



Universitat Autònoma de Barcelona

ADVERTIMENT. L'accés als continguts d'aquesta tesi queda condicionat a l'acceptació de les condicions d'ús establertes per la següent llicència Creative Commons:  http://cat.creativecommons.org/?page_id=184

ADVERTENCIA. El acceso a los contenidos de esta tesis queda condicionado a la aceptación de las condiciones de uso establecidas por la siguiente licencia Creative Commons:  <http://es.creativecommons.org/blog/licencias/>

WARNING. The access to the contents of this doctoral thesis it is limited to the acceptance of the use conditions set by the following Creative Commons license:  <https://creativecommons.org/licenses/?lang=en>

Estudio paleontológico (Sistemática, tafonomía, paleobiología) del yacimiento de Basturs Poble (Maas-trichtiense, Isona i Conca Dellà, Pallars Jussà)



**RODRIGO GAETE HARZENETTER
2021**

**UNIVERSITAT AUTÒNOMA DE BARCELONA
FACULTAT DE CIÈNCIES
DEPARTAMENT DE GEOLOGIA**



ICP[®]
Institut Català de Paleontologia
Miquel Crusafont

***Foto de portada: la Conca Dellà desde la Serra de la Campaneta
Violeta Riera***



Estudio paleontológico (Sistemática, tafonomía, paleobiología) del yacimiento de Basturs Poble (Maastrichtiense, Isona i Conca Dellà, Pallars Jussà)

Memoria presentada por Rodrigo Gaete Harzenetter para la obtención de Grado de Doctor en Geología por la Universitat Autònoma de Barcelona, Departament de Geologia, con la tutoria del Dr. Josep Orió Oms Llobet (Departament de Geologia, UAB) y la dirección del Dr. Àngel Galobart Lorente (Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont i Museu de la Conca Dellà).

ABRIL 2021

No están aquí. ¡Todos están muertos!
Glasha. (Olga Mironova)

Masacre, ven y mira. Un film de Elem Klimov. 1985.

A mi madre y mi padre. Con ellos empezó todo.

A Violeta, por su amor y paciencia infinitos.

Agradecimientos

Querría expresar mi agradecimiento por el apoyo y la ayuda prestados durante la elaboración de esta tesis a las siguientes instituciones: Universitat Autònoma de Barcelona, Institut Català de Paleontologia, Museu de la Conca Dellà, Ajuntament d'Isona i Conca Dellà, Consell Comarcal del Pallars Jussà, Departament de Cultura de la Generalitat de Catalunya y Epicentre-Centre de Visitants del Pallars Jussà.

Asimismo agradezco la valiosa ayuda técnica y científica que me han proporcionado las siguientes personas: Bernat Vila Ginestí (ICP), Albert Garcia Sellés (ICP), Albert Prieto-Márquez (ICP), Oriol Oms Llobet (UAB), Marc Boada Ferrer, Marcos Martín Jiménez, Elena Nieto Molina (Eureka SGN), Jordi Panisello Martí (Eureka SGN), Anna Vallès, Irina Fernández, Ana María Bravo Arce (Museo Geominero), Peter Nagtegaal, Gonzalo Rivas Casamajó, Fabio Marco Dalla Vecchia (ICP), Novella Razzolini y Josep Manel Méndez.

De una manera especial querría dar las gracias a los compañeros y amigos que han conseguido que, tras más de 15 años de convivencia, el Pallars se haya convertido en mi segundo hogar: Francina Pubill, Mariona Solé, Teresa Reyes, Núria Nolasco, Jesús Caelles, Josep Maria Farrero, Joan Garcia, Josep Salse, José María Ruiz, Delfino Marías, Toni González, Javi González, Enric Latorre, Teresa Aubets, Carmen Morillo, Antoni Alegret, Carmen Conde, Lluís Isanta, Mònica Isanta, Mercè Bretón y tantos otros. Al personal del ayuntamiento: Lurdes Eres, Eduard Domínguez, Robert Duró y Rosa Grasa. A los alcaldes: Agustí Graell, Antoni Grasa, Constantí Aranda y Rosa Amorós.

Por supuesto, esta tesis no se habría podido llevar a cabo sin el apoyo y la paciencia de mi director de tesis, Àngel Galobart Lorente.

A las decenas de entusiastas estudiantes y voluntarios que, durante 10 años, participaron en las campañas de excavación de Basturs Poble, consiguiendo que este yacimiento se haya convertido en una especie de escuela práctica de paleontólogos.

Muy especialmente quería agradecer a mi familia y amigos por el imprescindible apoyo ofrecido.

ÍNDICE

I- INTRODUCCIÓN	1
1. Objetivos	3
2. Hipótesis de trabajo	5
3. Localización geográfica del yacimiento de Basturs Poble	7
4. Antecedentes históricos de los vertebrados fósiles	
finicretácicos de los Pirineos meridionales	9
Historia de los hallazgos de restos de ornitópodos: primeros hallazgos	12
Els Nerets y Sant Romà d'Abella. <i>Pararhabdodon isonensis</i>	13
Otros yacimientos con registro de ornitópodos	
en los Pirineos meridionales	15
5. Breve historia del yacimiento de Basturs Poble	17
II- MATERIAL Y MÉTODOS	25
6. Material de estudio	27
7. Metodología de excavación	27
8. Representación gráfica	29
9. Preparación del material fósil	30
10. Algunas consideraciones terminológicas	32
III- MARCO GEOLÓGICO	35
11. Contexto geológico. Los Pirineos	37
12. El Cretácico terminal en el sur de los Pirineos:	
El Garumniense o Formación Tremp	40
13. Estratigrafía del yacimiento de Basturs Poble	45
14. Edad del yacimiento de Basturs Poble	47
14. Basturs Poble y el reemplazo faunístico del Maastrichtiense	49
16. Paleogeografía y clima en el Maastrichtiense	50
III. ESTUDIO SISTEMÁTICO Y PALEOBIOLÓGICO	55
17. Introducción al estudio de los hadrosaurios	57
18. Descripción anatómica del hadrosáurido de Basturs Poble	58
18.1 Cráneo	58
Yugal	59
Maxilar	61
Frontal	62
Cuadrado	62

Exoccipital-Opistótico	64
Dentario	64
Dentición del dentario	69
18.2 Esqueleto postcraneal	71
Esqueleto axial	71
Vértebras cervicales	71
Vértebras dorsales	72
Sacro	74
Vértebras caudales	76
Costillas	77
Hemapófisis	77
Tendones osificados	78
Cintura escapular y extremidad anterior	79
Escápula	79
Coracoides	80
Húmero	82
Radio	83
Ulna	83
Metacarpianos y falanges manuales	84
Cintura pélvica y extremidad posterior	84
Isquiión	85
Fémur	85
Tibia	88
Fíbula	89
Metatarsianos y falanges pedales	89
IV- ESTUDIO TAFONÓMICO DEL YACIMIENTO DE BASTURS POBLE	91
19. Datos de la asociación fósil. Restos fósiles recuperados y número mínimo de individuos y abundancia relativa	93
Muestra analizada	93
Número mínimo de individuos	96
Abundancia relativa	96
20. Clasificación del <i>bonebed</i> de Bastus Poble	97
21. Distribución espacial, desarticulación y dispersión	98
Orientación de los elementos	104

22. Modificaciones tafonómicas	106
Meteorización y abrasión	110
Marcas superficiales	111
Encostramiento	113
V- PALEOBIOLOGÍA	115
23. Ontogenia de los hadrosáuridos de Basturs Poble	117
Tamaño de los huesos de Basturs Poble	118
Grado de fusión ósea	128
Histología ósea	130
24. Paralelismos entre hadrosaurios y ungulados	138
VI- MODELO PARA LA GÉNESIS DEL <i>BONEBED</i> BASTURS POBLE	147
25. Modelo para la génesis del <i>bonebed</i> Basturs Poble	149
VII- FILOGENIA	155
El “problema” <i>Pareisactus evrostos</i>	161
VIII- CONCLUSIONES	165
BIBLIOGRAFIA	171
ANEXO-I	219
ANEXO-II	225

I- INTRODUCCIÓN

1. Objetivos

El trabajo realizado en esta tesis ha consistido en el estudio del yacimiento de Basturs Poble, situado en las inmediaciones de la población de Basturs, en la comarca del Pallars Jussà (Lleida). Esta acumulación de restos óseos o bonebed está ampliamente dominada por restos de dinosaurios ornitópodos del clado Hadrosauridae y se integra dentro del conjunto de estratos de origen continental (Formación Tremp o Garumnien-se) que en amplias zonas del Sur de Europa registra el límite entre el Cretácico y el Paleoceno. El yacimiento ha sido datado como Maastrichtiense inferior alto y se sitúa en las fases iniciales de un importante reemplazo faunístico acaecido durante el Maastrichtiense en el dominio iberoarmoricano. El estudio de una acumulación excepcional de restos óseos como es Basturs Poble, ofrece la oportunidad de abordar diferentes aspectos paleontológicos en un momento clave en la historia de las faunas continentales del Cretácico (momento de reemplazo faunístico a pocos millones de años antes de la crisis biótica del final del Cretácico). Para el estudio se establecieron diversos objetivos:

Recopilación de la información publicada sobre geología paleontología del Cretácico superior europeo, principalmente del dominio iberoarmoricano y de los Pirineos sur-centrales, para encuadrar y relacionar Basturs Poble con otros yacimientos finicretácicos con restos de vertebrados y importancia en la evolución de las faunas continentales del sur de Europa antes de la crisis biótica del final del Cretácico

Realización de un análisis tafonómico de Basturs Poble para presentar un modelo de formación de la acumulación ósea consistente con los datos de conservación de los restos, su distribución espacial, sus alteraciones, etc.

Estudio sistemático, centrado en el grupo ampliamente dominante en la acumulación: los dinosaurios ornitópodos hadrosáuridos y comparación con otros hadrosáuridos recuperados en el sur de Europa.

Estudio paleobiológico que incide en la determinación del desarrollo ontogenético de los individuos conservados en el yacimiento, y comparación con modelos actuales de faunas con grandes fitófagos sometidos a condiciones ambientales similares.

Desarrollo de un modelo de génesis del yacimiento teniendo en cuenta los datos tafonómicos, paleobiológicos y paleoclimáticos disponibles.

2. Hipótesis de trabajo

1- El yacimiento de Basturs Poble se encuentra parte inferior de la Unidad Roja Inferior del Garumniense o Formación Tremp. Según otras clasificaciones, se encuadraría en la Formación Conques del Grupo Tremp. Su edad es de Maastrichtiense inferior alto, dentro del magnetocron C31n.

2- Se propone una génesis de la acumulación ósea o *bonebed* directamente relacionada a las condiciones climáticas deducidas para Iberoarmórica durante el Maastrichtiense inferior: clima sub-tropical, con períodos sub-áridos y períodos de sequía a veces severa.

3- El *bonebed* de Basturs Poble estaría formado por los restos de un mínimo de 22 individuos de hadrosáuridos de la misma especie. Estos se hallan absolutamente desarticulados y la mayoría presentan importantes modificaciones que incluyen rotura, incrustaciones, bioerosión y deformación dúctil. Resulta poco probable la presencia de otros grupos de ornitópodos

4- La mayor parte de los restos óseos del *bonebed* pertenecen a individuos juveniles.

5- Es muy probable que el hadrosáurido de Basturs Poble muestre afinidad con alguno de los géneros de hadrosáuridos lambeosaurinos hallados en el Cretácico superior iberoarmórico: *Pararhabdodon*, *Arenysaurus*, *Blasisaurus*, *Adynomosaurus* o *Canardia*.

6- La génesis de la acumulación debe estar relacionada con algún factor natural que provoque una alta mortalidad de los grandes fitófagos, sobretodo de la población juvenil. Un factor posible es el de una sequía severa, que en ecosistemas actuales provoca un modelo de mortalidad entre grandes herbívoros similar al que se observa en Basturs Poble.

7- Condiciones climáticas extremas no deben suponer únicamente altas mortalidades, sino que debe afectar también a otros parámetros biológicos como la tasa de crecimiento o las migraciones.

3. Localización geográfica del yacimiento de Basturs Poble

El yacimiento de Basturs Poble se localiza en las cercanías de la población de Basturs, dentro del término municipal de Isona i Conca Dellà, al sur de la comarca del Pallars Jussà (Lleida). Concretamente, la acumulación de restos óseos fósiles (*bonebed*) que forma el yacimiento aflora a unos 450 metros al oeste de esta población, en la parte oriental del Serrat del Rostiar (figura 1). Esta sierra, sobre la que se encuentra construido el pueblo de Basturs, tiene una orientación aproximada NE-SO i se prolonga hacia el Este de esta población, donde recibe el nombre de La Serra. Hacia el sur, el Serrat del Rostiar limita con el barranco del río Abella, mientras que su límite septentrional lo marcan el Barranc de les Corbes y el Barranc del Rostiar. Precisamente, la terminación occidental del Serrat del Rostiar coincide con la zona donde el Barranc del Rostiar desemboca en el río Abella.

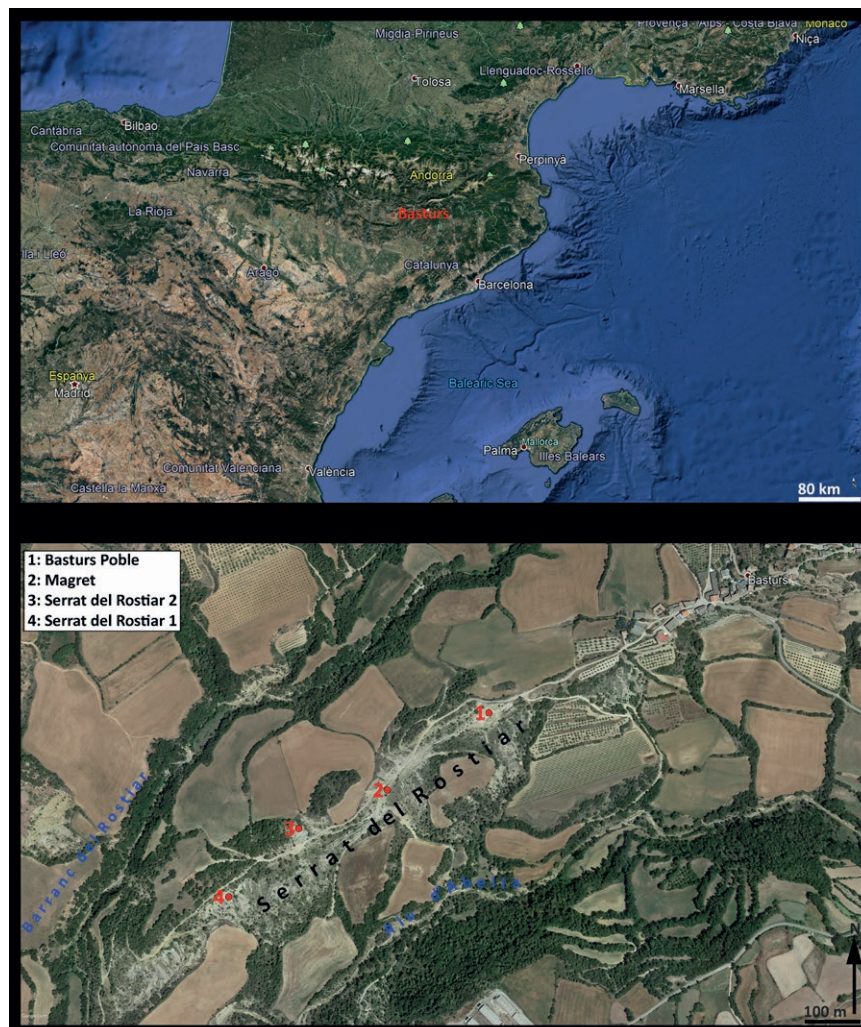


Figura 1. Localización del yacimiento de Basturs Poble, en las inmediaciones de la población de Basturs (Isona i Conca Dellà, Pallars Jussà, Lleida). También se indica la localización de otros yacimientos situados en el Serrat del Rostiar. Magret conserva un conjunto de restos óseos de hadrosaurios indeterminados, incrustado en una brecha calcárea. En Serrat del Rostiar 1 se recuperó el maxilar MCD-4919 atribuido a *Tsintaosaurini* indet. También ha proporcionado un rico conjunto microfauístico. En Serrat del Rostiar 2 han aparecido diversos elementos, principalmente axiales, de un hadrosáurido indeterminado. Fuente: Google Earth Pro, versión 7.3

4. Antecedentes históricos de los vertebrados fósiles finicretácicos de los Pirineos meridionales

El Cretácico Superior de los Pirineos meridionales representan un referente a nivel mundial para el estudio de las faunas de vertebrados continentales que existían justo antes de la crisis biótica del final del Cretácico, gracias a la cantidad de yacimientos y a la relativa continuidad estratigráfica de éstos (Riera *et al.*, 2009; Vila *et al.*, 2013; Fondevilla *et al.*, 2019). Este registro unido al de otras áreas de Europa (Francia, Rumanía, otras zonas de la Península Ibérica y Hungría) representa uno de los más completos más allá del Western Interior de América del Norte para el estudio de las faunas finicretácicas, sobretudo de dinosaurios no avianos (Csiki-Sava *et al.*, 2015; Brusatte *et al.*, 2015). No obstante, los hallazgos de restos de vertebrados finicretácicos pirenaicos se inician relativamente tarde en relación con hallazgos de otras partes de Europa, y a partir del descubrimiento de los primeros yacimientos (Marín & Bataller, 1929)¹, los hallazgos se realizan a trompicones temporales, prácticamente como algo anecdótico enmarcados en estudios estratigráficos o cartográficos más que como el producto de campañas bien planificadas de prospección y excavación.

Después de los primeros hallazgos durante la construcción de la presa del embalse de Sant Antoni en la década de 1910 (figura 2), no es hasta 4 décadas después que se producen nuevos hallazgos de importancia, concretamente a partir de 1953, año en que el paleontólogo berlinés Walter Georg Kühne, realiza una serie de prospecciones en los materiales finicretácicos continentales de la zona de Berga y Tremp (Talens, 1955a) con la esperanza de encontrar restos de mamíferos mesozoicos. No obstante, la prospección realizada permite la localización de varios puntos con restos de dinosaurios, entre los que destaca el yacimiento del Barranc d'Orcau. Este yacimiento sería excavado durante varias campañas y por varios equipos de investigadores, hasta quedar virtualmente agotado (Talens, 1955a; Talens, 1955b; Santafé *et al.*, 1997; Vila, 2018; Vila *et al.*, 2018). A los yacimientos hallados por el Dr W. Kühne se sumarían los mencionados por F.A. de Lapparent y E. Aguirre en las inmediaciones de Suterranya, Orcau y Conques. En total, a partir de finales de la década de 1950, en la Conca de Tremp, se conocían una docena de yacimientos con restos óseos de dinosaurios, reconociéndose entonces los géneros de saurópodos *Titanosaurus* e *Hypselosaurus*, así como el ornitópodo *Rhabdodon priscum* (Lapparent & Aguirre, 1956a; 1956b; 1957; Lapparent, 1966; Bataller, 1958; Bataller, 1960).

En septiembre de 1958, A. F. de Lapparent (figura 3), C. Bézier y N. Galchant descubren los yacimientos de huevos de dinosaurios de Basturs (Lapparent, 1958; 1959), situados en

¹ Aunque la primera cita bibliográfica de restos de dinosaurios en la zona de Tremp corresponde a la nota "Un yacimiento de huesos fósiles en Tremp – Talarn (Lérida)" donde se realiza la descripción de un yacimiento hallado por Bartolomé Castell (Marín & Bataller (1929)), los primeros hallazgos de huesos de dinosaurios probablemente se realizaron durante la construcción de la presa de Sant Antoni (Lapparent & Aguirre, 1956a; Vila 2018), por lo que cabe deducir que los primeros restos se descubrieron en el período de obras, entre 1913 y 1916.

el techo de la Formación Arenisca de Arén (Sanz *et al.*, 1995; Sanz & Moratalla, 1997; Sander *et al.*, 1998; Díaz-Molina *et al.*, 2007) (figura 4). Más tarde, Rosell (1967) cita “una enorme cantidad de fragmentos de huevos de Dinosaurios” en las margas abigarradas del Barranco de la Munya. Por la descripción geográfica que realiza el autor, probablemente se trata del Barranc del Mas de Mitjà, cerca de Els Clotets de la Isidra, en Abella de la Conca.



Figura 2. Inspección de obras durante la construcción del embalse de Sant Antoni en Talarn. Se observan los afloramientos de areniscas duras de la Formación Arenisca de Arén. Fotografía de J. Villanueva (ANC), extraída del blog de J.M. Mir: “Quina la fem?”

No es hasta la década de 1980 (ya dentro del “período del renacimiento” de Pereda-Suberbiola *et al.*, 2010) en que la prospección y sobretodo la excavación de los yacimientos finicretácicos surpirenaicos comienza a llevarse a partir de una metodología más estricta, sobretodo a causa de un conocimiento cada vez mejor de la geología de las formaciones finicretácicas de los Pirineos meridionales.



Figura 3. Albert-Félix de Lapparent (1905-1975), descubridor de varios yacimientos de vertebrados del Cretácico superior en la zona de Tremp e Isona. Fotografía extraída de Pereda-Suberbiola & Ruiz-Omeñaca (2012).



Figura 4. Yacimiento de huevos de dinosaurios de Basturs-2, situado en la Costa dels Corral, al Norte de la población de Basturs, en areniscas rojas del techo de la Formación Areniscas de Arén. Fue hallado en la década de 1950. Fotografía: V. Riera.

El equipo integrado por investigadores del Institut de Paleontologia de Sabadell, Universitat Autònoma de Barcelona y Universidad Autónoma de Madrid realizan una serie de intervenciones en algunos de los yacimientos más importantes de la Conca de Tremp (Casanovas *et al.*, 1987; Santafé *et al.*, 1997). Además del yacimiento de Orcau, hallado y explotado anteriormente por el Dr. W. Kühne y que proporciona escasos resultados (Santafé *et al.*, 1997), destacan las intervenciones en Els Nerets y Sant Romà d'Abella, yacimientos hallados por la geóloga alemana Sabine Krauss y que serían excavados durante varias campañas (Casanovas *et al.*, 1985; Casanovas *et al.*, 1988; Casanovas 1992; Casanovas *et al.*, 1993; Casanovas *et al.*, 1995). Brinkmann (1984) describe dos isquiones encontrados en las cercanías de Moror (municipio de Sant Esteve de la Sarga) y reconoce por primera vez la presencia de hadrosáuridos en el Cretácico Superior surpirenaico (figura 5). Masriera & Ullastre (1988) documentan el hallazgo, en agosto de 1985, del extremo proximal de un hueso de saurópodo al Este de L'Estanyó, en el Valle de Barcedana (municipio de Llimiana). También es en esta fase cuando se inician los estudios de yacimientos de icnitas de dinosaurios, tanto en la Cuenca de Àger (Llompart, 1979), como en la Cuenca de Tremp (Llompart *et al.*, 1984). Los yacimientos trabajados durante esta etapa en la Cuenca de Tremp quedan

enumerados en Ardèvol *et al.* (1995), donde se realiza una primera distribución estratigráfica de los mismos.

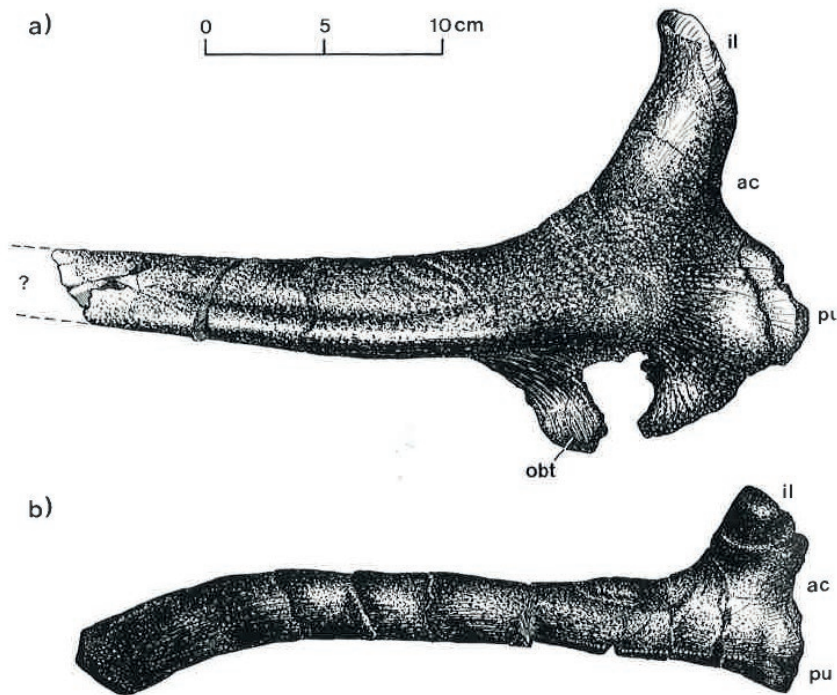


Figura 5. Isquiones encontrados en la cercanía de Moror (Sant Esteve de la Sarga), figurados por Brinkmann (1984), en el trabajo en el que se reconoce, por primera vez, la presencia de hadrosaurios en el Cretácico Superior del Sur de los Pirineos.

A partir del inicio de milenio se produce la explosión de hallazgos de nuevos yacimientos con restos de dinosaurios en las diferentes cuencas surpirenaicas (López-Martínez *et al.*, 1998; López-Martínez *et al.*, 2001; Gaete & Bravo, 2002; Vila *et al.*, 2006; Vila *et al.*, 2008; Riera *et al.*, 2009; Fondevilla *et al.*, 2019), siendo encuadrados en un marco estratigráfico y cronológico cada vez más preciso. Este salto cuantitativo y cualitativo en la investigación paleontológica del Cretácico superior continental de los Pirineos meridionales ha sido gracias al esfuerzo y coordinación de diferentes instituciones científicas y administrativas, principalmente el Museu de la Conca Dellà, Institut Català de Paleontologia, Consorci de les Mines del Berguedà, Amics de la Paleontologia de l'Alt Urgell, Universitat Autònoma de Barcelona, Universidad de Zaragoza, Institut d'Estudis Ilerdencs y la Universitat de Barcelona.

Historia de los hallazgos de restos de ornitópodos: primeros hallazgos

Como se comenta más arriba, las primeras citas de restos de dinosaurios ornitópodos en el Cretácico superior de los Pirineos meridionales, se refieren a restos hallados en la década

de 1950 en puntos cercanos a las poblaciones de Suterranya, Orcau y Conques (Lapparent & Aguirre, 1956 a, 1956 b, 1957). Se trata de restos fragmentarios, aislados y poco diagnósticos que corresponden principalmente a fragmentos de huesos de las extremidades que son atribuidos al género *Rhabdodon*, siendo éste un Iguanodontia basal (Norman, 2004) común en el Cretácico superior del sur de Francia, así como en yacimientos de la Península Ibérica datados como Campaniense final – Maastrichtinse inferior: Lo Hueco (Escaso *et al.*, 2009; Ortega *et al.*, 2015), Chera (Company *et al.* 2009; Peyrot *et al.*, 2020), Laño (Astibia *et al.*, 1990; Pereda & Sanz, 1999; Pereda *et al.*, 2015; Corral *et al.*, 2016) y Armuña (Corral *et al.*, 2007; Pérez-García *et al.*, 2016). Al menos una parte de estos restos se encuentran en el Museo Nacional de Ciencia Naturales de Madrid. De éstos, Martín *et al.* (2017) realizan la descripción de un fragmento de húmero hallado en el “Término de Conques” y un cuerpo vertebral caudal hallado en “Norets”² que los autores atribuyen a Ornithopoda indet. No obstante, al tratarse de restos fragmentarios y poco diagnósticos y el hecho de que la casi totalidad de restos de ornitópodos hallados en el Cretácico superior surpirenaico corresponden a hadrosáuridos, nos lleva a pensar que probablemente los restos ornitópodos citados por A.F. de Lapparént y E. Aguirre correspondan a hadrosaurios. Un ejemplo de la común atribución incorrecta al género *Rhabdodon* de restos fragmentarios de huesos de ornitópodos, es la determinación que realiza P. Taquet del fragmento distal de un fémur derecho hallado en Peguera (Berguedà) que se atribuye a *Rhabdodon priscum* (Masriera & Ullastre, 1982; Ullastre & Masriera, 1983). Posteriormente, un estudio más detallado de este resto ha permitido atribuirlo a Hadrosauridae indet. (Pereda Suberbiola *et al.*, 2003). De hecho, el único resto atribuible a *Rhabdodon* en los Pirineos Sur-Centrales, pertenece a un fragmento de diente hallado en niveles estromatolíticos del Coll d’Orenga, en el municipio de Vilanova de Meià (Llompart & Krauss, 1982). Este diente fue atribuido inicialmente a Ornithopoda indet., pero fue identificado posteriormente como un diente dentario de *Rhabdodon* (Pereda Suberbiola & Sanz, 1999; Ruiz-Omeñaca, 2001).

Como se ha comentado anteriormente, el estudio de Brinkmann (1984) es el primero que confirma la presencia de hadrosáuridos en la Formación Tremp de los Pirineos meridionales. Los isquiones descritos por este autor, hallados en las cercanías de la población de Moror, son atribuidos a un hadrosáurido lambeosaurino por Casanovas *et al.* (1999a).

Els Nerets y Sant Romà d’Abella. Pararhabdodon isonensis

Como ya se ha comentado, durante las campañas emprendidas en el año 1984 por el

² En algunas publicaciones antiguas aparece la localización geográfica de “Norets”, pero no existe ningún lugar con ese nombre en la Conca de Tremp. Al Este y Noreste de la ciudad de Tremp aparece varias veces el nombre geográfico de “Nerets” (“rododendros” en catalán): Serra dels Nerets, Costa dels Nerets, Nerets, Els Nerets, probablemente transcrito erróneamente en su momento como “Norets”.

equipo de investigadores del Institut de Paleontologia de Sabadell, con paleontólogos de la Universidad Autónoma de Barcelona y Universidad Autónoma de Madrid (Casanovas *et al.*, 1987), la actividad se centra en los yacimientos de Els Nerets (Trempt) y Sant Romà d'Abella (Isona i Conca Dellà). En el primero, conocido también como Vilamitjana-1 (Ardèvol *et al.*, 1995) se recuperan un fémur derecho completo, un fragmento distal de fémur derecho, una vértebra caudal y cuatro centros vertebrales que los autores (Casanovas *et al.*, 1985a; 1985b; 1987) atribuyen al género de hadrosáurido *Orthomerus*, considerado actualmente como *nomen dubium* (Horner *et al.*, 2004). Posteriormente, se recuperan de Els Nerets tres centros vertebrales caudales que se clasifican como Iguanodontidae indet. (Casanovas *et al.*, 1995). Nuevos restos recuperados en este yacimiento han permitido recientemente realizar una revisión de todos los fósiles de hadrosáuridos de Els Nerets, siendo atribuidos a un hadrosáurido tsintaosaurino (Conti *et al.*, 2020).

Uno de los yacimientos que más restos de hadrosáuridos ha proporcionado es el de Sant Romà d'Abella (nombrado Sant Romà-2 o "Barranco de la Llau de Doba" en Ardèvol *et al.*, 1995). Los primeros restos que se recuperaron en este yacimiento consistían en un húmero, una vértebra cervical, la parte proximal de una escápula (identificada erróneamente como una ulna) y tres cuerpos vertebrales, atribuidos inicialmente a aff. *Rhabdodon* sp. (Casanovas *et al.*, 1987). Posteriormente se recolectó una nueva vértebra cervical y, a pesar del estado fragmentario del conjunto de restos, a partir de ellos se estableció el nuevo género de Iguanodontia incertae sedis *Pararhabdodon isonensis* (Casanovas *et al.*, 1993). La recuperación de nuevo material en Sant Romà d'Abella (dos maxilares, un dentario, una nueva vértebra cervical, dos vértebras dorsales, un sacro, una vértebra caudal y un fragmento de isquion) confirman a este ornitópodo como un hadrosáurido (Casanovas *et al.*, 1997) y más adelante como un hadrosáurido lambeosaurino (Casanovas *et al.*, 1999). Posteriormente, Head (2001), cuestiona los caracteres lambeosaurinos de los restos de *P. isonensis* y sitúa este taxón en una posición basal tanto respecto a hadrosaurinos como a lambeosaurinos. En revisiones posteriores se ha considerado a *P. isonensis* como el taxón de Hadrosauridae hermano de Lambeosaurinae + Hadrosaurinae (Prieto-Márquez *et al.*, 2006) y finalmente como un Lambeosaurinae de la tribu Tsintaosaurini (Prieto-Márquez & Wagner, 2009; Prieto-Márquez *et al.*, 2013; Serrano *et al.*, 2020).

Un dentario derecho recuperado en el yacimiento de Les Llaus (a unos 680 metros al ESE de Sant Romà d'Abella) y que fue atribuido en un principio a *Pararhabdodon isonensis* (Casanovas *et al.*, 1997; Casanovas *et al.*, 1999) y posteriormente se consideró como el holotipo de la nueva especie *Koutalisaurus kohlerorum*, (Prieto-Márquez *et al.*, 2006) finalmente se considera como un lambeosaurino indeterminado (Prieto-Márquez *et al.*, 2013).

Otros yacimientos con registro de ornitópodos en los Pirineos meridionales

Además de Els Nerets, Sant Romà d'Abella y Basturs Poble, son numerosos los yacimientos en la Conca de Tremp que han proporcionado restos óseos de hadrosáuridos, sobre todo en los últimos 20 años. La mayoría de estos yacimientos han proporcionados restos fragmentarios y poco diagnósticos. En algunos, sin embargo, se han recuperado restos lo suficientemente diagnósticos para hacer aproximaciones taxonómicas más precisas. En la tabla 1 (Anexo-I) se muestran los yacimientos con restos de ornitópodos de los Pirineos meridionales que han proporcionado restos óseos, icnitas o huevos. La zona donde se encuentra la mayor concentración de yacimientos es la de Tremp-Isona, área donde la formación Tremp aflora de manera más extensa, seguida del conjunto de yacimientos de la Ribagorza aragonesa (López-Martínez *et al.*, 2001; Puértolas *et al.*, 2018 ; Pérez-Pueyo *et al.*, 2021). Destaca el registro osteológico, dominado ampliamente por restos de hadrosáuridos (Casasnovas, 1992; Vila *et al.*, 2006; Riera *et al.*, 2009; Cruzado-Caballero, 2012; Vila *et al.*, 2013; Dalla Vecchia *et al.*, 2014; Vila *et al.*, 2016; Fondevilla *et al.*, 2019).

Por lo que respecta al registro icnológico, la historia de los descubrimientos comienza con la descripción que realiza Llompart (1979) del yacimiento de La Mata del Viudà (Masía de Saurí en López-Martínez *et al.* 1998 y 1999), cerca de la población de Millà en la Vall d'Àger. Posteriormente, Llompart *et al.* (1984), describen en el yacimiento de Orcau-2 dos nuevos icnotaxones que atribuyen a ornitópodos: *Orcauichnites garumniensis* y *Ornithopodichnites magna*. No obstante, Lockley & Meyer (2000) y Vila *et al.* (2011a), consideran que la alta dinoturbación que presenta el yacimiento, así como la mala preservación de las presuntas icnitas de ornitópodos, ponen en duda la erección de estos icnotaxones, considerándolos *nomina dubia*.

Barco *et al.* (2001) asignan por primera vez a hadrosaurios una serie de icnitas del yacimiento de Arén-1 situado en la parte alta de la Formación Areniscas de Arén. A partir de entonces se han identificado decenas de icnitas de ornitópodos, básicamente en niveles de la Formación Tremp, que se han atribuido a hadrosaurios (Llompart (2006); Riera *et al.* (2009); Vila *et al.* (2013); Fondevilla *et al.* (2019)).

Por lo que respecta al registro oológico, los restos atribuibles a ornitópodos son muy escasos en el Cretácico superior surpirenaico, comparados con el abundante registro fósil de tipo megaloolítico que aparece en numerosos yacimientos (Vianey-Liaud & López-Martínez, 1997; López-Martínez *et al.*, 2000; Vila *et al.* 2010a; 2010b; 2010c; Vila *et al.* 2011b; Sellés *et al.*, 2013; Bravo & Gaete, 2014; Sellés & Vila, 2015). Aunque se ha sugerido que al menos algunas ooespecies del oogénero *Megaloolithus* podrían pertenecer a ornitópodos hadrosaurios (Grigorescu *et al.*, 2010), es ampliamente mayoritario el consenso de atri-

buirlos a dinosaurios saurópodos titanosaurios (Chiappe *et al.*, 1998; García *et al.*, 2006; Wilson *et al.*, 2010; Grellet-Tinner *et al.*, 2011). En el yacimiento de Porrit-6, situado en las cercanías de Pont d'Orrit (Tresp), así como en el yacimiento 172-i/04/f de la Ribagorza aragonesa, se han encontrado los que son por ahora los únicos conjuntos de fragmentos de cáscaras de huevos atribuibles a hadrosauroideos. Se trata de cáscaras del oógeno *Spheroolithus*, que han permitido describir la especie *S. europaeus* (Sellés *et al.*, 2014a).

5. Breve historia del yacimiento de Basturs Poble

El Museu de la Conca Dellà (MCD) se inauguró en 1995 con el fin de potenciar y proteger principalmente dos valores patrimoniales excepcionales presentes en el área de la Conca Dellà; por un lado la arqueología del mundo romano, representada por la ciudad de Aeso y su área de influencia y por otro, la paleontología de organismos continentales del final del Cretácico, hallados en los extensos afloramientos de las formaciones Tremp y Areniscas de Arén presentes en la zona. Inicialmente, la colección paleontológica del Museu consistía en una pequeña representación de restos óseos de dinosaurios, hallados en yacimientos de la comarca y cedidos por el Institut Català de Paleontologia (entonces Institut Paleontològic de Sabadell).

A principios del siglo XXI, desde el MCD y sobre todo a iniciativa de la entonces directora del centro, Teresa Reyes i Bellmunt, se deciden potenciar los trabajos en el área de paleontología, dado el evidente potencial que este campo científico tenía en la zona. De esta manera, el 1 de agosto de 2001 se incorporaron a la plantilla del MCD y durante seis meses, dos paleontólogos (Ana María Bravo Arce y Rodrigo Gaete Harzenetter). La primera labor consistió en documentar y realizar las fichas paleontológicas de los yacimientos ya conocidos. Una síntesis descriptiva de estos yacimientos “clásicos” se encuentra en Ardèvol et al., (1995). Posteriormente, se inició una prospección sistemática de las formaciones finicretácicas continentales del municipio de Isona y Conca Dellà. En años posteriores, esta prospección se extendería a otros municipios de la comarca del Pallars Jussà (Abella de la Conca, Castell de Mur, Gavet de la Conca, Llimiana, Sant Esteve de la Sarga, Talarn y Tremp (Gaete & Bravo, 2002; Vila *et al.*, 2006).

