



# LA DIVERSIDAD MORFOLÓGICA VERTEBRAL DE LOS NOTOSAURIOS (NOTHOSAURIA, SAUROPTERYGIA): IMPLICACIONES PRELIMINARES SOBRE LAS ADAPTACIONES ECOLÓGICAS DEL GRUPO

ALBERTO CABEZUELO-HERNÁNDEZ<sup>1\*</sup>,  
CARLOS DE MIGUEL CHAVES<sup>1</sup>,  
ADÁN PÉREZ-GARCÍA<sup>1</sup>

## RESUMEN

Los notosaurios (Nothosauria) son un grupo de reptiles eosauropterigios conocidos desde el Triásico Medio (Anisiense inferior) hasta el Triásico Superior (Carniense inferior), habiéndose identificado en Europa, Oriente Medio y China. Los notosaurios incluyen principalmente formas piscívoras de pequeño, medio y gran tamaño, por lo que el grupo comprende cierta diversidad morfológica, como evidencia su anatomía craneal. La anatomía postcraneal de los notosaurios es bastante conservativa en relación al plan corporal de los eosauropterigios basales, siendo las vértebras uno de los elementos más diagnósticos. Así, cierta diversidad vertebral ha sido reconocida en trabajos previos, siendo ésta poco estudiada en detalle. En este trabajo, se lleva a cabo una categorización preliminar de los diferentes morfotipos de vértebras dorsales existentes en los notosaurios. Las implicaciones paleobiológicas derivadas de la diversidad vertebral en este grupo son discutidas.

*Palabras clave:* Nothosauroida, Nothosaurus, Lariosaurus, Arco vertebral, Centro vertebral.

## 1. INTRODUCCIÓN

Los notosaurios (Nothosauria) son un grupo de reptiles sauropterigios que comprende los géneros *Nothosaurus* y *Lariosaurus*, y que junto a su grupo hermano Simosauridae, y otras formas afines, conforman el clado Nothosauroida (Rieppel, 2000; Shang *et al.*, 2020). El registro fósil de los notosaurios se extiende desde el Triásico Medio (Anisiense inferior) hasta el Triásico Superior (Carniense inferior) (Rieppel, 2000) de Europa, Oriente Medio y China, todas estas áreas perteneciendo a la región que correspondía con el Paleotetis (Rieppel, 2000; Hu y Liu, 2022). Este linaje incluye

1. Grupo de Biología Evolutiva, Departamento de Física Matemática y de Fluidos, Facultad de Ciencias, UNED, Las Rozas. Madrid, España. \*paleo.alb@gmail.com

desde taxones de pequeño (p.ej., *Lariosaurus balsami*, de menos de 1 m) y de medio tamaño (p.ej., *Nothosaurus mirabilis*, de aproximadamente 3 m), hasta formas gigantes (p.ej., *Nothosaurus giganteus*, con más de 5 m). En este contexto, los notosaurios se interpretan como formas principalmente piscívoras de ambientes marinos poco profundos (Bardet *et al.*, 2014), aunque algunos taxones de gran tamaño podrían ser los principales depredadores de su ecosistema, alimentándose de otros reptiles marinos (Liu *et al.*, 2014). Las vértebras de los notosaurios muestran centros típicamente platicélicos y de paredes laterales paralelas, zigapófisis horizontales, y un zigosfeno con facetas articulares individualizadas (Sanz, 1984; Rieppel, 2000). Existe cierta variabilidad en las vértebras dorsales del grupo, cuando aspectos como la altura de la espina son considerados, probablemente indicando la presencia de diferentes adaptaciones dentro del mismo.

En este trabajo, se lleva a cabo un análisis preliminar de la diversidad vertebral dorsal existente en Nothosauria (Eosauropterygia, Nothosauroidae), identificando diferentes morfotipos de vértebras dorsales. Adicionalmente, se plantean algunas potenciales implicaciones paleoecológicas que pudieran explicar parte de esta diversidad vertebral.

## 2. METODOLOGÍA

Se han analizado un total de 150 especímenes de primera mano, así como la información disponible en la literatura, correspondientes a ejemplares de notosaurios que preservan o la serie vertebral dorsal o vértebras dorsales aisladas. Adicionalmente, se han considerado 50 especímenes (estudiados de primera mano) que conservan vértebras dorsales, además de la información disponible en la literatura, de los grupos de sauropterigios Simosauridae (Nothosauroidae) y Plesiosauria (Pistosauroidae), para la comparación anatómica vertebral. El material analizado se encuentra depositado en las colecciones paleontológicas de las siguientes instituciones: Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Stuttgart, Alemania; Geologisch-Paläontologisches Institut, Tübingen Universität, Tübingen, Alemania; Hebrew University of Jerusalem, Jerusalem, Israel.

