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011). Aparte de los restos de *Demandasaurus*, se encontraron fósiles de un ornitópodo de pequeño tamaño y de un crocodilomorfo. Los fósiles estudiados fueron preparados y tratados para su conservación en el laboratorio de restauración del Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes (Burgos), donde se exponen al público. La nomenclatura anatómica utilizada y los términos usados para estructuras anatómicas se basan en Wilson (2006) y Wilson *et al.* (2011).

Abreviaturas institucionales: MDS, Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes, Salas de los Infantes, Burgos, España. MN-V, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Departamento de Geologia e Paleontologia, Coleção de Paleovertebrados, Brasil.

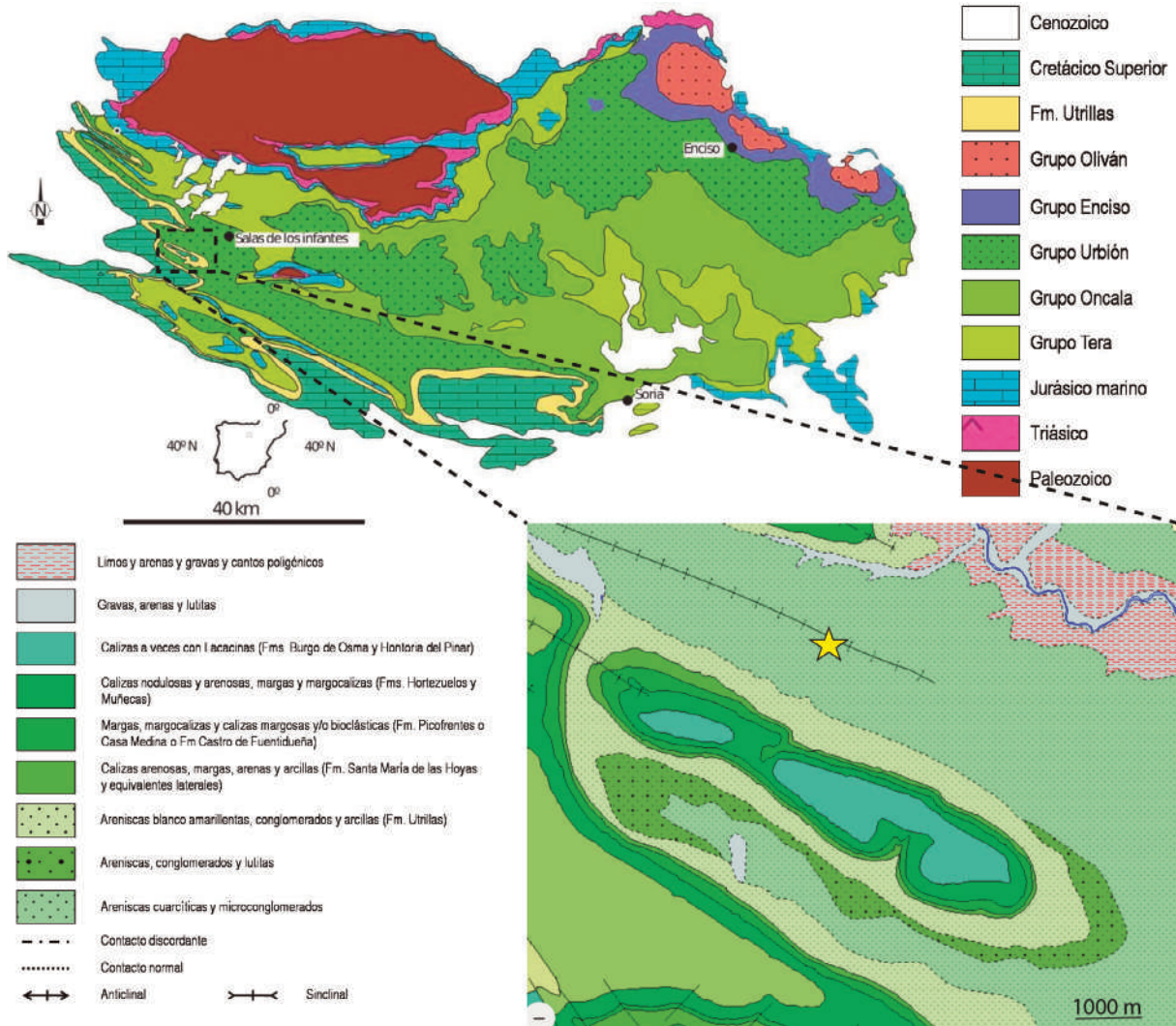


Figura 1. Localización geológica del yacimiento Tenadas de los Valles II (Burgos). A) Mapa cartográfico de la Cuenca de Cameros con el yacimiento Tenadas de los Valles II (señalado dentro de un recuadro) y leyenda. B) Mapa geológico del entorno del yacimiento Tenadas de los Valles II (señalado con una estrella) y leyenda. Tomado del visor cartográfico del IGME (<http://info.igme.es/visorweb/>).

3. CONTEXTO GEOLÓGICO

El yacimiento Tenadas de los Valles II se localiza al norte de España, próximo a la localidad de Ahedo de la Sierra (Burgos), al lado del Camino de Contreras a La Revilla, y al norte de este, coordenadas: latitud 42.03364, longitud -3221156 (Fig. 1).

La localidad se sitúa en el sector occidental de la Cuenca de Cameros (Beuther, 1966), que representa una de las cuencas subsidentes del norte de la península ibérica que se originaron durante un proceso de *rift* al final del Jurásico y el comienzo del Cretácico, donde se acumularon más de 6500 m de sedimentos continentales y costeros (Salas *et al.*, 2001; Mas *et al.*, 2004).