El yacimiento de Basturs Poble fue localizado por el geólogo aficionado Marc Boada i Ferrer mientras realizaba una cartografía geológica a escala 1:5.000 de la zona comprendida entre Abella de la Conca y Basturs (figura 6). Cuando supo que a partir del mes de agosto de 2001, desde el Museu de la Conca Dellà se había iniciado un programa de prospecciones paleontológicas en los materiales del Cretácico terminal de la Conca Dellà, se puso en contacto con los paleontólogos que realizaban esta tarea y los condujo al yacimiento. La gran cantidad de restos fragmentarios visibles en superficie, así como los numerosos huesos fósiles que se observaban in situ, hacían pensar que Basturs Poble podía ser un yacimiento con una riqueza hasta entonces desconocida en la cuenca. La primera excavación en el yacimiento se llevó a cabo entre los días 5 de noviembre y el 15 de diciembre del año 2001. El permiso de excavación expedido por el Departament de Cultura de la Generalitat de Catalunya se prolongaba hasta el día 21 de diciembre, pero la gran nevada que afectó aquel año a gran parte del territorio de Catalunya, obligó a acortar en seis días la campaña. Esta primera intervención, llevada a cabo por los dos paleontólogos del MCD, permitió valorar la riqueza e importancia real del yacimiento. Se recuperaron 53 restos óseos, y se confirmó

que el yacimiento conservaba una importante concentración de restos fósiles.

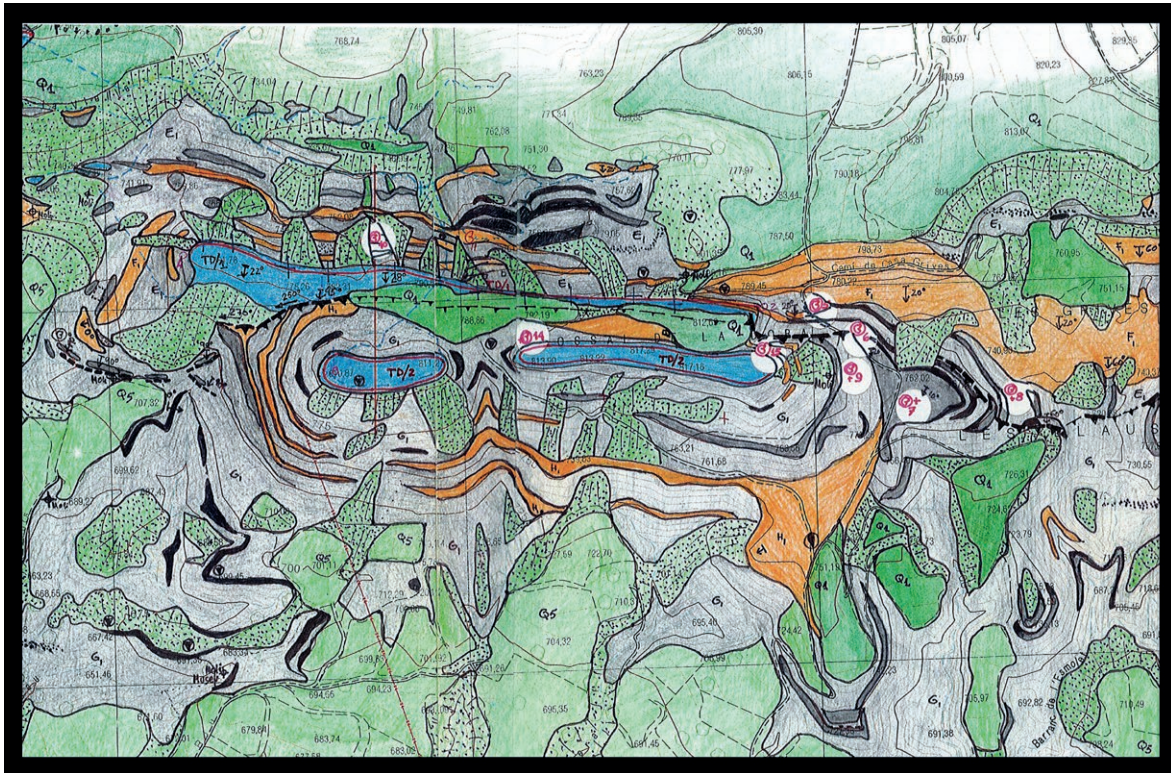


Figura 6. Mapa geológico de escala 1:5.000, realizado por Marc Boada. En la zona cartografiada (alrededores del Tossal de la Doba, Isona i Conca Dellà), se señalan los yacimientos con restos de dinosaurios.

La **primera actuación** en BP consistió en determinar un punto origen del yacimiento (punto cero), a partir del cual se coordinarían los restos excavados. A partir de este punto origen también se situarían las diferentes cuadrículas en las que se dividió el yacimiento durante los primeros años de excavación (ver apartado Metodología). Seguidamente se recogieron todos los restos que se encontraban desprendidos en superficie, generalmente en estado fragmentario. Las dos primeras cuadrículas delimitadas a partir del punto origen del yacimiento, se colocaron en las zonas donde se apreciaba una mayor concentración de fósiles. Ambas cuadrículas tenían forma cuadrada, teniendo la primera (denominada cata 1) un lado de 2 metros y la segunda (cata 2), un lado de 3 metros. La cata 1 se situó en la parte oriental del yacimiento y la cata 2 a 20 metros al oeste de ésta. La gran proliferación de restos fósiles obligó a delimitar una tercera cuadrícula (cata 3, de 3x2 metros) a continuación de la cata 2 en dirección este. Debido a que los restos fósiles se encuentran a diferentes profundidades dentro del estrato, con un nivel óptico se tomaron las medidas de profundidad. Los restos óseos se delimitaron de manera individual con martillos, escarpas, punzones y pinceles. Cada pieza fue consolidada, coordinada, dibujada y fotografiada antes de su extracción.

La **segunda campaña de excavación** en BP tuvo lugar entre el 15 y el 26 de abril de 2002. Se recuperaron un total de 108 restos óseos de dinosaurios y cocodrilos. Siguiendo la metodología de la primera intervención, se delimitaron 14 catas orientadas hacia el norte. De estas, dos ya habían sido totalmente excavadas durante la primera intervención y el resto fueron excavadas parcial o totalmente durante esta segunda fase. Al punto origen del yacimiento determinado durante la primera intervención, se le sumó un segundo punto subordinado a aquel y situado a 25 metros en dirección este. La mayor parte de los restos fueron extraídos con envoltorio de yeso con esparto, debido a la extrema fragilidad que presentaban.

La **tercera intervención** en BP consistió en la adecuación de éste con una máquina excavadora. Dado que el estrato que contiene la acumulación se halla muy bien delimitado dentro del conjunto de estratos que configuran el afloramiento y teniendo en cuenta que la estratificación presenta un buzamiento hacia el norte de unos 10º, la potencia de rocas sin restos que cubren la acumulación crece hacia al norte dificultando los trabajos de delimitación y excavación. Por esta razón se decidió realizar una intervención de adecuación del yacimiento que consistió en el levantamiento con máquina excavadora de los estratos que se encontraban por encima del nivel de acumulación de restos fósiles. Esta intervención de adecuación se llevó a cabo entre los días 17 y 25 de octubre de 2002.

Entre los días 1 y 15 de septiembre de 2003 se llevó a cabo la **cuarta intervención** en BP. Ésta consistió en una excavación en la que se recuperaron un total de 72 restos óseos. En primer lugar, se limpió el estrato con restos fósiles, que había quedado parcialmente cubierto de tierra erosionada, sobretodo a causa del levantamiento de los estratos que cubrían la acumulación ósea durante la intervención de adecuación del yacimiento. Seguidamente, con martillo percutor, se removió el estrato de areniscas finas que cubre directamente la acumulación y cuya parte más superior ya había levantado la máquina excavadora. Después de esta limpieza se inició la excavación de las cuadrículas orientadas hacia el norte que habían sido delimitadas durante las campañas de excavación anteriores.

La **quinta intervención** en el yacimiento tuvo lugar entre los días 3 y 30 de mayo de 2004. En ésta, se recuperaron 81 restos fósiles y se continuó excavando, siguiendo la metodología llevada a cabo en las campañas anteriores. Destaca la aparición, durante los últimos días de excavación, de una densa acumulación de restos óseos de hadrosauroideos en una superficie relativamente pequeña. Debido a la imposibilidad temporal de recuperar la totalidad de los restos presentes en aquella concentración, se decidió tajarla con yeso y tierra para protegerla y pedir permiso de excavación para aquel mismo año.

Durante la **sexta intervención** en BP, llevada a cabo entre los días 4 y 17 de octubre de 2004, se recuperaron 71 restos fósiles, la mayoría de la zona de concentración de restos que

había sido protegida y tapada al final de la campaña anterior. Todos los restos pertenecían a dinosaurios hadrosauroideos y se sospechaba que los restos podían pertenecer a un solo individuo. La acumulación se prolongó aproximadamente un metro cuadrado en dirección oriental al área delimitada durante la intervención anterior y la delimitación y extracción se realizó individualmente pieza a pieza.

La **séptima intervención** en BP permitió la recuperación de 99 restos fósiles, así como la adecuación con máquina excavadora de una nueva área del yacimiento. Llevada a cabo entre los días 4 y 24 de julio de 2005, consistió en la continuación de la extracción de los restos de la concentración hallada en mayo de 2004. Además, se continuó con la excavación de las catas delimitadas durante las campañas anteriores.

En el mes de mayo de 2006 se realizó una campaña de excavación relativamente corta. Así, entre los días 4 y 13 se recuperaron 20 restos óseos de hadrosáuridos, en lo que era la **octava intervención** en el yacimiento.

Entre los días 2 y 15 de julio de 2007 se realizó la **novena intervención** en el yacimiento. Esta vez, la excavación permitió la recuperación de 126 restos fósiles y, una vez más, se combinaba la excavación con una adecuación con máquina excavadora, de una amplia zona del yacimiento.

Durante el año 2008 (entre los días 20 y 24 de octubre) se volvió a realizar una adecuación del yacimiento con máquina excavadora, retirándose un importante volumen de roca situado por encima del nivel de acumulación de restos fósiles. En esta décima intervención en BP, no se recuperaron restos fósiles.

La **undécima intervención** en BP, llevada a cabo entre los días 13 y 24 de julio de 2009, permitió recuperar un total de 96 restos fósiles, principalmente huesos de hadrosauroideos.

En el verano de 2010, se volvió a excavar BP. Así, entre los días 5 y 25 de julio se llevó a cabo la **duodécima intervención** en este yacimiento, recuperándose un total de 98 restos fósiles.

El día 2 de septiembre de 2010, durante una visita rutinaria al yacimiento, se pudo comprobar que éste había sido objeto de una acción de vandalismo. Se habían levantado bloques de arenisca de la zona de acumulación de restos fósiles, hecho que produjo la fracturación de diversos restos y de la capa de yeso que los protegía desde el final de la anterior intervención. Después de poner la correspondiente denuncia en la comisaría de los Mossos d'Esquadra de Tremp, se decidió realizar una intervención preventiva para intentar recuperar los restos que habían quedado a la intemperie. Esta intervención se realizó el día 21 de marzo de 2011. Era la **decimotercera intervención** en el yacimiento y permitió la recupera-

ción de 7 restos fragmentarios.

Finalmente, entre los días 26 de junio y 17 de julio de 2011, se llevó a cabo la decimo-cuarta y hasta ahora, última campaña de excavación en BP, combinada con una adecuación con máquina excavadora de una parte del yacimiento. En esa campaña se recuperaron un total de 132 restos fósiles.

En resumen, se han realizado 14 intervenciones (9 campañas de excavación, dos de ellas preventivas, 2 de acondicionamiento con máquina excavadora y 3 campañas en que se combinaron ambas actividades) que han permitido la recuperación de 963 registros (figura 7). Hay que tener en cuenta que, durante las tareas de preparación de los fósiles, en la roca encajante que contiene los restos fósiles, suelen aparecer otros restos, en general pequeños o fragmentarios, que no son advertidos durante la extracción. También se han añadido a la colección definitiva, restos que se habían encontrado desprendidos en superficie y a los que inicialmente no se les había adjudicado una sigla de campo (BP-n). Esto provoca que el número de restos fósiles recuperados (1015) sea mayor que el número de registros de campo, que como se ha comentado, asciende a 963. Otra circunstancia que ayuda a que la diferencia de registros de campo sea menor que la de restos totales viene dada por el hecho que en algunas ocasiones, por varios motivos, puede haber siglas de campo repetidas, pero diferenciadas con una letra (BP-n-a y BP-n-b, por ejemplo) y que consecuentemente tendrán dos siglas definitivas diferentes.



Figura 7. (página anterior) Imágenes de algunas de las intervenciones realizadas en Basturs Poble desde 2001 a 2011. **A:** Campaña de excavación de finales del año 2001. Vista de la “cata 2” en la zona occidental del yacimiento. La cuadrícula está delimitada por cuerda de color blanco. Los restos fósiles aparecen en el límite marcado entre el techo del paleosuelo y la base del estrato de areniscas suprayacente. **B:** Vista general del yacimiento durante la campaña de excavación de abril de 2002. Fotografía realizada desde el nivel de areniscas duras de la base del afloramiento. Encima de éstas descansa un paleosuelo y un estrato de areniscas finas de color gris. Entre estos dos estratos se halla la acumulación ósea. Por encima se observan las areniscas duras de color amarillento que descansan encima del conjunto. Al fondo se observa la Serra de Sant Corneli. **C:** Vista del yacimiento durante la campaña de 2002. En primer plano se aprecia el teodolito utilizado para las excavaciones durante los primeros años de trabajos en el yacimiento. **D:** octubre de 2002. Acondicionamiento del yacimiento para facilitar los trabajos de excavación. Estas intervenciones consisten, básicamente, de levantar los estratos suprayacentes a la acumulación ósea y que dificultan su excavación. **E:** Campaña de 2003. Acumulación de restos óseos en la zona de contacto entre el paleosuelo y las areniscas suprayacentes. Predominan los restos óseos de extremidades. Destaca un resto con envoltura de yeso, listo para la extracción. **F:** Detalle de la excavación de octubre de 2004. Destacan la tibia izquierda MCD-4958 y la fíbula izquierda MCD-4889. **G:** Campaña de julio de 2005. Restos óseos en el techo del paleosuelo: dentario derecho MCD-5007 y fémur derecho MCD-5107. **H:** Julio de 2006. Coordinación de restos óseos con estación total. Al fondo se distingue el Castillo de Orcau. **I:** Acondicionamiento del yacimiento con máquina excavadora durante la campaña de julio de 2007. **J:** Campaña de excavación de julio de 2009. Utilización de martillos percutores eléctricos. **K:** Coordinación con estación total durante la campaña de julio de 2010. **L:** Daños producidos en el yacimiento (bloques de arenisca levantados con la consiguiente rotura de restos fósiles), apreciados durante una visita rutinaria durante el año 2010. **M:** Vista general del yacimiento durante los últimos días de la última campaña realizada hasta ahora (julio de 2011). Destaca el gran volumen de derrubios producidos por la actividad de los excavadores, reflejo de 10 años de excavaciones. Al fondo se observa la Serra de Carrànima y Gallinova. **N:** Visita guiada al yacimiento durante la campaña de excavación de 2011. Las diferentes direcciones de excavación siempre se interesaron por difundir el importante patrimonio paleontológico del sur del Pallars Jussà, sobretudo entre la población local. Con estas acciones (visitas guiadas, conferencias, actividades, llevadas a cabo juntamente con el Museu de la Conca Dellà) se pretende concienciar a la población de la importancia de proteger y conservar este importante valor patrimonial. **O:** Campaña de julio de 2011. La singularidad e importancia de Basturs Poble, siempre ha atraído la atención de la prensa, sobretudo de la local.

II- MATERIAL Y MÉTODOS

6. Material de estudio

En las 14 campañas de excavación realizadas en el yacimiento de Basturs Poble, se recuperaron un total de 1014 restos fósiles. Entre éstos se incluye una vértebra dorsal (MCD-5355) cedida por el descubridor del yacimiento, Marc Boada. Entre los 1014 restos recuperados hay dos fragmentos de cáscaras de huevos de grosor fino (MCD-5377 y BP-679). A estos hay que añadir los 4 fragmentos de cáscara clasificados como *Prismatoolithus trempii* y atribuidos a dinosaurios terópodos (Sellés *et al.*, 2014b), recuperados en una campaña de lavado de sedimento de varios yacimientos del Cretácico terminal surpirenaico. Este conjunto de 4 fragmentos de cáscaras están siglados como IPS-58978.

Finalmente, debe mencionarse la recuperación de una icnita de ornitópodo (MCD-5160) en las areniscas de origen fluvial que se encuentran en la base del yacimiento. Esta icnita se clasifica como perteneciente al icnogénero *Hadrosauropodus*, producido por ornitópodos hadrosauroideos (Vila *et al.*, 2013). En el apartado IV (Tafonomía) se realiza un análisis más detallado de la composición de la colección de Basturs Poble

7. Metodología de excavación

Desde la primera intervención en Basturs Poble se ha planteado una metodología de excavación destinada a obtener la máxima cantidad de datos posibles. La acumulación de restos fósiles está estratigráficamente bien delimitada en aproximadamente un metro de grosor que incluye el techo de un paleosuelo y un estrato de areniscas finas suprayacentes. Esta acumulación aflora a lo largo de unos 25 metros en dirección ENE-OSO. Para la coordinación de los restos se determinó un punto origen o punto cero, situado en un estrato de areniscas duras infrayacente al nivel de acumulación. A partir de este punto origen se han situado espacialmente los restos fósiles, constituyendo el punto de referencia para la orientación, distancia y altura de cada resto recuperado (figura 8).



Figura 8. Teodolito utilizado durante las primeras campañas de excavación, situado sobre el punto 0 del yacimiento. Hacia el Este se observa la población de Basturs y al fondo la Serra de Carrànima. Abril de 2002. Ver también figura 7C.

El punto cero del yacimiento se situó equidistantemente a las dos catas que se excavaron en el año 2001, durante la primera campaña de excavación, situadas próximas a los extremos oriental y occidental de la acumulación. Cada cata se encontraba referenciada por unos puntos A, B y C, situados en sus extremos y que funcionaban como puntos sub-cero de coordinación para cada cata. Los valores absolutos de A, B y C se tomaron con coordenadas polares, es decir con distancia, desviación respecto al norte y diferencia de altura desde el punto cero del yacimiento. En la figura 9 se sitúan los puntos de referencia de estas cuadrículas y de las que se irían generando a medida que avanzaba el frente de excavación.

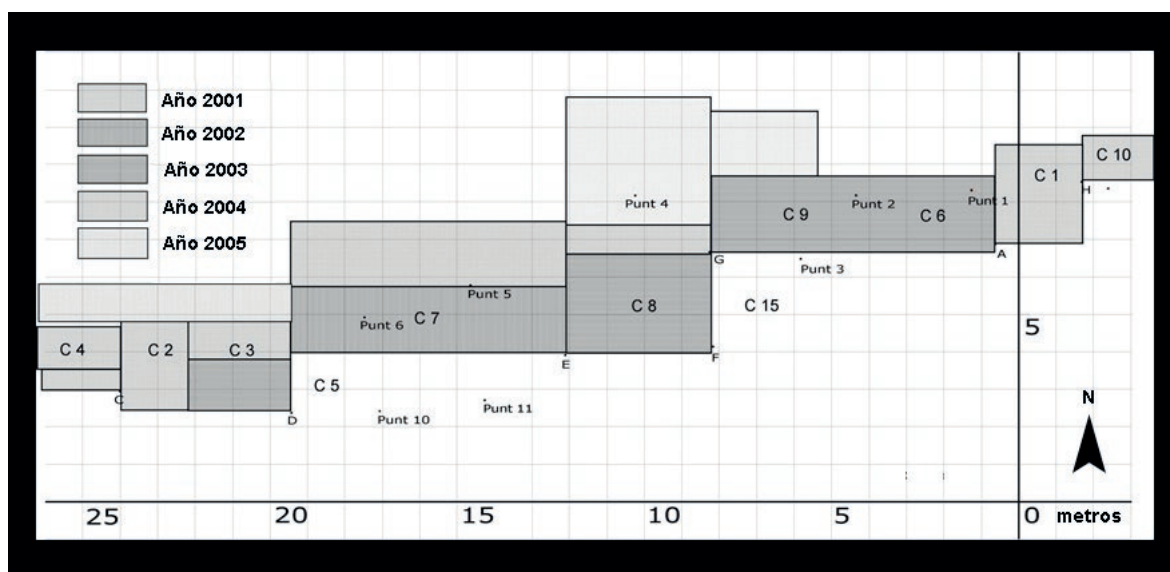


Figura 9. Esquema planimétrico de las excavaciones en Basturs Poble entre los años 2001 y 2005.

Antes de su extracción, los restos fósiles se dibujaban i coordinaban en relación a estos puntos subordinados (A, B y C), esta vez utilizando coordenadas cartesianas para los valores X i Y, i midiendo, mediante el teodolito, el desnivel absoluto en relación al punto cero original.

Para cada resto coordinado se tomaba como mínimo una medida X, Y y Z. En el caso de huesos largos se tomaban coordenadas para cada extremo y en un punto central. Además, se medía la dirección del hueso respecto al norte y su buzamiento respecto al plano horizontal. En cada campaña se rellenaba una hoja de excavación en la que se anotaban los siguientes datos:

- Número de sigla, con el acrónimo BP- delante
- Número de cata
- Fecha de recolección del fósil
- Descripción anatómica del resto fósil
- Asignación taxonómica
- Altura del trípode del teodolito para cada día de excavación

- Observaciones

En un papel milimetrado tamaño DIN-A3 adjudicado para cada una de las catas, se dibujaba el contorno de los huesos extraídos, a escala 1:10.

Dado que la gran importancia del yacimiento ya se hizo evidente en la primera campaña de excavación, en el año 2002 ya se realizó una excavación programada dentro del proyecto de investigación sobre yacimientos del tránsito Cretácico-Terciario y presentado aquel mismo año el Servei de Patrimoni del Departament de Cultura de la Generalitat de Catalunya.

Esta segunda campaña de excavación se planteó de forma más ambiciosa, aumentando el área de actuación que se extendía por casi la totalidad del afloramiento. Esto hizo necesaria la determinación de nuevos puntos subordinados o sub-cero, que fueran referentes de coordinación de nuevas catas. Estos puntos serían D, E, F, G y H (ver figura 9), que serían los referentes de las catas 4, 5, 6, 7, 8, 9 y 10. La metodología de toma de datos fue la misma que el año precedente. Estas catas fueron funcionales durante las campañas de los años 2002, 2003 y 2004.

En el año 2005, el frente de excavación ya se encontraba a una distancia considerable de los puntos sub-cero originales, hecho que dificultaba la toma de datos. Por lo tanto, se determinaron nuevos puntos de referencia para cuadrículas nuevas. Los puntos utilizados para la campaña de 2005 fueron: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 10 i 11 (figura 9).

8. Representación gráfica

Con el inicio del estudio tafonómico del yacimiento de BP se planteó el objetivo de reunir todos los datos planimétricos en una sola cartografía conjunta, que reflejara la situación exacta de cada uno de los huesos recuperados con sus datos de coordinación.

El primer paso consistió en situar los puntos sub-cero en relación con el punto cero original. En el campo se situaron los ejes Norte-Sur y Este-Oeste de cada cuadrícula, pero al pasar los coordenados de cada punto en una hoja Excel® y hacer su representación, se vio que se producían pequeños errores de alineación. Estos puntos se pasaron a un documento FreeHand MX® donde también se representaron los ejes Norte-Sur y Este-Oeste reales con la escala correspondiente y con cuadrículas de un metro de lado.

Una vez situados los puntos en el documento FreeHand® respecto al punto cero, se procedió a dibujar el contorno de los huesos en su situación absoluta, con la intención de reconstruir el conjunto del yacimiento. Para realizar esta tarea, se digitalizaron los dibujos de campaña y se escalaron al mismo tamaño que las cuadrículas de FreeHand®. Teniendo

en cuenta que cada dibujo tenía como referencia cartesiana alguno de los puntos sub-cero (A, B, C, D, E, F, G, H), se hicieron coincidir estos puntos con los de la hoja FreeHand®. Así, los dibujos de campo sirvieron de plantilla para realizar el dibujo de los restos coordinados. Cada campaña se ha colocado en una capa diferente, por lo que se puede visualizar la distribución de los restos por campañas o bien como conjunto de todas las campañas de excavación.

9. Preparación del material fósil

Una vez extraídos, los restos óseos del yacimiento de BP fueron depositados en el almacén del Museu de la Conca Dellà en espera de ser restaurados. La preparación paleontológica suele ser el proceso que más retarda el estudio de los yacimientos, debido a la gran complejidad técnica que comporta la limpieza y consolidación de los huesos fósiles que requiere una infraestructura adecuada y un personal técnico cualificado en los trabajos de preparación.

En el momento de llevar a cabo las primeras excavaciones paleontológicas en el yacimiento, en Catalunya el único centro que contaba con un taller propio de preparación paleontológica era el Institut Català de Paleontologia. Este taller, habitualmente se encuentra colapsado por los trabajos de preparación de los restos fósiles del Neógeno y Cuaternario de la cuenca del Vallès-Penedès, por lo que no podía hacer frente a la preparación de nuevas colecciones.

Dada la cantidad y la importancia científica de los restos fósiles extraídos de BP y la necesidad de su restauración, se hicieron los pasos necesarios para la creación de un taller de preparación paleontológica en un lugar próximo al yacimiento. En el año 2003 se llegó a un acuerdo con el Museu Comarcal de Ciències Naturals de Tremp (Actualmente, Epicentre - Centre de Visitants) para habilitar un espacio destinado a la preparación paleontológica. Con la colaboración del Consell Comarcal de Pallars Jussà y el Consorci del Pallars-Ribagorça se adquirió la maquinaria necesaria para llevar adelante un embrión de taller de preparación paleontológica.

Durante el año 2004, la restauradora Sandra Val Molina se encargó del proyecto de creación del taller (figura 10) y, bajo sus indicaciones se inició la restauración de los primeros restos fósiles de Basturs Poble. Posteriormente, en el taller trabajaron los restauradores Ramón Canal, Elena Nieto y Xènia Aymerich. Con el cierre de esta infraestructura, el año 2010, la restauración de los restos fósiles de BP ha continuado en el taller del Institut Català de Paleontologia



Figura 10. Taller de preparación paleontológica en el Museu Comarcal de Ciències Naturals de Tremp, durante su primera fase de funcionamiento (en la imagen, Sandra Val).

Los trabajos de preparación de los restos fósiles de BP vienen condicionados por la naturaleza física del propio fósil. Los restos recuperados suelen corresponder a huesos que han sufrido una serie de modificaciones que incluyen diferentes grados de fracturación y deformación lo que incrementa considerablemente su fragilidad. La mayor parte de los restos han sido extraídos con envolturas de yeso y esparto para su seguro traslado y almacenamiento (figura 11).



Figura 11. Vista de uno de los restos óseos de Basturs Poble antes de su preparación.

El proceso de preparación de los restos óseos de BP se inicia con una limpieza mecánica, mediante micropercutores, de la roca encajante adherida al fósil, la unión de las diversas piezas fracturadas (mediante pegamento Imedio y Araldit) para proceder, finalmente a la consolidación total con Paraloid a diferentes concentraciones, según el estado de conservación de la pieza.

Una vez realizada la consolidación, se reintegran los segmentos perdidos con yeso al que se le añadido colorante para aproximarlo al tono general del fósil, pero al mismo tiempo sin

camuflar este proceso de reintegración. (figura 12).



Figura 12. Restos óseos una vez preparados y con el yeso de la reintegración incorporado. En primer plano se observa el fémur derecho MCD-4702 del yacimiento de Basturs Poble.

10. Algunas consideraciones terminológicas

Algunos términos técnicos ampliamente utilizados en la literatura paleontológica anglosajona, y que a veces pueden tener una traducción difícil o ambigua, en este trabajo se han mantenido en inglés. Cuando se produce este caso, la palabra en cuestión se ha puesto en cursiva (por ejemplo, *bonebed*, *trampling* o *LAG*).

Las denominaciones geográficas también se han mantenido según su idioma original.

Es posible que la denominación de algunos clados (o grupos de animales relacionados filogenéticamente) mencionados constantemente en este trabajo pueda llevar a cierta confusión debido a su semejanza. A continuación, se da una pequeña definición para los más comunes:

Hadrosauroideos (Hadrosauroidea): Superfamilia de dinosaurios ornitópodos iguanodontianos que incluyen a los Hadrosáuridos. Es decir, los hadrosauroideos incluirían a los hadrosáuridos y a una serie de parientes cercanos menos derivados. Las especies que se muestran en la figura 54 son hadrosauroideos, excepto *Iguanodon bernissartensis* (grupo externo)

Hadrosáuridos (Hadrosauridae): Familia de hadrosauroideos más derivada, que tradicionalmente estaba constituida por la subfamilia de Hadrosaurinae o hadrosáuridos con cráneo plano o con cresta maciza y la subfamilia Lambeosaurinae o hadrosáuridos con cresta hueca. Actualmente (figura 54), con la exclusión de *Hadrosaurus fouldkii*, esta familia

se compone de *H. fouldii* y los clados Lambeosaurinae y Saurolophinae (que juntos forman Saurolophidae)

Hadrosaurinos (Hadrosaurinae): Subfamilia que comprendía a los hadrosáuridos sin cresta o con una pequeña cresta maciza. Como actualmente se ha excluido a *Hadrosaurus fouldii* de este clado (figura 54), la mayoría de los autores han optado por renombrarlo como Saurolophinae (saurolofinos, término ampliamente utilizado en este trabajo)

Lambeosaurinos (Lambeosaurinae): Subfamilia que comprende a los hadrosáuridos con grandes crestas craneales huecas (figura 54). El hadrosáurido de Basturs Poble es un lambeosaurino, así como la mayoría de los hadrosáuridos europeos.

Hadrosaurios: Término informal para designar a los hadrosauroideos más derivados. Suele emplearse como sinónimo de Hadrosauridae.

Dinosaurio (Dinosauria): Cuando se emplea el término “dinosaurio”, se está utilizando como sinónimo de dinosaurio no aviano. Cuando se habla de dinosaurios avianos, se utiliza el término “aves”.

III- MARCO GEOLÓGICO

11. Contexto geológico. Los Pirineos

Los Pirineos son una cordillera de plegamiento alpina formada en el límite de las placas Euroasiática e Ibérica, siendo el producto de la colisión de ambas entre finales del Santoniense y el Mioceno Medio (Choukroune *et al.*, 1990; Roest & Srivastava, 1991; Muñoz, 1992a; Rosenbaum *et al.*, 2002), lo cual produjo una subducción parcial de Iberia bajo Eurasia, produciendo un acortamiento estimado en unos 150 km (Gómez *et al.*, 2019). Por lo tanto, su evolución está directamente relacionada con la dinámica de las placas colindantes a la placa Ibérica: la Placa Euroasiática y la Placa Africana. La longitud de la cordillera en su zona ístmica, es decir, en la porción que va desde el Mar Cantábrico hasta el Mediterráneo, es de más de 400 km y su anchura media es de alrededor de unos 200 km. No obstante, el orógeno pirenaico puede seguirse más allá de la cordillera montañosa actual. Continúa en dirección este hacia los Alpes, a través de Provenza en el sur de Francia y hacia el oeste a lo largo de la parte Sur de la Bahía de Vizcaya hacia el interior del Atlántico, alcanzando una longitud de unos 1.500 km (Muñoz, 1992b).

Pero el origen de la Cordillera lo tenemos que ir a buscar en el mismo proceso de individualización de la Placa Ibérica (figura 13), que se inició al final del Triásico o principio del Jurásico, con la apertura del Atlántico central y la migración de África hacia el este, quedando determinados los márgenes occidental y suroriental de Iberia. A partir de entonces, la mayoría de las reconstrucciones cinemáticas de la microplaca ibérica implican dos estadios evolutivos principales (Vergés *et al.*, 2002). El primero, entre el Jurásico Superior y el final del Santoniense, estaría relacionado con la apertura del Atlántico Norte y Central e implicaría la apertura del mar Cantábrico con una rotación anti-horaria de Iberia y la formación de extensas áreas distensivas en el límite nororiental de la microplaca con el desarrollo de potentes plataformas carbonatadas (Vergés *et al.*, 2002; Vergés *et al.*, 2019).

El segundo estadio evolutivo del movimiento de Iberia (entre el final del Santoniense y la actualidad) está relacionado con la convergencia de África y Eurasia, con la consiguiente inversión de muchas de las estructuras distensivas formadas durante el primer estadio, el acortamiento cortical en aquella zona y la formación de estructuras de plegamiento. (Stampfli & Hochard, 2009; Tugend *et al.*, 2014; Vergés *et al.*, 2002; Vergés *et al.*, 2019). Es esta fase compresiva la que determina el plegamiento y, en definitiva, la formación de la cordillera pirenaica. Por lo tanto, como se ha comentado, de manera estricta, la Cordillera alpina Pirenaica estaría constituida no sólo por el orógeno ístmico, sino por todo aquello que fue afectado por este proceso compresivo.

La cordillera pirenaica ístmica se halla constituida por un basamento Varisco y una cobertera sedimentaria desarrollada en cuencas de antepaís desde el final del Cretácico hasta

el Oligoceno. Se han definido tres unidades principales dentro de los Pirineos (Mattauer, 1968; Seguret, 1972; Mattauer & Henry, 1974) (figura 14), siendo de norte a sur: zona norpirenaica, zona axial y zona surpirenaica. A ambos lados del cinturón montañoso, se desarrollan dos cuencas de antepaís asociadas: la Cuenca de Aquitania al norte y la Cuenca del Ebro al sur (Teixell, 1998). La estructura de la cordillera viene fuertemente influenciada por dos hechos: por un lado, (1) la inversión del sistema de fallas distensivas formadas durante la etapa de rift del Jurásico – Cretácico para la formación del Atlántico Central y (2) por la distribución de formaciones evaporíticas del Triásico superior que actúan como niveles de despegue en una tectónica de *thrust and fold* (Vergés *et al.*, 2019).

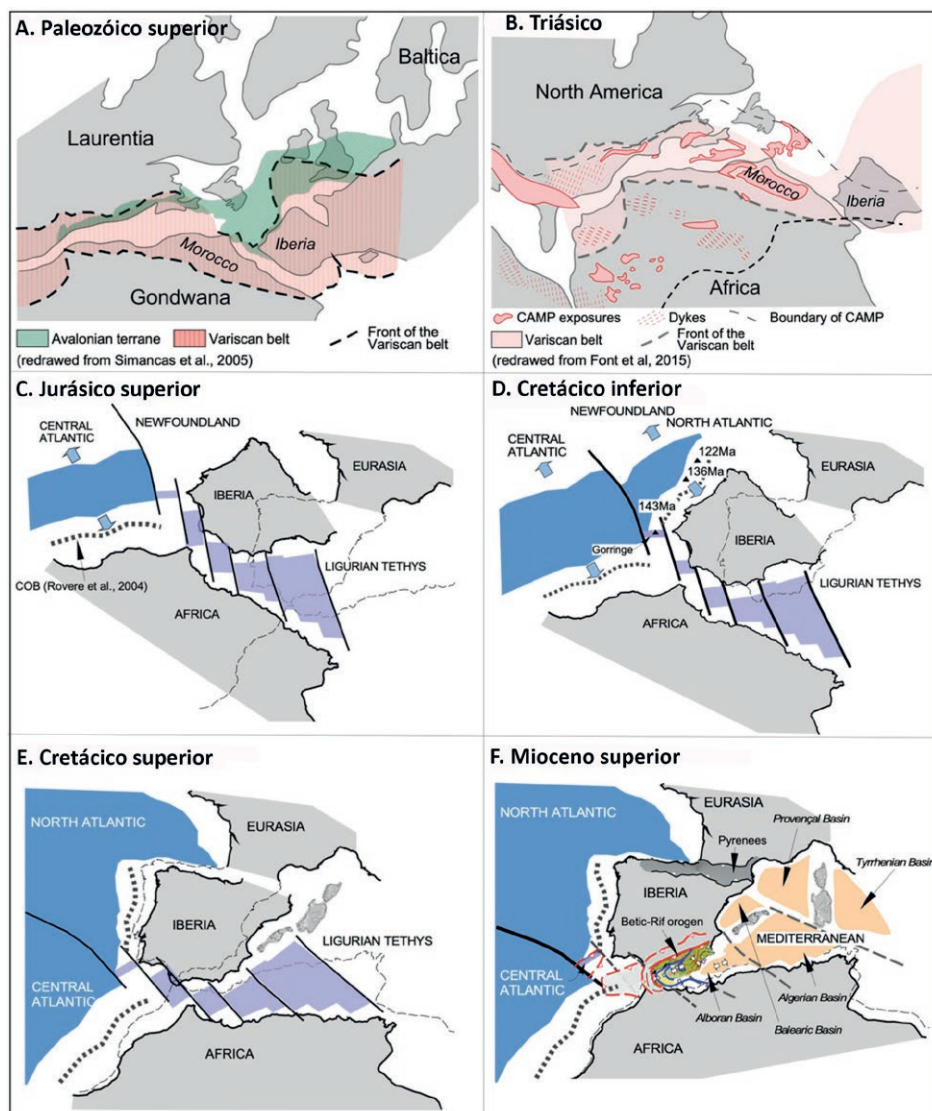


Figura 13. Evolución de Iberia desde el final de la Orogenia Varisca (a) hasta el Neógeno. La individualización de la Placa Ibérica viene dada por la apertura del Atlántico central y septentrional y por el movimiento de la Placa Africana. Es precisamente el movimiento de esta placa hacia el Norte durante el Cretácico superior, el que provoca el movimiento de Iberia contra Eurasia, la inversión de las estructuras distensivas producidas durante las etapas anteriores y la subducción de Iberia bajo Eurasia, provocando la orogenia Pirenaica alpina. Modificado de Vergés *et al.*, 2019.

En la zona Surpirenaica se han reconocido dos tipos de unidades tectónicas, basándose en el tipo de fallas que albergan: unidades alóctonas (con desplazamientos de varias decenas de kilómetros) y unidades para-autóctonas (Muñoz *et al.*, 1983). Los mantos de Montsec y Pedraforca son las unidades alóctonas más importantes y contienen las cuencas de tipo *piggy-back* de Tremp y Vallcebre, respectivamente. Entre las unidades para-autóctonas se encuentran las Sierras Marginales y las capas del Cadí, que bordean las cuencas de Àger y Ripoll respectivamente (Riera *et al.*, 2011).