## 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis preliminar aquí realizado permite identificar siete morfotipos vertebrales en Nothosauria atendiendo a las variables “paquiostosis”, “altura de la espina neural”, y “longitud de los procesos transversos” (Tabla 1). Así, las especies del género *Lariosaurus* muestran siempre vértebras dorsales paquiostóticas, con espinas muy bajas con relación a la altura total del arco neural, y con procesos transversos cortos (morfotipo M1) (ver Rieppel, 2000). Sin embargo, varios arcos neurales aquí analizados, aparentemente no paquiostóticos y con una morfología vertebral compatible con *Lariosaurus* spp., muestran procesos transversos proporcionalmente más elongados (morfotipo M7). En el género *Nothosaurus*, se observa una mayor diversidad

vertebral, siendo *N. giganteus* la única especie con paquiostosis vertebral (de Miguel Chaves *et al.*, 2016). En este sentido, el notosauroideo *Brevicaudosaurius jiyangshanensis* (más cercanamente emparentado con Nothosauria que con Simosauridae) también muestra paquiostosis vertebral, siendo ésta mucho más extrema (Shang *et al.*, 2020). Estos dos taxones presentan el morfotipo vertebral M1, pero *B. jiyangshanensis* se interpreta como un carnívoro bentónico según su anatomía craneal y extrema paquiostosis vertebral (Shang *et al.*, 2020); y *N. giganteus* como un depredador activo, probablemente no costero pero asociado a ambientes de aguas someras, basado en su anatomía craneal y postcraneal, y menor grado de paquiostosis (Diedrich, 2013a). Entre las formas no paquiostóticas, se identifican vértebras con espinas neurales notablemente altas (morfotipos M2, M3) (p.ej, *Nothosaurus mirabilis*, *N. baasi*), moderadamente altas (morfotipos M4, M5) (p.ej, *Nothosaurus juvenilis*) y bajas (morfotipos M6, M7) (p.ej, *Nothosaurus marchicus*) en relación a la altura total del arco neural. Las especies de *Nothosaurus* presentan mayormente procesos transversos cortos, aunque en algunas formas son relativamente más elongados (Diedrich, 2013b; Tabla 1). Las implicaciones funcionales de unos procesos transversos más elongados aún son desconocidas, posiblemente indicando diferencias locomotoras con respecto a aquéllos cortos. El desarrollo de espinas neurales dorsales altas podría indicar una mayor implicación de esta región en la locomoción, indicando una mayor natación axial que las formas con espinas más bajas, como se interpreta para *N. mirabilis* (Diedrich, 2013a; Klein *et al.*, 2022). Además, se identifica cierta variación en la forma del centro vertebral y la espina: centros constreñidos (en vista ventral) o, en raras ocasiones, ligeramente anficélicos [a diferencia de los típicamente platicélicos y con paredes laterales paralelas de Nothosauria; Rieppel, 2000]; o espinas neurales de ápice redondeado y engrosado apicalmente [a diferencia de la comúnmente rectangular y no engrosada de Nothosauria; Rieppel, 2000]. Por tanto, este trabajo identifica una diversidad vertebral relativamente alta en Nothosauria, siendo mayor que la identificada anteriormente. Esta diversidad concuerda con la previamente reconocida para el grupo basada principalmente en la anatomía craneal (p.ej, Rieppel, 2000; Hu y Liu, 2022). En este contexto, estudios futuros sobre la biomecánica funcional vertebral en Nothosauria proporcionarán una mejor comprensión paleobiológica del grupo.

	Espina alta		Espina moderada		Espina baja	
	Pt cortos	Pt relativamente elongados	Pt cortos	Pt relativamente elongados	Pt cortos	Pt relativamente elongados
Paquiostosis	-	-	-	-		-
No paquiostosis	M2	M3	M4	M5	M6	M7

Tabla 1. Principales morfotipos (“M”) identificados en las vértebras dorsales de Nothosauria (Eosauropterygia) en este trabajo. La tabla muestra las combinaciones presentes (“M”) y hasta ahora no identificadas (“-”) en las vértebras dorsales de Nothosauria atendiendo a las variables “paquiostosis”, “altura de la espina neural”, “longitud de los procesos transversos”. Abreviaturas: pt, procesos transversos.