El yacimiento se encuentra en la Formación Castrillo de la Reina, de edad Barremiense superior-Aptiense inferior, datado a partir de la asociación de ostrácodos y carofitas (Martín Closas y Alonso Millán, 1998; Schudack y Schudack 2009). La Fm Castrillo de la Reina comprende niveles de arcillas rojas intercaladas con rellenos de canales de arenisca en forma de láminas, que se interpretan respectivamente como depósitos de llanura de inundación y canales fluviales (Martín-Closas y Alonso Millán, 1998). El sistema fluvial de la Fm Castrillo de la Reina muestra un patrón de canales trenzados con llanuras de inundación bien desarrolladas y drenadas. Esta formación ha sido considerada como la parte distal de la Formación Abejar (Clemente y Pérez Arlucea, 1993). Ambas formaciones son equivalentes al Grupo Urbión de Beuther (1966).

La estratigrafía de la sección de Tenadas de los Vallejos II (Fig. 2) donde se encuentra el yacimiento se compone de materiales detríticos de aproximadamente 11 m de potencia. La base comienza con dos subniveles de areniscas rojas de aproximadamente 1,4-1,5 m con estructuras canaliformes, laminación cruzada, bases erosivas y bioturbaciones. Seguidamente, sobre estas se superpone un nivel de unos 6 m de espesor de lutitas rojas y posiblemente grauvacas en la mitad inferior. Se identifican múltiples bioturbaciones rellenas de arena, nódulos de carbonato, hidromorfismo nodular y capas moradas; de este nivel procede el holotipo de *Demandasaurus*. A techo de este nivel hay subniveles de arenisca que rellenan estructuras canaliformes. Sobre el nivel de las lutitas, hay una capa de conglomerado de unos 40 cm de espesor con trama cuarcítica y matriz areniscosa, cuyo contacto con las lutitas infrayacentes es erosivo. Sobre esta capa, hay un nivel de aproximadamente 1,5 m de arenisca de contacto gradual con tramos blanquecinos, rojizos y grisáceos, además de hidromorfismo nodular. La serie estratigráfica termina con un nivel lutítico extremadamente rico en nódulos de carbonato y bioturbaciones.

El ambiente sedimentario fluvial interpretado para la Fm Castrillo de la Reina (Martín-Closas y Alonso Millán, 1998) se refleja en las características sedimentarias del nivel inferior de areniscas de Tenadas de los Vallejos II, de forma canaliforme y con laminación cruzada a causa de momentos de transporte fluvial de energía relativamente elevada, la cual disminuiría dando lugar al siguiente nivel de lutitas. Pudo haber, sin embargo, un período ligeramente más energético al inicio de su depósito que formó las grauvacas y otro bastante más energético que formó el canal de areniscas superior. Las bioturbaciones podrían haberse producido durante períodos de exposición subaérea relativamente prolongados. El nivel conglomerático se asienta sobre las lutitas por medio de una base erosiva a causa de un episodio de transporte de alta o muy alta energía que fue disminuyendo y que dio forma a otro conjunto canaliforme (Nichols, 1999). Por tanto, el yacimiento se formó en unas lutitas de inundación que fueron afectadas por fenómenos de hidromorfismo.

4. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Saurischia Seeley, 1887

Sauropodomorpha Huene, 1932

Sauropoda Marsh, 1878

Neosauropoda Bonaparte, 1986

Diplodocoidea Marsh, 1878 *sensu* Upchurch, 1995

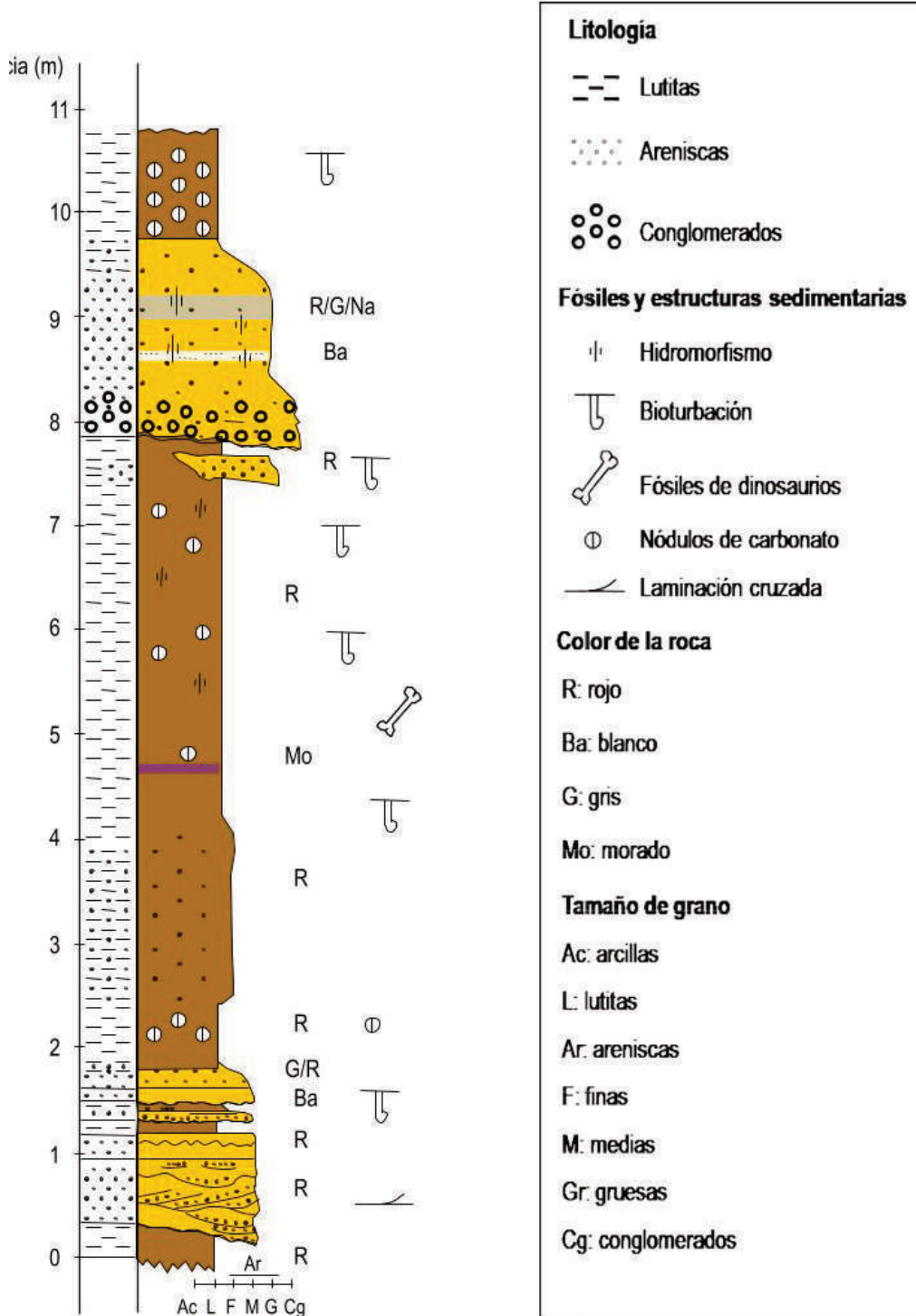


Figura 2. Columna estratigráfica del yacimiento Tenadas de los Vallejos II (Burgos) con leyenda.

Diplodocimorpha Calvo y Salgado, 1995

Rebbachisauridae Bonaparte, 1997

Demandasaurus darwini Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011

5. RESULTADOS

MDS-RVII,1 y MDS-RVII,5 son dos centros vertebrales dorsales con restos de los pedicelos del arco neural en MDS-RVII,5 (Fig. 3). Presentan una marcada compresión lateromedial desarrollada ventralmente al pleurocelo, similar a *Comahuesaurus windbauseri* (Carballido *et al.*, 2012) (Fig. 4D), mostrando una zona media muy estrecha y los extremos anterior y posterior muy expandidos, de modo que en vista ventral tienen una morfología de “reloj de arena”.

El canal neural de ambos centros vertebrales es ancho transversalmente, al menos en su mitad posterior. MDS-RVII,1 es el más largo anteroposteriormente de los dos centros vertebrales. Ambos centros vertebrales tienen una longitud mayor que la anchura lateromedial de la cara articular posterior, y esta a su vez es mayor que la anchura dorsoventral de dicha cara articular posterior (Tabla 1), por lo que están comprimidos dorsoventralmente. En vista lateral, los dos centros vertebrales presentan un borde ventral cóncavo, con un trazado más plano y oblicuo en la mitad posterior.

Pieza	Longitud del centro	Longitud del centro (sin cara articular anterior)	Altura de la cara articular anterior	Anchura de la cara articular anterior	Altura de la cara articular posterior	Anchura de la cara articular posterior
MDS-RVII,1	157	122	93*	99*	92*	105*
MDS-RVII,5	139	112	97*	92*	79*	98*

Tabla 1. Dimensiones en mm de las vértebras MDS-RVII,1 y MDS-RVII,5 de *Demandasaurus darwini*. El asterisco indica que la vértebra está incompleta o erosionada.

MDS-RVII,1 y MDS-RVII,5 son centros vertebrales opistocélicos, con las caras articulares anteriores convexas, aproximadamente de contorno circular, y las posteriores cóncavas. En MDS-RVII,1 la mitad dorsal de la cara articular anterior desarrolla una convexidad muy marcada. Además presenta una pequeña depresión somera y circular en su parte central de la cara dorsal, mientras que la mitad ventral es plana (Fig. 3 A, C), como en una vértebra dorsal de un rebaquisáurido de Inglaterra (Larkin *et al.*, 2019: fig. 4 C). Entre el borde dorsal izquierdo de la cara articular anterior y el borde anterior del pleurocelo, hay un abultamiento que se interpreta como la base de la parapófisis (Fig. 3C, E).

La cara articular posterior de MDS-RVII,1 es regularmente cóncava, pero con mayor profundidad en la mitad dorsal, desarrollándose un reborde óseo saliente en el contorno de esta cara, conservado en la mitad dorsolateral y en la parte ventral derecha. En vista lateral derecha, el reborde óseo de la zona dorsal está