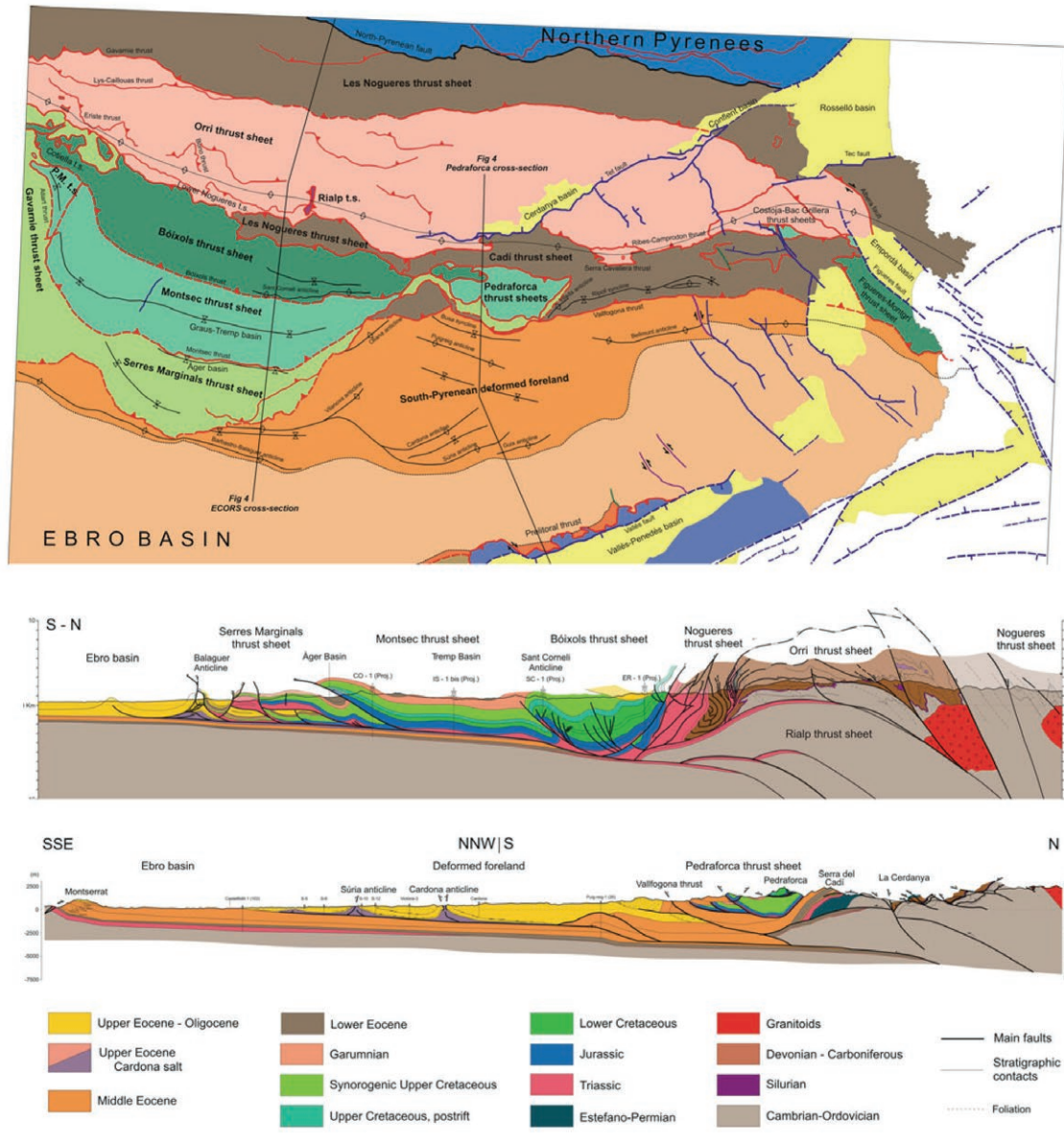


Figura 14. Mapa estructural de los Pirineos centrales y orientales (arriba), mostrando las principales unidades estructurales y corte (abajo) a través del perfil sísmico ECORS de los Pirineos centrales (de Muñoz, 2019).

La cuenca *piggy-back* de Tremp (o cuenca de Graus-Tremp) se sitúa a techo de la lámina cabalgante del Montsec (figura 14). A gran escala, se presenta como un sinclinal muy laxo

en dirección ONO-ESE, aunque en la parte este de la cuenca describe un anticlinal abierto de acabamiento periclinal y eje buzando hacia el oeste (anticlinal de Isona). Al norte está limitada por el manto de Cotiella y el anticlinal de Sant Corneli (unidad mesozoica de Cotiella-Bòixols) y al sur por el cabalgamiento del Montsec (Cámara & Klimowitz, 1985; Vergés & Muñoz, 1990). La cuenca está formada por una serie mesozoica de unos 3000 metros de potencia, principalmente representada por materiales carbonáticos del Jurásico y Cretácico (especialmente del Cretácico superior), y materiales paleógenos principalmente detríticos.

La situación paleogeográfica de las formaciones finicretácicas sintectónicas en la zona surpirenaica, evolucionan desde una única cuenca orientada Este-Oeste abierta hacia al Atlántico durante el Maastrichtiense inferior, hacia la fragmentación progresiva en diferentes subcuencas a lo largo del Maastrichtiense, traduciéndose en los sinclinales existentes actualmente (Gómez-Gras *et al.*, 2016).

12. El Cretácico terminal en el sur de los Pirineos: El Garumniense o Formación Tresp

Los depósitos de origen continental del Cretácico Superior – Paleoceno situados en las cuencas del sur de los Pirineos y que representan la primera continentalización de la cuenca de antepaís pirenaica (Capote *et al.*, 2002), son conocidos como Formación Tresp (Mey *et al.*, 1968) o “Garumniense”. Este último término fue sugerido por Leymerie (1862) en Haute-Garonne (Francia) y es ampliamente utilizado en la geología de los Pirineos, a pesar de que su posición y edad, e incluso sus connotaciones litoestratigráficas y cronoestratigráficas han sido discutidas en numerosas ocasiones. Basándose en el trabajo de Mey *et al.* (1968), muchos autores aceptan los términos “Garumniense” y Formación Tresp como sinónimos. A pesar de que muchos autores recomiendan restringir el uso del término “Garumniense”, es aún ampliamente utilizado por diversos autores. El límite superior del Garumniense o Formación Tresp está bien delimitado por la transgresión marina ilderense, pero su base es un límite diacrónico que representa una transición lateral hacia el Oeste a las facies marinas del grupo Arén (Ardèvol *et al.*, 2000). En la zona del Montsec, este límite inferior lo constituye el contacto con las areniscas litorales de la Formación Areniscas de Arén, aunque hacia el oeste existe una interdigitación entre ambas formaciones que obedece a un ciclo regresivo hacia la zona cantábrica (Díaz-Molina, 1987; Riera *et al.*, 2009; Fondevilla *et al.*, 2019).

La primera referencia al Garumniense en la zona sur de los Pirineos la realizó Leymerie (1868), cuando describió el área de Coll de Nargó. Posteriormente, Vidal (1874, 1875, 1921) identificó y estudió las zonas de Berga, Isona y Coll de Nargó.

Rosell (1967) divide los depósitos del Garumniense de la parte central del Prepirineo en tres tramos: el lutítico rojo inferior, el calizo intermedio y el lutítico rojo superior, al que hay que añadir el tramo inferior denominado Garumniense gris (Rosell *et al.*, 2001).

Cuevas (1992) divide el Garumniense de la Cuenca de Tresp en diferentes formaciones, otorgando a la Formación Tresp categoría de Grupo (Cuevas, 1992; Pujalte & Schmitz, 2005).

Rosell *et al.* (2001), mantienen la terminología de “Garumniense” y sigue a grandes rasgos la división clásica de la formación distinguiendo cuatro unidades litoestratigráficas, de las cuales las dos inferiores serían de edad cretácica y las dos superiores, paleocenas

Independientemente de las diferentes terminologías utilizadas (figura 15), la diferenciación de la Formación Tresp o Garumniense en cuatro unidades litoestratigráficas viene dada por cambios litológicos y de facies significativos, en general fácilmente identificables en los extensos afloramientos que presenta en la zona surpirenaica central.

Todos los sinclinales		Sinclinal de Tresp		Sinclinal de Àger	
Mey <i>et al.</i> , 1968	Rosell <i>et al.</i> , 2001	Cuevas, 1992	Pujalte & Schmitz, 2005	Colombo & Cuevas, 1993	
Formación Tresp	Garumniense Rojo Superior	Mb. La Guixera	Mb. La Guixera	Complejo Perauba	Grupo Fontllonga
		Fm. Claret	Fm. Claret		
	Fm. Esplugafreda	Fm. Esplugafreda	Fm. Calizas de Millà		
	Calizas de Vallcebre y equivalentes laterales	Fm. Sant Salvador de Toló		Fm. Sant Salvador de Toló	
	Garumniense Rojo Inferior	Fm. Talarn	Mb. Tossal d'Obà	Mb. Tossal d'Obà	
Mb. Conques		Mb. Conques	Mb. Basturs		
Garumniense Gris	Fm. La Posa	Fm. La Posa	Fm. La Posa	Fm. La Maçana	
Fm. Arén y otras	Fm. Arén y otras	Fm. Arén	Fm. Arén	Fms. Bona/Cal. Serres	

Figura 15. Subdivisión litoestratigráfica de las unidades (Grupos, Formaciones, Miembros) finicretácicas de los Pirineos Sur-centrales (sinclinales de Tresp y Àger), definidas por diferentes autores. Modificado de Fontdevilla *et al.*, 2019.

En la base (figura 16 B), interdigitada con la formación infrayacente (Fm Arenisca de Arén, figura 16 A), existe una sucesión de calizas, lutitas y areniscas de color predominantemente gris y niveles de carbones (lignitos que habían sido explotados en varias zonas de la Cuenca de Tresp, como Isona, Biscarri o Suterranya). Se interpreta como depósitos de ambientes intra y supramareales y en reducidas zonas pantanosas (Rosell *et al.*, 2001) y depósitos de lagoon relacionados con el complejo de isla-barrera que se asocia a la Formación Areniscas de Arén. Corresponde al Garumniense Gris de Rosell *et al.* (2001) y a la Formación

lutitas, calizas y lignitos de La Posa de Cuevas (1992). Contiene una abundante fauna de invertebrados, restos vegetales y vertebrados. De hecho, algunos de los yacimientos de vertebrados más importantes del Cretácico superior surpirenaico se localizan dentro de esta unidad (Riera, 2010; Riera *et al.*, 2009; Fondevilla *et al.*, 2019). Destacan los yacimientos de Orcau-1, Orcau-2 y Els Nerets. En el primero, conocido desde la década de 1950, se ha recuperado buena parte de un saurópodo (Talens, 1955a y b; Lapparent & Aguirre, 1956a, Vila *et al.*, 2020). En Orcau-2 se conservan, sobre calizas lacustres, decenas de icnitas producidas también por saurópodos (Llompart *et al.*, 1984; Vila *et al.*, 2011a). Els Nerets es uno de los yacimientos que presenta mayor biodiversidad de tetrápodos de todo el Cretácico superior surpirenaico: se ha recuperado una variada fauna que incluye restos óseos de quelonios, cocodrilos así como de dinosaurios saurópodos, nodosaurios, hadrosaurios y terópodos (Casanovas *et al.*, 1987; Conti *et al.*, 2020; Vila *et al.*, 2020). También se han recuperado cáscaras de huevos de dinosaurios de la ooespecie *Megaloolithus mamillare* (Sellés & Vila, 2015).

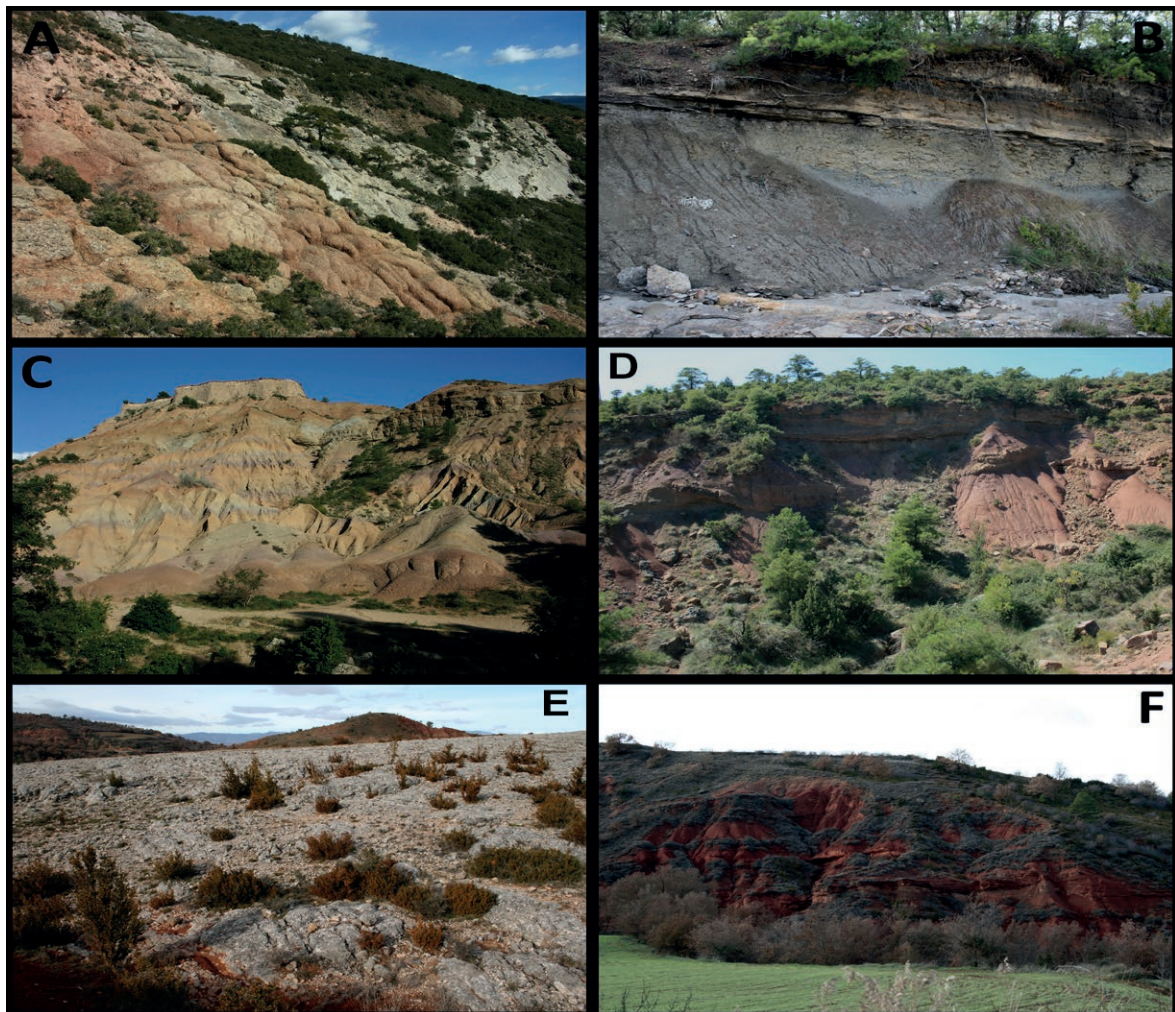


Figura 16. Diferentes unidades litoestratigráficas de las formaciones finicretácicas en la zona del sinclinal de Tremp (explicación en la siguiente página).

A: Techo de la Formación Arenisca de Arén en la Costa dels Coralls, al Norte de la Población de Basturs, Isona i Conca Dellà. En esta zona (extremo norte del sinclinal de Tremp), los estratos presentan un fuerte buzamiento hacia el Sur. La formación está constituida por areniscas de grano fino y medio intensamente bioturbadas, de color rojizo o gris. En la zona de la fotografía conservan abundantes restos de huevos (Basturs-2), ver figura 4, y huesos (Basturs-3) de dinosaurios (Ardèvol *et al.*, 1999).

B: Lutitas, areniscas bioclásticas y niveles de lignito del Garumniense Gris o Formación lutitas, calizas y lignitos de La Posa, en la zona del yacimiento paleontológico de La Posa (Isona i Conca Dellà).

C: Areniscas y lutitas versicolores de la parte inferior del Garumniense Rojo Inferior (Formación conglomerados, areniscas y lutitas de Conques), en el Molí del Baró, al norte de la población de Sant Romà d'Abella (Isona i Conca Dellà).

D: Areniscas y lutitas predominantemente rojas de la parte superior del Garumniense Rojo Inferior (Formación conglomerados, areniscas y lutitas de Talarn) en el Barranc de Torrebilles (entre las poblaciones de Basturs y Orcau, Isona i Conca Dellà). Este punto ha proporcionado restos óseos de quelonios, pterosaurios y dinosaurios hadrosáuridos, así como icnitas de ornitópodos.

E: Techo de las Calizas de Sant Salvador, equivalente lateral de las Calizas de Vallcebre, al Oeste del Serrat del Carreró (Suroeste de la población de Conques, Isona i Conca Dellà). Al fondo (hacia el Oeste) se observan las areniscas y lutitas del Garumniense Rojo Superior.

F: Areniscas y lutitas de la parte inferior del Garumniense Rojo Superior en la zona de Lo Canonge (km 10 de la carretera de Sant Salvador de Toló L-912, Gavet de la Conca).

Por encima de la unidad anterior se deposita el Garumniense Rojo Inferior de Rosell *et al.* (2001) que Cuevas (1992) subdivide en dos formaciones que de base a techo serían la Formación lutitas, areniscas y conglomerados de Conques (figura 16 C) y la Formación lutitas, areniscas y conglomerados de Talarn (figura 16 D). Se trata de una potente sucesión de conglomerados areniscas, lutitas, calizas lacustres y conglomerados continentales, aunque con una importante influencia marina (Díaz-Molina, 1987; Díez-Canseco *et al.*, 2014). Los niveles de calizas lacustres pueden ser localmente extensos y potentes, lo que llevó a Cuevas (1992) a definir dos miembros: “Calizas de Basturs” y “Calizas del Tossal d'Obà”. Hacia el techo de la Formación Talarn se encuentra el límite entre el Cretácico y el Paleógeno, aunque, al menos en algunas zonas, el límite se encuentra obliterado por un importante hiato sedimentario (Baceta *et al.*, 2004; Díez-Canseco *et al.*, 2014; Fondevilla *et al.*, 2019). Se han interpretado como depósitos fluviales en un régimen meandriforme que pasan a sedimentación predominantemente aluvial (Rosell *et al.*, 2001; Riera *et al.*, 2009) y como un sistema fluvio-deltáico dominado por las mareas, interpretación respaldada por la evidencia de una importante influencia marina (Vila *et al.*, 2013; Díez-Canseco *et al.*, 2014; Blanco *et al.*, 2017). En esta unidad abundan los yacimientos de vertebrados, que incluyen restos óseos, icnitas y huevos. Algunos ejemplos destacados, entre muchos otros, serían los yacimientos de La Llau de la Costa (Vila *et al.*, 2013; Vila *et al.*, 2015), Costa de les Solanes (Prieto-Márquez *et al.*, 2019), Costa de la Coma (Bravo & Gaete, 2014), Tossal de Sant Romà (Sellés &

Vila, 2015), Molí del Baró (Marmi *et al.*, 2016; Marmi *et al.*, 2020) o, por supuesto, Basturs Poble. Concretamente, el *bonebed* de Basturs Poble se encuentra en la mitad inferior del Garumniense Rojo Inferior o Formación lutitas, areniscas y conglomerados de Conques, en niveles adyacentes a las calizas lacustres del Miembro Basturs.

Seguidamente se encuentran las Calizas de Vallcebre y equivalentes laterales de Rosell *et al.* (2001) o, en la Cuenca de Tremp, Calizas de Suterranya y Sant Salvador de Toló de Cuevas (1992) (figura 16 E). Son calizas micríticas de edad Daniense que presentan una extensión discontinua y que se interpretan como depósitos de lagos costeros (López-Martínez *et al.*, 2006; Díez-Canseco *et al.*, 2014).

Finalmente, la parte superior de la Formación Tremp (figura 16 F) está constituida por conglomerados, areniscas y lutitas rojas (Garumniense rojo superior de Rosell *et al.*, (2001), Formaciones lutitas areniscas y conglomerados de Esplugafreda y lutitas, areniscas y conglomerados de Claret, incluyendo el Miembro La Guixera de Cuevas (1992) y Pujalte & Schmitz (2005)). Se interpretan como depósitos fluviales y aluviales. Han proporcionado escasos restos de tetrápodos que se limitan a una baja diversidad de dientes de mamíferos (López-Martínez & Peláez-Campomanes, 2000; Peláez-Campomanes *et al.*, 2000; Fondevilla *et al.*, 2018).

Durante los últimos años, se ha ido estableciendo un cada vez más detallado marco estratigráfico y cronoestratigráfico de la Formación Tremp en relación a sus yacimientos paleontológicos en los Pirineos meridionales, sobretudo debido al interés por conocer la composición y evolución de los ecosistemas durante los últimos millones de años del Cretácico (Ardèvol *et al.*, 1995; López-Martínez *et al.*, 1998; López-Martínez *et al.*, 1999; Riera, 2010; Riera *et al.*, 2009; Fondevilla *et al.*, 2019). Esto ha permitido precisar la posición estratigráfica y la datación de la mayoría de los yacimientos paleontológicos surpirenaicos, entre ellos Basturs Poble. Éste (figura 17) se encuentra en la parte inferior del Garumniense Rojo Inferior (Formación Conques), unos 185 metros por encima del contacto con la formación Arenisca de Arén y unos 195 metros por debajo de los equivalentes laterales de la Caliza de Vallcebre (Riera, 2010). La sucesión local que contiene al yacimiento está formada predominantemente por niveles de arcillas y limos de colores ocres, marrones y naranjas con presencia de algunos niveles grises y morados (ver apartado siguiente). Entre estos se encuentran intercalados diversos cuerpos de areniscas, más abundantes hacia la parte alta de la sucesión, donde también se encuentran niveles de conglomerados. Unos 5 metros por debajo del yacimiento se encuentra un nivel brechas calcáreas (Miembro Calizas de Basturs de Cuevas, 1992) que también puede presentar restos de vertebrados.

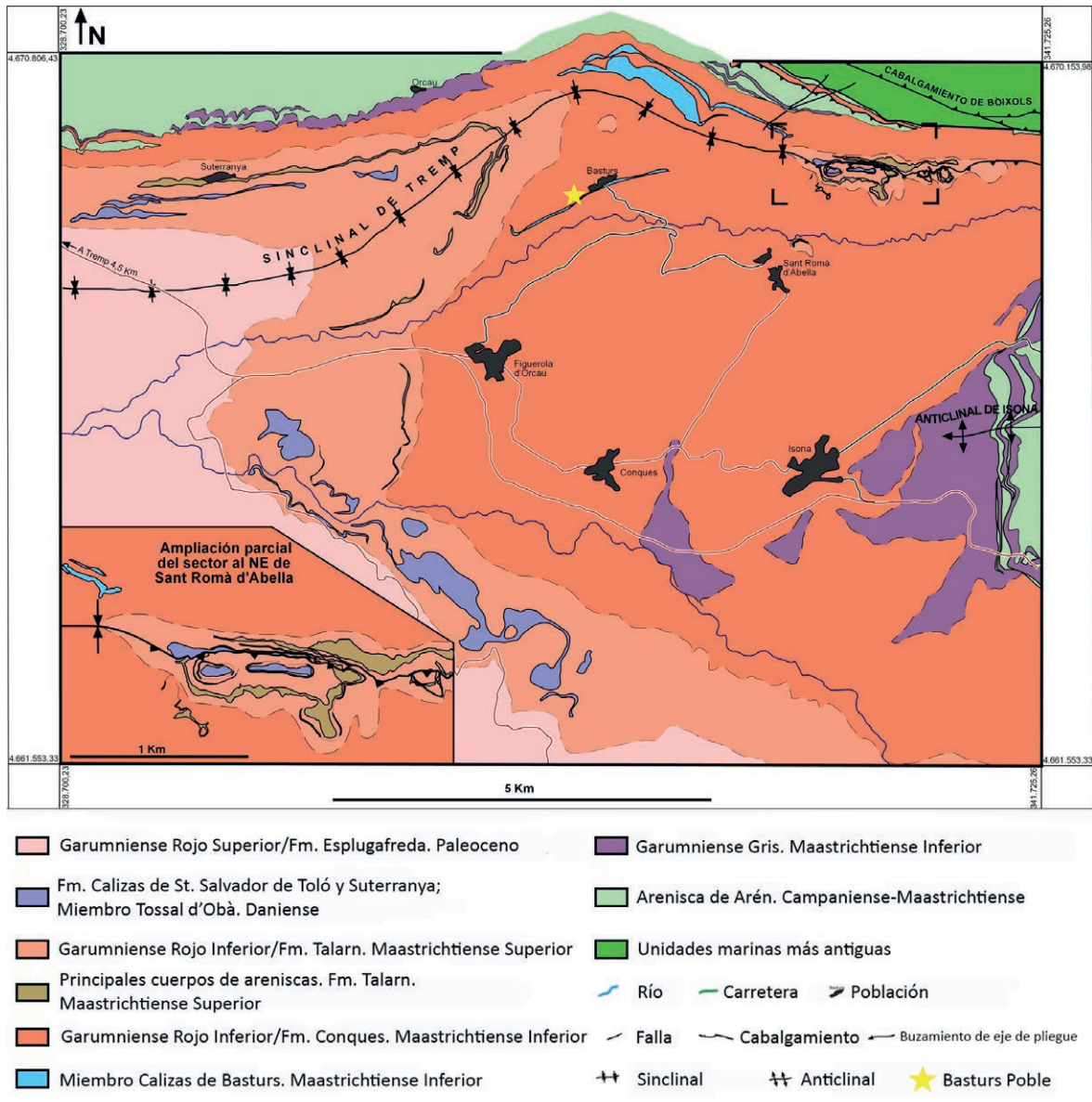


Figura 17. Mapa geológico de la zona Norte del Sinclinal de Tremp, en el área de Isona. Modificado de Riera, 2010, Riera *et al.*, 2009 y Fondevilla *et al.*, 2019.

13. Estratigrafía del yacimiento de Basturs Poble

La sucesión estratigráfica en la zona del yacimiento de Basturs Poble, es decir en el sector del Serrat del Rostiar más próximo a la población de Basturs, comprende las siguientes unidades litológicas (figuras 18 y 19):

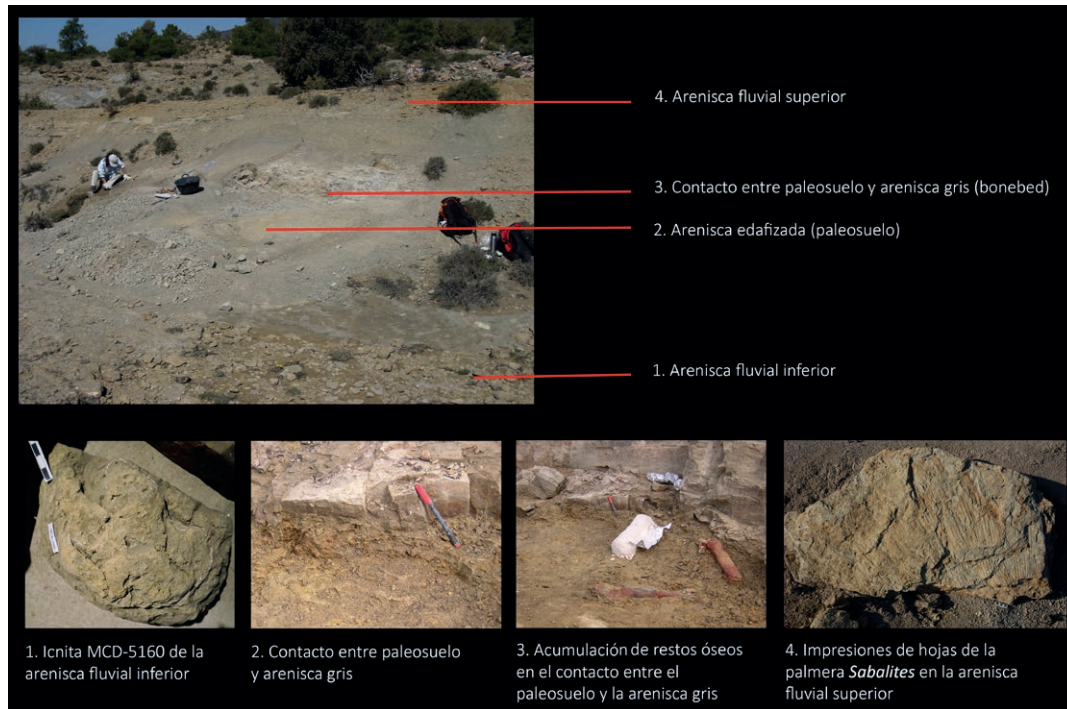


Figura 18. Basturs Poble en abril de 2002. Se distinguen los diferentes niveles estratigráficos del yacimiento: la arenisca inferior, donde se conservan icnitas de ornitópodos; arenisca edafizada (paleosuelo); arenisca gris de grano fino (entre estas dos unidades se encuentra la acumulación de huesos); y la arenisca superior, con restos de hojas de la palmera *Sabalites*.

Inmediatamente al sur del yacimiento, en la vertiente abarrancada del margen derecho del Riu Abella se distingue una sucesión predominantemente lutítica y versicolor, donde predominan los niveles de color gris, violeta y ocre, siendo éste el aspecto típico que presenta la parte inferior del Garumniense Rojo Inferior o Formación lutitas, areniscas y conglomerados de Conques.

Encima del potente tramo lutítico versicolor se encuentra un nivel de unos dos metros de calizas y brechas calcáreas de color gris, que representa una zona marginal de las calizas lacustres del Miembro Basturs de Cuevas (1992). En las proximidades de Basturs Poble, este nivel presenta base erosiva y ha proporcionado abundantes restos óseos de dinosaurios (concretamente, se han identificado huesos de las extremidades de hadrosaurios indeterminados en los yacimientos de Magret, Les Torres y Basturs Est).

Seguidamente, existe un cuerpo de 1,5 metros de potencia de areniscas de grano medio, con una intensa bioturbación por raíces, lo que le confiere un color amarillento, siendo de color grisáceo las zonas menos oxidadas (Riera, 2010). Se han observado icnitas de dinosaurios ornitópodos, probablemente hadrosaurios (*Hadrosauropodus*, Vila *et al.*, 2013). Se interpretan como facies de canal fluvial meandriforme.

Encima del cuerpo de areniscas fluviales, aflora un estrato de 1 metro de grosor en la zona del yacimiento, de areniscas muy finas intensamente bioturbadas por raíces, llegando

a estar formada casi exclusivamente de nódulos carbonatados. Hacia el este del yacimiento pierde potencia hasta desaparecer. En cambio, hacia el oeste puede llegar a superar los 150 cm de grosor. En el techo se observa un nivel de arcillas de 4 cm de grosor (Riera, 2010) Se interpretan como areniscas fluviales afectadas por procesos de edafización (paleosuelo). En el techo, presenta acumulación de restos óseos.

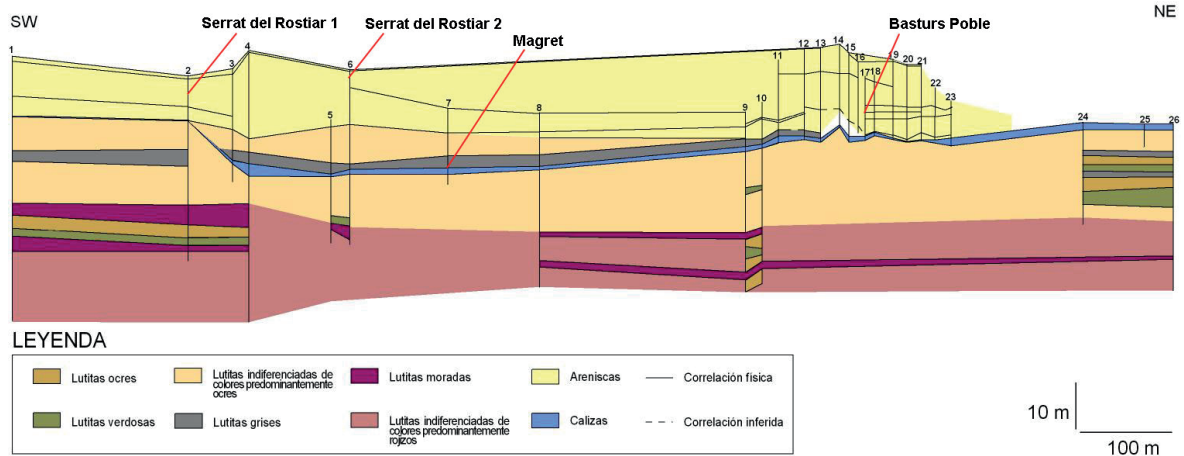


Figura 19. Correlación estratigráfica del Serrat del Rostiar, donde se indica la posición de los yacimientos con restos de vertebrados más importantes. Para la localización de éstos, ver la figura 1. (Modificado de Riera, 2010).

Encima del paleosuelo se observa un estrato de areniscas muy finas de color gris azulado (conocida como “marga” entre los excavadores, por presentar el aspecto de esta roca). En su base también presenta nódulos edáficos que desaparecen paulatinamente hacia el techo. La mayoría de estos nódulos son elementos re-trabajados del nivel inferior. En la base de este estrato existe acumulación de restos óseos.

Finalmente, encima de las areniscas grises, se observa un estrato de areniscas de color amarillento, marrón y gris que, hacia el oeste, aumenta rápidamente de potencia. Son de origen fluvial y conservan impresiones de hojas de la palmera *Sabalites*.

El *bonebed* de Basturs Poble se encuentra en el techo del nivel de areniscas finas edafizadas (paleosuelo) y la base del cuerpo de areniscas finas de color gris. El nivel de arcillas de pocos centímetros que separa ambos niveles se comporta como plano de separación mecánica entre ambas areniscas.

14. Edad del yacimiento de Basturs Poble

Desde prácticamente el inicio de los estudios geológicos del sur de la cordillera Pirenaica, se ha reconocido a la Formación Trepmp como la sucesión donde se encuentra el límite entre el Cretácico y el Cenozoico. Vidal (1874), dice: “En la vertiente Norte de los Pirineos

ha sido este horizonte muy cuidadosamente descrito por Mr. Leymerie, quien lo consideraba antiguamente como formando un tránsito del terreno cretáceo al nummulítico, y lo denominaba epicretáceo; hace ya unos trece años que sus perseverantes investigaciones le hicieron separarlo definitivamente del nummulítico, y hoy está fuera de duda que es en él donde se cierra la extensa serie de los terrenos secundarios. En la vertiente Sur encontraremos una gran analogía litológica, y su fauna nos suministrará algunos materiales con que poder demostrar una vez más el fundamento de estas conclusiones”.

Trabajos posteriores delimitan algo más el límite entre las dos eras situándolo en algún nivel por debajo de las calizas lacustres (Calizas de Vallcebre y equivalentes laterales), ya claramente paleocenas (ej. Rosell, 1967). Pero es sobretudo durante las últimas dos décadas, gracias a las mejoras en las calibraciones bio y magnetoestratigráficas, que se ha podido realizar una datación más detallada de las sucesiones litológicas continentales del final del Cretácico y una localización más precisa de la posición estratigráfica del final del Mesozoico. La datación de las formaciones finicretácicas se ha realizado mediante la correlación con series marinas (Ardèvol *et al.*, 2000; López-Martínez *et al.*, 2001) y magnetoestratigrafía, (Galbrun *et al.*, 1993; López-Martínez *et al.*, 1998; Oms & Canudo, 2004; Oms *et al.*, 2007; Pereda-Suberbiola *et al.*, 2009; Oms *et al.*, 2010; Fondevilla *et al.*, 2016; Fondevilla *et al.*, 2019), combinadas con el uso de diversos marcadores bioestratigráficos (carófitos, palinomorfos, rudistas, huevos de dinosaurios o foraminíferos planktónicos; Feist & Colombo, 1983; Médus *et al.*, 1992; Riveline *et al.*, 1996; Villalba-Breva *et al.* 2012; Vicente *et al.*, 2015; Vicens *et al.*, 2004; Vila *et al.*, 2011; Díez-Canseco *et al.*, 2014).

El esquema cronológico de la formación Tresp en la zona de la Cuenca de Tresp es el siguiente: el Garumniense Gris o Formación La Posa, junto al techo de la Formación Arenisca de Arén tendrían una edad de Maastrichtiense inferior, aunque la migración de facies hacia el oeste en un contexto regresivo supone cierta diacronía y una edad más moderna en los afloramientos más occidentales (Liebau, 1973; Riera *et al.*, 2009; Fondevilla *et al.*, 2019). El Garumniense Rojo Inferior comprendería la parte superior del Maastrichtiense inferior y el Maastrichtiense superior. En el techo de esta unidad se hallaría el límite Cretácico-Paleógeno. No obstante, la existencia de dos importantes hiatos sedimentarios complica un poco el esquema. Así, Fondevilla *et al.* (2016) identifican un hiato de unos 3 millones de años entre el final del Maastrichtiense inferior y el principio del Maastrichtiense superior. De esta manera, en la zona Norte del sinclinal de Tresp estaría ausente el registro de los magnetocrones C31n, C30r y C30n. Este hiato dividiría el Garumniense Rojo Inferior de Rosell *et al.* (2001) en dos unidades, que corresponderían a la Formación conglomerados, areniscas y lutitas de Conques y la Formación conglomerados, areniscas y lutitas de Talarn de Cuevas (1992).

El segundo hiato, identificado por diversos autores (Baceta *et al.*, 2004; Arostegi *et al.*, 2011; Díez-Canseco *et al.*, 2014; Fondevilla *et al.*, 2019) afecta al registro del límite Cretácico-Paleógeno. La datación de las Calizas de Suterranya como Daniense superior, implica un hiato de unos 4 millones de años que posiblemente afectó al registro de los niveles más altos del Maastrichtiense (Díez-Canseco *et al.*, 2014) lo que explicaría la ausencia, en el Cretácico terminal en la zona de Tremp, del nivel enriquecido en Iridio que marca a nivel mundial el límite entre Mesozoico y Cenozoico (ej., Alvarez *et al.*, 1980; Brooks *et al.*, 1986; Martínez Ruiz *et al.*, 1992).

El Garumniense Rojo Superior, ha sido datado como Selandiense a Thanatiense en base a magnetoestratigrafía y su contenido en carófitos (Galbrun *et al.*, 1993; Vicente *et al.*, 2016). La Formación Tremp finaliza con el depósito de las facies marinas del Ilerdiense.

Basturs Poble está encuadrado en la parte inferior del Garumniense Rojo Inferior (Formación Conques) y sería de edad Maastrichtiense inferior estando situado en la parte superior del magnetocron C31r, con una antigüedad de unos 70 millones de años (Fondevilla *et al.*, 2018a; Fondevilla *et al.*, 2019).

14. Basturs Poble y el reemplazo faunístico del Maastrichtiense

El estudio de las sucesiones finicretácicas y sus faunas de dinosaurios en el Sur de Europa evidencian la presencia de un reemplazo faunístico en el contexto iberoarmoricano desde una fauna dominada por saurópodos titanosáuridos a una dominada por hadrosaurios (Le Loeuff *et al.*, 1994; Vila *et al.*, 2016; Fondevilla *et al.*, 2019). Con el intensivo estudio de los extensos afloramientos de rocas del Cretácico terminal llevado a cabo en los últimos años en los Pirineos meridionales y la consiguiente mejora de la calibración bio y cronoestratigráfica, se está poniendo de relieve la naturaleza y la duración de ese reemplazo faunístico. En la síntesis realizada por Fondevilla *et al.* (2019), se establece un esquema donde la fauna dinosauriana previa al reemplazo estaría formada por Ankylosaurios nodosáuridos, Ornitópodos rhabdodóntidos y Saurópodos titanosáurios productores de las ooespecies *Megaloolithus sirugei* y *Megaloolithus aureliensis*. Las faunas posteriores al reemplazo estarían dominadas por hadrosáuridos lambeosaurinos y titanosaurios productores de la ooespecies *Megaloolithus mammillare* y *Fusioolithus baghensis*. El encaje de otros grupos de dinosaurios con un peor registro fósil (Terópodos o hadrosaurios no lambeosaurinos) resulta más ambigua. El reemplazo faunístico comenzaría durante el Maastrichtiense inferior (Cron C31r) con la llegada de los hadrosáuridos lambeosaurinos y finalizaría unos tres millones de años después, durante el Maastrichtiense superior (Cron C30n). Los restos de hadrosáuridos lambeosaurinos inequívocos más antiguos de la Cuenca de Tremp, pertenecen a los restos del yacimiento de Els Nerets, descritos por Conti *et al.* (2020). Este yacimiento

representa el límite inferior del reemplazo faunístico en la zona de Tremp, dado que existen yacimientos algo más antiguos con restos de hadrosauroideos, pero poco diagnósticos. Basturs Poble se sitúa en las fases iniciales de esta reorganización ecológica y presenta una fauna ya típicamente post-reemplazo, formada casi exclusivamente por hadrosáuridos lambeosaurinos.