#### 4. CONCLUSIONES

En este trabajo se identifican siete morfotipos vertebrales en el grupo Nothosauria según la paquiostosis, la altura de la espina neural y la longitud de los procesos transversos. El género *Lariosaurus* muestra siempre espinas neurales bajas y comúnmente paquiostosis zigapofisaria. Sin embargo, el género *Nothosaurus* muestra una mayor diversidad vertebral. En este sentido, la anatomía vertebral en las especies del género *Lariosaurus* sugieren formas de pequeño tamaño y con hábitos principalmente asociados a fondos marinos de aguas someras cercanas a la costa. Por otro lado, la mayor diversidad vertebral reconocida para *Nothosaurus* podría indicar una mayor diversidad ecológica. El género *Nothosaurus*, por tanto, incluiría formas de pequeño, medio y gran tamaño, entre las cuales pueden identificarse formas con espinas altas (p.ej, *Nothosaurus mirabilis*), medias (p.ej, *Nothosaurus juvenilis*) o bajas (p.ej, *Nothosaurus marchicus*); con paquiostosis vertebral (p.ej, *Nothosaurus giganteus*) o sin ella; y con procesos transversos cortos o relativamente elongados, indicando una mayor diversidad vertebral que la antes reconocida y sugiriendo una cierta alta diversidad en el modo de locomoción en Nothosauria. La relativa variabilidad de estos caracteres vertebrales dentro del grupo (i.e., longitud de los procesos transversos, estreñimiento del centro vertebral o morfología de la espina neural), podrían indicar una posible diversidad ecológica mayor que la previamente reconocida para Nothosauria en función de la anatomía craneal.

#### 5. AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a A.H.L y R.M.N.A por sus comentarios útiles y constructivos.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bardet, N., Falconnet, J., Fischer, V., Houssaye, A., Jouve, S., Pereda Suberbiola, X., Pérez-García, A., Rage, J.C., y Vincent, P. (2014). "Mesozoic marine reptile palaeobiogeography in response to drifting plates". En *Gondwana Research* (Vol. 26, Issues 3–4.). Elsevier Inc, pp. 869–887.
- de Miguel Chaves, C., García-Gil, S., Ortega, F., Sanz, J. L., y Pérez-García, A. (2016). "First Triassic tetrapod (Sauropterygia, Nothosauridae) from Castilla y León: Evidence of an unknown taxon for the Spanish record". *Journal of Iberian Geology* 42, pp. 29–38.
- Diedrich, C.G. (2013a). "Shallow marine sauropterygian reptile biodiversity and change in the Bad Sulza Formation (Illyrian, Middle Triassic) of Central Germany, and a contribution to the evolution of *Nothosaurus* in the Germanic Basin". En Tanner, L.H., Spielmann, J.A. y Lucas, S.G. (Eds.), *The Triassic System*, pp. 132–158. New Mexico: *New Mexico Museum of Natural History and Science: Bulletin* 61.

- Diedrich, C.G. (2013b). "The oldest "subaquatic flying" reptile in the world – *Pistosaurus longaevus* Meyer, 1839 (Sauropterygia) from the Middle Triassic of Europe". En Tanner, L.H., Spielmann, J.A. y Lucas, S.G. (Eds.), *The Triassic System*, pp. 169–215. New Mexico: *New Mexico Museum of Natural History and Science: Bulletin* 61.
- Hu, Y.-W. y Liu, J. (2022). "A new morphotype of nothosaurs (Sauropterygia: Nothosauridae) from the Middle Triassic of South China". *Historical Biology*, pp. 1–10.
- Klein, N., Eggmaier, S., y Hagdorn, H. (2022). "The redescription of the holotype of *Nothosaurus mirabilis* (Diapsida, Eosauropterygia) – a historical skeleton from the Muschelkalk (Middle Triassic, Anisian) near Bayreuth (southern Germany)". *PeerJ* 10, 1–59.
- Liu, J., Hu, S. X., Rieppel, O., Jiang, D. Y., Benton, M. J., Kelley, N. P., Aitchison, J. C., Zhou, C. Y., Wen, W., Huang, J. Y., Xie, T., y Lv, T. (2014). "A gigantic nothosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Middle Triassic of SW China and its implication for the Triassic biotic recovery". *Scientific Reports* 4, pp. 1–9.
- Rieppel, O. (2000). "Part 12A. Sauropterygia I". En Wellnhofer, P. (Ed.), *Handbuch der Paläoherpetologie*, pp. 1–134. München: *Verlag Friedrich Pfeil*.
- Sanz, J.L. (1984). "Osteología comparada de las familias Nothosauridae y Simosauridae (Reptilia, Sauropterygia)". *Estudios Geológicos* 40, pp. 81–105.
- Shang, Q.-H., Wu, X.-C., y Li, C. (2020). "A New Ladinian Nothosauroid (Sauropterygia) from Fuyuan, Yunnan Province, China". *Journal of Vertebrate Paleontology* 40, pp. 1–17.



# ZUBÍA

42



**IER**

Instituto de  
Estudios Riojanos