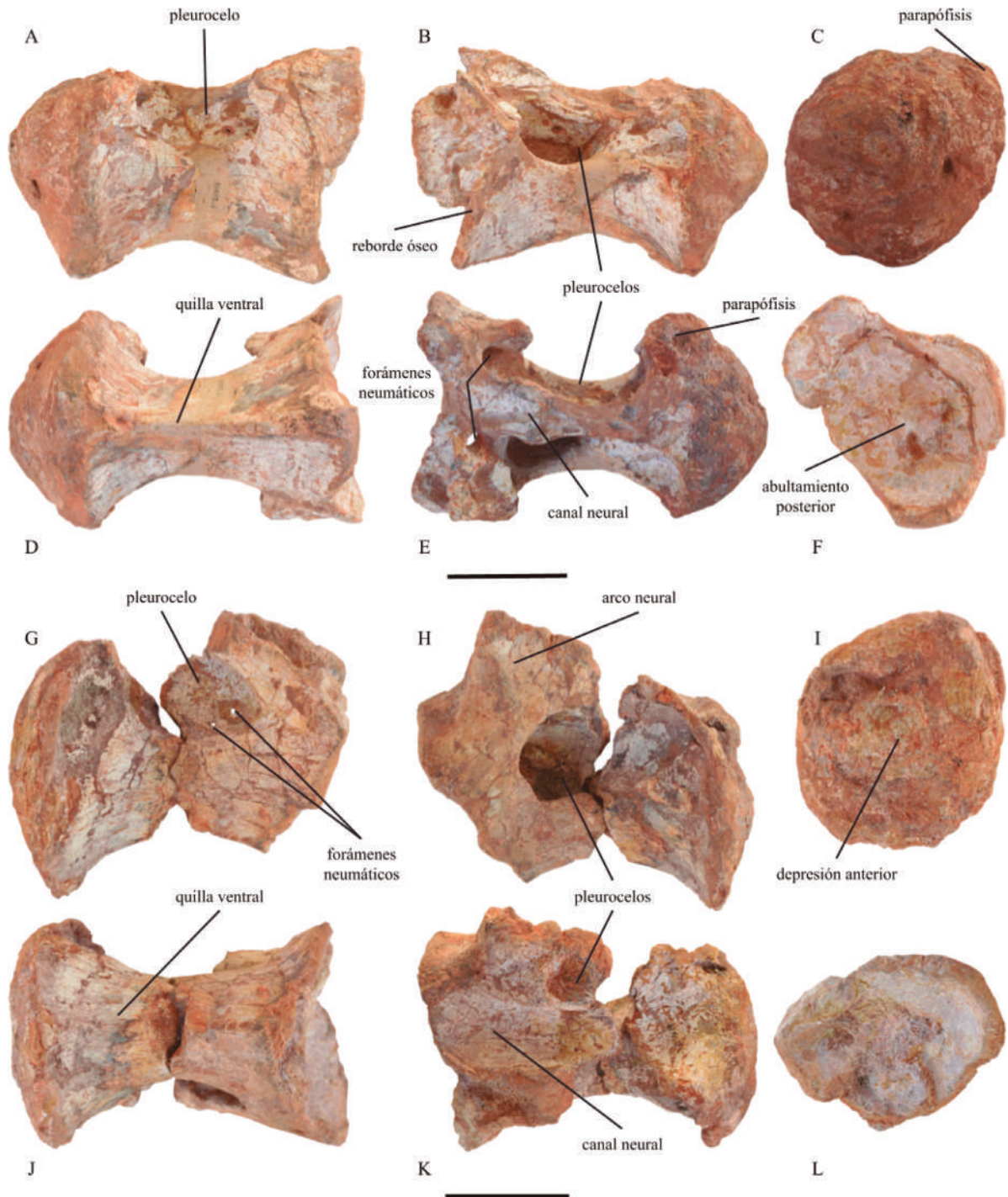


Figura 3. Vértabras dorsales anteriores de *Demandsaurus darwini*. MDS-RVII,1 (A-F) y MDS-RVII,5 (G-L). Vistas A) y G) lateral izquierda; B) y H) lateral derecha; C) e D) anterior; D) y J) ventral; E) y K) dorsal; y F) y L) posterior. Escala: 5 cm.

más proyectado posteriormente que el de la zona ventral. En la zona media de la cara articular posterior se dispone un pequeño abultamiento (Fig. 3F), que se correspondería con la pequeña depresión de la cara articular anterior de la vértebra siguiente a esta, probablemente MDS-RVII, 5. El hecho de que estas dos piezas se encontrasen muy próximas en el yacimiento apunta a una relación anatómica.

La cara articular anterior de MDS-RVII,5 posee una convexidad menos pronunciada que MDS-RVII,1, y de desarrollo más uniforme, y también posee una pequeña depresión circular, situada aproximadamente en la zona media de su superficie (Fig. 3D). La cara articular posterior de MDS-RVII,5 es menos convexa que MDS-RVII,1 y, a pesar de estar incompleta en su mitad ventral, aparentemente su zona dorsal sería más profunda, donde se conserva también un reborde óseo saliente. Las caras articulares anteriores de MDS-RVII,1 y MDS-RVII,5 tienen forma aproximadamente redondeada, y las caras posteriores están incompletas, pero en MDS-RVII,1 se puede reconstruir una forma acorazonada, como en las vértebras dorsales anteriores de MMCH-Pv-49 (Apesteguía *et al.*, 2010) y a diferencia de las caras circulares a semicirculares de *Comabuesaurus* y *Limaysaurus tessonei* (Calvo y Salgado, 1995; Carballido *et al.*, 2012), (Fig. 4).

Las superficies laterales de los dos centros vertebrales presentan pleurocelos amplios que comunican con una cámara neumática extendida anteroposteriormente, alcanzando la parte interna de las caras articulares, y profundizándose ventralmente en el interior del centro vertebral. Entre los pleurocelos derecho e izquierdo se dispone un tabique muy delgado que presenta alguna perforación neumática (Fig. 3G). En MDS-RVII,5 la cámara se extiende también dorsoposteriormente, prolongándose en el interior de los pedicelos del arco neural, que resultan neumatizados. Los pleurocelos de MDS-RVII,1 son elípticos, de bordes anterior y posterior redondeados y se sitúan en la mitad dorsal de la superficie lateral del centro vertebral, levemente desplazados hacia la mitad posterior de esta. Los pleurocelos de MDS-RVII,5 son ovalados, más amplios que los de MDS-RVII,1, y situados también en la mitad dorsal de la superficie lateral del centro, pero en una localización media de esta. La presencia de pleurocelos amplios en vértebras dorsales anteriores se ha citado en *Katepensaurus goicocheai* (Ibiricu *et al.*, 2015), así como en el rebaquisáurido indeterminado MMCH-Pv-49 y en una vértebra dorsal de la isla de Wight (Larkin *et al.*, 2019) (Figs. 4B, C, F).