Basturs Poble ha proporcionado un resto de ornitópodo rhabdodóntido (la escápula MCD-5371, holotipo de *Pareisactus evrostos*, Párraga & Prieto-Márquez, 2019) que, junto a un diente fragmentario hallado en la zona de Figuerola de Meià, en la Cuenca de Àger (Llompart & Krauss, 1982; Fondevilla *et al.*, 2019) serían los restos más recientes de rhabdodóntidos en todo el dominio iberoarmórico. No obstante, en este trabajo se pone en duda la adscripción de la escápula MCD-5371 a un rhabdodóntido y se considera que podría tratarse de la escápula de un hadrosáurido, severamente deformada (ver apartado VII, Filogenia). El diente de Figuerola de Meià se encontró en una sección estratigráfica corta y de difícil correlación, lo que dificulta su datación exacta. A la espera del hallazgo de restos más abundantes y diagnósticos de rhabdodóntidos en los Pirineos meridionales, es más prudente considerar como los últimos restos inequívocos de rhabdodóntidos en el dominio iberoarmórico los de *Rhabdodon priscus*, del Maastrichtiense inferior bajo del Sur de Francia, bajando notablemente la posición estratigráfica del último representante de este grupo de ornitópodos pre-reemplazo en Iberoarmórica.

16. Paleogeografía y clima en el Maastrichtiense

Durante el Cretácico superior, la paleogeografía del sur de Europa estuvo fuertemente influenciada por los cambios relativos del nivel del mar producidos tanto por fluctuaciones climáticas como por una compresión tectónica regional, que resultó en la formación de un complejo archipiélago (Tyson & Funnell, 1987; Csiki-Sava *et al.*, 2015). A partir del final del Santoniense, el inicio de un régimen compresivo entre las placas Ibérica y Europea llevó a la fusión paleogeográfica inicial de estas dos masas continentales y la formación de la mayor isla del archipiélago europeo: la isla Iberoarmórica o Iberoarmórica (Tyson & Funnell, 1987, figura 20).

Climáticamente hablando, la mayor parte del Mesozoico, junto al principio del Cenozoico, representa un largo período de “Mundo Invernadero”, con temperaturas mucho más elevadas que las actuales, en contraposición a los períodos de “edad de hielo”, con temperaturas más frías, como en la actualidad. Durante los períodos de “Mundo Invernadero”, los niveles atmosféricos de CO₂ son más elevados, no existe acumulación de hielo continental y el nivel del mar es más elevado (Takashima *et al.*, 2006). Dentro de este largo período, Cenomaniense y Turoniense presentan unos niveles especialmente altos de temperatura

media, con valores que podrían haber sido 14° C más elevados que en la actualidad (Tarduno *et al.*, 1998) siendo uno de los períodos más cálidos de los últimos 140 millones de años (Linnert *et al.*, 2014). No obstante, a partir de entonces las temperaturas inician un continuado descenso hasta el final del Cretácico de manera global.

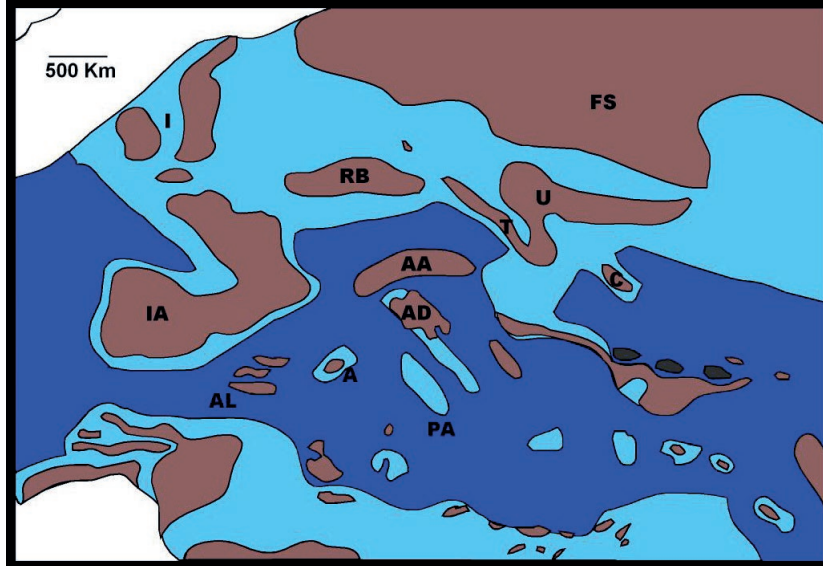


Figura 20. Paleogeografía de Europa durante el Maastrichtiense modificado de Dercourt *et al.*, (2000). Las zonas de color marrón representan las áreas emergidas que formaban las diferentes islas del archipiélago europeo. Las zonas de color azul claro muestran la distribución de los mares epicontinentales, las de azul oscuro las cuencas oceánicas y las negras, las volcánicas. A: Placa de los Apeninos; AA: Isla Austroalpina; AD: Isla Adriático-Dinámica; AL: Isla de Alborán; C: Isla de Crimea; FS: Escudo Fennoescandinavo; I: Islas Británicas; IA: Isla Iberoarmórica; PA: Placa Apúlica; RB: Isla de Renania-Bohemia; T: Cuenca de Transilvania; U: Escudo ucraniano.

Golovneva (2000) a través del estudio taxonómico y ecológico de la paleoflora, así como de la distribución de los restos de dinosaurios establece que, durante el Maastrichtiense, en el Hemisferio Norte hubo un clima cálido templado en latitudes altas y medias, y subtropicales por debajo de los 40 grados N. La precipitación era relativamente alta (sobre 700-800 mm) y distribuida equitativamente durante el año. La oscilación anual de temperaturas era similar al de climas marítimos actuales, pero el gradiente latitudinal era menor que el actual. En latitudes altas la media de temperaturas de los meses fríos era de unos 3-4°C y seguramente nunca bajó de 0°C por períodos extensos.

El enfriamiento climático global del Cretácico superior es especialmente tangible a partir del Campaniense. La temperatura oceánica superficial máxima en el Atlántico Norte a 35° de latitud, pasó de unos 35°C al principio del Campaniense a unos 28°C durante el Maastrichtiense (Linnert *et al.*, 2014; Linnert *et al.*, 2017). Este enfriamiento al final del Cretácico ha sido explicada por la modificación de modelos de circulación oceánica, finalizando en un sistema de circulación termohalina similar al actual (Frank & Arthur, 1999), o por un des-

censo de niveles de CO₂ atmosférico ligado a una producción decreciente de corteza oceánica (Linnert *et al.*, 2014). En el límite entre el Maastrichtiense inferior y Maastrichtiense superior se ha evidenciado un recrudescimiento del enfriamiento y cambios mayores en la química oceánica (Barrera, 1994; Gómez-Alday *et al.*, 2004).

La situación latitudinal de Iberia durante el Maastrichtiense era de unos 30°N (Scotese *et al.*, 1988, Skelton *et al.*, 2003; Stampfli & Kozur, 2006; Hay & Floegel, 2012), con un clima que fluctuaba entre árido y subhúmedo dependiendo del sistema de corrientes oceánicas (Hay & Floegel, 2012) y con la influencia de la gran masa continental africana situada al sur, que podría haber acentuado un régimen monzónico de precipitaciones (Martín-Chivelet & Floquet, 2019). La temperatura marina superficial se estima que variaría en Iberia entre los 24°C y los 31°C (Pucéat *et al.*, 2003; Steuber *et al.*, 2005).

En general, para las formaciones continentales y de transición finicretácicas de los Pirineos meridionales, se interpreta un clima tropical o subtropical, con períodos de sequía que podrían ser extremos. Criterios litológicos como el color de los diferentes tipos de rocas o la formación de caliches se han utilizado como indicadores paleoclimáticos. Así, los depósitos lutíticos del Garumniense Rojo Inferior, a veces, están afectados por procesos edáficos como queda patente por las coloraciones violáceas y anaranjadas de las lutitas y por una gran concentración de nódulos calizos (caliche) (Rosell *et al.*, 2001). Oms *et al.* (2011) afirman que las rocas con restos de dinosaurios de las subcuencas de los Pirineos meridionales y la Cordillera Ibérica se formaron por la consolidación de sedimentos depositados en lagos someros, llanuras fangosas y márgenes de ríos que experimentaban frecuentes períodos de sequía. Arostegi *et al.* (2011), mediante el análisis de minerales de la arcilla en la zona de Serraduy, determinan condiciones subhúmedas templadas al final del Maastrichtiense, con un cambio en el Paleoceno a condiciones calurosas. El clima sería moderadamente subtropical, concordando con los estudios de Golovneva (2000). Soler-Gijón *et al.* (2003) analizan los isótopos estables de Oxígeno y Carbono en oncolitos del Maastrichtiense (Unidad 2 de la sección de Fontllonga) y del Paleoceno. Para el Maastrichtiense se deduce un clima cálido, con una temperatura anual de entre 26 y 31°C, con una débil estacionalidad, con un rango de variabilidad anual de unos 9 grados centígrados, siendo mucho más marcada esta estacionalidad durante el Daniense. Riera *et al.* (2013) deducen una temperatura media para la Formación Tresp de los Pirineos Sur-centrales, de 21°C a través del análisis isotópico del oxígeno en nódulos de carbonato en paleosuelos. La interpretación sedimentológica que realizan Colombo & Cuevas (1993), para la Formación Figuerola del sinclinal de Àger (correlacionable con el Garumniense Rojo Inferior de la Cuenca de Tresp, Fondevilla *et al.*, 2019) corresponde a un sistema fluvial con una extensa llanura de inundación afectada por prolongados períodos de exposición subaérea donde se desarrollan diversos tipos de paleosuelos. Los esporádicos nódulos alabastrinos de yeso situados dentro de las lutitas su-

gieren un desarrollo mediante bombeo evaporítico y, por tanto, indican diversos episodios de aridez extrema.

En resumen, se deduce que el paleoclima en el Maastrichtiense inferior en la Isla iberoarmrica era, dentro de un contexto de descenso global de las temperaturas, tropical a subtropical cálido, con períodos de sequía, siendo en algunos casos severa. En este sentido es interesante destacar el trabajo de Cojan & Moreau (2006) en la Cuenca de Aix-en-Provence (Provenza), donde en un contexto dominante de condiciones climáticas subhúmedas durante la deposición de las sucesiones finicretácicas, estas autoras definen 5 episodios semiáridos identificados en base a las facies, señal paleomagnética y asociaciones minerales. Estos episodios pueden suponer períodos de sequía extrema. Los tres primeros episodios se dan durante el Maastrichtiense inferior, estando el tercero dentro del magnetocron C31r, en una posición estratigráfica correlacionable con Basturs Poble, dentro de la Formación Argiles Rutilantes Superior.

III. ESTUDIO SISTEMÁTICO Y PALEOBIOLOGICO

17. Introducción al estudio de los hadrosaurios

Los hadrosáuridos son los grandes fitófagos más derivados, numerosos, diversos y extendidos del final del Cretácico a escala mundial (Forster, 1997; Norman *et al.*, 2004; Prieto-Márquez, 2010b). En general eran dinosaurios de tamaño mediano o grande, con algunos géneros como *Shantungosaurus* que podían alcanzar una longitud cercana a los 15 metros (Young, 1958), y que caminaban principalmente de manera bípeda, pero podían adquirir una postura cuadrúpeda (eran cuadrúpedos facultativos). Se conocen cerca de cuarenta géneros repartidos entre América del Norte, América del Sur, Asia Central, Asia Oriental y Europa (Horner *et al.*, 2004, Prieto-Márquez, 2010a). También se han hallado restos muy fragmentarios en la Antártida (Case *et al.*, 2000) y recientemente restos craneales fragmentarios del Maastrichtiense superior del Norte de África han sido atribuidos a un hadrosáurido lambeosaurino (Longrich *et al.*, 2020).

Se conoce más de los hadrosáuridos que de cualquier otro grupo de dinosaurios (Horner *et al.*, 2004). Se conocen desde restos desarticulados a esqueletos completos, restos de adultos, juveniles y embriones, impresiones de la piel, rastros de icnitas, huevos, zonas de puestas e incluso se conocen “momias” que conservan trazas de la estructura muscular (ver apartado V, Paleobiología)

Se ha sugerido un origen asiático para los hadrosáuridos (Milner & Norman, 1984; Godefroit *et al.*, 2008), pero algunos autores dudan de esta teoría, sugiriendo un origen norteamericano del grupo (Head, 1998; Horner *et al.*, 2004; Prieto-Márquez, 2010b). Brett-Surman (1979) supone que no se puede determinar su área de aparición. Independientemente de su origen (durante el Cenomaniense), una vez aparecieron, los hadrosáuridos se diversificaron y se repartieron por gran parte del mundo (exceptuando India, Australia y tal vez África), y llegaron a ser uno de los constituyentes principales de la mayoría de las faunas de fitófagos continentales. Clásicamente se han separado en dos grandes grupos con diversas características anatómicas propias: los hadrosaurinos (actualmente, saurolofinos, Prieto-Márquez, 2010a) y los lambeosaurinos (Horner *et al.*, 2004). Entre las características que definen a los lambeosaurinos destaca el desarrollo de una cresta vacía en la parte superior del cráneo, formada principalmente por los premaxilares y los nasales y que tenía formas diferentes según las especies. Los saurolofinos, por el contrario, tenían el cráneo plano o disponían de una pequeña cresta con el interior macizo.

A los lados de la boca, en los dentarios y maxilares, los hadrosáuridos disponían de centenares de pequeños dientes de forma romboidal unidos de forma compacta formando una compleja batería dental de crecimiento continuo a lo largo de toda la vida del animal.

Los hadrosáuridos conseguían un movimiento transversal diente contra diente me-

dianate una combinación de un movimiento mandibular diagonal y pleuroquinesis, es decir una ligera rotación lateral de la región maxilar del esqueleto facial (Weishampel, 1983, 1984). En consecuencia, el sistema masticador de los hadrosaurios está formado por un mecanismo multienlace que incluye las unidades maxilares izquierda y derecha, las unidades mandibulares correspondientes, un hocico simple y dos cuadrados ligeramente estreptostílicos. Con este sistema, la superficie oclusal, amplia y continua era útil para la compresión y el desgarramiento y corte transversal de la materia vegetal durante el desplazamiento de los dientes del maxilar sobre los del dentario (Horner *et al.*, 2004).

A causa de la diferencia de longitud y robustez entre las extremidades anteriores y posteriores de los hadrosáuridos, en un principio se creyó que caminaban únicamente valiéndose de las extremidades posteriores, con la columna vertebral en posición vertical y arrastrando la cola por el suelo. No obstante, se ha comprobado que en realidad caminaban con la columna vertebral paralela al suelo (Galton, 1970), con la cola levantada y pudiéndose desplazar de manera bípeda o cuadrúpeda. Los hadrosáuridos, como otros grupos de ornitiskios, disponían de un enrejado de tendones osificados en las vértebras dorsales, sacras y caudales. Estos tendones daban rigidez a la columna vertebral y ayudaban al animal a mantenerla recta y horizontal (Organ, 2006).

Diversos hallazgos de huevos y nidos de hadrosáuridos indican que estos animales formaban grandes colonias de puesta y que periódicamente volvían a las mismas áreas geográficas a desovar. También existen evidencias de cuidado parental y que las crías tardaban un tiempo en salir del nido (Horner & Makela, 1979; Horner, 1982).

18. Descripción anatómica del hadrosáurido de Basturs Poble

18.1 Cráneo

El cráneo de los hadrosáuridos se caracteriza por el desarrollo de una compleja batería de dientes, por alteraciones de la cavidad o arco nasal que puede derivar en el desarrollo de crestas supracraneales más o menos complejas y por tener la zona rostral expandida lateralmente (Horner *et al.*, 2004; Evans, 2006; Prieto-Márquez, 2010b). La compleja batería dental es el resultado del empaquetamiento compacto de los pequeños dientes estrechos, con varios de éstos (de 3 a 5, Horner *et al.*, 2004) por cada posición dental. Los dientes tienen una cresta central vertical, que puede ir acompañada de una o varias crestas secundarias menos desarrolladas. Estas baterías dentales, combinadas con la gran movilidad de los huesos craneales durante la masticación (pleurokinesis, Norman (1984); Weishampel (1984); Norman & Weishampel (1985)), da uno de los sistemas de masticación más eficientes de todo el clado Dinosauria (Horner *et al.* (2004).

Muchas especies de hadrosáuridos presentan modificaciones en los huesos de la zona facial para construir una cresta supracraneal sólida, o pueden estar drásticamente reorganizados formando una compleja cresta hueca. El desarrollo de crestas huecas, que pueden presentar variadas morfologías, es típico de las especies del clado lambeosaurinae. Se ha especulado mucho sobre la función de éstas, pero actualmente se cree que actuaban como cajas de resonancia para producir sonidos a alto volumen. También podrían servir de estructuras de exhibición sexual durante las épocas de apareamiento (Fastovsky & Weishampel, 2005).

La zona rostral de los hadrosáuridos se muestra expandida lateralmente en diferentes grados según las especies. La mayor expansión la muestran los cráneos de *Edmontosaurus*, *Brachylophosaurus* y *Maiasaura* (Horner *et al.* (2004). A causa de esta expansión rostral, al grupo también se le conoce popularmente como “dinosaurios con pico de pato”.

El cráneo de los hadrosáuridos presenta el conjunto de caracteres más importantes para su clasificación, hasta el punto de que, durante muchos años, al esqueleto postcraneal se le ha prestado poca atención (Brett-Surman & Wagner, 2007). No obstante, los estudios filogenéticos realizados durante la última década han presentado cada vez mayor atención a los elementos postcraneales, aunque la importancia del cráneo para el estudio filogenético de los hadrosaurios continúa siendo fundamental.

Desafortunadamente, hasta ahora el yacimiento de Basturs Poble ha proporcionado restos craneales escasos, hecho que dificulta el estudio sistemático de los taxones presentes en el yacimiento.

Yugal

En Basturs Poble se ha recuperado un yugal casi completo (MCD-5100, figura 21 D) y un fragmento (MCD-4807) en un estado deficiente de conservación y que no presenta una morfología clara. MCD-5100 es un yugal derecho de 9,5 cm de longitud y 6,8 cm de altura máxima. Como en todos los hadrosáuridos se trata de un hueso plano en forma de “W”, delgado y alargado, formando el margen ventral de la órbita y de la *fenestra infratemporal*, así como la mitad ventral de la barra postorbital. (Horner *et al.*, 2004; Horner, 1992). MCD-5100 se encuentra incrustado en la arenisca encajante y parte de la zona posterior del hueso se conserva como impresión en la roca. El hueso queda limitado en su parte anterior por el proceso rostral, cuyo borde anterior es casi vertical y muestra una ligera concavidad. En su extremo posterior queda limitado por la pestaña cuadratoyugal que se extiende ventralmente, formando una convexidad hasta alcanzar, en la zona ventral de esta zona posterior, la pestaña caudoventral. En la parte dorsal del hueso, entre este margen posterior y el proceso rostral se observan dos escotaduras en forma de U, que corresponden a la mitad ventral de las fenestras orbital (anterior) e infratemporal (posterior). Entre ambas escotaduras

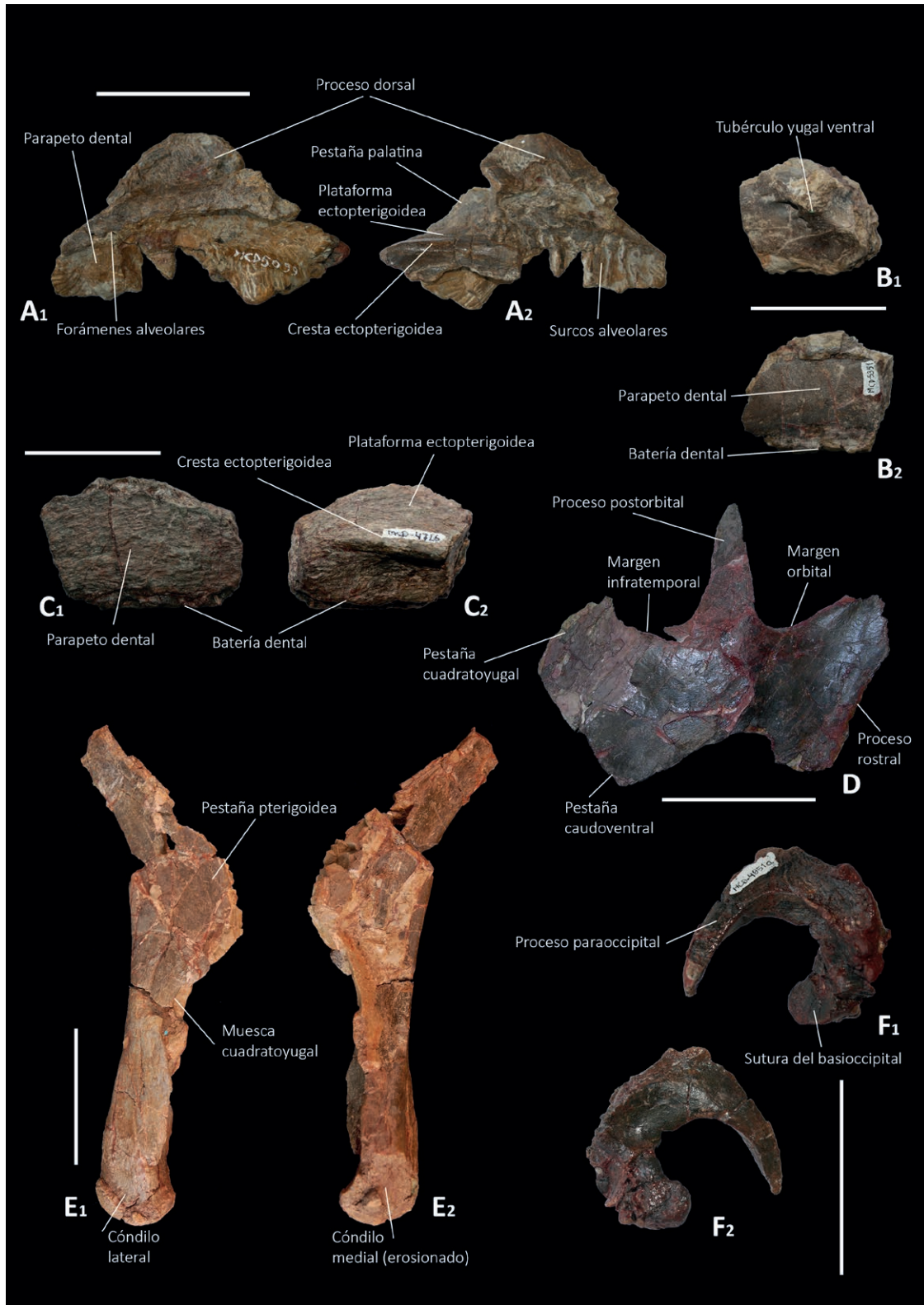


Figura 21. Huesos craneales de Basturs Poble. **A:** maxilar derecho MCD-5099 en vista medial (A1) y lateral (A2). **B:** Fragmento de maxilar izquierdo MCD-5351 en vista lateral (B1) y medial (B2). **C:** Fragmento de maxilar derecho MCD-4726, en vista medial (C1) y lateral (C2). **D:** Yugal derecho MCD-5100 en vista lateral. **E:** Cuadrado derecho MCD-5278, en vista lateral (E1) y medial (E2). **F:** Exoccipital derecho, en vista anterior (E1) y posterior (E2). Escala: 50 mm.

se extiende una barra de hueso estrecho y ahusado, con su parte más ancha en la base y que corresponde al proceso post-orbital. El margen ventral de yugal muestra una marcada concavidad, que acaba de darle la forma general de una “W”.

Según Prieto-Márquez *et al.* (2013), MCD-5100 muestra una serie de caracteres del clado Lambeosaurinae: se trata de un yugal rostrocaudalmente corto en relación con su altura. Tanto su proceso rostral como las fenestras orbital e infratemporal así como la pestaña caudoventral, son profundos. El proceso rostral no posee el ápice en forma de cuña como es el caso de los hadrosáuridos saurolofinos ni el perfil en forma de “D” visible en algunos lambeosaurinos como *Corythosaurus casuarius* o *Lambeosaurus lambei* (Prieto-Márquez, 2010), pero muestra un margen rostral casi vertical, similar al de *Hypacrosaurus altispinus*, *Olorotitan arharensis* o a yugales hallados en China atribuibles a *Tsintaosaurus spinorhinus* (Young, 1958). La pestaña cuadratoyugal de MCD-5100 muestra la característica forma de oreja con un ápice bajo como en muchos lambeosaurinos (Prieto-Márquez, 2008). Por lo que respecta a los restos craneales, estas características, unidas a algunos caracteres presentes en el maxilar, confirmarían la presencia de hadrosáuridos lambeosaurinos en Basturs Poble (Prieto-Márquez *et al.*, 2013).

Maxilar

Se dispone de un maxilar derecho (MCD-5099) de tamaño reducido (957 mm de longitud anteroposterior), indicando que probablemente pertenece a un individuo juvenil, además de seis fragmentos (MCD-4726a, MCD-4726b, MCD-4988, MCD-5019, MCD-5111 y MCD-5351), también de tamaño reducido.

Como es común en la mayoría de los ornitópodos, el perfil general del maxilar MCD-5099 (figura 21 A) es triangular, con una base formada por la batería dental (muy erosionada) y una proyección dorsal (proceso dorsal) alta y de márgenes redondeados, situada en la parte central de la superficie dorsal, con el ápice del proceso por delante de la mitad anteroposterior del hueso (hay que tener en cuenta que el hueso está incompleto, sobretodo su región rostral). La superficie lateral de la zona rostródorsal es relativamente alta. La plataforma ectopterigoidea es horizontal y relativamente larga en relación con la longitud de la batería dental. El margen lateral de esta plataforma forma una cresta alargada anteroposteriormente. Se conserva una pequeña parte de los alvéolos dentales. Estos son relativamente anchos en relación con el tamaño total del hueso, como es típico en formas juveniles. Los márgenes de los alvéolos son paralelos pero su longitud no se puede establecer a causa del deficiente estado de conservación del hueso. Prieto-Márquez *et al.* (2013) consideran dos caracteres visibles en MCD-5099, propios del clado lambeosaurino: el hecho de que se trate de un maxilar relativamente corto en relación con su altura y de que el proceso dorsal

presente una altura elevada. El deficiente estado de conservación de MCD-5009, sobretodo la pérdida de la zona central de la superficie lateral, no permite la observación de una zona deprimida o rugosa en la superficie lateral del proceso lateral, que correspondería a la faceta del hueso yugal y que su posición alta en el proceso es un carácter diagnóstico del clado Tsintaosaurini (Prieto-Márquez & Wagner, 2009; Prieto-Márquez *et al.*, 2013).

MCD-4726b (figura 21 C) es un fragmento de la parte anterior de un maxilar derecho. Presenta una longitud de 6 cm y una altura máxima de 4 cm. Conserva buena parte de la plataforma ectopterigoidea y una prominente cresta ectopterigoidea. También conserva parte de la batería dental y, a pesar de presentar una importante erosión se pueden observar al menos dos hileras funcionales de dientes.

MCD-5351 (figura 21 B) es un fragmento (4,5 cm de longitud y 4 cm de altura) de la parte central de un maxilar izquierdo, en el que se pueden identificar algunos elementos anatómicos. En la mitad dorsal presenta una elevación abultada correspondiente al tubérculo yugal ventral. En su límite anterior se observan tres forámenes, siendo el de posición más antero-dorsal mucho mayor que los situados en posición más ventral. La dentición se encuentra erosionada y no es posible observar sus características al estar, además, profundamente inserida en el hueso.

Frontal

MCD-4869a (figura 22) es un frontal izquierdo, cuya forma general en vista dorsal es más o menos cuadrada. Es rostralmente corto y su margen rostral presenta una superficie articular en dirección dorsal que está delimitada por un reborde elevado. Una orientación dorsal de la superficie articular con el nasal se da en los frontales de los lambeosaurinos basales y Lambeosaurini y está relacionado con el desarrollo de una cresta craneal (Prieto-Márquez & Wagner, 2013), como es característico en este grupo. Los frontales de *Arenysaurus ardevoli* tienen una superficie articular para el nasal (plataforma frontal) que es mucho más larga rostralmente (Pereda-Suberbiola *et al.*, (2009). Caudal al borde elevado de la superficie articular rostral, MCD-4869a presenta un ligero abombamiento dorsal, característica observada en individuos jóvenes de algunas especies de lambeosaurinos (Ostrom, 1961; Horner *et al.*, 2004; Prieto-Márquez, 2010a).

Cuadrado

Este elemento está representado por MCD-5278 (figura 21 E), siendo éste un cuadrado derecho incompleto a causa de la erosión. Es un cuadrado de 198 mm de altura. En vista lateral, presenta una marcada curvatura posterior de 143° que comienza a partir de la mi-

tad superior. Una marcada curvatura, menor de 150° , de la mitad superior del cuadrado en relación a la mitad inferior es, una característica de los lambeosaurinos (Prieto-Márquez, 2008). Esta curvatura se hace más evidente en el margen dorsal del hueso. Concretamente, el ángulo que forma el eje principal del hueso entre sus partes ventral y dorsal es de 143° , incluso ligeramente más pronunciado que en el cuadrado de *Canardia garonnensis*, el otro lambeosaurino europeo del que se conoce este elemento (Prieto-Márquez *et al.*, 2013). El extremo dorsal no se ha conservado, por lo que no se puede conocer con precisión la altura total del hueso, ni la morfología de la cabeza del cuadrado. La muesca cuadratoyugal está marcadamente curvada y de forma semicircular, siendo simétricas las mitades ventral y dorsal. A pesar de que el extremo dorsal del hueso no se ha conservado, se observa que de la misma manera que en *C. garonnensis*, la parte central de la muesca se sitúa en la mitad ventral del hueso como en muchos hadrosauroides basales (Prieto-Márquez *et al.*, 2013) y hadrosáuridos saurolofinos (Prieto-Márquez, 2010a), pero también en el lambeosaurino *Sahaliyania elunchunorum* (Godefroit *et al.*, 2008). La pestaña pterigoide se encuentra deficientemente conservada, observándose tan solo una pequeña porción de su parte más proximal. De los dos cóndilos que existen en el extremo ventral del hueso, en MCD-5278 sólo se ha conservado el cóndilo lateral, que se articula con el surangular.

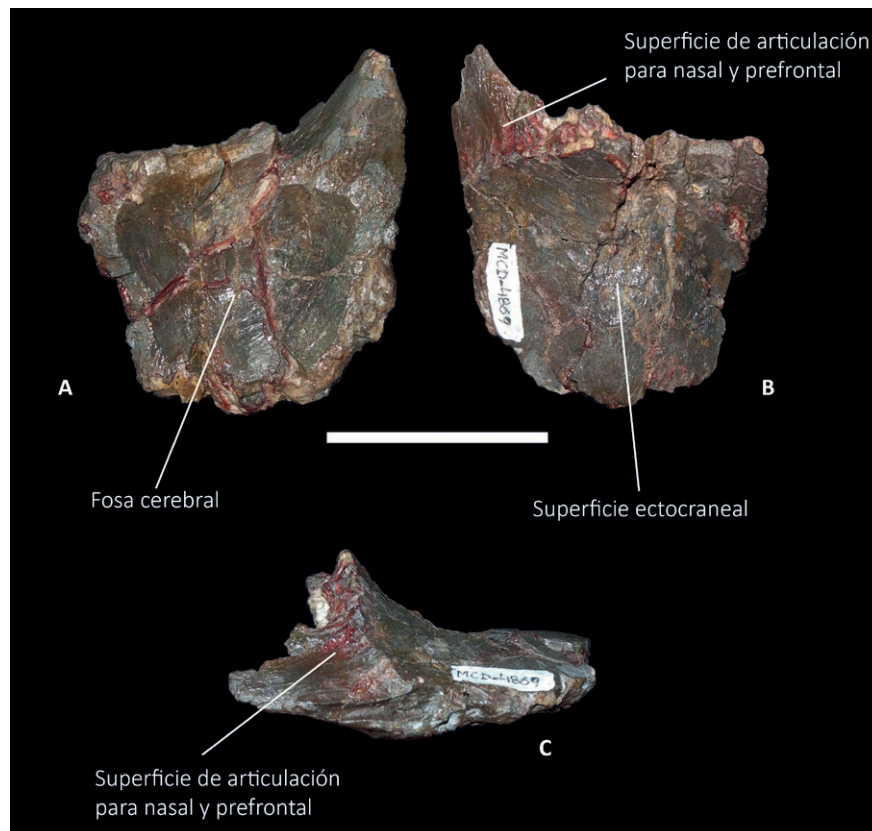


Figura 22. Frontal izquierdo en vista: **A:** ventral, **B:** dorsal, y lateral (**C**). Escala: 50 mm.

Exoccipital-Opistótico

Aparentemente, en los hadrosáuridos el exoccipital se fusiona con el opistótico en las fases iniciales de la ontogenia y no se puede detectar la sutura entre estos huesos ni siquiera en individuos juveniles o embrionicos (Horner, 1992). Este elemento forma el margen lateral y ventral del *foramen magnum* y suele estar unido a escamoso, supraoccipital, prótico, basioccipital y basiesfenoides. En Basturs Poble se ha recuperado un ejemplar de este elemento (MCD-4851, figura 21 F). Se trata de un exoccipital-opistótico derecho de tamaño pequeño, con una longitud dorsoventral de 49 mm. Como en todos los hadrosáuridos es un hueso que presenta una remarcable curvatura que le da una forma aproximada de “C”, estando la parte más ancha del hueso en su parte proximal, en la zona de articulación con el basioccipital. A medida que se va curvando, también se estrecha progresivamente hasta acabar en una punta aguda.

Dentario

Es el elemento craneal más abundante en el yacimiento, con diferencia (figura 23). Concretamente, se han hallado un total de 19 dentarios o fragmentos de éstos. Diez son dentarios derechos (MCD-4743, MCD-4744, MCD-4779, MCD-4833, MCD-4942 (en 2 fragmentos), MCD-4945, MCD-4946, MCD-5007, MCD-5008 y MCD-5108b (en 2 fragmentos), seis dentarios izquierdos (MCD-4836, MCD-4963, MCD-5012, MCD-5096a, MCD-5098 y el proceso coronoide aislado MCD-5097). Tres de ellos son tan fragmentarios que no se ha podido establecer su polaridad anatómica (MCD-4944 y MCD-4726). BP-891 aún no ha sido preparado.

Los dentarios recuperados presentan la morfología típica de los dentarios de hadrosáuridos (Horner *et al.*, 2004), con una rama mandibular alargada portadora de la batería dental, que forma la mayor parte de la mandíbula y un proceso coronoide alto y dispuesto en posición lateral, bien separado de la hilera de dientes, formándose una plataforma entre ésta y la base del proceso. La parte superior del proceso coronoide presenta una notable expansión redondeada siendo, generalmente, mayor en dirección anterior. La dentición está formada por una batería dental con hileras verticales de dientes miniaturizados, dispuestos en alvéolos alargados y con la superficie esmaltada expuesta lingualmente. La corona de los dientes tiene forma de rombo, con una cresta principal central y una o dos crestas menos pronunciadas en posición delantera a esta. La mitad superior del margen de la corona presenta una denticulación formada por pequeños dentículos redondeados.

El dentario de los hadrosauroideos presenta una serie de caracteres taxonómicamente significativos y que han sido utilizados en diversas ocasiones en análisis filogenéticos del grupo. No obstante, en Basturs Poble la mayoría de estos caracteres presentan una gran

variabilidad que indican una importante variabilidad intraespecífica y, sobretodo, una serie de modificaciones tafonómicas (aplastamientos, roturas, deformaciones plásticas) que enmascaran la anatomía original. A continuación, se describen los caracteres visibles en los dentarios de Basturs Poble:

1. En vista dorsal presentan una forma sigmoidal, con la parte más delantera (rostral) dirigida hacia el otro dentario (dirección lingual), mientras que la parte trasera, en la zona del proceso coronoide, se tuerce ligeramente hacia fuera (dirección labial). MCD-5008 no presenta esta morfología, lo que sugiere una posible deformación tafonómica.

2. El plano oclusal (Prieto-Márquez, 2010a: carácter 18) en los especímenes más completos, sigue la curvatura del dentario, siendo paralelo a la superficie lateral de éste. Obviamente este carácter está modificado debido a la deformación provocada por aplastamiento sufrido por los dentarios.

3. El índice entre la longitud de la zona delantera sin dientes del dentario y la longitud del resto del dentario (medido entre la posición dental más rostral y el margen posterior del proceso coronoide (Prieto-Márquez, 2010a: carácter 33) es menor de 0,20 en hadrosauroideos no hadrosáuridos, pero también en hadrosáuridos lambeosaurinos como *Arenysaurus ardevoli* y *Blasisaurus canudoí*. En los dentarios de Basturs Poble, la longitud real de la parte delantera sin dientes no se puede medir con exactitud puesto que en todos los casos esta zona se encuentra más o menos erosionada. No obstante, en los especímenes mejor conservados se hace evidente que la porción delantera es corta, siendo el índice menor de 0,20. El hecho de que este índice sea bajo, sugiere que la mayor parte de especímenes pertenecen a individuos juveniles dado que durante el desarrollo ontogénico aumenta considerablemente.

4. El margen ventral del dentario presenta una desviación ventral (carácter 26 de Prieto-Márquez, 2010a) que es variable entre diferentes grupos de hadrosauroideos. Así, formas basales como *Mantellisaurus atherfieldensis*, *Bactrosaurus johnsoni* y *Telmatosaurus transsylvanicus*, presentan ángulos de 16°, 24° y 26°, respectivamente. Ya dentro de Hadrosauridae, entre los saurolofinos también se observa una amplia variación, con 17,5° a 26° en *Brachylophosaurus canadensis*, 22° a 23° en *Maiasaura peeblesorum* y 23° a 29° en *Gryposaurus notabilis*. Los lambeosaurinos presentan ángulos de 15° (*Parasaurolophus walkeri*), 21° (*Charonosaurus jiyinensis*) y entre 22° y 32° (*Corythosaurus casuarius*). Los dentarios de Basturs Poble también presentan una amplia variación en el ángulo de inclinación del margen dorsal del dentario, con valores que oscilan entre los 13° en MCD-4744 y los 30° en MCD-4945. Una vez más hay que tener en cuenta que los ángulos medidos en los dentarios de Basturs Poble deben ser considerados con cautela, debido a las deformaciones sufridas por éstos durante su historia tafonómica.

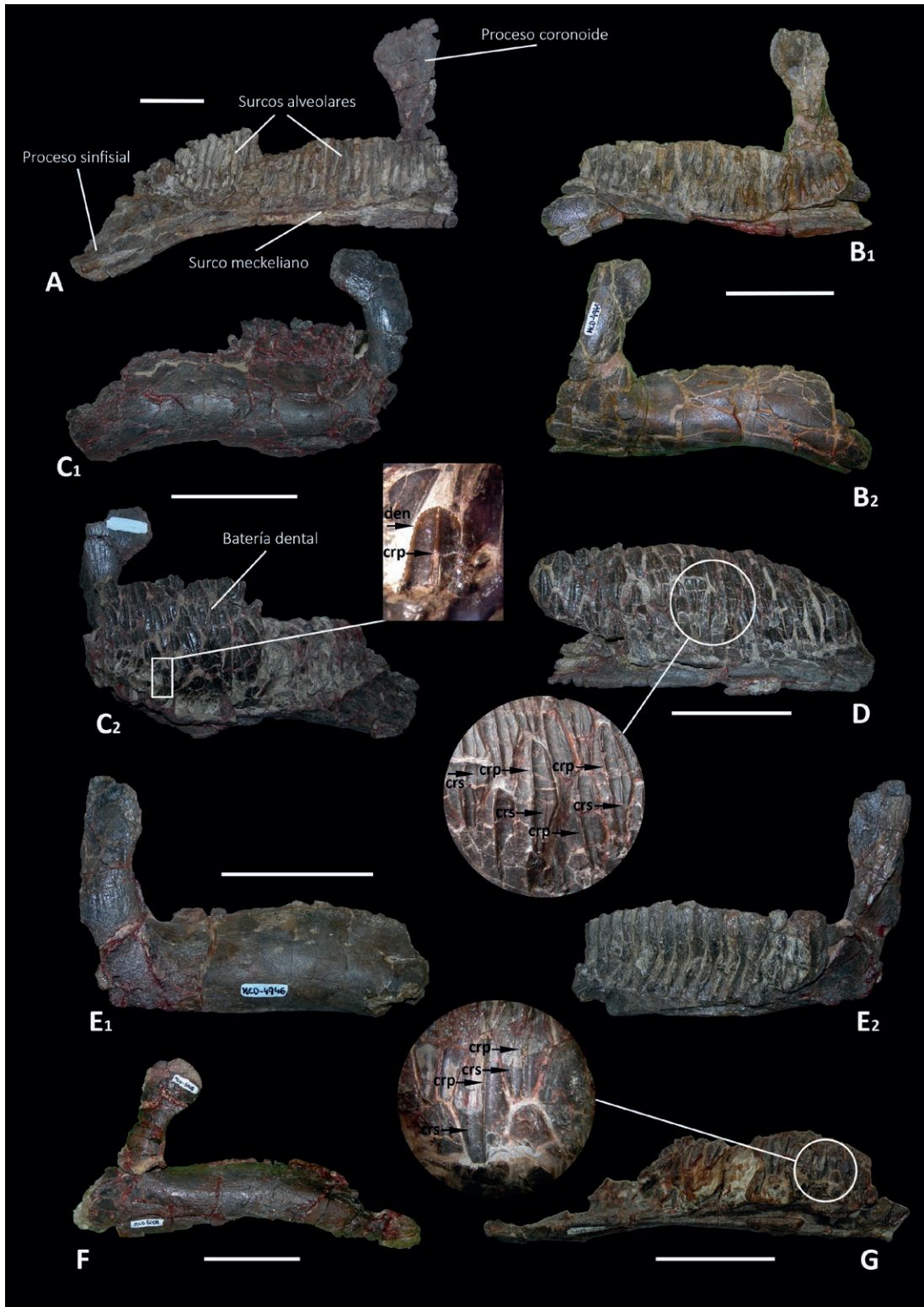


Figura 23. Dentarios de Basturs Poble. **A:** Dentario derecho MCD-5007 en vista lingual. **B:** Dentario derecho MCD-4945, en vista lingual (B1) y labial (B2). **C:** Dentario izquierdo MCD-5096 con detalle de la dentición, en vista labial (C1) y lingual (C2). **D:** Dentario izquierdo con detalle de la dentición, en vista lingual. **E:** Dentario derecho MCD-4146, en vista labial (E1) y lingual (E2). **F:** dentario erecho MCD-5008 en vista labial. **G:** Dentario derecho MCD-4743 con detalle de la dentición, en vista lingual. Abreviaturas: crp: cresta principal; crs: cresta secundaria; den: dentículos marginales. Escala: 50 mm.

5. En los dentarios de Basturs Poble, la inclinación ventral del margen ventral del dentario (ver punto anterior) siempre se inicia por delante de la mitad de la longitud anteroposterior de la batería dental, excepto en MCD-5096 que presenta una inclinación que se inicia justo en la mitad de la longitud de la batería. La inclinación iniciada cerca de la mitad de la batería dental está presente en algunos hadrosauroideos no hadrosáuridos, pero también en lambeosaurinos como *Arenysaurus ardevoli* y *Blasisaurus canudo* (Prieto-Márquez *et al.*, 2003). En otros lambeosaurinos la inclinación se inicia en una posición más rostral. No obstante, se ha observado que cuando se dispone de una muestra amplia de especímenes de una única especie, este carácter presenta una importante variabilidad, lo que sugiere que se trata de un carácter intraespecíficamente muy variable.

6. El margen ventral del dentario, dentro de su mitad posterior, muestra un abultamiento (carácter 41 de Prieto-Márquez, 2010a), que en los dentarios de Basturs Poble presenta varios estados: situado justo delante del proceso coronoide (MCD-4945), debajo del proceso coronoide (MCD-5008), o simplemente el margen puede carecer de este abultamiento presentando una morfología recta (MCD-5007 y MCD-4743).

7. Con respecto al eje principal de la batería dental, la inclinación del proceso coronoide puede variar (carácter 42 de Prieto-Márquez, 2010a). En MCD-4744, MCD-4945, MCD-5096, MCD-5097 y 5007, el proceso presenta una ligera inclinación en dirección rostral con ángulos que varían entre 74° y 80°. El proceso es sub-vertical en MCD-4946. Los hadrosauroideos no hadrosáuridos presentan ángulos de inclinación del proceso coronoide mayores de 82°, mientras que en la mayoría de los hadrosáuridos presentan inclinaciones entre 69° y 82°. La variabilidad de la inclinación del proceso coronoide observada en los dentarios de Basturs Poble puede ser debida a deformaciones sufridas por los huesos, pero también puede reflejar variabilidad intraespecífica, tal como indican otras características morfológicas variables en la muestra. Prieto Márquez & Gutarra (2016), indican que la inclinación del proceso coronoide puede variar durante la ontogenia. La imposibilidad de establecer grupos morfológicos claros también sugiere que estaríamos delante de una alta variabilidad dentro de una misma especie.

8. Aunque ningún dentario de Basturs Poble ha conservado una batería dental completa, puede hacerse un conteo aproximado de familias dentales contando los surcos dentales en especímenes sin dientes o hileras de familias de dientes en especímenes que los hayan conservado. No obstante, debido al estado de conservación de los fósiles, siempre es necesario realizar una estimación de las porciones desaparecidas. Los dentarios pequeños muestran un número de familias dentales que varía entre 25 y 28, mientras que el dentario mayor (MCD-5007) este número se eleva a cerca de 35. El bajo número de familias dentales que presentan los dentarios pequeños es típico de hadrosauroideos no hadrosáuridos

(Prieto-Márquez *et al.*, 2013), no obstante, hay que tener en cuenta que se ha demostrado que el número de posiciones dentales se incrementa durante la ontogenia (p.e. Hall, 1993; Horner & Currie, 1994; Tanke & Brett-Surman, 2001; Takasaki *et al.*, 2018). Las casi 35 posiciones dentales del dentario de mayor tamaño MCD-5007 está dentro del ámbito de la mayoría de hadrosáuridos, que presentan un número que varía entre 31 y 42 posiciones (Prieto-Márquez *et al.*, 2013). De hecho, se situaría muy próximo a dentarios de lambeosaurinos como *Charonosaurus jiyinensis*, *Corythosaurus intermedius*, *Blasisaurus canudoi* y el dentario IPS-SRA-27 hallado en el yacimiento de Les Llaus, perteneciente lambeosaurino indeterminado y que es el antiguo holotipo de *Koutalisaurus kohlerorum* (Prieto-Márquez *et al.*, 2006; Prieto-Márquez *et al.*, 2013).

9. La posición del extremo caudal de la batería dental respecto al proceso coronoide puede presentar tres estados diferentes (codificados por Prieto-Márquez, 2010a): el extremo de la batería puede estar alineado con el margen caudal del proceso coronoide, puede estar ligeramente por detrás del margen del proceso o bien puede estar por delante del margen. Los dentarios de Basturs Poble muestran los tres estados, lo que vuelve a sugerir que este carácter está modificado por deformación o bien que la colección de Basturs Poble demuestra que este carácter no tiene validez diagnóstica. Si se tratara de este último caso, tendría notables consecuencias, dado que la posición del extremo caudal de la batería dental respecto al proceso coronoide, ha sido ampliamente considerada en los análisis filogenéticos de los hadrosáuridos (Weishampel *et al.*, 1993; Prieto-Márquez, 2010; Horner *et al.*, 2004; You *et al.*, 2003).

10. Los surcos dentales de los dentarios son estrechos y de lados paralelos y rectos, excepto en MCD-4946, en la que se observa una inclinación hacia adelante de la parte basal de estos surcos.

Blanco *et al.* (2015a) realizan un análisis multivariante de varios caracteres morfológicos cuantitativos en una serie de dentarios del Maastrichtiense del sur de los Pirineos, incluyendo 8 especímenes del yacimiento de Basturs Poble, dos de los cuales (MCD-4743 y MCD-5012), a pesar de no estar enteros, se utilizan para comparaciones osteológicas cualitativas. En ese estudio se distinguen tres morfotipos diferentes, dos de los cuales se encontrarían en Basturs Poble. El análisis se muestra útil para discriminar taxones de hadrosauroideos a nivel de clado o tribu, sin poderse llegar al detalle de poder diagnosticar géneros o especies.

Los morfotipos presentes en Basturs Poble según Blanco *et al.* (2015a) presentarían las siguientes características:

Morfotipo 2: Representado en Basturs Poble únicamente por MCD-5007. Se trata de dentarios de tamaño grande (MCD-5007 tiene una longitud anteroposterior de 31 cm pero buena parte de la zona mesial desdentada se halla erosionada). Esta morfología es com-

partida por los dentarios de *Arenysaurus ardevoli* (MPZ 2008/258 (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2009; *Blasisiaurus canudo* (MPZ 99/665, Cruzado-Caballero *et al.*, 2010) y un dentario hallado en el yacimiento de Les Serretes, en las proximidades de la población de Vilamitjana (Tresp) (Fuentes & DallaVecchia, 2014).

El morfotipo 3 estaría representado en Basturs Poble por cinco especímenes: MCD-4945, MCD-4946, MCD-4963, MCD-5008 y MCD-5096a. Se trata de dentarios pequeños (longitud entre 11 y 20 centímetros) y que estos autores atribuyen a una especie con adultos de tamaño pequeño menos derivada que la representada por MCD-5007. Además del tamaño pequeño, esta especie se caracterizaría por poseer el proceso coronoide en posición vertical o ligeramente inclinado hacia atrás. No obstante, como se ha indicado anteriormente, la morfología de los dentarios de Basturs Poble muestran una variedad morfológica considerable en lo que respecta a la inclinación del proceso coronoide. Además, tal y como indican algunos autores (Prieto-Márquez & Gutarra, 2016), la inclinación del proceso coronoide varía durante el desarrollo ontogenético de los hadrosáuridos.

Fondevilla *et al.* (2018a), realizan un análisis amplio de los restos óseos de Basturs Poble y llegan a la conclusión de que en la acumulación está representada una sola especie de hadrosáurido lambeosaurino (probablemente *Pararhabdodon isonensis* o una especie muy estrechamente emparentada a éste), con una alta variabilidad intraespecífica. Las diferencias morfológicas identificadas por Blanco *et al.* (2015a) en los dentarios, encajarían perfectamente con diferencias individuales y ontogénicas. Así, los dentarios pequeños del morfotipo 3 de Basturs Poble podrían pertenecer a individuos juveniles de la misma especie que el dentario mayor MCD-5007, clasificado en el morfotipo 1 por Blanco *et al.* (2015a).

Dentición del dentario

En la larga historia evolutiva de los ornitópodos la morfología dental tiende a una miniaturización de los dientes y a una simplificación de las coronas dentales. De esta manera, la dentición de los ornitópodos basales se caracteriza por consistir en dientes con coronas bajas y labiolingualmente comprimidos, con formas subtriangulares o bulbosas, ornamentados con numerosas crestas apicobasales y dentículos marginales en los bordes de la corona, grandes y triangulares. Las posiciones alveolares alcanzan un número máximo de 17. Los ornitópodos más derivados (Hadrosáuridos), presentan importantes modificaciones respecto a ese modelo, con baterías dentales formadas por decenas de pequeños dientes. Las coronas dentales tienden a la miniaturización, presentan formas alargadas (lanceoladas), hay una reducción de las crestas ornamentales, llegando a presentar una sola cresta principal en la mitad de la corona que, en el caso de los lambeosaurinos, puede ir acompañada de una o dos crestas secundarias. También se observa una drástica reducción del tamaño

de los dentículos marginales o incluso su desaparición y un aumento de la anchura de la superficie oclusal, con un máximo de 3 dientes por familia dental situados labiolingualmente. La miniaturización lleva a un notable aumento en el número posiciones alveolares (Weishampel *et al.*, 1993; Horner *et al.*, 2004; Strickson *et al.*, 2016).

En la muestra de Basturs Poble (figura 23), únicamente en tres dentarios se ha conservado parte de la dentición *in situ*. Éstos son dentarios de tamaño relativamente pequeño (ver apartado tamaños de los huesos en Paleobiología) (MCD-4743, MCD-5096 y MCD-5012), lo que sugiere que corresponden a individuos juveniles. MCD-4726a es un pequeño fragmento de dentario con parte de la batería dental y que, a juzgar por el tamaño de los dientes, muy probablemente pertenecía a un dentario de tamaño grande en relación a los demás. También se han recuperado 13 dientes aislados pero, en general, su deficiente estado de conservación impide deducir si se trata de dientes desprendidos del dentario o del maxilar.

MCD-5012 es el dentario con la batería dental más completa, mientras que MCD-5096 conserva únicamente la mitad distal de la batería y MCD-4743 el tercio distal y parte de la zona mediomesial.

En vista lingual se observan 3 dientes por cada familia dental, carácter que se da en hadrosauroideos no hadrosáuridos, pero también en hadrosáuridos lambeosaurinos como *Arenysaurus ardevoli* y *Blasisaurus canudo* (Prieto-Márquez *et al.*, 2013, carácter 2).

En los dentarios con dientes *in situ* se observan 3 dientes funcionales por cada familia dental expuestos en el plano oclusal del dentario. MCD-4726a presenta únicamente 2 dientes funcionales en el plano oclusal, pero esto se debe a que se trata de un fragmento del extremo anterior de la batería. La condición típica de los hadrosáuridos es tener 3 dientes funcionales por familia dental a lo largo de la mayor parte de la batería. En los extremos rostral y caudal, los dientes funcionales se reducen a 2. (Prieto-Márquez *et al.*, 2013, carácter 3).

En diversos estudios se ha considerado de utilidad taxonómica el índice de la altura de la corona dental (de la base al ápice) en relación a su anchura. (ej. Casanovas *et al.*, 1999b; Weishampel *et al.*, 1993). En el dentario con la batería dental casi completa (MCD-5012), este índice varía desde la zona mesial (2,6 – 2,9), a la zona media de la batería (2,8 – 2,9) y la parte distal (2,5). En MCD-5096, el índice es de 2,7 – 2,9 en la mitad de la batería dental y de 2,5 – 2,9 en las coronas distales. Finalmente, en MCD-4743, el índice de los dientes medio-mesiales es de 2,6 – 2,7 y el de las coronas medio-distales es de 2,3 – 2,5. Estos son valores bajos compartidos por algunos hadrosauroideos no hadrosáuridos, *Hadrosaurus foulkii* y algunos hadrosáuridos saurolofinos (Prieto-Márquez, 2010a, carácter 4). No obstante, hay que tener en cuenta que se trata de dentarios de tamaño pequeño, probablemente de individuos juveniles, siendo este carácter variable durante la ontogenia, siendo el índice mayor

en individuos de mayor edad. Este hecho queda patente en el índice medido en los dientes del fragmento MCD-4726a, perteneciente a un dentario mayor, y que es de 3,0 – 3,1. En este caso, el índice es compartido con algunos hadrosauroides no hadrosáuridos y hadrosáuridos saurolofinos y lambeosaurinos (Prieto-Márquez *et al.*, 2013).

18.2 Esqueleto postcranial

Esqueleto axial

Del esqueleto axial se han recuperado un total de 171 piezas, de las cuales 120 son vértebras o fragmentos vertebrales, 38 pertenecen a costillas enteras, fragmentos de costillas y hemapófisis y 13 son fragmentos de tendones osificados.

Entre las vértebras 20 se han identificado como pertenecientes al segmento cervical, 5 al dorsal, 10 al sacro y 59 a la zona caudal. 19 restos corresponden a espinas neurales aisladas y hay 7 fragmentos vertebrales de difícil identificación.

Las costillas recuperadas pertenecen principalmente a la zona dorsal, con pocos restos de costillas cervicales y sacras. Las hemapófisis o *chevrons* están representadas por 9 registros, aunque no se descarta que algunos fragmentos identificados como pertenecientes a fragmentos de costillas dorsales o espinas neurales puedan pertenecer en realidad a fragmentos de hemapófisis.

Los fragmentos de tendones osificados también suponen un elemento relativamente común en el yacimiento con 15 registros.

Vértebras cervicales

En las diferentes especies de hadrosáuridos, el número de vértebras cervicales varía entre 12 y 15 (Horner *et al.*, 2004). Las vértebras cervicales recuperadas en Basturs Poble (figura 24 A, B y C) son escasas y se hallan en un estado de conservación, en general, deficiente no estando ninguna de ellas completa. En ningún caso se han hallado 2 o más vértebras articuladas. De las dos primeras vértebras de la serie cervical (atlas y axis) no se han hallado restos. Existen dos ejemplares bastante completos que presentan el centro vertebral y el arco neural fusionados (MCD-4947 y MCD-4951); el resto son ejemplares que presentan un grado más alto de fragmentación: fragmentos de centro vertebral con parte del arco neural (MCD-4761, MCD-4807a, MCD-4820, MCD-4847, MCD-4932 y MCD-4922), arcos neurales más o menos fragmentarios (MCD-4816a, MCD-4858, MCD-4862a, MCD-4884 y MCD-4905) y apófisis vertebrales aisladas, principalmente procesos postzigapofisales (MCD- 4828 (dos ejemplares), MCD-4926, MCD-4950, MCD-5003, MCD-5118,

MCD-5279 y MCD-7014). La siguiente descripción se basa en las vértebras MCD-4947 y MCD-4951, así como en los arcos neurales MCD-4816a y MCD-4862a.

Como es característico en los hadrosauroideos y en numerosos iguanodóntidos basales, el centro de las vértebras cervicales es marcadamente opistocélico (McDonald *et al.*, 2012), con una superficie articular craneal subesférica prominente y una superficie caudal marcadamente cóncava. Esta característica es evidente MCD-4947 y MCD-4951, a pesar de que ambas presentan una destacada deformación. La superficie ventral del centro vertebral muestra una quilla longitudinal y a ambos lados de esta estructura se observan un par de pequeños forámenes nutritivos. Entre las superficies articulares, las superficies laterales del centro muestran una ligera depresión. Las parapófisis no son prominentes y están situadas a media altura de las superficies laterales del centro, cerca del borde craneal. El arco neural encierra un canal neural grande. Los procesos transversales laterales son largos, robustos y están fuertemente curvados hacia atrás. Su lado mediodorsal muestra unas facetas prezigapofisales grandes y elípticas, cuyas superficies planas se orientan hacia arriba, hacia adentro y ligeramente hacia delante. El extremo de cada proceso transversal posee una pequeña diapófisis, aunque en las vértebras de Basturs Poble es difícil de observar debido al mal estado de conservación y la deformación. Las postzigapófisis son largas y curvadas; divergen hacia atrás y hacia fuera. Distalmente, sus superficies ventrales muestran una faceta grande y elíptica cuyas superficies planas se orientan hacia abajo, hacia fuera y hacia atrás. Son procesos frágiles que suelen romperse y hallarse aislados en el yacimiento.

Vértebras dorsales

Aunque el número de vértebras dorsales entre los hadrosáuridos varía entre 16 y 20 (Horner *et al.*, 2004), en Basturs Poble se han recuperado un número sorprendentemente bajo de ejemplares de este segmento de la serie axial. En concreto, los restos de vértebras dorsales se limitan a 5 vértebras incompletas (BP-297, MCD-4891, MCD-4934, MCD-4939 y MCD-5355) y fragmentos de espinas neurales que se han podido identificar como dorsales (MCD-4917, MCD-4936, MCD-4999 y MCD-5000)

La vértebra MCD-5355 (figura 24 D) es la más completa de la colección. Presenta una evidente deformación lateral. Es una vértebra dorsal anterior con la superficie articular caudal del centro ligeramente cóncava y la craneal, plana. Ambas superficies articulares tienen forma de corazón con las siguientes proporciones altura > anchura = longitud, aunque hay que tener en cuenta que se halla comprimida lateralmente, por lo que originalmente, la anchura sería ligeramente mayor que la longitud. La superficie lateral derecha, así como la parte ventral se hallan muy erosionadas, pero se puede observar una cresta en la zona ventral, que se dispone longitudinalmente. En la mitad inferior de la superficie lateral izquierda

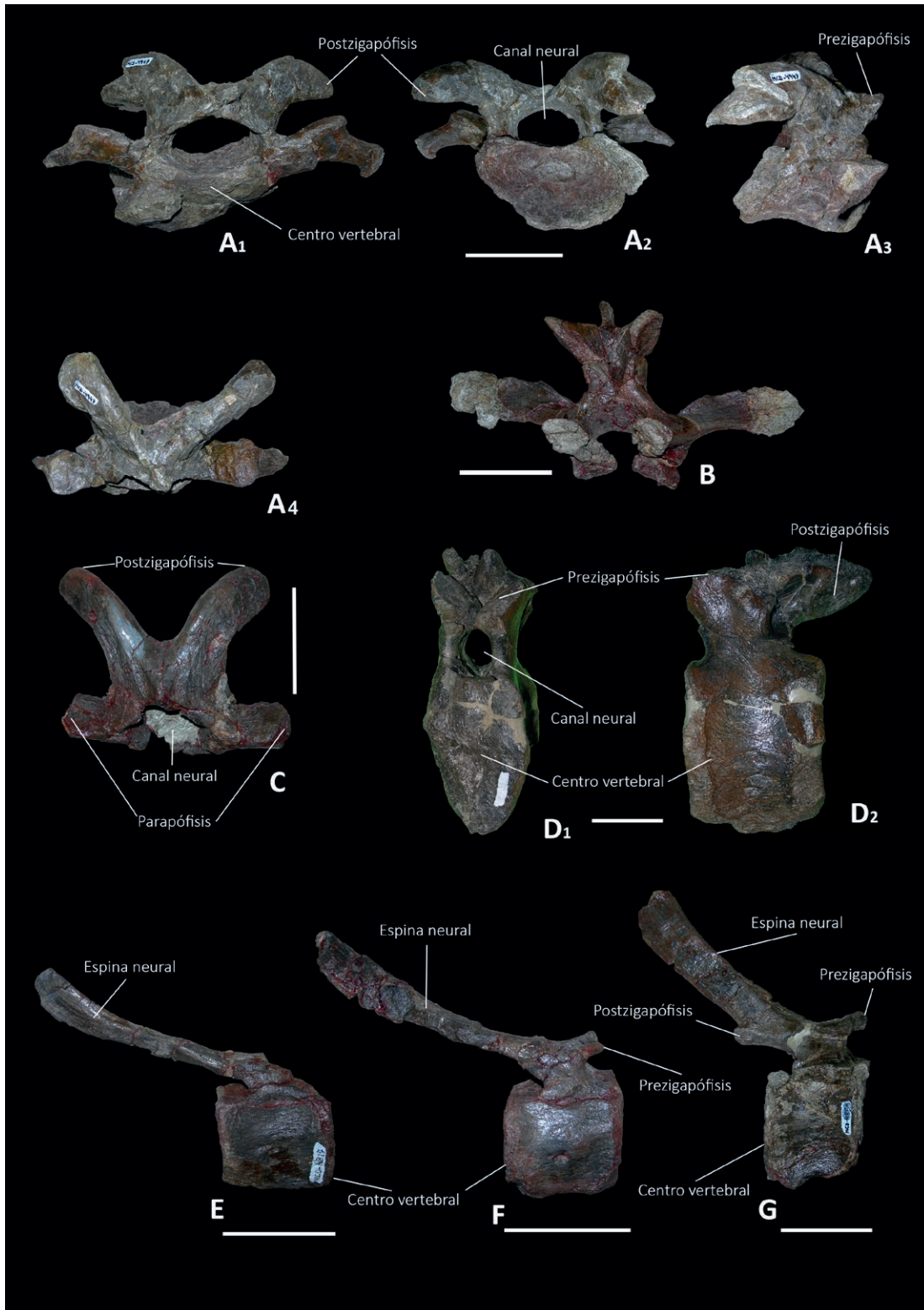


Figura 24. Vértebras cervicales, dorsales y caudales de Basturs Poble. **A:** Vértebra cervical MCD-4947 en vista anterior (A1), posterior (A2), lateral (A3) y dorsal (A4). **B:** Arco neural de vértebra cervical MCD-4862 en vista postero-ventral. **C:** Arco neural de vértebra cervical MCD-4816 en vista dorsal. **D:** Vértebra dorsal MCD-5355 en vista anterior (D1) y lateral (D2). **E:** Vértebra caudal MCD-4827 en vista lateral. **F:** Vértebra caudal MCD-4862 en vista lateral. **G:** Vértebra caudal MCD-4854 en vista lateral. Escala: 50 mm.

se observan 4 forámenes nutritivos. El arco neural es robusto, aunque no se conserva la espina neural. Las prezigapófisis son amplias y con superficies articulares redondeadas e inclinadas hacia el canal neural. Las postzigapófisis son grandes y con superficies de articulación alargadas craneocaudalmente e inclinadas hacia el centro vertebral. El canal neural es redondeado, algo más alto que ancho, debido a la deformación lateral de la vértebra.

Sacro

En Basturs Poble no se ha recuperado ningún sacro con la serie vertebral completa. En tres casos (MCD-4739, MCD-4745 y MCD-5113) se ha hallado sacros parciales con varias vértebras fusionadas (figura 25 A). Son más comunes los centros vertebrales aislados (figura 25 B), generalmente pertenecientes a individuos juveniles (MCD-4851b, MCD-4859, MCD-4897, MCD-4935, MCD-4966, MCD-4976, MCD-4995 y MCD-5114). También se ha recuperado un arco neural aislado (MCD-4840) y dos costillas sacras (MCD-4880b y MCD-4880e).

Los centros vertebrales sacros hallados en Basturs Poble son anchos y relativamente bajos, con un canal neural muy grande en relación con el tamaño del centro vertebral. En vista ventral presentan forma de reloj de arena, mostrando, en sus superficies laterales numerosos forámenes nutritivos alargados que presentan un tamaño mayor que los forámenes de los centros vertebrales de los otros segmentos axiales. Dada la naturaleza fragmentaria de los restos hallados, resulta imposible deducir el número de vértebras que conforman la serie sacra.

MCD-5113 (figura 25 A) es el sacro más completo hallado en Basturs Poble. Está constituido por la fusión de cuatro centros vertebrales con la presencia de robustas costillas sacras en diferentes estados de conservación que se proyectan. Debido al estado de conservación deficiente, en algunos centros, las costillas sacras sólo conservan su parte más proximal o, sencillamente, están ausentes. En MCD-5113, la fusión entre las costillas sacras y los centros vertebrales no es completa, sugiriendo que podría pertenecer a un subadulto. La superficie ventral muestra un importante grado de erosión, lo que dificulta la identificación de los forámenes nutritivos.

MCD-4745 sólo conserva tres centros fusionados y presenta un grado de erosión mayor que MCD-5113. También conserva parcialmente algunas costillas sacras y, como es típico en las vértebras sacras, el canal neural es muy ancho respecto a la anchura del centro vertebral.

MCD-4840 es un arco neural sacro que conserva tan sólo la parte más basal de la espina neural. El canal neural es grande (unos 4 cm de diámetro) y lateralmente se expanden dos

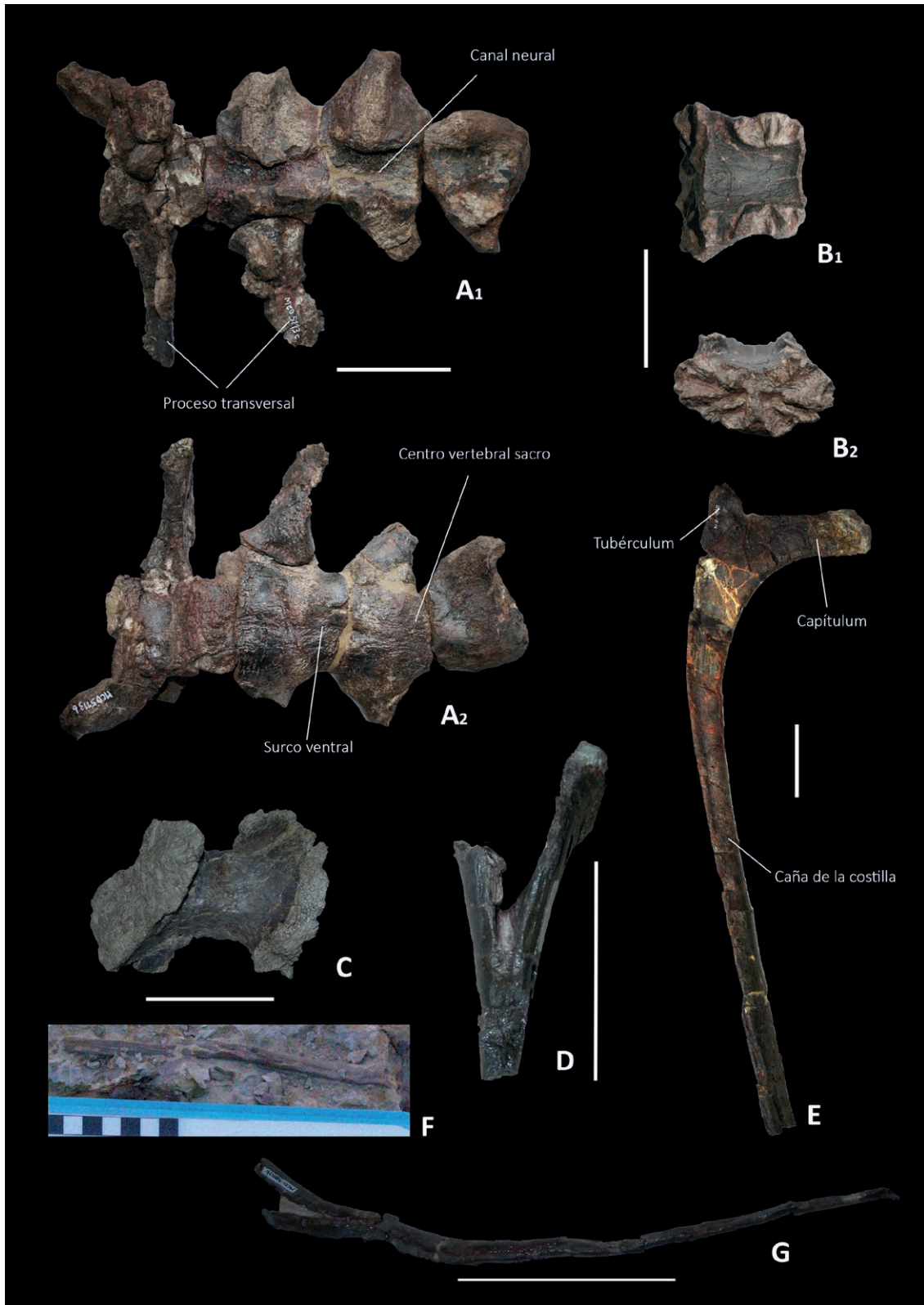


Figura 25. Vértebras sacras, costillas, hemapófisis y tendones osificados de Baturus Poble. **A:** Fragmento de sacro MCD-5113 en vista dorsal (A1) y ventral (A2). **B:** Centro vertebral sacro MCD-4966 en vista dorsal (B1) y anterior (B2). **C:** Costilla sacra MCD-4880. **D:** Extremo proximal de hemapófisis MCD-5020. **E:** Costilla dorsal MCD-4848. **F:** Tendón osificado en el yacimiento. **G:** Hemapófisis MCD-4850. Escala: 50 mm en A, B, C, D y E. 100 mm en G. Escala gráfica en cms en F.

robustos procesos transversales de manera casi horizontal siendo su unión al resto del arco neural a través de una amplia lámina ósea. La función de los procesos transversales es la sujeción de la placa ílica. La anchura del arco neural a través de los procesos transversales es de 20,5 cm, mientras que su altura hasta la base de la espina neural es de 18 cm.

Los centros sacros aislados tienen una longitud y una anchura parecidas, pero se encuentran comprimidos en sentido dorsoventral. La mayoría presentan características de individuos subadultos, como es la presencia de superficies rugosas que marcan una osificación incompleta en las zonas de contacto con el arco neural o con las vertebrae contiguas.

Vértebras caudales

Con 55 registros contabilizados, las vértebras caudales de Basturs Poble representan uno de los elementos más abundantes (figura 24, E, F y G), pero teniendo en cuenta que en los hadrosáuridos el número de vértebras caudales varía entre 50 y 70, según las diferentes especies (Horner *et al.*, 2004), es evidente que la representación es baja, de la misma manera que pasa con las vértebras de los otros segmentos axiales. La gran mayoría de las vértebras caudales recuperadas en Basturs Poble ocuparían una posición media o distal dentro de la serie caudal. La mayoría se presentan como centros vertebrales aislados (MCD-4712, MCD-4713, MCD-4748, MCD-4753, MCD-4764, MCD-4768, MCD-4780, MCD-4830, MCD-4831, MCD-4832, MCD-4849, MCD-4853, MCD-4874, MCD-4875, MCD-4883b, MCD-4888, MCD-4903, MCD-4961, MCD-4974, MCD-4975, MCD-4979, MCD-4980, MCD-4997, MCD-5117, MCD-5122, MCD-5373, MCD-6933, MCD-6934, MCD-6935, MCD-6936, MCD-6937 y MCD 6938), fragmentos de arco neural o espina neural aislados (MCD-4870, MCD-4928, MCD-4952 y MCD-4994) o como centros vertebrales con una pequeña porción del arco neural (MCD-4774, MCD-4782, MCD-4805, MCD-4838, MCD-4911, MCD-4915, MCD-5112 y MCD-5116a). Las vértebras algo más enteras son MCD-4821, MCD-4824, MCD-4827, MCD-4854, MCD-4863, MCD-4883a, MCD-4890 y MCD-4921.

Las vertebrae caudales varían su morfología desde las más proximales a las más distales, variaciones que se observan tanto en el centro vertebral como en el arco y la espina neurales. Naturalmente, el tamaño de las vértebras disminuye hacia el extremo distal de la serie caudal. En las vértebras caudales más proximales la altura (distancia dorsoventral), es mayor que el grosor anteroposterior. Hacia la parte media de la serie esta relación se iguala, adquiriendo los centros vertebrales de esta zona proporciones casi cúbicas. Finalmente, los centros más distales son más largos que altos. El contorno de los centros vertebrales en vista anterior y posterior es toscamente hexagonal, morfología especialmente evidente en los centros de la parte media de la serie, no obstante, en Basturs Poble esta morfología de los centros vertebrales suele quedar distorsionada a causa de la deformación presente en

casi la totalidad de los restos. Las espinas neurales proximales son altas y adquieren una posición cercana a la vertical y progresivamente, avanzando en la serie en dirección distal, disminuyen la altura y la anchura y se van inclinando ostensiblemente hacia atrás, siendo las espinas neurales más distales una pequeña barra ósea dirigida hacia atrás (ver MCD-4827, figura 24 E). Los procesos transversales de las vértebras caudales más proximales son prominentes, pero su tamaño disminuye progresivamente a lo largo de la serie. Estos procesos se sitúan en la parte media o dorsal de las superficies laterales del cuerpo vertebral, a diferencia de las vértebras dorsales en las que dichos procesos se sitúan en el arco neural.

Muchas de las vértebras caudales recuperadas en Basturs Poble muestran una osificación incompleta entre el centro vertebral y el centro neural, hecho que sugiere que la mayoría de los restos recuperados pertenecen a individuos subadultos.

Costillas

Las costillas recuperadas en Basturs Poble, pertenecen casi todas a la serie dorsal: MCD-4808, MCD-4809, MCD-4811, MCD-4817, MCD-4839, MCD-4843, MCD-4848, MCD-4865, MCD-4867 y MCD-4868. También existen numerosos restos de costillas que, debido a su estado fragmentario, no se han podido clasificar: MCD-4806, MCD-4810, MCD-4813, MCD-4930, MCD-4943, MCD-4965.

Las costillas dorsales (figura 25 E), son largas con la caña curvada lateromedialmente, sobretudo en su parte proximal. El *capitulum* es mayor y más robusto que el *tuberculum* y ambos procesos están conectados por un cuello cóncavo.

También se ha recuperado dos costillas sacras aisladas (MCD-4880b y 4880e). Son cortas (figura 25 C) y presentan una marcada morfología de reloj de arena, siendo la parte central estrecha y los extremos marcadamente expandidos, presentando una superficie amplia para la unión con el ilion y las vértebras sacras respectivamente.

Hemapófisis

La colección de Basturs Poble incluye ocho hemapófisis (o *chevrons*) fragmentarias MCD-4806, MCD-4850a, MCD-4855, 4880a, MCD-4996, MCD-5002, MCD-5004 y MCD-5020 (figura 25 D y G). Las hemapófisis son similares a las costillas, siendo huesos alargados y comprimidos lateralmente. El extremo proximal se bifurca en dos ramas, por lo que en vista anterior y posterior presenta forma de Y. Las hemapófisis recuperadas en Basturs Poble presentan un estado muy fragmentario que dificulta su descripción. MCD-4850a (figura 25 G) es la hemapófisis mejor conservada; se trata de un elemento muy estrecho y largo (presenta una longitud de 23,5 cm), lo que indica que pertenece a la parte más proximal de la serie

caudal, en una cola excepcionalmente alta. En Basturs Poble no se han hallado vértebras caudales que incluyan en conexión anatómica el centro vertebral, el arco neural completo y la hemapófisis y no es posible comparar la diferencia de longitud y de robustez existente entre la espina neural y la hemapófisis de una vértebra caudal concreta. En los hadrosáuridos, la hemapófisis puede ser más larga y esbelta que la espina neural o bien ambos procesos pueden presentar las mismas proporciones (Horner *et al.*, 2004). Prieto-Márquez (2010a) considera que vértebras caudales proximales con hemapófisis más largas que sus correspondientes espinas neurales, constituye una sinapomorfía ambigua para Saurolophinae. Las pocas espinas neurales de vértebras caudales proximales relativamente enteras recuperadas en Basturs Poble son también largas y delgadas, pero proporcionalmente no tanto como la hemapófisis MCD-4850a.

Los lambeosaurinos poseen espinas neurales caudales más largas respecto a hadrosáuridos más basales (Horner *et al.*, 2004). Weishampel *et al.* (1993) consideran las espinas neurales caudales muy altas como una apomorfía para Lambeosaurinae, aunque también puede ser característico en algunas especies de saurolofinos como *Barsboldia sicinskii* (Prieto-Márquez, 2011). Hadrosauroideos más plesiomórficos muestran espinas neurales y hemapófisis comparativamente mucho más cortos y anchos que los presentes en Basturs Poble (como es evidente en los hadrosauroideos no hadrosáuridos del Campaniense y el Maastrichtiense inferior de Europa *Telmatosaurus transsylvanicus* y *Tethyshadros insularis* (Weishampel *et al.*, 1993; Dalla Vecchia, 2009).