En vista lateral, el borde ventral de la cara articular posterior de MDS-RVII,1 es más bajo que el de la anterior. Las superficies laterales de MDS-RVII,1 y MDS-RVII,5 son cóncavas tanto en sentido anteroposterior, y de forma más pronunciada en MDS-RVII,1, como en sentido dorsoventral. En este último centro vertebral por debajo del pedicelo, las superficies ventrales confluyen ventralmente, de modo que en el borde ventral de ambos se desarrolla una quilla bien definida y estrecha, que se extiende anteroposteriormente entre los bordes ventrales de la cara articular anterior y la cara articular posterior (Figs. 3D, J). Vértebras dorsales de bordes ventrales cóncavos están presentes en Eusauropoda (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004) y en rebaquisáuridos (Calvo y Salgado, 1995; Ibiricu *et al.*, 2015; Larkin *et al.*, 2019) (Figs. 4 A,C,F).

6. DISCUSIÓN

Las dos vértebras dorsales conocidas de *Demandasaurus darwini* del sector medio-posterior de la serie vertebral, MDS-RVII, 242 y MDS-RVII, 798 (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011; Torcida Fernández-Baldor,

2012), presentan centros vertebrales tan largos como anchos y su altura dorsoventral es mayor o igual que su anchura transversal. Poseen una leve opistocelia, con la cara articular anterior levemente convexa y la cara articular posterior cóncava, más profunda en su parte dorsal; los pleurocelos son grandes, ovalados, agudos en su parte anterior. El borde ventral en vista lateral es muy cóncavo y presenta un surco desarrollado en sentido anteroposterior del centro vertebral. Los nuevos especímenes MDS-RVII,1 y MDS-RVII,5 se diferencian claramente de las vértebras dorsales medio-posteriores descritas en *Demandasaurus*, y se caracterizan por estar comprimidos dorsoventralmente, presentar una opistocelia más marcada, la posición de la parapófisis partiendo de la zona dorsal del centro vertebral, poseer pleurocelos más amplios, estar comprimidos transversalmente y la presencia de un borde ventral cóncavo y con quilla delgada en los centros vertebrales.

La compresión dorsoventral y la disposición de la parapófisis permiten identificar a los especímenes MDS-RVII,1 y MDS-RVII,5 como vértebras dorsales anteriores. Además, la mayor longitud anteroposterior relativa y el mayor grado de opistocelia de MDS-RVII,1 son caracteres que permiten localizarla en una posición más anterior de la serie vertebral dorsal que MDS-RVII,5, pues desde la primera a la cuarta vértebra dorsal anterior se da una reducción progresiva de la opistocelia y un acortamiento en la longitud de los centros vertebrales de los saurópodos (Hatcher, 1901; Gilmore, 1936).

Los centros vertebrales dorsales anteriores están comprimidos dorsoventralmente en diplodócidos (Hatcher, 1901; Gilmore, 1936) y en el rebaquisáurido *Nigersaurus*. A su vez, la opistocelia es un carácter presente de modo amplio en vértebras dorsales anteriores de saurópodos (Salgado *et al.* 1997; Wilson 2002; Upchurch *et al.*, 2004). Una opistocelia bien desarrollada, con caras articulares anteriores muy convexas y posteriores muy cóncavas se han documentado en vértebras dorsales anteriores de diplodocoideos (Hatcher, 1901; Gilmore, 1936), en los rebaquisáuridos *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995), *Comabuesaurus* (Carballido *et al.*, 2012) y en el espécimen rebaquisáurido indeterminado MMCH-Pv-49 (Fig. 4 B,D). Las parapófisis pueden localizarse, al menos parcialmente, en la zona dorsal de los centros vertebrales, desde la primera a la cuarta vértebra de la serie dorsal anterior (Carballido *et al.*, 2012). Este carácter también se observa en MDS-RVII,1, en el que se aprecian restos de la parapófisis izquierda en el borde dorsal de la cara articular anterior, de modo semejante a *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995) y MMCH-Pv-49. El desarrollo de pleurocelos amplios en centros vertebrales dorsales anteriores de saurópodos aparece en *Diplodocus carnegii* (Hatcher, 1901) y en los rebaquisáuridos *Katapultasaurus* (Ibiricu *et al.*, 2015) y MMCH-Pv-49 (Figs. 4B, F).

Una compresión lateromedial muy marcada, desarrollada en las superficies laterales por debajo del pleurocelo y que determina la presencia de una quilla ventral delgada, se ha citado en una vértebra dorsal anterior de *Comabuesaurus* (Carballido *et al.*, 2012), considerado como un carácter autapomórfico para ese taxón. Este carácter también lo presentan los centros vertebrales de *Demandasaurus* descritos en este trabajo, por lo que podría ser una convergencia con la forma patagónica, o una sinapomorfía del grupo con una distribución incierta. Un borde ventral del centro vertebral, de trazado cóncavo en vista lateral de MDS-RVII,1 y MDS-RVII,5 está presente en vértebras dorsales anteriores de saurópodos (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004), y también lo posee *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995), a diferencia de otros taxones de Rebbachisauridae que presentan un borde ventral recto o plano-cóncavo, como MMCH-Pv-49 y *Comabuesaurus* (Carballido *et al.*, 2012) (Figs. 4B, D).

El conjunto de caracteres de las vértebras dorsales anteriores de *Demandasaurus* difiere de los conocidos en otros rebaquisáuridos, como son *Comabuesaurus*, *Limaysaurus*, *Katapultasaurus*, *Amazonsaurus* y

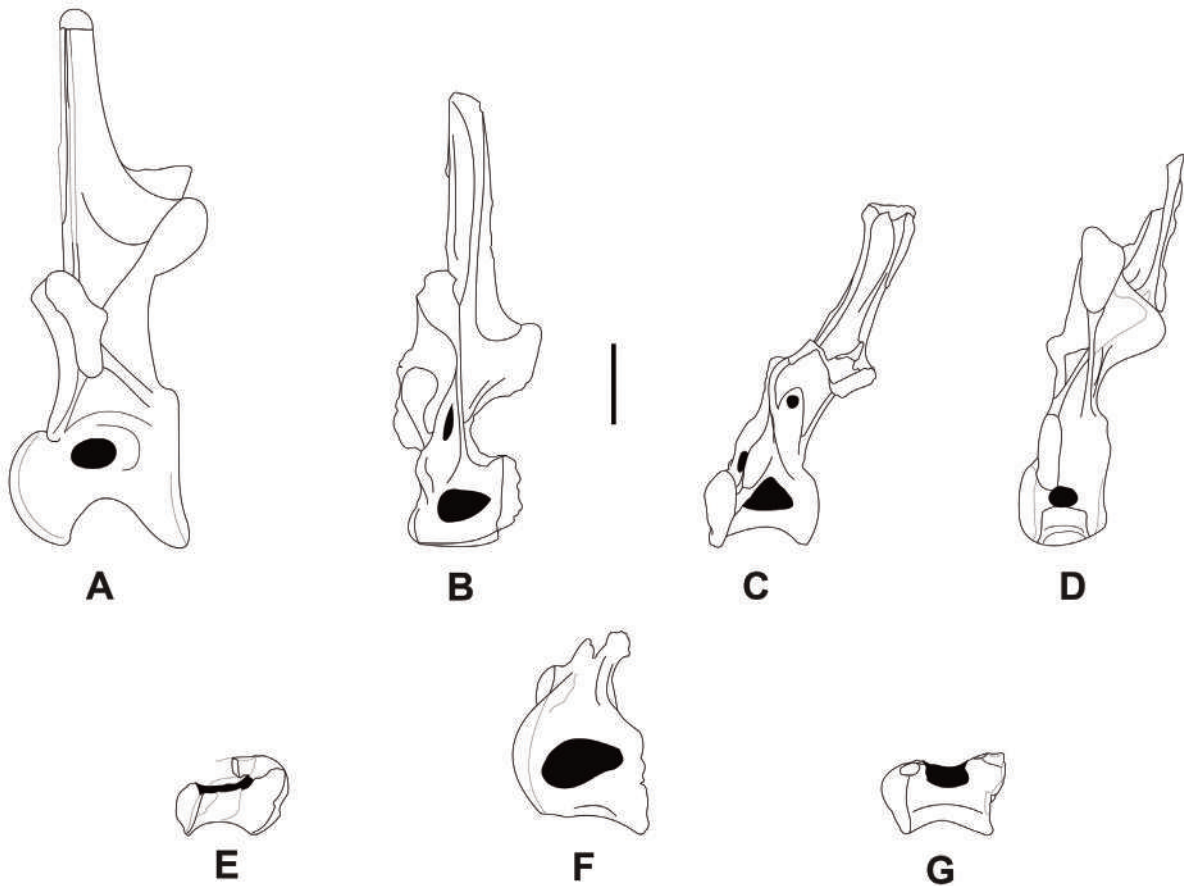


Figura 4. Vértex dorsales anteriores de rebachisáuridos: A) *Limaysaurus tessonei*; B) MMCH-Pv-49, Rebbachisauridae indet.; C) Isla de Wight (R. U.), Rebbachisauridae indet.; D) *Comabuesaurus windbauseri*; E) *Amazonsaurus maranhensis*; F) *Katepensaurus goicocheai*; G) *Demandasaurus darwini*, MDS-RVII,1. Modificado de Calvo y Salgado (1995); Larkin *et al.* (2019); Carballido *et al.* (2012); Carvalho *et al.* (2003); Ibricu *et al.* (2015).

MMCH-Pv-49, pero es necesario señalar que las descripciones de vértebras de la serie dorsal anterior en taxones de este clado son relativamente escasas. En otros casos probablemente no se hayan identificado como vértebras dorsales anteriores algunos ejemplares que sí lo serían, como los centros vertebrales MN 4559-V y MN s/nº-V de *Amazonsaurus* (Carvalho *et al.*, 2003, Fig. 4E), comprimido dorsoventralmente, opistocélico, con pleurocelos amplios y borde ventral cóncavo, presentando una morfología muy semejante a la de MDS-RVII,1 y MDS-RVII,5.

Las mayores semejanzas de los centros de las vértebras dorsales anteriores de *Demandasaurus* se establecen con una vértebra dorsal procedente de la Unidad de areniscas de Sudmoor Point (Formación

Wessex, Berriasiense-Barremiense), en la isla de Wight, Reino Unido (Larkin *et al.*, 2019), (Fig. 4C). Dicha vértebra posee un centro vertebral comprimido dorsoventralmente, opistocélico con la mitad dorsal muy convexa en la cara articular anterior, un pleurocelo amplio, fuerte compresión lateromedial en las superficies laterales, borde ventral cóncavo en vista lateral y la parapófisis partiendo del borde dorsal del centro vertebral (lo que indica que podría ser la vértebra número 3 de la serie dorsal). Esta vértebra de la isla de Wight está tan comprimida dorsoventralmente como las descritas en los nuevos materiales de *Demandasaurus*, alcanzando ambos especímenes el mismo valor del índice de alargamiento de centros vertebrales –reinterpretado por nosotros como índice válido para medir la compresión dorsoventral– propuesto por Wilson (2002): 1,7. En contraste, la vértebra de la isla de Wight posee un pleurocelo con un contorno dorsal agudo, que le da un aspecto subtriangular, y la cara articular posterior está comprimida transversalmente, aunque esta forma podría venir determinada por causas tafonómicas.

Aunque Larkin *et al.* (2019) también figuran sin descripción detallada otros huesos atribuidos a rebaquisáuridos, Mannion (2009) y Mannion *et al.* (2011) describen una escápula y una vértebra caudal que figuran Larkin *et al.* (2019), que presentan semejanzas significativas con *Demandasaurus*.