Tendones osificados

Los tendones osificados están presentes a lo largo de la columna vertebral de la mayor parte de dinosaurios ornitiscuiformes. En los iguanodontoideos forman un entramado romboidal que se dispone por toda la columna vertebral, excepto en la zona cervical (Sereno, 1999). La función principal de estas estructuras es conferir rigidez a la columna vertebral, en el caso de los hadrosáuridos, sobretodo en la zona sacra y caudal. La rigidez de esta zona del esqueleto axial era necesaria para soportar fuertes tensiones relacionadas con los movimientos de locomoción, dado que algunos de los principales músculos femorales implicados en el movimiento de la extremidad posterior, estaban adheridos a la zona caudal (Organ, 2006). En Basturs Poble, los fragmentos de tendones osificados son relativamente comunes como elementos aislados en el estrato de areniscas finas (figura 25 F). Hasta ahora se dispone de 15 fragmentos: BP-720, BP-721, BP-901, MCD-4682b, MCD-4812, MCD-4814, MCD-4869b, MCD-4876, MCD-4880c, MCD-4880d, MCD-4969, MCD-4977a, MCD-4995b, MCD-5013b y MCD-5096c.

Los tendones osificados siempre se hallan en estado fragmentario. Son de sección elípti-

ca, acabando hacia ambos extremos en una punta redondeada. Tienen una longitud máxima de cerca de 10 cm y presentan estrías longitudinales en toda su superficie. Los extremos redondeados están ligeramente expandidos.

Cintura escapular y extremidad anterior

Escápula

En Basturs Poble se han recuperado un total de seis escápulas (figura 26 A), siendo dos izquierdas (MCD-4717 y MCD-4826) y cuatro derechas (MCD-4781, MCD-4738, MCD-4919 y MCD-5371). En todos los casos se conserva la parte proximal del hueso, pero en la mitad de los ejemplares se ha perdido casi totalmente la hoja escapular. Las otras tres (MCD-4738, MCD-4826 y MCD-5371) conservan una parte significativa de la hoja escapular, aunque en ningún caso ésta se encuentra entera. MCD-4738, presenta gran cantidad de fracturas debido a la acción de la vegetación actual sobre el hueso.

Párraga & Prieto-Márquez (2019) consideran la escápula MCD-5371 como el holotipo del nuevo género de ornitópodo rhabdodóntido *Pareisactus evrostos* (Párraga & Prieto-Márquez (2019), Prieto-Márquez *et al.* (2020)). No obstante, en este trabajo se pone en duda que MCD-5371 sea la escápula de un rhabdodóntido y se considera que probablemente se trata de una escápula de hadrosáurido deformada por diferentes agentes tafonómicos (Ver apartado IV: estudio tafonómico).

La escápula de los hadrosáuridos es un hueso comprimido lateromedialmente, con un extremo proximal relativamente robusto y una hoja alargada y expandida, delgada y que no se encuentra completa en ningún caso en la colección de Basturs Poble. Ambos sectores del hueso se hallan separados por una marcada constricción o “cuello”. El perfil del margen dorsal forma una clara convexidad en MCD-4826; en cambio en MCD-4738 y MCD-4781 el margen es recto. En MCD-4738 se observa una ligera convexidad, estado intermedio entre MCD-4826 y MCD-4781. Según Prieto-Márquez (2010a), el grado de curvatura del margen dorsal de la escápula puede ser característico de diferentes clados, pero la gradualidad de este carácter observado en las escápulas de Basturs Poble es indicativo de una probable variabilidad intraespecífica en este carácter. En la zona proximal robusta, lateralmente se extiende un prominente proceso acromion desde cerca de la superficie de articulación con el coracoides que, en dirección distal, disminuye su tamaño de forma gradual hasta desaparecer cerca de la zona del “cuello”. MCD-4826 y MCD-4781 presentan un proceso pseudoacromion dirigido rostradorsalmente, característica común en los lambeosaurinos (Prieto-Márquez, 2010a). El área de articulación con el coracoides es extensa formando más de dos tercios de la superficie craneal del hueso. Ventralmente a la zona de articulación con el coracoides existe una depresión en forma de media luna que representa la parte dorsal del

glenoide. A partir de las series de crecimiento ontogenético conservadas en varias especies no se ha observado evidencia de que el proceso acromion aumente su longitud relativa durante el crecimiento (Brett-Surman, 1977).

El índice de la altura de la constricción proximal o “cuello” en relación a la altura del extremo craneal del hueso (carácter 214 de Prieto-Márquez 2010a) es en todos los casos menor o igual a 0,60 (0,51 en MCD-4781, 0,56 en MCD-4738 y 0,55 en MCD-4826), por lo tanto poseen “cuellos” estrechos como en muchos hadrosauroideos, incluyendo lambeosaurinos como *Arenysaurus ardevoli* (Prieto-Márquez *et al.* (2013), o *Pararhabdodon isonensis* (Prieto-Márquez *et al.* (2006)). No obstante, en este último taxón la medida de este índice debe ser considerado con cautela, debido a la erosión que presenta la escápula IPS-693-3 en su parte proximal.

La cresta deltoide es gruesa y larga, con un margen ventral bien demarcado (carácter 218 de Prieto-Márquez, 2010a). Se observa más marcada en la escápula mayor (MCD-4717), pero aún así está notablemente menos marcada que en escápulas de hadrosáuridos adultos. Según Brett-Surman & Wagner (2006), la cresta deltoide se halla más claramente más marcada en los individuos adultos, por lo que posiblemente, el poco desarrollo de esta cresta en los especímenes de Basturs Poble indicaría que todos serían pertenecientes a individuos juveniles. Hay que tener en cuenta que la escápula IPS-693-3 referida a *Pararhabdodon isonensis* (Prieto-Márquez *et al.*, 2006), presenta una cresta deltoide muy poco definida, siendo esta escápula mucho mayor que cualquiera de las escápulas de Basturs Poble.

Coracoides

Únicamente se ha recuperado un coracoides izquierdo (MCD-4873) que se halla en buen estado de conservación.

MCD-4873 (figura 26 B) es de tamaño pequeño comparado con el de otros ornitisquios. Al no aparecer directamente en asociación anatómica a ninguna de las escápulas recuperadas en Basturs Poble, se desconoce si se trata de un elemento grande o pequeño en relación al tamaño de la escápula. La longitud lateral de la faceta para la articulación de la escápula es ligeramente mayor que la longitud del margen lateral del glenoide. El ángulo entre ambos márgenes laterales es de 130°. El hueso está transversalmente expandido para la recepción de la escápula y el húmero y cranealmente se hace fino y adquiere forma de hoja. El proceso coracoide es alargado y se extiende por debajo del glenoide para articularse con la muesca dorsocaudal del esternón. Este proceso está recurvado y se dirige caudoventralmente. Un gran foramen perfora al coracoides frente al glenoide.

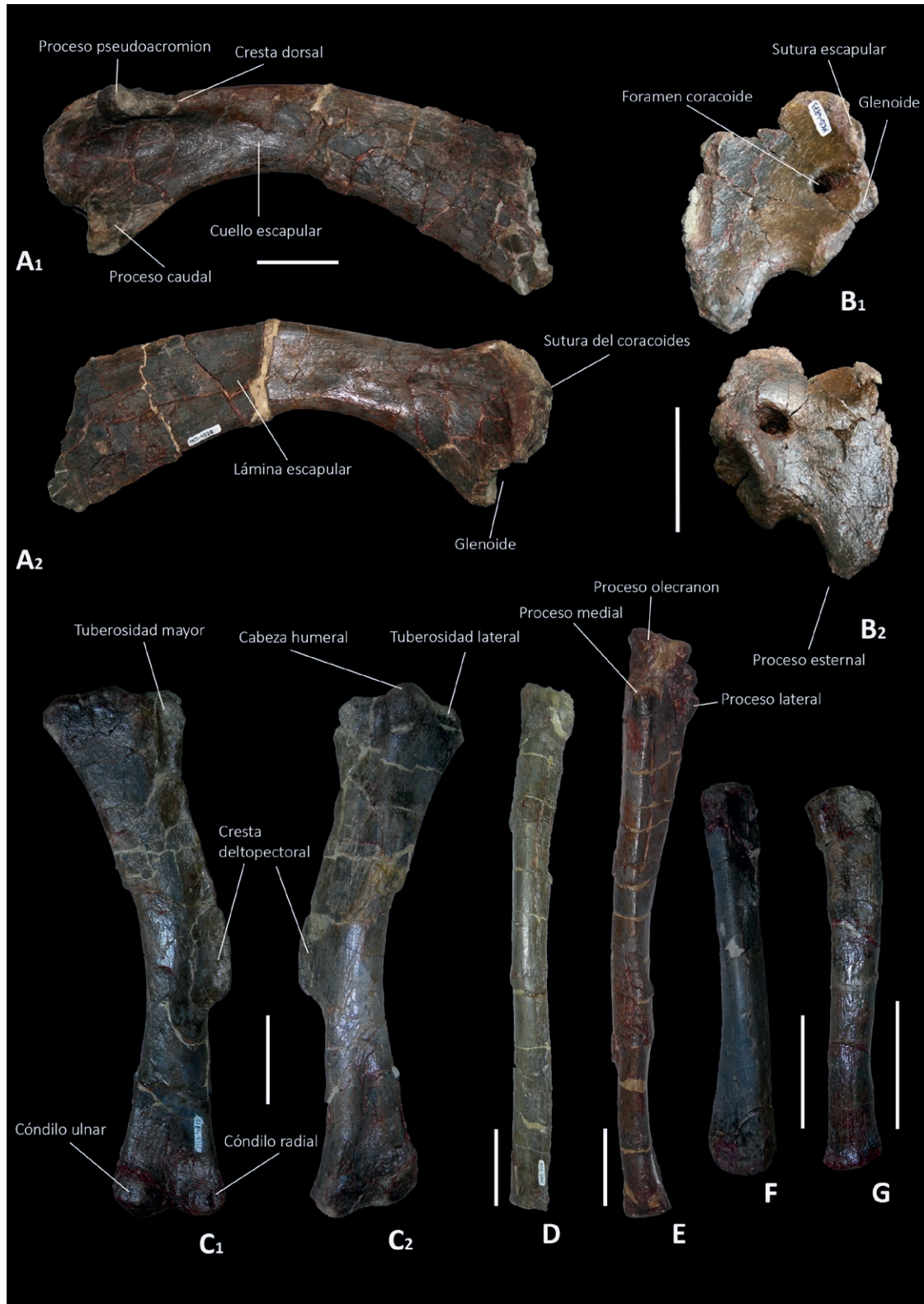


Figura 26. Cintura escapular y extremidad anterior. **A:** Escápula izquierda MCD-4826 en vista lateral (A1) y medial (A2). **B:** Coracoides izquierdo MCD-4873 en vista lateral (B1) y medial (B2). **C:** Húmero izquierdo MCD-4818 en vista anteromedial (C1) y posterolateral (C2). **D:** Radio derecho MCD-4752 en vista lateral. **E:** Ulna derecha MCD-4724 en vista dorsal. **F:** Metacarpiano IV MCD-4907. **G:** Metacarpiano III MCD-4852. Escala: 50 mm.

Húmero

En Basturs Poble se han recuperado once húmeros, de los cuales ocho son izquierdos (MCD-4706, MCD-4746, MCD-4818, MCD-4825, MCD-5009, MCD-5021, MCD-5110 y MCD-5376a) y dos derechos (MCD-4845, MCD-4846). BP-882 no ha sido preparado y no se ha podido determinar su polaridad. En general presentan un estado de conservación bueno, aunque en algunos casos se hallan erosionados en los extremos y a lo largo del margen externo de la cresta deltopectoral, habiéndose perdido parte de ésta. MCD-5110 es el que presenta una peor conservación, con pérdida casi total de los extremos y buena parte de la cresta deltopectoral.

El húmero es un hueso relativamente largo y delgado (figura 26 C), que se caracteriza por tener una cresta deltopectoral larga y prominente que se extiende aproximadamente, desde el extremo proximal del hueso hasta, como mínimo, la mitad de la diáfisis. Esta cresta muestra un mayor desarrollo en los especímenes mayores, sugiriendo una variación hacia la robustez durante la ontogenia, tal como ya había sido observado por Brett-Surman (1989). La cabeza articular proximal es globular formando un contrafuerte redondeado en el lado caudal del hueso. La tuberosidad interna está poco desarrollada, mientras que la tuberosidad externa es mayor. En el lado caudal del húmero, una cresta poco marcada desciende desde la cabeza articular proximal. En el lado craneal del hueso, el surco bicipital se muestra relativamente poco inciso. Lateralmente a la cabeza humeral una gran área deprimida corresponde a la zona de inserción del *M. Triceps humeralis posticus* (Horner *et al.*, 2004). Medialmente a la cabeza del hueso, una depresión menos marcada indica la inserción del *M. Scapulo-humeralis*. La parte distal del húmero es esbelta y ligeramente retorcida hacia fuera. El cóndilo ulnar está ligeramente más desarrollado que el cóndilo radial y el surco intercondilar es más ancho en el lado craneal que en el lado caudal del hueso.

Todos los húmeros de Basturs Poble muestran la forma típica de los húmeros de los hadrosáuridos, con una cresta deltopectoral bien desarrollada, larga (en todos los casos la longitud de la cresta supera la mitad de la longitud total del hueso) y característicamente angulosa. Esta morfología de cresta deltopectoral prominente, la diferencia de húmeros de hadrosauroideos no hadrosáuridos con crestas mucho menos desarrolladas, por ejemplo en *Telmatosaurus transsylvanicus* o *Tethyshadros insularis* (Weishampel *et al.*, 1993; Dalla Vecchia, 2009). La cresta deltopectoral se proyecta en dirección antero-lateral, aunque en algunos especímenes (MCD-4746, MCD-5021 y MCD-4846), se observe una proyección en dirección anterior, producto de la rotura y deformación del hueso por procesos tafonómicos.

La robustez del húmero se mide como el índice entre la longitud total del hueso y la anchura de la superficie lateral de su extremo proximal. Los lambeosaurinos tienen húmeros

relativamente cortos y robustos, mientras que los húmeros de los saurolofinos son más gráciles. Este índice de robustez puede ser menor de 4,25 (húmero relativamente corto y robusto), estar entre 4,25 y 4,90 o ser un húmero largo y estrecho, con un índice mayor de 4,90 (Prieto-Márquez, 2010a). Los húmeros de Basturs Poble presentan una forma robusta y una grácil. La primera está representada por MCD-4818, MCD-4846, MCD-5009 y MCD-5021, con un índice de robustez claramente por debajo de 4,25 (varía entre 3,90 y 3,97). La forma grácil está claramente representada por MCD-4852 (índice de 5,00). MCD-4845 sería una forma intermedia entre ambas.

La morfología de la cresta deltopectoral se ha mostrado útil a efectos sistemáticos teniendo el húmero saurolofino una cresta deltopectoral corta que sobresale relativamente poco de la diáfisis, mientras el húmero de los lambeosaurinos muestra una cresta deltopectoral prominente (Egi & Weishampel, 2002). En el caso de los húmeros de Basturs Poble, la cresta está bien expandida pero se observa una evidente variación en el perfil: MCD-4825 muestra un perfil marcadamente angular, mientras que el de MCD-5021 es redondeado. MCD-4818 tiene un perfil intermedio entre los anteriores y la cresta deltopectoral de MCD-5009 es redondeada como en MCD-5021 pero más prominente. El índice anchura/longitud total de la cresta deltopectoral es también muy variable (entre 0,15 y 0,23).

Radio

Es un elemento escaso en Basturs Poble. Se ha recuperado un radio derecho (MCD-4752) y un fragmento de diáfisis (MCD-4773).

Es un hueso recto (figura 26 D) como en la mayoría de las especies de hadrosáuridos, excepto *Amurosaurus riabinini*, que presenta un radio con una forma ligeramente sigmoide (Godefroit *et al.*, 2004). El extremo proximal del radio está notablemente expandido, teniendo el aspecto del extremo de una columna dórica, de acuerdo con la descripción de Brett-Surman (1989); su lado craneal es ligeramente convexo, mientras que su lado caudal es plano en la zona de articulación con la ulna. El extremo distal del radio es redondeado y triangular en sección; también está muy expandido, principalmente mediolateralmente. Su lado caudolateral plano se articula con la parte distal de la ulna.

Ulna

En Basturs Poble se ha hallado una ulna derecha (MCD-4724) y diversos fragmentos, sobretodo de la diáfisis (MCD-4770, MCD-4927, MCD-4929, MCD-4953 y MCD-7103).

En MCD-4724 (figura 26 E), el proceso olecranon se halla parcialmente erosionado, pero se puede observar que no es prominente, como es común en individuos adultos (Brett-Sur-

man, 1989). El proceso proximal medial es particularmente alto y robusto, mientras que el proceso lateral es más bajo y delgado. Entre ambos procesos, la faceta articular para la parte proximal del radio es particularmente agrandada y de forma triangular; estriaciones longitudinales indican la presencia de ligamentos de unión con el radio. Bajo esta área, el cuerpo de la ulna es particularmente alto craneocaudalmente. La ulna se estrecha progresivamente en dirección distal. Su extremo distal es redondeado, comprimido lateralmente y triangular en sección. La gran superficie articular triangular para la parte distal del radio se orienta craneomedialmente; también muestra fuertes estriaciones longitudinales. MCD-4724 presenta una pronunciada curvatura próximodistal que le confiere forma de arco. En casi la totalidad de los hadrosáuridos, la ulna es recta (Horner *et al.*, 2004), excepto la de *Saurolophus angustirostris*, que posee una ulna robusta y ligeramente doblada (Maryanska & Osmólska, 1984). No obstante, la morfología curva de MCD-4724 es debida a una evidente deformación tafonómica. Además está afectada por numerosas fracturas transversales sub-paralelas y, en su tercio distal, por una fractura oblicua a través de la cual se ha producido un ligero desplazamiento.

Metacarpianos y falanges manuales

La mano de los hadrosáuridos se compone de dos carpales sub-redondeados, el metacarpo y cuatro dedos (Horner *et al.* (2004)). En Basturs Poble únicamente se han recuperado seis metacarpianos (MCD-4725, MCD-4762, MCD-4776, MCD-4907, MCD-4852 y MCD-7009) y tres falanges manuales (MCD-4924, MCD-5116b y MCD-6939). Los metacarpianos (figura 26 F y G) son elementos alargados y rectos (aunque pueden presentar una ligera curvatura lateral, sobretodo Mc-IV), con una expansión en ambos extremos. Generalmente la sección de su parte central es triangular. Son de tamaño pequeño, excepto MCD-4725 con una longitud de 21,2 cm (la longitud de los demás varía entre 58 cm y 182 cm). Las falanges también presentan un tamaño reducido: MCD-4924 y MCD-6939 presentan una forma piramidal probablemente son falanges 2ª o 3ª y su longitud máxima es de 1,8 cm y 1,6 cm respectivamente. MCD-5116b. Presenta una morfología más alargada (2,6 cm de longitud) y está muy comprimida lateralmente debido a una severa deformación. La parte proximal está marcadamente más expandida que la distal.

Cintura pélvica y extremidad posterior

La cintura pélvica está compuesta por tres elementos pares (ilion, isquión y pubis), que han sido huesos fundamentales para la clasificación del clado Dinosauria ya desde el siglo XIX (Seeley, 1887). En los hadrosauroideos, los elementos pélvicos muestran una serie de caracteres que se han mostrado muy útiles para la clasificación taxonómica del clado (Pri-

to-Márquez, 2010a). Desgraciadamente, en Basturs Poble, no han aparecido restos del pubis ni tampoco del ilion, siendo el isquiión el único hueso pélvico representado.

Isquiión

Se han recuperado dos isquiones: uno izquierdo (MCD-4881) y otro derecho (MCD-4785). Este último se halla muy erosionado y sólo conserva la parte proximal de la caña isquiática y parte de la región ventral del pedúnculo iliaco. Su reducido tamaño sugiere que podría pertenecer a un individuo juvenil. MCD-4881 (figura 27 A) se encuentra más completo, aunque también ha sufrido una erosión relativamente importante. La descripción se basa en este último espécimen.

La caña del isquiión es larga, aunque MCD-4881 no conserva el extremo distal de ésta y no se puede documentar su longitud total. Como en todos los hadrosaurios el isquion de Basturs Poble es de construcción ligera con una caña estrecha con una superficie lateral convexa y una superficie medial ligeramente cóncava. El pedúnculo o proceso iliaco es más largo que el proceso púbico, aunque éste se encuentra notablemente más erosionado lo que dificulta establecer una proporción entre ambos procesos. A pesar del estado de conservación deficiente, es posible observar que el extremo superior del proceso iliaco está notablemente recurvado caudodorsalmente, siendo este un carácter propio del clado Lambeosaurinae (Prieto-Márquez, 2010; Prieto-Márquez *et al.*, 2013). El proceso obturador se encuentra a escasa distancia del proceso púbico en dirección distal, pero está fuertemente erosionado en MCD-4881, conservándose únicamente su parte basal. No obstante, se puede observar que es relativamente pequeño no como, por ejemplo, en *Parasaurolophus cyrtocristatus* en el que este proceso es aproximadamente del mismo tamaño que el proceso púbico (Ostrom, 1963). Distalmente, en la superficie medial de la caña isquiática se observan marcadas estriaciones longitudinales que indican la presencia de una fuerte unión ligamentosa entre ambos isquiones.

Fémur

Los fémures de Basturs Poble representan el elemento par más abundante recuperado. Se encuentran, en general, muy fracturados y erosionados, sobretodo en sus extremos. Es común encontrar únicamente la diáfisis, hecho que dificulta el estudio de este elemento óseo.

La colección comprende quince fémures izquierdos (MCD-4704, MCD-4723, MCD-4729, MCD-4783, MCD-4800, MCD-4802, MCD-4887, MCD-4941, MCD-4987, MCD-4998, MCD-5011, MCD-5353, MCD-5362, MCD-5366 y MCD-5370), doce derechos (MCD-4702, MCD-

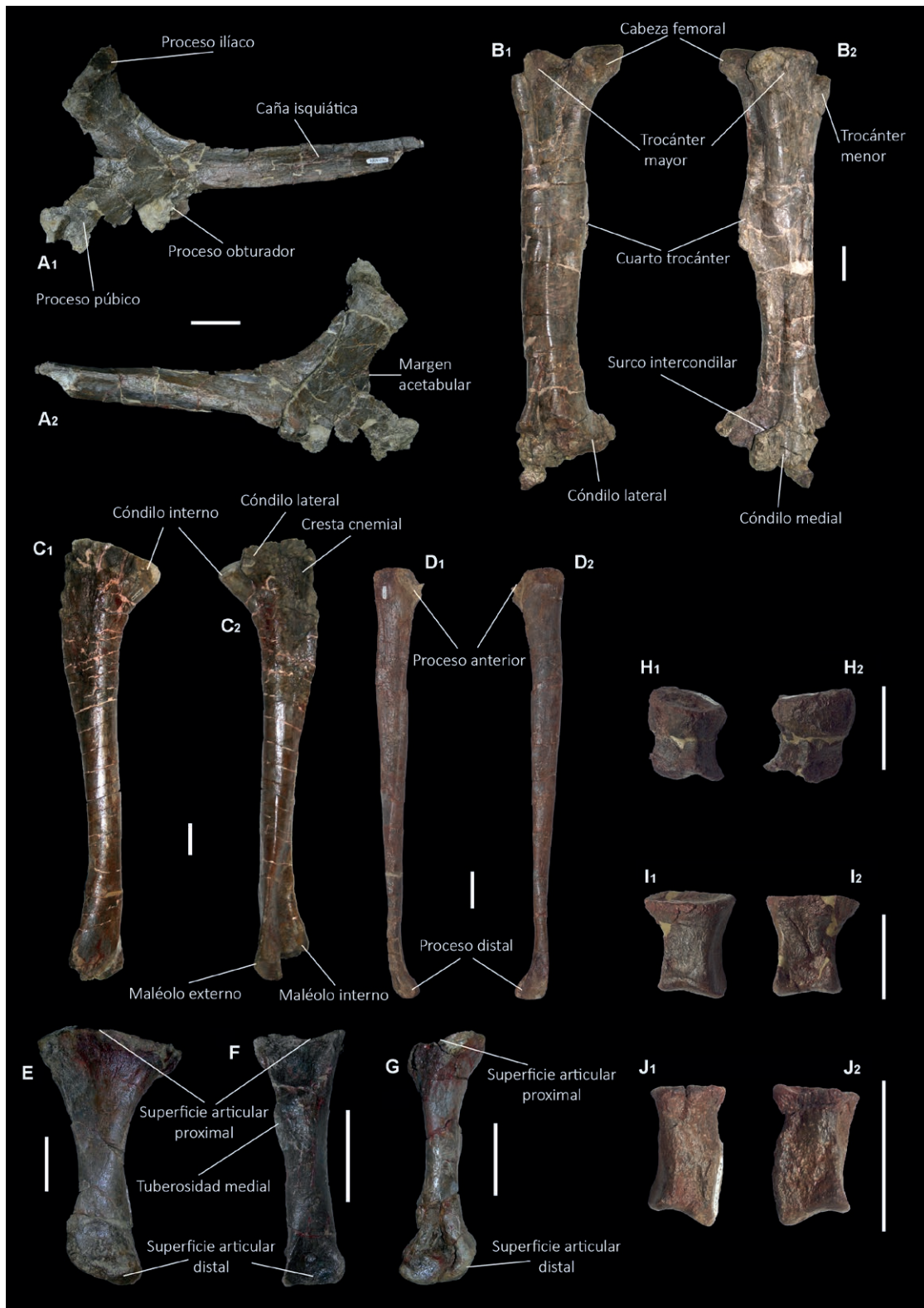


Figura 27. Cintura pélvica y extremidad posterior. **A:** Isquiión derecho MCD-4881 en vista lateral (A1) y medial (A2). **B:** Fémur derecho MCD-5107 en vista anterior (B1) y postero-lateral (B2). **C:** Tibia derecha MCD-4728 en vista posterior (C1) y lateral (C2). **D:** Fíbula izquierda MCD-4889 en vista medial (D1) y lateral (D2). **E:** Metatarsiano II MCD-4857. **F:** Metatarsiano III MCD-5013. **G:** Metatarsiano IV MCD-4896. **H:** Falange II-2 MCD-4710 en vista dorsal (H1) y ventral (H2). **I:** Falange III-1 MCD-4714 en vista dorsal (I1) y ventral (I2). **J:** Falange II-1 MCD-4709 en vista dorsal (J1) y ventral (J2). Escala: 50 mm.

4708, MCD-4722, MCD-4742, MCD-4754, MCD-4801, MCD-4804, MCD-4892, MCD-4983, MCD-5104, MCD-5107 y MCD-5369), así como seis fragmentos, elementos muy erosionados o fósiles todavía no preparados (MCD-4941, MCD-4983, MCD-4987, MCD-4998, MCD-5368, BP-100, BP-245, BP-249, BP-420 y BP-960).

La morfología general del fémur de los hadrosáuridos (figura 27 B) es idéntica en casi todos los clados, aunque se observa una evidente variación individual. La variación ontogenética es relativamente escasa y se da sobretudo en las características asociadas al incremento de tamaño, como son las cicatrices musculares, la expansión de la base del cuarto trocánter y, en algunos casos, el cierre del canal condilar anterior (Brett-Surman & Wagner, 2007)

La morfología general del fémur es robusta; es recto en vista lateral y ligeramente convexo hacia afuera en vista craneal. Difiere en este aspecto con ornitópodos menos derivados, como es el caso de los rhabdodóntidos del Cretácico superior europeo que, en vista lateral, suelen presentar una evidente curvatura femoral (Norman, 2004; Pereda-Suberbiola & Sanz, 1999). El fémur de *Pararhabdodon isonensis* también presenta una característica curvatura lateral del extremo proximal (Serrano *et al.*, 2020).

La cabeza femoral sobresale de la caña a través de una zona estrecha bien diferenciada; el trocánter mayor se extiende en dirección dorsal ligeramente por encima de la cabeza y, normalmente, forma la totalidad del margen lateral de la parte proximal del hueso. La superficie lateral del trocánter mayor es aplanada y presenta un gran número de estrías que indican que se trata de una importante zona de inserción muscular. Estas estrías son más marcadas en los ejemplares mayores (MCD-5011 y MCD-5107). El trocánter craneal se sitúa en la superficie craneolateral del fémur, inmediatamente debajo de trocánter mayor. El trocánter craneal, está separado del trocánter mayor por una fisura abierta que se observa en muy pocos casos en la colección de Basturs Poble, debido a la mala conservación. Según los diferentes géneros de hadrosaurios, el trocánter craneal varía su tamaño, posición y distancia del trocánter mayor (Horner *et al.*, 2004).

El cuarto trocánter se encuentra situado en la superficie caudomedial del fémur, a nivel, aproximadamente, de la mitad de la caña, aunque se observa cierta variabilidad en su posición: está justo en medio de la caña femoral en MCD-4801 y MCD-5011, se extiende más hacia la mitad superior en MCD-4729 y MCD-5107, o se extiende más hacia la mitad inferior en MCD-4702 y MCD-4708. Aunque suele estar severamente erosionado, se observa también variación en su morfología (teniendo normalmente un perfil triangular). Algunos cuartos trocánteres de la colección de Basturs Poble, tienen forma de triángulo obtuso, mientras que otros son más colgantes y con una forma próxima a un triángulo escaleno.

En la parte distal, los cóndilos femorales forman superficies de contacto amplias para la

conexión con la tibia. Los cóndilos se encuentran ligeramente expandidos en dirección craneal y muy expandidos en dirección caudal. El cóndilo medial, que es el mayor de los dos, está alineado con la superficie interna de la caña femoral, mientras que el cóndilo lateral está separado de la superficie externa de la caña por un surco profundo que había sido ocupado por el tendón distal del *M. iliofibularis*. La superficie craneolateral del cóndilo lateral, conserva surcos longitudinales con una incisión moderada y que radian en dirección distal. Cranealmente, en la zona donde los cóndilos lateral y medial se acaban, normalmente se produce un contacto entre los cóndilos con la consiguiente formación de un canal cerrado por donde pasaban los tendones extensores (Horner *et al.*, 2004). En los fémures de Basturs Poble se observa el surco intercondilar abierto (MCD-4708) y cerrado formando un canal cerrado o “túnel” (MCD-5011). El hecho de que los dos cóndilos estén en contacto y formen un canal cerrado es variable en las formas adultas, y no depende de la edad ontogénica del individuo (Brett-Surman, 2007).

En el fémur se pueden reconocer numerosas marcas de inserción muscular, y su localización varía enormemente tanto entre diferentes especies como en individuos de diferentes edades ontogenéticas. Siempre existe una marca muscular profunda en la superficie medial del cuarto trocánter y la parte adyacente de la caña (inserción del *M. caudofemoralis brevis*). También hay una zona rugosa en la superficie lateral de la caña, ya sea justo encima, adyacente a, o inmediatamente debajo del cuarto trocánter (para la inserción del *M. femorotibialis externus*). Tanto el extremo proximal del fémur como el distal, acomodaban grandes epífisis cartilaginosas (Lull & Wright, 1942; Haines, 1969).

Tibia

En Basturs Poble se han recuperado doce elementos izquierdos (MCD-4705, MCD-4719, MCD-4784, MCD-4799, MCD-4918, MCD-4920, MCD-4957, MCD-4958, MCD-5106, MCD-5358, MCD-5367 y MCD-5375) y catorce derechos (MCD-4701, MCD-4721, MCD-4728, MCD-4771, MCD-4796, MCD-4882, MCD-4886, MCD-4956, MCD-4986, MCD-5105, MCD-5109, MCD-5354, MCD-6703 y MCD-6927). Once restos resultan demasiado fragmentarios o no han sido preparados y de momento resulta difícil establecer su polaridad. La mayoría de las tibias del yacimiento están mal conservadas, presentando un alto grado de fracturación. Al igual que en el caso del fémur, es común la conservación de la diáfisis del hueso con la pérdida de los extremos. El elemento anatómico más fácilmente erosionable y que, por tanto, menos se ha conservado en la colección es la cresta cnemial.

La tibia presenta una morfología uniforme en todos los Hadrosauroideos, por lo que su utilidad para fines taxonómicos es limitada (Horner *et al.*, 2004). Es un hueso recto que presenta importantes expansiones (figura 27 C), tanto en la parte proximal como en la distal.

El extremo proximal está expandido craneocaudalmente y presenta dos cóndilos (lateral e interno), separados por un surco intercondilar estrecho. También en la zona proximal, en la esquina craneal se desarrolla una prominente cresta cnemial plana y extensa que en los ejemplares de Basturs Poble se extiende más allá del tercio proximal de la diáfisis. La sección de la caña de la tibia es ovoide y en dirección distal se retuerce unos 45° provocando que el extremo distal de la tibia, así como el pie, no estén orientados hacia delante, sino que se orienten hacia los lados. El extremo distal de la tibia está expandido mediolateralmente y presenta dos maléolos (interno y externo), estando el externo proyectado en dirección distal y teniendo su superficie de articulación orientada hacia el lado caudomedial del hueso. El maléolo interno es más prominente medialmente y su superficie de articulación está orientada hacia el lado craneolateral de la tibia.

Como en el caso del húmero, se observa una diferencia de robustez en tibias de tamaño similar, con una forma grácil ejemplificada por MCD-4796 y una forma más robusta, como MCD-4986.

Fíbula

El yacimiento ha proporcionado cinco elementos izquierdos (MCD-4715, MCD-4889, MCD-4985, MCD-5365 y MCD-7015), cuatro derechos (MCD-4741, MCD-4795, MCD-4912 y MCD-5359) y dos se hallan en estado muy fragmentario (MCD-5360) o no ha sido preparada (BP-429)

Se trata de un hueso recto y delgado (figura 27 D) que presenta dos expansiones, una en cada extremo. La expansión del extremo proximal tiene forma de media luna y es aplanada mediolateralmente encajando su superficie convexa en la concavidad de la cresta cnemial arqueada de la tibia. En el margen craneal de esta expansión el hueso presenta una pequeña prolongación o proceso. En la parte distal, la tibia se retuerce de tal manera que la expansión distal se orienta a casi 90° de la expansión proximal. Esta expansión o “bulto distal” presenta una forma que recuerda a un palo de golf. Esta expansión distal es una característica de los lambeosaurinos que es convergente en *Tanais sinensis* (ver Borinder, 2015) y revertida en el clado *Hypacrosaurus altispinus* – *Amurosaurus* (Prieto-Márquez, 2010a). La superficie caudomedial de la fíbula se aplanan en la zona de contacto con la superficie distal de la tibia. La superficie craneolateral es convexa y más gruesa lateralmente, en la zona donde se expande para contactar con el calcáneo.

Metatarsianos y falanges pedales

El pie de los hadrosáuridos se compone de tres huesos tarsales y tres dedos (Horner et

al, 2004). En Basturs Poble únicamente se han recuperado huesos de los dígitos, con 23 metatarsianos y 14 falanges. De los metatarsianos, cuatro pertenecen al dedo II (MCD-4857, MCD-4959, MCD-4984 y MCD-5281), cuatro al dedo III (MCD-4718, MCD-4895, MCD-4962 y MCD-5013a) y seis al dedo IV (MCD-4707, MCD-4716, MCD-4772, MCD-4896, MCD-4900 y MCD-5103). Los demás se hallan en un estado de conservación deficiente o no han sido preparados (MCD-4977b, MCD-5016, MCD-5280, MCD-5379, MCD-5380, BP-204, BP-283, BP-396 y BP-583). Las falanges son un elemento relativamente escaso (MCD-4709, MCD-4710, MCD-4711, MCD-4714, MCD-4751, MCD-4835, MCD-4860, MCD-4893, MCD-4894, MCD-4906, MCD-5289, BP-395, BP-513 y BP-888).

El metatarsiano II (figura 27 E) es un elemento alargado antero-posteriormente y comprimido medio-lateralmente. El extremo distal está expandido y muestra una faceta articular. El extremo proximal muestra una gran expansión (la anchura del extremo proximal es aproximadamente igual a la longitud total del hueso, con un proceso dirigido lateralmente. La superficie proximal presenta una serie de cortas estrías longitudinales indicando una zona de inserción de tendones.

El metatarsiano III (figura 27 F) es el más robusto de la serie pedal. La caña es recta y cilíndrica. El extremo proximal está expandido mediolateralmente, mientras que el extremo distal se expande dorsoventralmente. La superficie medial está aplanada para la articulación con el metatarso II. La superficie distal es subrectangular, mediolateralmente cóncava y dorsoventralmente convexa.

El metatarsiano IV (figura 27 G) presenta una torsión lateral de la mitad distal del hueso, lo que le confiere una formada ligeramente arqueada. El proceso situado en la zona caudolateral de la parte proximal del hueso, encaja en el margen lateral del metatarsiano III y aparentemente ayudaría a alinear y bloquear el metatarsiano IV con el III (Horner *et al.*, 2004).

La fórmula falangeal de los pies de los hadrosáuridos es 0-3-4-5-0 (Horner *et al.* 2004)). Las falanges pedales recuperadas (MCD-4709, MCD-4710, MCD-4711, MCD-4714, MCD-4751, MCD-4835, MCD-4860, MCD-4893, MCD-4894, MCD-4906, MCD-5289, BP-395, BP-513 y BP-888, figura 27 H, I y J) son robustas, de formas cúbicas y presentan grandes superficies de articulación. MCD-4710, MCD-4906, MCD-4711, MCD-4751, MCD-4860 y BP-513 son elementos casi cúbicos pero ligeramente más largos que anchos. En cambio, MCD-4835, MCD-4893, y BP-395 son más anchas que largas. La primera falange del dedo III está representada por MCD-4714 y BP-888. Son las falanges más robustas y simétricas del pie, ensanchadas en sus extremos proximal y distal, donde muestran grandes facetas de articulación.

IV- ESTUDIO TAFONÓMI- CO DEL YACIMIENTO DE BASTURS POBLE

Actualmente, la tafonomía o estudio de las modificaciones que experimentan los restos dejados por los organismos del pasado desde su muerte hasta su inclusión como fósiles en la litosfera y su conservación hasta la actualidad, representa una disciplina dentro de la paleontología que se muestra fundamental para el estudio y la comprensión de las asociaciones fósiles. Los datos tafonómicos no ofrecen datos importantes únicamente sobre la génesis i conservación de los fósiles, sino que también se han demostrado claves para inferir aspectos paleobiológicos de los organismos del pasado.

Aunque el estudio tafonómico de yacimientos de dinosaurios es proporcionalmente bajo en relación a los estudios sobre este grupo de animales centrados en otros aspectos (Fiorillo & Eberth, 2004), en los últimos años se percibe un creciente interés en los datos aportados por esta disciplina. Especialmente interesante resulta el estudio tafonómico de *bonebeds* de dinosaurios por su elevado potencial para ofrecer datos sobre ontogenia, dimorfismo sexual, dinámica de poblaciones o incluso modelos paleoambientales o sedimentológicos (ej. Rogers, 1990; Varricchio & Horner, 1993; Varricchio, 1995; Rogers & Kidwell, 2000; Bell & Campione, 2014; Lauters *et al.*, 2008; Gangloff & Fiorillo, 2010; Ullmann *et al.*, 2017). En cuanto a los yacimientos del Cretácico superior del dominio iberoarmoricano destacan los estudios tafonómicos realizados en Laño (Astibia *et al.*, 1999; Pereda-Suberbiola *et al.*, 2000), Lo Hueco (Barroso-Barcenilla *et al.*, 2010; Cambra-Moo *et al.*, 2012) o Velaux-La Bastide Neuve (Cincotta *et al.*, 2015). En yacimientos con dinosaurios del Cretácico terminal surpirenáiico, hasta ahora se han realizado pocos estudios tafonómicos exhaustivos, excepto en L'Espinau (Fondevilla *et al.*, 2017).