7. CONCLUSIONES

Por primera vez se describen centros vertebrales dorsales anteriores del saurópodo rebaquisáurido *Demandasaurus darwini*, procedente de la Formación Castrillo de la Reina (Cuenca de Cameros, Barremiense superior-Aptiense inferior), en Burgos (España). Los caracteres más significativos son la compresión dorsoventral, opistocelia marcada, pleurocelos bien desarrollados y compresión lateromedial en sus superficies laterales. La morfología de los centros vertebrales dorsales anteriores de *Demandasaurus* muestra una variación significativa desde la serie anterior a la media-posterior, algo que ocurre también en la serie cervical y la caudal de este taxón. El estudio de MDS-RVII,1 y MDS-RVII,5 permite completar la información existente sobre la serie vertebral dorsal de *D. darwini*, del que solo se conocía hasta ahora dos vértebras dorsales medio-posteriores, ambas incompletas. Los caracteres de los centros vertebrales dorsales anteriores coinciden en gran medida con las que posee una vértebra dorsal de la isla de Wight, que podría atribuirse a *Demandasaurus* o un taxón muy próximo.

8. AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte del Proyecto PID2021-122612OB-I00, MINECO/FEDER, UE del Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades y el ERDF (J.I. Canudo y X. Pereda-Suberbiola) y E18. Aragosaurus: Recursos Geológicos y Paleoambientales del Gobierno de Aragón y ERDF (J.I. Canudo), y del grupo de investigación IT1485-22 del Gobierno Vasco/EJ (X. Pereda-Suberbiola).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APESTEGUÍA, S., GALLINA, P.A. y HALUZA, A. (2010). Not just a pretty face: anatomical peculiarities in the postcranium of rebbachisaurids (Sauropoda: Diplodocoidea). *Historical Biology*, 22 (1–3), 165–174.
- BEUTHER, A. (1966). Geologische Untersuchungen in Wealden und Utrillasim Westteil der Sierra de los Cameros (nordwestliche Iberische Ketten, Spanien). *Beibefte geologisches Jahrbuch*, 44, 103–122.
- CALVO, J.O. y SALGADO, L. (1995). *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. A new Sauropoda from the Albian Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. *Gaia*, 11, 13–33.
- CANUDO, J.I., BARCO, J.L., PEREDA–SUBERBIOLA, X., RUIZ–OMEÑACA, J.I., SALGADO, L., TORCIDA FERNÁNDEZ –BALDOR, F. y GASULLA, J.M. (2009). What Iberian dinosaurs reveal about the bridge said to exist between Gondwana and Laurasia in the Early Cretaceous. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 180, 5–11.
- CARBALLIDO, J.L., SALGADO, L., POL, D., CANUDO, J I., y GARRIDO, A.C. (2012). A new basal rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Early Cretaceous of the Neuquén Basin; evolution and biogeography of the group. *Historical Biology*, 24 (6), 631–654.
- CARPENTER, K. (2018). *Maraapunisaurus fragillimus*, ng (formerly *Amphicoelias fragillimus*), a basal rebbachisaurid from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Colorado. *Geology of the Intermountain West*, 5, 227–244.
- CARVALHO, I.S., DOS SANTOS AVILLA, L., y SALGADO, L. (2003). *Amazonsaurus maranbensis* gen. and sp. nov. (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Lower Cretaceous (Aptian-Albian) of Brazil. *Cretaceous Research*, 24 (6), 697–713.
- CLEMENTE, P. y PÉREZ ARLUCEA, M. (1993). Depositional architecture of the Cuerda del Pozo Formation, Lower Cretaceous of extensional Cameros Basin, North Central Spain. *Journal of Sedimentology and Petrology*, 6 (3), 427–452.
- DALLA VECHIA, F.M. (1998). Remains of Sauropoda (Reptilia, Saurischia) in the Lower Cretaceous (Upper Hauterivian / Lower Barremian) Limestones of SW Istria (Croatia). *Geologia Croatica*, 51/2, 105–134.
- DALLA VECCHIA, F. M. (1999). Atlas of the sauropod bones from the Upper Hauterivian–Lower Barremian of Bale/Valle (SW Istria, Croatia). *Natura Nascosta*, 18, 6–41.
- D’EMIC M.D. (2012). The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166 (3), 624–671. DOI 10.1111/j.1096-3642.2012.00853.x.
- FANTI, F., CAU, A., CANTELLI, L., HASSINE, M. y AUDITORE, M. (2015). New information on *Tataouinea hannibalis* from the Early Cretaceous of Tunisia and implications for the tempo and mode of rebbachisaurid sauropod evolution. *PLoS One*, 10 (4), e012347
- FANTI, F., CAU, A., HASSINE, M. y CONTESSI, M. (2013). A new sauropod dinosaur from the Early Cretaceous of Tunisia with extreme avian-like pneumatization. *Nature Communications*, 4 (1), 1–7.
- GILMORE, C.W. (1936). Osteology of *Apatosaurus* with special reference to specimens in the Carnegie Museum. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 11, 175–300.
- HATCHER, J.B. (1901). *Diplodocus* (Marsh): its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. *Memoirs of the Carnegie Museum*, I (1), 1–63.
- IBIRICU, L.M., CASAL, G.A., MARTÍNEZ, R.D., LAMANNA, M.C., LUNA, M., y SALGADO, L. (2015). New material of *Katapultosaurus goicoecheai* (Sauropoda: Diplodocoidea) and its significance for the morphology and evolution of Rebbachisauridae. *Ameghiniana*, 52 (4), 430–446.

- LARKIN, N., GREEN, M., LOMAX, D., COCKS, A. y SCHOUTEN, R. (2019). A complete record of Early Cretaceous (late Barremian – early Aptian) Rebbachisaur (Sauropoda, Rebbachisauridae) remains found on the Isle of Wight, UK, including unpublished material. *The Annual Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy 2019*, Posters, Isle of Wight.
- LAVOCAT, R. (1954). Sur les dinosauriens du continental intercalaire des Kem-Kem de la Daoura. *Comptes Rendus 19^e International Geological Congress* (65–68). Paris, France.
- MANNION, P.D. (2009). A rebbachisaurid sauropod from the Lower Cretaceous of the Isle of Wight, England. *Cretaceous Research*, 30 (3), 521–526.
- MANNION, P.D., UPCHURCH, P. y HUTT, S. (2011). New rebbachisaurid (Dinosauria: Sauropoda) material from the Wessex Formation (Barremian, Early Cretaceous), Isle of Wight, United Kingdom. *Cretaceous Research*, 32 (6), 774–780.
- MARTÍN-CLOSAS, C. y ALONSO MILLÁN, A. (1998). Estratigrafía y bioestratigrafía (Charophyta) del Cretácico Inferior en el sector occidental de la Cuenca de Cameros (Cordillera Ibérica). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 11, 253-270.
- MAS, R., GARCÍA, A., SALAS, R., MELÉNDEZ, A., ALONSO, A., AURELL, M., BÁDENAS, B., BENITO, M.I., CARENAS, B., GARCÍA-HIDALGO, J.F., GIL, J. y SEGURA, M. (2004). Segunda fase del rifting: Jurásico Superior-Cretácico Inferior. En: *Geología de España* (Vera, J.A., ed.). SGE-IGME, 503-510. ISBN: 978-84-7840-546-6.
- NICHOLS, G. (1999). *Sedimentology and Stratigraphy*. Blackwell, Oxford, 355 pp., ISBN: 978-1-4051-3592-4.
- PEREDA-SUBERBIOLA, X., TORCIDA, F., IZQUIERDO, L.A., HUERTA, P., MONTERO, D. y PÉREZ, G. (2003). First rebbachisaurid dinosaur (Sauropoda, Diplodocoidea) from the early Cretaceous of Spain: palaeobiogeographical implications. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 174 (5), 471–479.
- SALAS, R., GUIMERÀ, J., MAS, R., MARTÍN-CLOSAS, C., MELÉNDEZ, A. y ALONSO, A. (2001). Evolution of the Mesozoic central Iberian Rift System and its Cainozoic inversion (Iberian Chain). En: *Peri-Tethyan Rift/Wrench Basins and Passive Margins* (Ziegler, P.A., Cavazza, W., Robertson, A.H.F. y Crasquin-Soleau, S., eds.). *Mémoires du Musée national des Histories naturelles de Paris*, 186, 145-185.
- SALGADO, L., CARVALHO DE SOUZA, I., y GARRIDO, A.C. (2006). *Zapalasauros bonapartei*, un nuevo dinosaurio saurópodo de la Formación La Amarga (Cretácico Inferior), noroeste de Patagonia, Provincia de Neuquén, Argentina. *Geobios*, 39 (5), 695–707.
- SALGADO, L., CORIA, R.A., y CALVO, J.O. (1997). Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, 34, 3–32.
- SCHUDACK, U. y SCHUDACK, M. (2009). Ostracod biostratigraphy in the Lower Cretaceous of the Iberian chain (eastern Spain). *Journal of Iberian Geology*, 35, 141e169.
- SERENO, P.C., BECK, A L., DUTHEIL, D.B., LARSSON, H.C.E., LYON, G.H., MOUSSA, B., SADLEIR, R.W., SIDOR, C.A., VARRICCHIO, D.J., WILSON, G.P. y WILSON, J.A. (1999). Cretaceous Sauropods from the Sahara and the Uneven Rate of Skeletal Evolution among Dinosaurs. *Science*, 286 (5443), 1342–1347.
- SERENO, P.C., WILSON, J.A., WITMER, L.M., WHITLOCK, J.A., MAGA, A., *et al.* (2007). Structural Extremes in a Cretaceous Dinosaur. *PLoS ONE* 2 (11): e1230.
- TAYLOR, M.P. (2018). *Xenoposeidon* is the earliest known rebbachisaurid sauropod dinosaur. *PeerJ*, 6, e5212.
- TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F. (2012). *Sistemática, filogenia y análisis paleobiogeográfico de Demandasauros darwini (Sauropoda, Rebbachisauridae) del Barremiense superior-Aptiense de Burgos (España)*. Tesis doctoral Universidad de Zaragoza, 392 p.

- TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F., CANUDO, J.I., HUERTA, P., MONTERO, D., PEREDA-SUBERBIOLA, X. y SALGADO, L. (2011). *Demandasaurus darwini*, a new rebbachisaurid sauropod from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56, 535–552.
- UPCHURCH, P., BARRETT, P.M., y DODSON, P. (2004). Sauropoda. En: *The Dinosauria*, Second Edition (D.B. Weishampel, P. Dodson, y H. Osmólska, eds.). University of California Press, 295–322.
- WHITLOCK, J.A. (2011). A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161 (4), 872–915.
- WILSON, J.A. (2002). Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 13, 215–275.
- WILSON, J.A. (2006). Anatomical nomenclature of fossil vertebrates: standardized terms of “lingua franca”? *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26 (3), 511–518.
- WILSON, J.A. y ALLAIN, R. (2015). Osteology of *Rebbachisaurus garasbae* Lavocat, 1954, a diplodocoid (Dinosauria, Sauropoda) from the early Late Cretaceous–aged Kem Kem beds of southeastern Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35 (4), e1000701.
- WILSON, J.A., D’EMIC, M.D., IKEJIRI, T., MOACDIEH, E.M. y WHITLOCK, J.A. (2011). A Nomenclature for Vertebral Fossae in Sauropods and Other Saurischian Dinosaurs. *PLoS ONE*, 6 (2): e17114.
- XU, X., UPCHURCH, P., MANNION, P.D., BARRETT, P.M., REGALADO-FERNÁNDEZ, O.R., MO, J., MA, J. y LIU, H. (2018). A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod Dinosaurs. *Nature Communications*, 9, 2700.