19. Datos de la asociación fósil. Restos fósiles recuperados y número mínimo de individuos y abundancia relativa.

Muestra analizada.

El hecho de que buena parte de la colección no ha sido aún preparada para su estudio, tanto para la descripción anatómica, como para el análisis filogenético y el estudio tafonómico se ha utilizado mayoritariamente la porción de restos ya preparados. En algunos casos también se han tenido en cuenta fotografías de campo, sobretodo en casos en que dichas fotografías permiten una identificación clara o en las que pueden observarse claramente características tafonómicas relevantes. En este último caso, para referirme a los fósiles utilizo la sigla de campo (BP-n), puesto que la sigla definitiva (MCD-n) no se adjudica hasta que el fósil está totalmente preparado. En total, para este estudio se utilizan un total de 467 registros, lo que supone prácticamente un 46 % de los restos recuperados. De estos 467 registros analizados, 2 pertenecen a invertebrados, concretamente a moldes internos

del gasterópodo *Lychnus*. 18 registros pertenecen a cocodrilos, mayoritariamente a dientes aislados. Los registros atribuidos a hadrosauroideos, incluyendo la icnita MCD-5160, son claramente mayoritarios con 379 (81 % de la muestra analizada). Otros dinosaurios están representados exclusivamente por un diente aislado de un Theropoda. Finalmente, 63 restos se hallan en muy mal estado de conservación y permanecen como indeterminados.

El cráneo está representado por huesos craneales sueltos (ver capítulo 17, descripción anatómica), nunca en conexión ni asociación anatómica. De los 18 huesos identificados como craneales, los más comunes son los maxilares (7 registros), aunque presentan un estado muy fragmentario, siendo el más entero (MCD-5099) de reducido tamaño, erosionado en su superficie lateral y que presenta claras características juveniles. El hueso yugal está representado por dos registros, uno de ellos casi completo y el resto de huesos craneales recuperados (frontal, cuadrado, pos-torbital, pterigoideo, exoccipital y escamoso), únicamente por uno.

Los dentarios están relativamente bien representados, con seis del lado izquierdo y diez del lado derecho. Del resto de huesos mandibulares no se ha hallado ningún ejemplar. De dos pequeños fragmentos de dentarios no se ha podido determinar la polaridad.

Los dientes aislados recuperados (en número de trece) presentan, en general, una mala conservación de la corona lo que ha dificultado su clasificación como dientes pertenecientes al dentario o al maxilar.

Los 120 registros de vértebras comprenden elementos cervicales, dorsales, sacros y caudales. En pocos casos se dispone de vértebras completas sino que, mayoritariamente, se trata de centros vertebrales, arcos neurales aislados, espinas neurales o fragmentos de éstos. No se ha recuperado ningún elemento vertebral de la zona cervical más próxima al cráneo (atlas, axis o odontoideo). Tampoco se ha recuperado ningún sacro completo, siempre se trata de centros vertebrales aislados, un arco neural y varios fragmentos de sinsacro formados por la fusión de, como máximo, cuatro vértebras. Las vértebras sacras siempre muestran características que las identifican como pertenecientes a individuos juveniles, como son un tamaño reducido y superficies de articulación con el arco neural y con las vértebras adyacentes con textura rugosa y estriada, indicando una fusión incompleta (ver capítulo V, paleobiología).

Las treinta costillas comprenden elementos de la zona cervical, sacra y, sobretodo dorsal. Los arcos hemales o chevrons presentan nueve registros.

La cintura escapular está representada por seis escápulas, un coracoides y ninguna placa esternal y la extremidad anterior presenta un buen número de húmeros (ocho izquierdos, dos derechos y un fragmento) y escasos radios (dos) y ulnas (siete, pero en general en un

estado muy fragmentario). No se han hallado huesos carpales y la mano está representada por seis metacarpos y tres falanges.

La cintura pélvica está claramente infrarrepresentada con únicamente dos isquiones incompletos, estando ausente el ilion y el pubis.

Segmento	Elemento	Arenisca	Paleosuelo	Indet	Total	NMEe	% BP	Ha	% Esp
Craneal									
	Cráneo	7	2	9	18	528	5,89	24	3,41
	Dentario	5	6	5	16	44	5,24	2	36,35
	Preentario	0	0	0	0	22	0	1	0
					34	594	11,15	27	5,71
Axial									
	Vértebra cervical	12	0	8	20	440	6,56	20	4,54
	Vértebra dorsal	2	0	3	5	396	1,64	18	1,25
	Vértebra sacra	1	2	8	11	220	3,61	10	5,00
	Vértebra caudal	24	8	27	59	1320	19,33	60	4,47
	Costilla	20	2	8	30	924	9,84	42	3,25
	Hemapófisis	7	1	1	9	550	2,94	25	1,64
					134	3850	43,92	175	3,47
Cintura escapular									
	Escápula	2	3	1	6	44	1,97	2	13,64
	Coracoides	0	0	1	1	44	0,33	2	2,26
	Placa esternal	0	0	0	0	44	0	2	0
					7	132	2,29	6	5,29
Apendicular anterior									
	Húmero	4	3	3	10	44	3,28	2	22,73
	Radio	3	2	3	8	44	2,61	2	18,17
	Ulna	2	0	0	2	44	0,65	2	4,54
	Carpal	0	0	0	0	44	0	2	0
	Metacarpal	5	1	0	6	176	1,97	8	3,41
	Falange mano	1	0	2	3	528	0,97	24	0,57
					29	880	9,51	40	3,29
Cintura pélvica									
	Ilion	0	0	0	0	44	0	2	0
	Isquión	0	2	0	2	44	0,65	2	4,54
	Pubis	0	0	0	0	44	0	2	0
					2	132	0,65	6	1,51
Apendicular posterior									
	Fémur	4	19	4	27	44	8,84	2	61,35
	Tibia	2	19	5	26	44	8,51	2	59,10
	Fíbula	2	5	2	9	44	2,94	2	20,44
	Tarsal	0	0	0	0	132	0	6	0
	Metatarsal	7	8	8	23	132	7,53	6	17,41
	Falange pie	4	2	8	14	528	4,58	24	2,64
					99	924	32,46	42	10,70
					305	6512		296	4,61

Tabla 2. Elementos óseos recuperados en Basturs Poble por segmentos anatómicos. Se han considerado los elementos que no admiten duda de identificación. Se distingue entre los restos recuperados en el Paleosuelo (columna Paleosuelo), los que se encontraban en la arenisca gris (columna Arenisca) y los que no se ha podido determinar (columna Indet). En la columna Total se indican el número de elementos totales recuperados en las dos unidades estratigráficas. En la columna Ha se indica el número de elementos óseos en un hadrosáurido adulto. Teniendo en cuenta que el número mínimo de individuos en Basturs Poble es de 22, en la columna NMEe se indican el número mínimo de elementos esperados (es decir, si se hubieran conservado y recuperado la totalidad de los elementos óseos de los 22 individuos). La columna %BP indica la proporción de cada elemento en relación al total de los 305 restos óseos considerados y en %Esp, la proporción de cada elemento en relación al número mínimo de elementos esperados.

Los huesos de las extremidades posteriores son los mejor representados en Basturs Poble. El fémur presenta quince elementos izquierdos y doce derechos. Hay también diez que presentan un estado muy fragmentario. Se han recuperado doce tibias izquierdas, catorce derechas y once en estado muy fragmentario. De las fíbulas recuperadas, cinco pertenecen al lado izquierdo, cuatro al derecho y dos son fragmentos.

Finalmente, no se ha hallado ningún hueso tarsal y los huesos del pie recuperados, incluyen veintitrés metatarsianos y catorce falanges.

En la tabla 2 se muestra la abundancia de cada elemento para el hadrosáurido de Basturs Poble. En esta tabla se han eliminado elementos poco informativos como piezas muy fragmentarias de difícil identificación, dientes aislados o fragmentos de tendones osificados.

Número mínimo de individuos

De los diferentes protocolos existentes para cuantificar el número de individuos en una acumulación ósea (Badgley, 1986b; Blob & Badgley, 2007), en el *bonebed* de Basturs Poble, se ha llevado a cabo la técnica del Número Mínimo de Individuos (NMI) puesto que se considera que los restos no han sufrido un transporte prolongado. Esta técnica considera el conteo de los elementos pares, teniendo en cuenta otros parámetros como el tamaño, estadio ontogenético o estado de conservación. En Basturs Poble, los elementos pares más abundantes son los fémures (veintisiete elementos, siendo quince izquierdos y doce derechos) y las tibias (veintiséis elementos, siendo doce izquierdas y catorce derechas). Elementos muy fragmentarios que no permitían establecer su polaridad, se han contabilizado como fémur o tibia indeterminado y no se han utilizado para el cálculo del NMI. De los elementos incompletos se ha realizado una estimación de su tamaño total, en la mayoría de ocasiones extrapolando el diámetro de la mitad de la diáfisis. La comparación de tamaños de tibias izquierdas y derechas permite establecer un NMI de 19 para este elemento, y la comparación de los fémures de ambos lados, da un NMI de 22 individuos.

En el caso de los cocodrilos no se pudo realizar una estimación del NMI debido a que se recuperaron un bajo número de elementos esqueléticos pertenecientes a este grupo de animales, siendo la mayoría dientes aislados. No obstante, Blanco (2018) identifica tres taxones diferentes de crocodilomorfos en Basturs Poble: un *Sebecosuchia*, un *Eusuchia* grande y un *Eusuchia* pequeño. Un maxilar y un dentario pueden referirse al género *Allodaposuchus*.

Abundancia relativa

De los 305 restos óseos recuperados en Basturs Poble mejor conservados (es decir que

están lo suficientemente completos como para no ofrecer dudas de identificación, tabla 2), los mejor representados con 59 registros son las vértebras caudales (19,33% de la muestra), seguidos de las costillas (9,84%), fémures (8,84%), tibias (8,51% y metatarsales (7,53%). Destaca la ausencia de placas esternales, ilion, pubis así como de huesos carpales y tarsales.

Una vez establecido el número mínimo de individuos (NMI = 22) se puede analizar la muestra fósil de Basturs Poble en relación con el número de elementos que cabría haber encontrado, es decir teniendo en cuenta la situación ideal en la que en el yacimiento se hubieran conservado y recuperado la totalidad de los elementos óseos de los 22 individuos (número mínimo de elementos esperados o NMEe, tabla 2). En ese caso, el número de restos óseos sería de 6.512 teniendo en cuenta que, realizando una aproximación, el esqueleto de cada hadrosáurido tiene un número aproximado de 296 huesos. Comparando este registro ideal con el registro de Basturs Poble se observa que los elementos mejor representados son el fémur, con un 61,35% de los elementos esperados, la tibia (59,1 %) y el dentario (36,35%). Es destacable la baja representación de vértebras dorsales (1,25%). También son muy escasas las falanges, los metacarpales o los huesos craneales.

20. Clasificación del *bonebed* de Basturs Poble

Las acumulaciones de huesos o *bonebeds* se pueden clasificar en función del tamaño de los elementos, la diversidad y la abundancia taxonómica relativa (Eberth & Currie, 2005; Eberth *et al.*, 2007). En el caso de Basturs Poble, en función del tamaño de los elementos, tenemos un *bonebed* de macrofósiles, donde más del 75% de los elementos identificables está por encima de cinco centímetros.

En Basturs Poble únicamente existen cinco taxones de tetrápodos representados (un ornitópodo hadrosáurido, un terópodo y, preliminarmente, tres crocodylomorfos), por lo que según la clasificación Eberth y Currie (2005) se trata de un *bonebed* multitáxico. En este caso se puede definir como un yacimiento paucitáxico o pauciespecífico ya que la diversidad es muy baja. Como la gran mayoría de restos pertenecen a un solo taxón, se trata de un *bonebed* monodominante.

Este tipo de distribución suele originarse en eventos de muerte catastrófica en masa o en un corto periodo de tiempo, o como en el caso del paleosuelo, por causa de eventos de muerte múltiple atricional que afectan a un solo taxón, como depredación, trampas naturales, enfermedad o sequía (Eberth *et al.*, 2007).

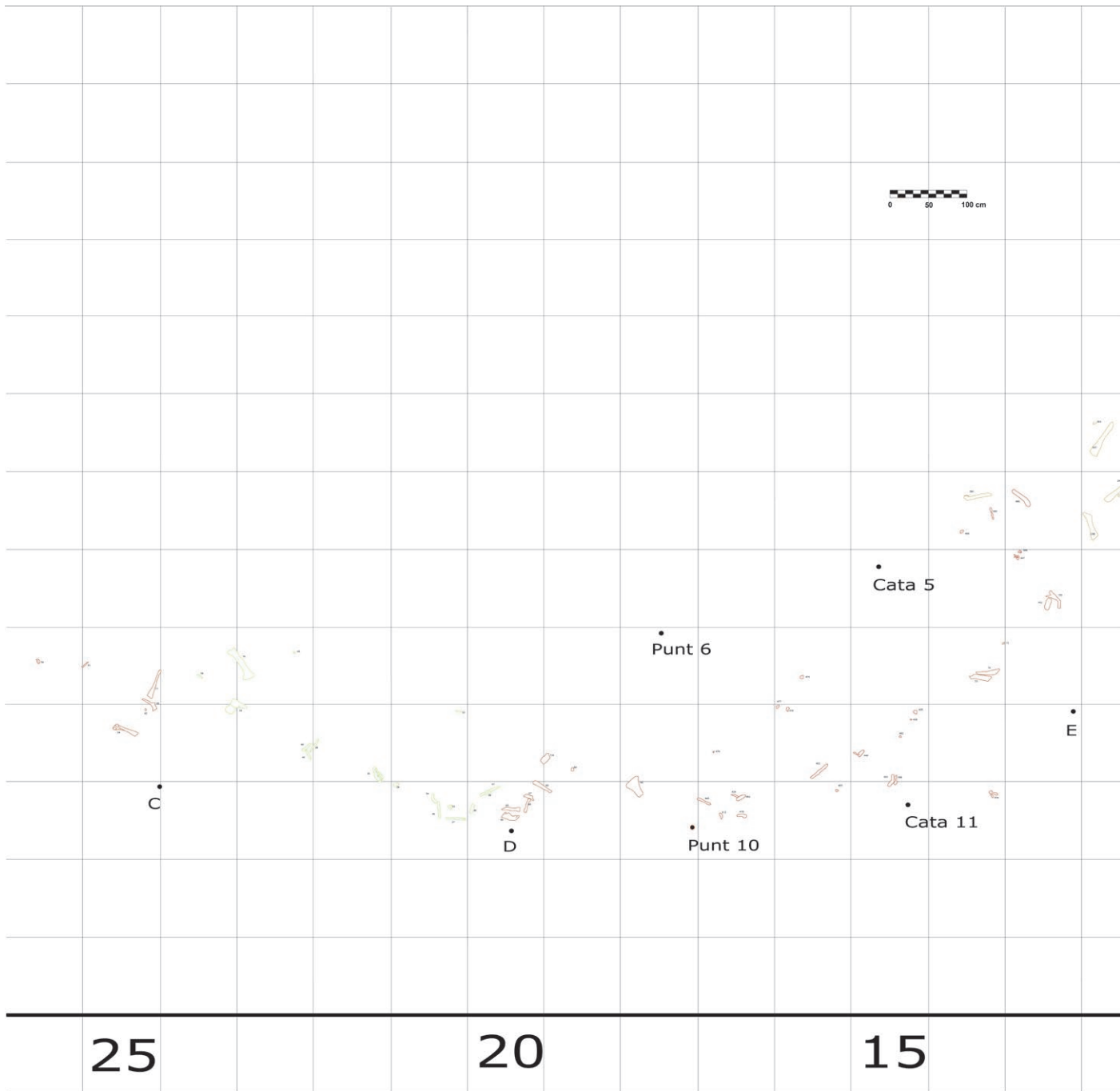
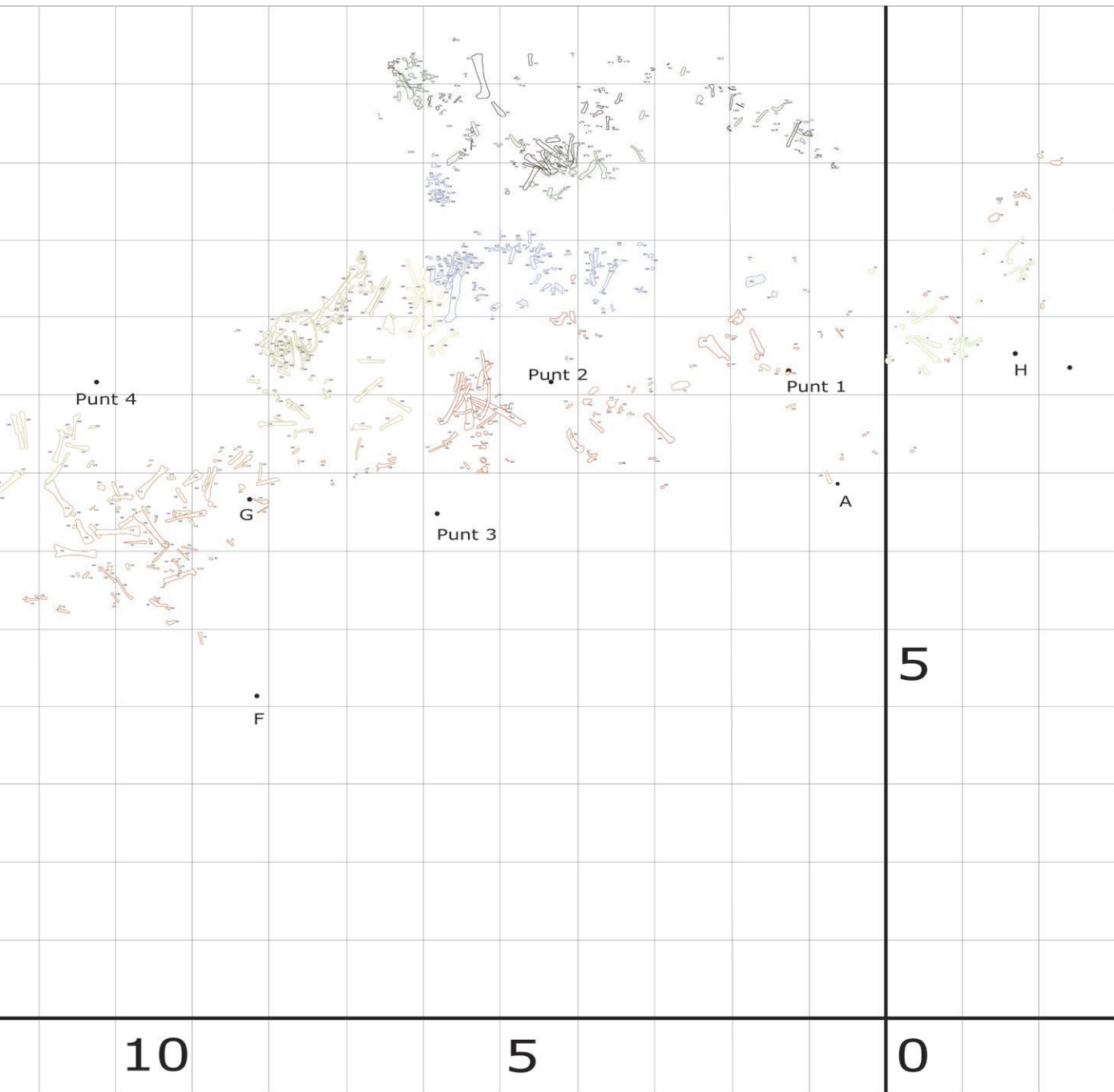


Figura 28. Mapa de excavación de Basturs Poble (2001-2010) donde se han representado de diferentes colores los restos óseos recuperados en las diferentes campañas. La superficie excavada es de unos 102 m². También se muestran los diferentes puntos de referencia de las cuadrículas.

21. Distribución espacial, desarticulación y dispersión

En la figura 28 se muestra la distribución de los restos óseos recuperados durante las campañas de excavación en el yacimiento de Basturs Poble. Como se ha comentado en el



apartado 12 (estratigrafía del yacimiento) el bonebed de Basturs Poble presenta restos en dos unidades estratigráficas: en la parte superior de una arenisca altamente bioturbada interpretada como un paleosuelo y la parte inferior del estrato suprayacente formado por una arenisca fina de color gris en la que no se distinguen estructuras sedimentarias y que se interpreta como un depósito de *mud-flow*. No obstante, la mayor parte de restos óseos se encuentra justo en el límite de ambas unidades, “descansando” en el techo del paleosuelo, lo que dificulta atribuirlos a una de las dos unidades. Así, podemos encontrar tres distribuciones diferentes de los restos (figura 29):

A) Restos que se encuentran integrados en el interior del paleosuelo (figura 29 A). Se disponen en los centímetros superiores de éste y en general presentan un estado de conservación deficiente. Cuando se trata de huesos largos, presentan las epífisis erosionadas o ausentes, o pueden consistir en epífisis aisladas.

B) Restos que se encuentran en el límite de ambas unidades (figura 29 B y C). Presentan un estado de conservación variable. Es destacable que la mayor parte de los huesos grandes del yacimiento se han localizado en esta posición estratigráfica.

C) Restos que se encuentran en los 40 centímetros basales de la arenisca gris (figura 29 D). El estado de conservación también es variable, pero es común hallar huesos de las extremidades completos, bien conservados, aunque de tamaño pequeño.



Figura 29. Restos óseos del bonebed de Basturs Poble en los diferentes niveles estratigráficos que conforman el yacimiento. **A:** Fémur izquierdo MCD-4723 (BP-169) conservado en la parte superior del paleosuelo. Se observa el aspecto noduloso del paleosuelo y su característico color amarillo. También se distingue la parte basal de las areniscas grises suprayacentes (parte superior de la fotografía). Septiembre de 2003. **B:** Tibia derecha MCD-4728 (BP-156, ver figura 27 C) en la zona de contacto entre el paleosuelo y la arenisca gris. Abril de 2002. **C:** Escápula derecha MCD-4738 (BP-93, ver figura 38 D) en la zona de contacto de las dos unidades estratigráficas. Se observan claramente los aspectos diferentes que presentan el paleosuelo y la arenisca gris (parte superior de la fotografía). Abril de 2002. **D:** Acumulación de restos óseos en la parte inferior del estrato de areniscas grises. Mayo de 2004. Ver también la figura 30.

La desarticulación de los esqueletos de dinosaurios es modular (Cambra-Moo & Buscalioni, 2003), en cuatro unidades de desconexión:

1. Cintura pélvica y caja torácica, incluidas las vértebras dorsales.
- 2- Cabeza y vértebras cervicales.
- 3- Extremidades posteriores.
- 4- Cintura escapular y extremidades anteriores.

La secuencia de desarticulación es variable. La desarticulación de los elementos de la columna se produce en sentido cráneo-caudal. La desarticulación del cráneo y las vértebras cervicales y dorsales craneales es un proceso muy rápido durante la descomposición de la carcasa. El resto de las vértebras presenta una mayor resistencia debido a la presencia de tendones osificados que hacen que la columna vertebral se comporte como una unidad durante el transporte (Wagner, 2001).

Por otro lado, la desconexión de los elementos de los miembros es en sentido distal-proximal (Lehman, 1982). En hadrosaurios los metápodos se suelen conservar unidos debido a la presencia de estructuras ligamentosas, aunque no es común que se preserven los autópodos completos, dado que es muy fácil la desarticulación y erosión de los elementos menores.

A partir de estudios de transportabilidad de huesos a través de corrientes (Voorhies, 1969; Aslan & Behrensmeyer, 1996; Ryan *et al.*, 2001) se han podido crear grupos de elementos óseos con mayor o menor resistencia al transporte debido a su densidad o su morfología. Concretamente, Voorhies (1969) establece tres grupos (I a III) de elementos esqueléticos con una transportabilidad alta (I), media (II) y baja (III). Como estos estudios se realizaron con huesos de mamíferos actuales, los resultados se deben modificar para adaptarlos a los grupos de dinosaurios. Así, el cráneo, que en el estudio de Voorhies pertenece al Grupo III, en dinosaurios se debe colocar en el Grupo II (si está completo) o en el Grupo I (Ryan *et al.*, 2001; Wagner, 2001). El hecho de situarlo en el Grupo I se debe a la facilidad de desarticulación de los elementos craneales en numerosas y pequeñas unidades durante el transporte. Dentro de los elementos del cráneo más resistentes al transporte cabe destacar los dentarios y los maxilares (Grupo III). En Basturs Poble, los maxilares son muy fragmentarios o de tamaño muy pequeño debido a su naturaleza juvenil por lo que su transportabilidad por corrientes sería mayor. El transporte de huesos se puede ver reflejado en la abrasión que presentan éstos debido al rozamiento de los huesos con partículas en suspensión en la corriente o con otros huesos. Esto es común de canales de revestimiento (*channel lag*, Behrensmeyer, 1988; Astibia *et al.*, 1999), asociados a canales activos, donde suele primar una orientación preferente de los especímenes.

meteorización durante la exposición subaérea (Behrensmeyer, 1978), provocando un sesgo en contra de los restos más pequeños, ya sean elementos esqueléticos o individuos completos de pequeño tamaño corporal.

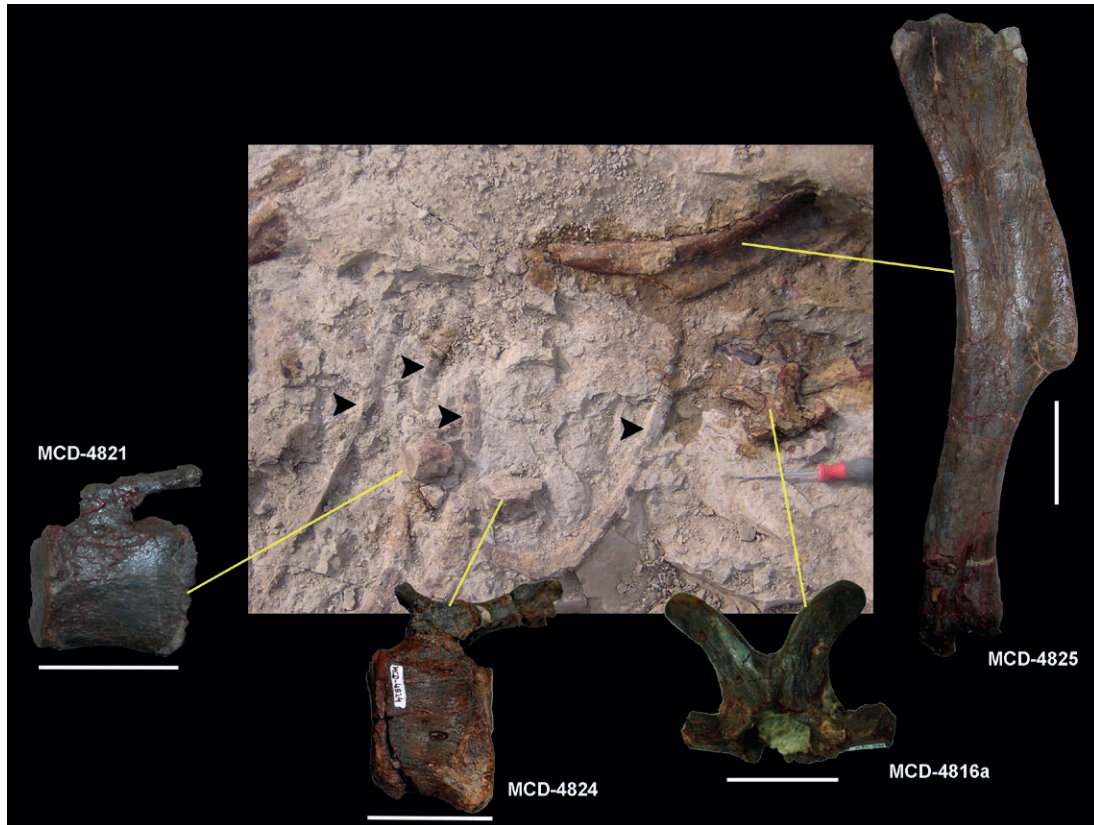


Figura 30. Zona de acumulación de restos óseos en la parte inferior de la arenisca gris. Se observan elementos del esqueleto axial (dos vértebras caudales, una cervical y costillas dorsales) y de las extremidades (húmero izquierdo). El tamaño de los diferentes elementos, así como la presencia de costillas dorsales en posición sub-paralela (señaladas con flechas) sugiere una asociación anatómica. Escala: 50 mm. Mayo de 2004.

En Basturs Poble, la desarticulación de los elementos óseos es completa (figura 28). En ningún caso se han observado elementos en conexión anatómica, ni siquiera en la serie axial caudal que, comúnmente, suele hallarse en conexión debido al efecto aglutinante producido por los tendones osificados (Wagner, 2001). El hecho de que la mayoría de los individuos presentes en el yacimiento sean juveniles (ver capítulo V, paleobiología), puede haber ayudado a una mayor desarticulación debido al bajo grado de fusión de sus elementos óseos, sobretodo los axiales. No obstante, existen zonas de acumulación donde existe una alta densidad de elementos óseos y que, por tamaño de los restos óseos, grado de preservación y posición anatómica (es decir, ausencia de elementos repetidos), sugiere una asociación que podría corresponder a elementos de un único individuo (figura 30). Estas posibles asociaciones se dan en la arenisca y en el límite entre ambas unidades estratigráficas, pero nunca en el paleosuelo. También es destacable la presencia de una zona con acumulación de huesos largos (fémures, tibias y metápodos de diferentes tamaños), que

sugiere algún tipo de clasificación hidrodinámica (figura 31 y figura 28).

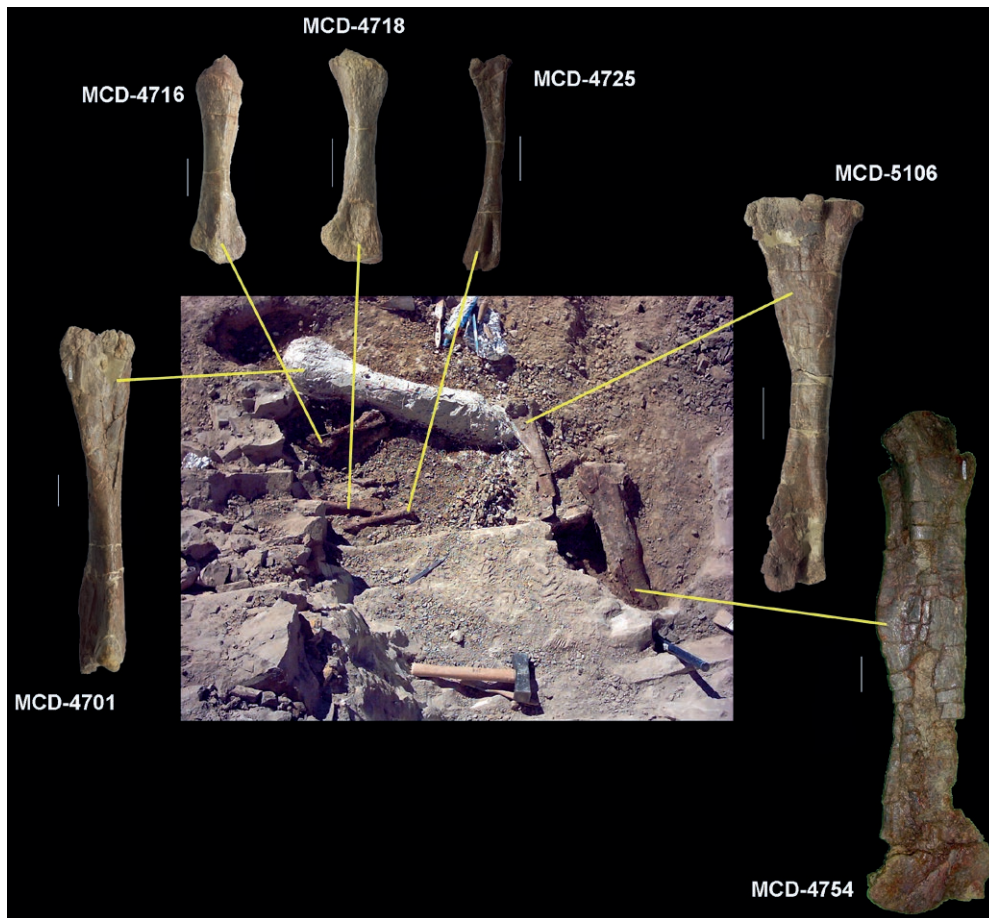


Figura 31. Vista parcial de la zona con acumulación de restos de extremidades (Fémur MCD-4754, tibias MCD-4701 y MCD-5106, metacarpal MCD-4725 y metatarsales MCD-4716 y MCD-4718) en el límite entre el paleosuelo y la arenisca gris. Septiembre de 2003. Escala: 50 mm.

Orientación de los elementos

Las orientaciones recogidas en el trabajo de campo son útiles para determinar si existe una paleocorriente preferencial y una orientación preferente de los restos óseos. Para analizar los datos de orientaciones y buzamientos se utilizaron los programas informáticos Oriana versión 4.02 (Kovach Computing Services) y Stereo32 versión 1.0.1 (K. Röller & C.A. Trepmann, Ruhr-Universität, Bochum), que permiten obtener proyecciones estereográficas con las direcciones de los huesos largos en los dos niveles analizados (muestra de 92 restos óseos, 58 en el paleosuelo y 34 en la arenisca, figura 32). Tras realizar la corrección tectónica de los datos, dado que los estratos presentan un buzamiento de 9° hacia el Noroeste, el análisis de orientación y buzamiento se realizó con huesos largos y metápodos debido a que éstos se comportan orientándose paralelos a la corriente en canales profundos, y perpendiculares cuando no existe profundidad suficiente (Voorhies, 1969). Con los datos

recopilados no podemos admitir que en conjunto haya una orientación preferencial clara, pero tomando las orientaciones por niveles separados (paleosuelo y arenisca) se observa una tendencia a una orientación NNO-SSE en el paleosuelo y SO-NE en la arenisca. En cuanto a los buzamientos (figura 32), en el paleosuelo predominan claramente los huesos en posición subhorizontal con un 84,5% de restos con inclinaciones menores de 15° , mientras que en la arenisca, también son mayoritarios los huesos en posición horizontal (61,7%), pero con una mayor proporción de huesos con inclinación mayor de 15° (38,3%, figura 33). En la arenisca son frecuentes las inclinaciones elevadas en elementos ligeros de tamaño pequeño (figura 34) condición que no se ha observado en el paleosuelo.

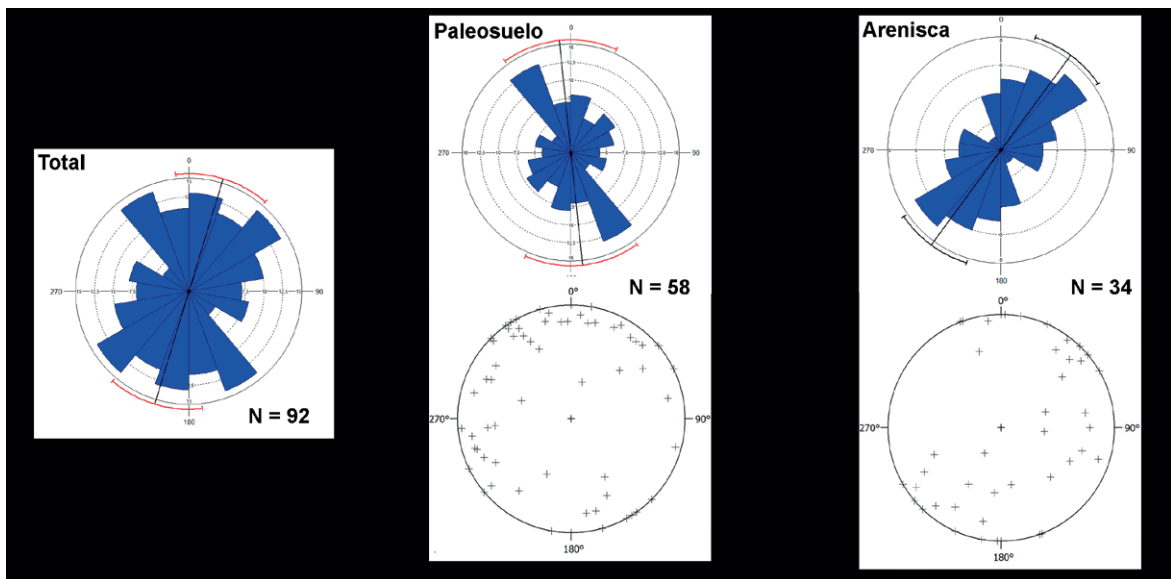


Figura 32. Diagramas de rosa y proyecciones estereográficas de los huesos alargados en Basturs Poble.

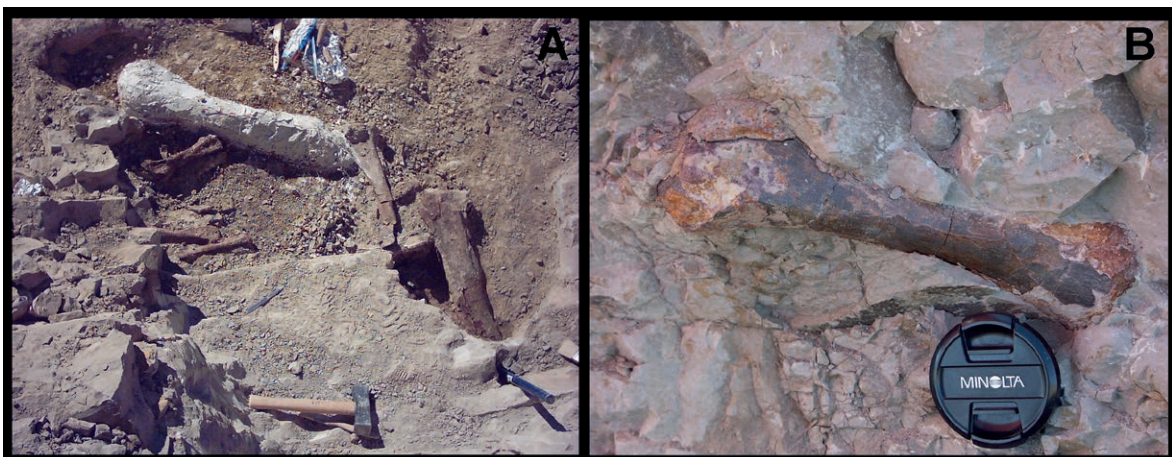


Figura 33. Restos óseos con diferentes inclinaciones: **A:** conjunto de restos en posición subhorizontal en el límite entre el paleosuelo y la arenisca gris suprayacente. Septiembre de 2003. **B:** Metatarsal que presenta unos 35 grados de inclinación respecto a la horizontal, en la parte inferior de la arenisca gris. Mayo de 2006.



Figura 34. Yugal derecho MCD-5100 en posición subvertical, en la arenisca gris. Notar la costra férrica de color granate.

22. Modificaciones tafonómicas

Fracturas y deformación

La producción de fracturas en los restos óseos puede tener lugar tanto en la fase bioestratinómica como en la fosildiagenética. En el primer caso, la fracturación puede deberse a agentes como el transporte, la meteorización o la acción de otros organismos. En la fase fosildiagenética, las fracturas se pueden producir a causa de la compactación debida a la presión litostática o por esfuerzos tectónicos. En un hueso fósil, en general es común identificar varios tipos de fracturas que han sido clasificadas en función de su morfología por diversos autores (Badam *et al.*, 1986; LaRock, 2000; Galobart, 2003; Britt *et al.*, 2009):

Fracturas transversales: Se considera que se producen durante la fosildiagénesis y son debidas a la compactación del sedimento, a presión litoestática o a actividad tectónica local.

Fracturas longitudinales: Son paralelas al eje longitudinal del hueso. En general, se considera que son de origen bioestratinómico y se producen durante la exposición subaérea por desecación del hueso (Haynes, 1980). También pueden ser producidas durante la fosildiagénesis, ya sea por compresión o bien por retracción producida al desaparecer la presión a la que estaba sometido el fósil al desecarse durante su exhumación (Alcalá & Martín Escorza, 1998).

Fracturas espirales: producidas por meteorización, *trampling* y acción de carnívoros. En

esta categoría se han incluido las fracturas en bisel y oblicuas.

Fracturas indeterminadas: todas las fracturas que no se podían englobar en el resto de las categorías debido a que tenían forma diferente a las antes expuestas.



Figura 35. Fémur derecho MCD-5104 y tibia derecha MCD-5105 en la parte inferior de la arenisca gris, que presentan pérdida de epífisis. Abril de 2002. Escala: 50 mm.

La mayoría de los huesos de hadrosaurios extraídos en el yacimiento de Basturs Poble presentan algún tipo de fractura. De hecho, la mayor parte de restos óseos recuperados corresponden a fragmentos de huesos indeterminados (figura 38 A). En la mayoría de los casos, además de la fractura se produce la pérdida de parte del hueso, por lo que es común encontrar diáfisis o epífisis sueltas (figura 35). Se han analizado las fracturas de 329 restos óseos y se ha constatado que la gran mayoría son de tipo transversal (figura 35). Éstas pueden ser las únicas presentes en el resto óseo (en un 43,5 % de los casos) o bien estar combinadas con otros tipos de fracturas (en un 21 % de casos con fracturas indeterminadas, en un 9,73 % con fracturas longitudinales, (figura 36), y en un 7,3 % hay una combinación de fracturas transversales, longitudinales e indeterminadas). La proporción de otros tipos de fracturas o de otros tipos de combinaciones es prácticamente despreciable. Sólo cabe destacar que en una proporción relativamente elevada (9,12 %) las fracturas observadas se consideran únicamente indeterminadas.

En algunos casos, se produce un pequeño desplazamiento a través del plano de fractura (figura 36 C y D) provocando pequeñas fallas en los restos óseos. También es común la formación de grietas longitudinales asociadas a zonas aplastadas de los huesos, comúnmente en las epífisis (figura 36 B). Este aplastamiento diferencial puede ser debido a presión localizada causada por *trampling* (ver apartado de marcas superficiales)

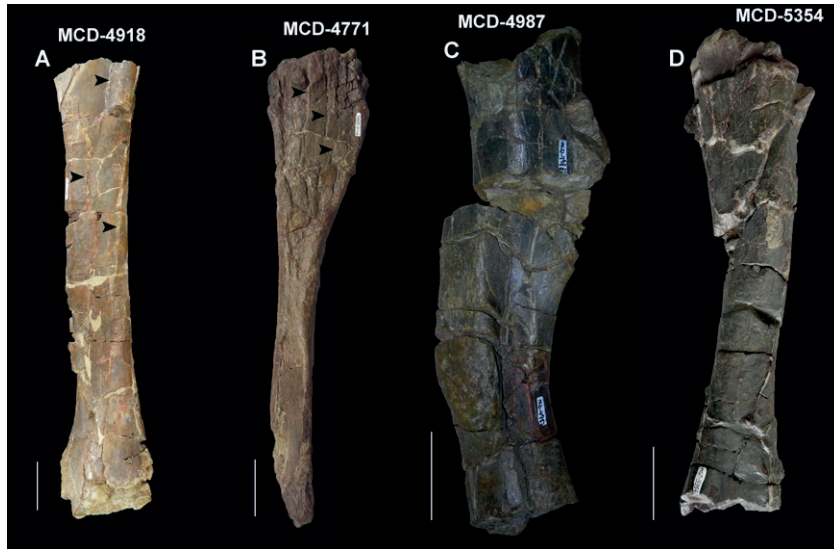


Figura 36. Diferentes tipos de fracturas en huesos largos de Basturs Poble. **A:** tibia derecha con fracturas transversales y longitudinales (señaladas con flechas). **B:** tibia derecha con combinación de fracturas transversales y longitudinales (flechas) restringida a la zona de la epífisis proximal. Este tipo de fracturación en mosaico puede ser debida a trampling. **C:** fémur derecho con fracturas transversales y desplazamiento. **D:** tibia derecha con fracturas transversales y fractura oblicua con desplazamiento. Escala: 50 mm.

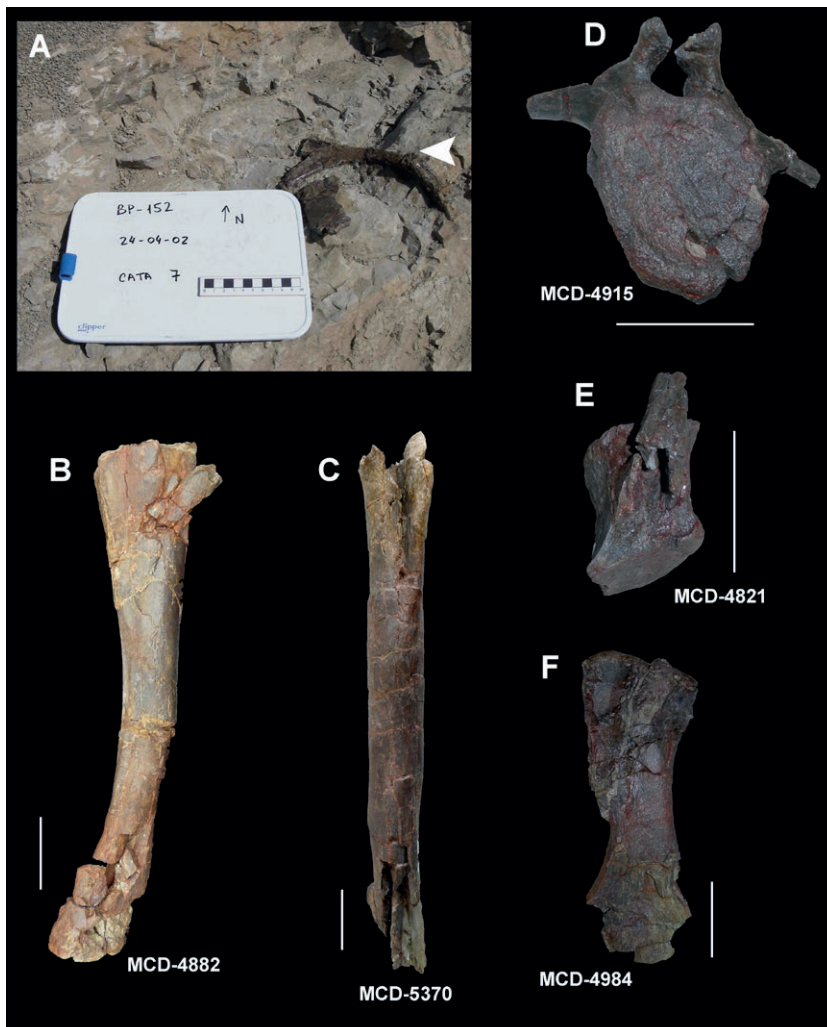


Figura 37. (página anterior) Deformación en los huesos de Basturs Poble: **A:** Fragmento proximal de costilla dorsal (BP-152) en la arenisca gris. A partir de la zona señalada con la flecha presenta una fuerte torsión hacia abajo. Abril de 2002. **B:** Tibia derecha en vista lateral. Presenta una evidente deformación en su mitad distal. **C:** Fémur izquierdo en vista posterior. En este caso, la deformación es en sentido lateromedial y afecta a la totalidad del elemento. **D:** Vértebra caudal proximal con deformación dorsoventral. **E:** Vértebra caudal distal, en vista antero-dorsal, con una fuerte deformación en cizalla. **F:** Metatarsiano II en vista dorsal. Ha sufrido una severa deformación dorsoventral acompañada de fracturación.

La mayor parte de los restos recuperados en Basturs Poble han sufrido deformación plástica producida durante la fase fosildiagenética (figura 37), siendo en algunos casos severa. Esta deformación puede consistir en el aplastamiento de la totalidad del resto (figura 37 C y F), en la torsión de huesos largos (figura 37 B) o en deformaciones en cizalla, dependiendo de la posición del resto óseo en relación con las fuerzas productoras de la deformación (figura 37 D y E). En algunos casos, la deformación puede llegar a enmascarar algunos de los caracteres utilizados para los análisis filogenéticos (ver capítulo 17, descripción anatómica).

Las características de fracturas (la gran mayoría de tipo transversal) y de deformación indican que éstas se han producido mayoritariamente en la fase fosildiagenética y son debidas muy probablemente a la presión litoestática sobre los restos óseos.

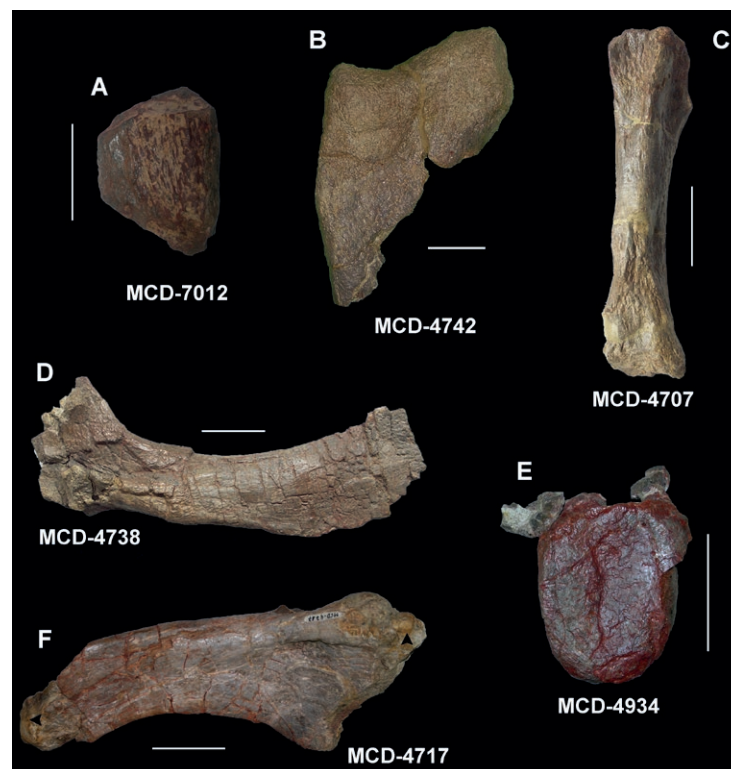


Figura 38. Diferentes estados de preservación de los restos óseos de Basturs Poble. **A:** Fragmento óseo rodado; **B:** Extremo proximal de fémur derecho con el hueso cortical erosionado. **C:** Metatarsal IV con los extremos erosionados, con pérdida del hueso cortical. **D:** Escápula derecha con los extremos erosionados y patrón de fracturas en mosaico (ver figura 29 C). **E:** Vértebra dorsal con costra ferruginosa adherida. **F:** Escápula izquierda con márgenes redondeados, pérdida de la lámina escapular y con concreciones calcáreas nodulosas (flechas).

Meteorización y abrasión

La meteorización (*weathering*) es un proceso por el cual, los componentes originales (orgánicos e inorgánicos) son separados y destruidos por agentes físicos y químicos que actúan sobre el hueso *in situ*, tanto en superficie como en el interior del suelo (Behrensmeyer, 1978). En esta definición se excluyen los procesos de masticación, *trampling*, transporte fluvial y cambios geoquímicos debidos a la fosildiagénesis.

Para este trabajo se han creado cuatro estados de meteorización basados en el trabajo de Ryan *et al.* (2001), a partir de Behrensmeyer (1978), que son los siguientes:

Estado 0: sin señales de escamación o rotura.

Estado 1: superficie con fracturas paralelas o sub-paralelas a la estructura fibrosa. Los extremos de los huesos largos pueden estar rotos o abrasionados.

Estado 2: roturas paralelas o sub-paralelas que comienzan a penetrar en cavidades internas del hueso. Superficie escamada. Extremos profundamente erosionados o perdidos con arenisca infiltrada.

Estado 3: escamación en grandes superficies. La superficie preservada se observa rota y escamada, y los extremos fracturados o erosionados.

Se han analizado el estado de meteorización de 384 restos óseos de Basturs Poble, de los cuales el 58,5% estaba conservado en la arenisca gris y el 41,5% en el paleosuelo. En total, predominan ampliamente los huesos en estado 0 de meteorización (66,67%) y en mucha menor proporción los restos en estado 1 (24,5%). Restos en estado de meteorización más avanzado (estados 2 y 3) no alcanzan el 9% de los elementos analizados. En cuanto a la distribución de los estados por unidad estratigráfica, se observa un aumento de la proporción de restos más meteorizados en el paleosuelo. Así, los restos que presentan un estado 0 son ampliamente mayoritarios en la arenisca (60,23% en la arenisca y 39,76% en el paleosuelo); esta proporción tiende a equipararse en los restos en estado 1 (57,34% en la arenisca y 42,65% en el paleosuelo) y en el estado 2 (52,62% en la arenisca y 47,32% en el paleosuelo). Los pocos restos con un grado de meteorización severo (estado 3) se encontraban todos en el paleosuelo.

Los procesos sedimentológicos que implican transporte de sedimentos provocan el desgaste de huesos al producirse fricción entre estos y el sustrato por el que son arrastrados o las partículas que los acompañan. El resultado puede ser desde una ligera abrasión superficial hasta su pulimiento y exposición del hueso esponjoso (figura 38). Como en el caso de la meteorización, en este apartado se han creado cuatro categorías de abrasión (Ryan *et al.*, 2001) y se han contrastado con la zona donde se recolectaron los especímenes:

Estado 0: superficie prístina, sin abrasión. Comparable a la categoría sedimentológica

“muy angular a angular” de Fiorillo (1988).

Estado 1: bordes rotos redondeados y superficie pulida. Comparable a la categoría sedimentológica subangular.

Estado 2: bordes redondeados y superficie pulida con la textura original discernible. Comparable a la categoría supra-redondeada.

Estado 3: bordes extremadamente redondeados. Los procesos de los huesos son reconocibles como protrusiones. Superficie muy pulida. Comparable a la categoría redondeada.

De los 387 restos analizados, el 57,84% se recuperaron en la arenisca y el 42,14% en el paleosuelo. En conjunto, son mayoritarios los restos clasificados en el estado 0 (47,03%), seguidos por el estado 1 (39,28%), el estado 2 (11,89%) y finalmente por el estado 3 (1,81%). En cuanto a la distribución de estados en relación a las unidades estratigráficas, ocurre como con la meteorización, con un aumento de la proporción de huesos que presentan una mayor abrasión en el paleosuelo: así, huesos en estado 0 de abrasión, se han recuperado un 68,92% en la arenisca y un 31,08% en el paleosuelo; del estado 1, se igualan las proporciones (53,91% en la arenisca y 46,08% en el paleosuelo) y del estado 2, son mayoritarios en el paleosuelo (63,89%) contra los 36,1% de la arenisca. Los escasos restos con estado 3 de abrasión se encontraron en el paleosuelo.

Marcas superficiales

Las marcas en las superficies óseas pueden ser provocadas por diversos agentes biológicos, como hongos, raíces de plantas, invertebrados o por la acción de diferentes tipos de vertebrados. Entre las producidas por estos últimos, las más comunes son las marcas producidas por la acción de la dentición de carnívoros (ej. Fiorillo, 1991; Jacobsen, 1998; Rivera-Sylva *et al.*, 2012; DePalma *et al.*, 2013) y las ocasionadas por el pisoteo de los huesos (*trampling*) por parte de otros animales. Las primeras, ya sea por depredación o carroñeo, son muy difíciles de determinar debido a que varios procesos pueden dejar marcas similares a las que dejarían los dientes de un terópodo o un cocodrilo (figura 39). A diferencia de las marcas de *trampling*, las marcas causadas por dientes se observan como surcos relativamente profundos y con forma de U en sección, o simplemente como marcas de impactos redondeados o pinchazos aislados. En el caso de los depredadores dinosaurianos y los cocodrilos, los dientes son de reemplazamiento continuo y no están firmemente sujetos a las mandíbulas, por lo que se suelen encontrar dientes aislados asociados a carcasas de las presas potenciales. En Basturs Poble, tanto los dientes de terópodos como los de cocodrilos son muy escasos por lo que se reducen las posibilidades de que las posibles marcas observadas hayan sido causadas por carnívoros. Existen otras causas que explicarían la presencia

de marcas similares a mordiscos, como el enmascaramiento producido por el *trampling* o la manipulación en el campo o en el laboratorio de los huesos (el uso de herramientas puede dañar al resto óseo). En ocasiones, la acción de los depredadores se puede traducir en la fractura y posterior recicatrización del hueso afectado (Carpenter, 1998; Canudo *et al.*, 2005), aunque algunos autores consideran que las evidencias claras de depredación en restos óseos de hadrosaurios son escasas (DePalma *et al.*, 2013) y la mayoría de las fracturas óseas recicatrizadas se observan en las vértebras caudales y serían producto de una herida por pisoteo de miembros del mismo grupo (Tanke & Rothschild, 2014).

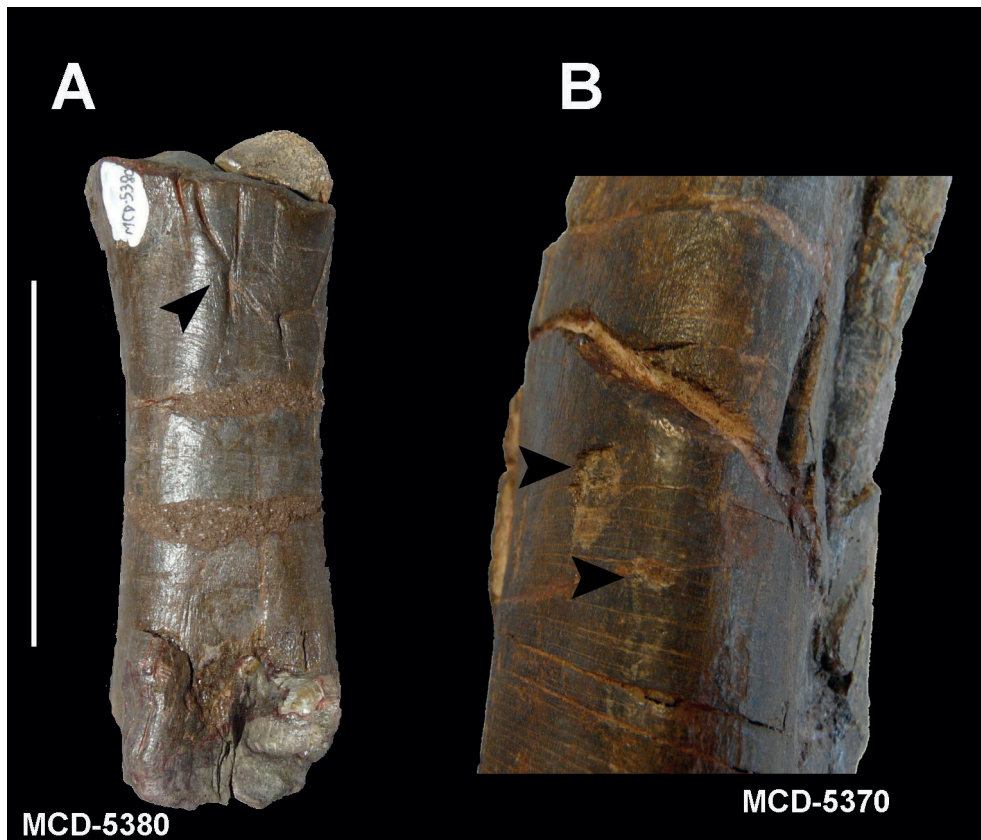


Figura 39. Posibles marcas de dientes de carnívoros. **A:** surcos presentes en un metatarsal y **B:** depresiones redondeadas en la diáfisis del fémur izquierdo MCD-5370 (ver figura 37 C)

Las marcas de *trampling* se producen cuando los huesos frescos sin tejido blando de un animal muerto sufren el aplastamiento por parte de otros individuos de la comunidad. Es un proceso instantáneo, no como la abrasión producida por partículas en las corrientes fluviales (Behrensmeyer *et al.*, 1986), y además afecta preferencialmente a áreas planas, redondeadas y/o convexas de huesos como los bordes de las extremidades. Normalmente se observan arañazos formando grupos de marcas superficiales y paralelas, oblicuas o perpendiculares al eje largo de los huesos, o simplemente como surcos aislados, en forma de V en sección transversal. En medios pantanosos o lacustres, los huesos largos presentan una reorientación de los ejes mayores sub-vertical o vertical debido al *trampling* (Martin, 1999).

En el yacimiento de Basturs Poble, las marcas de *trampling* no son claras, sin embargo se observa una preservación diferencial de algunos huesos largos y fracturas en mosaico (fracturas en sentido longitudinal y perpendicular al eje mayor de determinados huesos, figuras 36 B y 38 D). Esto nos hace pensar en la posibilidad de la presencia de otros animales que pisaban los huesos de los que habían muerto. La mayor parte de los huesos que presentan las posibles marcas de *trampling* se encuentran localizados en el paleosuelo, con lo que apoyaría la idea de que estuvieron expuestos durante un tiempo.

Otro tipo de marcas, como pueden ser las ocasionadas por paleopatologías en hadrosaurios y descritas por diversos autores (Tanke & Rothschild, 2014; Anné *et al.*, 2016; Bertozzo *et al.*, 2020) no se han identificado en los restos recuperados en Basturs Poble.

Encostramiento

En los restos de Basturs Poble se observan dos tipos de encostramientos minerales en su superficie: En primer lugar, algunos de los restos muestran una costra calcárea de color amarillo que en ocasiones adquiere un aspecto noduloso, formando pequeñas estructuras de morfología redondeada (figura 38 F). Este tipo de encostramiento es común en los restos conservados en el paleosuelo y se deben a la adhesión sobre la superficie ósea de los nódulos calcáreos de origen edáfico que conforman esta unidad estratigráfica (figura 18).

En más del 80% de los restos recuperados en Basturs Poble se observa la presencia de una característica costra ferruginosa de color granate, que en ocasiones cubre completamente el resto óseo, pero en la mayoría de casos únicamente cubre zonas determinadas (figura 38 E). Normalmente, la costra posee un grosor de menos de 1 mm, pero en ocasiones su grosor es mayor y puede estar fuertemente adherida a la superficie ósea. También puede encontrarse como una fina arcilla rojiza que envuelve la superficie del hueso (figura 35). Las costras ferruginosas se producen durante la fosildiagénesis por la adición de nuevos minerales en los intersticios entre las partículas que rellenan los elementos conservados (Fernández-López, 2000). Este tipo de encostramientos ferruginosos se han interpretado como el producto de procesos hidromórficos debidos a variaciones estacionales del nivel freático del agua que favorecen la precipitación de minerales de Fe y la formación de costras. Este tipo de variaciones del nivel freático son comunes en climas con variaciones estacionales que implican períodos húmedos y secos (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2000).

V- PALEOBIOLOGÍA

23. Ontogenia de los hadrosáuridos de Basturs Poble

Establecer el estadio ontogenético de un organismo extinto puede resultar problemático, pero es de importancia determinante para estudios que abarcan desde la sistemática y la taxonomía hasta la paleoecología y la evolución (Hone *et al.*, 2016). En dinosaurología, el estadio ontogenético de algunos especímenes ha sido objeto de interesantes y a veces apasionados debates, como por ejemplo la posición taxonómica de *Nanotyrannus lancensis* de la formación Hell Creek de América del Norte, considerado actualmente de forma mayoritaria como un *Tyrannosaurus rex* juvenil (Larson, 2013; Yun, 2015) o, en hadrosáuridos, la validez de géneros y especies como *Anatotitan copei*, del Maastrichtiense superior norteamericano, clasificado actualmente como un *Edmontosaurus* en un estadio ontogenético avanzado (Campioni & Evans, 2011). Para establecer la filogenia de un clado determinado, siempre se recomienda tener en cuenta únicamente caracteres de especímenes adultos, dada la considerable variación en la morfología ósea que se produce durante la ontogenia en la mayoría de los grupos de dinosaurios, en muchos casos, manteniendo los individuos más jóvenes caracteres plesiomórficos que pueden añadir confusión a los ya complejos estudios filogenéticos. Algunos estudios recientes identifican los caracteres más variables durante el desarrollo ontogénico de los hadrosáuridos para discriminar los que pueden ser útiles para análisis filogenéticos, independientemente de si se encuentran en individuos juveniles o adultos (Prieto-Márquez & Guenther, 2018; Wosik *et al.*, 2018).

Para establecer el estadio ontogénico en dinosaurios no avianos, clásicamente se han utilizado numerosos criterios que incluyen: el tamaño, el grado de fusión de los elementos óseos, la osteohistología, la textura de la superficie ósea, la madurez reproductiva o el desarrollo de características de dominio socio-sexual, como pueden ser cuernos o crestas (Hone *et al.*, 2016). Más complejo resulta el establecimiento de grupos de edad o de estadios ontogénicos más concretos. En la literatura es habitual encontrar términos como “adulto”, “subadulto”, “juvenil”, “polluelo (*nestling*)” o “embrión”, pero en pocas ocasiones resulta sencillo establecer un límite claro entre ellos. Además, hay que tener en cuenta que la madurez sexual, es decir cuando un dinosaurio no aviano tenía la capacidad de reproducirse, y la madurez ósea o somática se alcanzaban en momentos ontogenéticos diferentes, siendo la madurez ósea posterior a la sexual (Woodward *et al.*, 2015).

Hone *et al.* (2016) establecen una serie de definiciones para las diferentes categorías o estadios ontogénicos en dinosaurios que pueden resultar de utilidad. Así, un **adulto** sería un animal que además de haber alcanzado la madurez reproductiva, muestra características osteológicas e histológicas que indican que ha cesado su crecimiento rápido. Un **subadulto** combinaría características de un adulto y de un juvenil, careciendo de características típicamente adultas (por ejemplo, la presencia de *EFS* (ver sección histología ósea) u orna-

mentación plenamente desarrollada) pero presentando rasgos que no corresponden a la condición juvenil (por ejemplo, numerosos elementos óseos fusionados o tamaño grande de los huesos). Un **juvenil** se considera un animal que no muestra ningún signo inminente de madurez que lo pudiera situar como adulto o subadulto (por ejemplo, fusión esquelética escasa o nula, ornamentación poco desarrollada, LAGs escasos o inexistentes, etc.). Hone *et al.* (2016) agrupan dentro de esta última categoría ontogénica términos utilizados por otros autores como “polluelo”, “cría” o “neonato” (*hatchling, nestling, neonate*), pues representan tramos vitales muy cortos en la mayoría de los animales. Finalmente, un **embrión** es un espécimen conservado dentro de los límites de un huevo, representando un individuo que todavía no ha nacido. El término “**perinatal**” de Horner *et al.* (2001) también se considera válido, dada la dificultad que existe a veces para distinguir entre un embrión desarrollado y un animal acabado de nacer.

Tamaño de los huesos de Basturs Poble

Una primera aproximación al estadio ontogenético de los individuos conservados en Basturs Poble se puede realizar a través del tamaño de los huesos recuperados. Se ha establecido que en el yacimiento, muy probablemente, está representada una única especie de hadrosáurido (ver capítulo 17, descripción anatómica), confirmando estudios anteriores (Gaete, 2009; Fondevilla *et al.*, 2018a), por lo tanto es plausible considerar que las diferencias de tamaño de elementos óseos análogos, sean causadas por pertenecer a animales en diferentes estadios ontogénicos y no a causa de tratarse de taxones diferentes. En los elementos apendiculares recuperados en Basturs Poble se han detectado diferencias en la robustez de los huesos (huesos aproximadamente del mismo tamaño que presentan una mayor o menor robustez), pero se considera que estas diferencias se deben a variaciones intraespecíficas, como podría ser edades ligeramente diferentes o cierto dimorfismo sexual. Se ha sugerido que, en algunos grupos de dinosaurios, las hembras presentan esqueletos algo mayores y más robustos al igual que ocurre en algunas especies actuales de aves (Horner, 2000), aunque los criterios comúnmente utilizados para establecer dimorfismo sexual en dinosaurios deben ser tomados con máxima cautela (Mallon, 2017).

Se considera que, en general, las acumulaciones óseas paupiespecíficas de macrovertebrados como el *bonebed* de Basturs Poble, son el producto de una muerte en masa debida a algún tipo de fenómeno natural catastrófico, como puede ser una inundación, un incendio, una avalancha de cenizas volcánicas o un período de sequía extrema (Eberth *et al.*, 2007), por lo que los individuos representados en la acumulación pertenecen a una misma población o por lo menos a un mismo ecosistema. Incluso siendo acumulaciones de tipo atricial, estas pueden representar como máximo pocas decenas de años (Behrensmeyer,

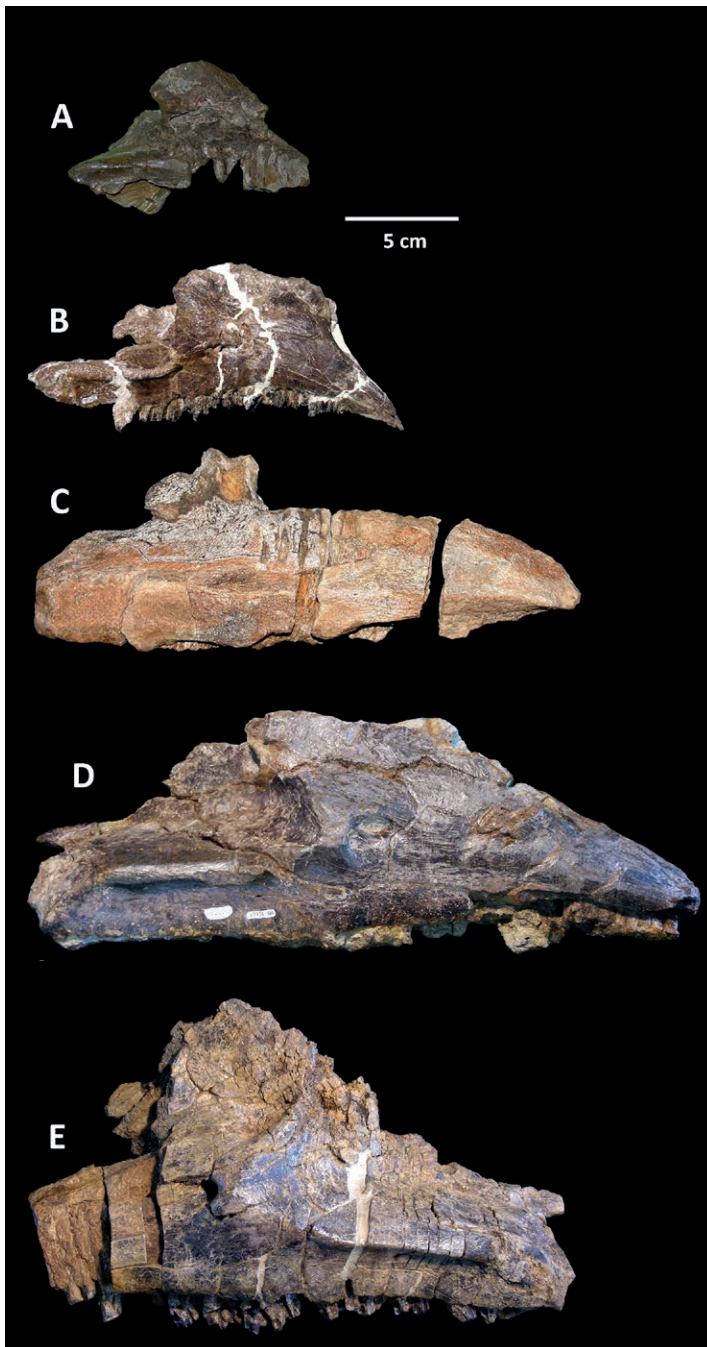
1978). Esto descartaría que los individuos representados en la acumulación hayan vivido circunstancias medioambientales excesivamente diferentes que pudieran influir en el tamaño de los huesos en individuos de la misma edad.

Elementos craneales: los pocos huesos del cráneo hallados en Basturs Poble, son de pequeño tamaño. El único **maxilar** casi completo (MCD-5099, figuras 21 A y 40; tabla 4) tiene una longitud anteroposterior de 115 mm, lo cual supone algo menos del doble que el maxilar perinatal del saurolofino *Maiasaura peeblesorum* YPM-PU 22400 descrito por Prieto-Márquez & Guenther (2018) y próximo a la mitad de la longitud del maxilar TMP 1983.64.3 del también saurolofino *Prosaurolophus maximus*, considerado como perteneciente a un individuo juvenil (Drysdale *et al.*, 2019). De hecho, maxilares de individuos juveniles de *Prosaurolophus maximus* pueden alcanzar los 253 mm, lo que supone un 220% de la longitud de MCD-5099. En una posición filogenética más próxima al hadrosáurido de Basturs Poble está el lambeosaurino asiático *Tsintaosaurus spinorhinus*, con un maxilar (K 28) que mide cerca de 315 mm (Young, 1958).

Taxon	Sigla	Formación	Edad	Tamaño (mm)	Ontogenia	Referencia
Serrat del Rostiar 1	MCD-4919	Tremp	Maastrichtiense inferior	386		Prieto-Márquez <i>et al.</i> , 2013
<i>Olorotitan arharensis</i>	AEHM 2/845	Tsagayan	Maastrichtiense superior	363		Godefroit <i>et al.</i> , 2012
<i>Charonosaurus jiyinensis</i>	GMH Hlj 178	Yuliangze	Maastrichtiense superior	357		Godefroit <i>et al.</i> , 2001
<i>Pararhabdodon isonensis</i>	IPS-36327	Tremp	Maastrichtiense superior	322	Subadulto	Prieto-Márquez <i>et al.</i> , 2013
<i>Tsintaosaurus spinorhinus</i>	K 28	Grupo Wangshi	Campaniense	312		Young, 1958
<i>Prosaurolophus maximus</i>	TMP 2016.37.1	Bearpaw	Campaniense superior	253	Juvenil	Drysdale <i>et al.</i> , 2019
Lambeosaurinae indet. (Euroda Nord)	MCD-5090	Tremp	Maastrichtiense superior	240		Prieto-Márquez <i>et al.</i> , 2013
Euroda Nord	MCD-5090	Tremp	Maastrichtiense superior	235		Prieto-Márquez <i>et al.</i> , 2013
<i>Prosaurolophus maximus</i>	TMP 1983.64.3	Bearpaw	Campaniense superior	223	Juvenil	Drysdale <i>et al.</i> , 2019
<i>Edmontosaurus annectens</i>	LACM-23504	Hell Creek	Maastrichtiense superior	189	Juvenil	Prieto-Márquez, 2014
<i>Canardia garonnensis</i>	MDE-Ma3-16	Marnes d'Auzas	Maastrichtiense superior	169		Prieto-Márquez <i>et al.</i> , 2013
BASTURS POBLE	MCD-5099	Tremp	Maastrichtiense inferior	115		
<i>Maiasaura peeblesorum</i>	YPM-PU 22400	Two Medicine	Campaniense	60	Perinatal	Prieto-Márquez & Guenther, 2018
<i>Saurolophus angustirostris</i>	MPC-D100/764	Nemegt	Maastrichtiense inferior a medio	20,6	Perinatal	Dewaele <i>et al.</i> , 2015

Tabla 4. Medidas (longitud antero-posterior en mm) de maxilares de diferentes especies de hadrosáuridos, incluyendo el maxilar más completo de Basturs Poble (MCD-5099), el maxilar MCD-5090 del yacimiento de Euroda Nord y el maxilar MCD-4919 del yacimiento Serrat del Rostiar 1, muy próximo a Basturs Poble. Se indica el desarrollo ontogénico cuando está establecido por los autores.

Por lo que respecta a los lambeosaurinos de Iberoarmórica (figura 40, tabla 4), *Pararhabdodon isonensis* considerado un sub-adulto por Serrano *et al.* (2020), presenta un maxilar (IPS-36327) de 322 mm, mucho mayor que MCD-5099 (Prieto-Márquez *et al.*, 2013). El maxilar MCD-5090 hallado en el yacimiento de Euroda Nord, al Norte de la población de Sant Romà d'Abella (Isona i Conca Dellà) y atribuido a Lambeosaurinae indet. (Prieto-Márquez *et al.*, 2013) mide cerca de 240 mm, situándose en una posición intermedia. El maxilar más completo de *Canardia garonnensis* (MDE-Ma3-16) es de tamaño pequeño, conservando una longitud de 169 mm (Prieto-Márquez *et al.*, 2013), sugiriendo una condición juvenil si se atiende únicamente a su tamaño. Finalmente, es especialmente destacable el maxilar MCD-4919, recuperado en el yacimiento de Serrat del Rostiar 2, localizado a menos de un kilómetro al oeste de Basturs Poble y en niveles estratigráficos equivalentes. Ha



lado atribuido a *Pararhabdodon isonensis* (Prieto-Márquez *et al.*, 2013) y a *Tsintaosaurini* indet. (Prieto-Márquez *et al.*, 2019). A pesar de no estar completo, comparando sus proporciones con el maxilar IPS-36327 de la localidad tipo de *Pararhabdodon isonensis*, se puede deducir una longitud de cerca de 385 mm para MCD-4919, siendo más del triple de la longitud de MCD-5099. La proximidad geográfica de ambos yacimientos, su equivalencia estratigráfica, así como la proximidad taxonómica de ambos elementos, sugiere que MCD-4919 podría representar un individuo adulto de la misma especie que MCD-5099.

Figura 40. Maxilares del Cretácico superior de Iberoarmórica. **A:** Maxilar derecho (MCD-5099) de Basturs Poble; **B:** Maxilar derecho de *Canardia garonnensis* (MDE-Ma3-16) de la Formación Marnes d’Auzas, Maastrichtiense superior de los Petites Pyrénées; **C:** Maxilar derecho MCD-5090 de Hadrosauridae indet. Yacimiento de Euroda Nord, situado en la parte superior de la Unidad Roja Inferior o Formación Talarn. Maastrichtiense superior de Isona i Conca Dellà; **D:** Maxilar derecho de *Pararhabdodon isonensis* (IPS-36327). Yacimiento Sant Romà d’Abella (Isona i Conca Dellà). Parte superior de la Unidad Roja Inferior o Formación Talarn; **E:** Maxilar izquierdo de *Tsintaosaurini* indet. (MCD-4919) del yacimiento Serrat del Rostiar 1 (Isona i Conca Dellà). Parte inferior de la Unidad Roja Inferior o Formación Conques. Maastrichtiense inferior. B,C,D y E: Prieto-Márquez *et al.* (2013).

El **yugal** casi completo MCD-5100 recuperado en Basturs Poble (figuras 21 D, 34 y 41

C; tabla 5), presenta una longitud anteroposterior de 95 mm, tratándose de un hueso de tamaño pequeño. Restos de hadrosauroideos considerados juveniles, presentan yugales mayores, como es el caso de *Kazaklambia convincens* del Santoniense de Kazajistán con un yugal de unos 145 mm de longitud (Bell & Brink, 2013), aunque otros yugales correspondientes a individuos perinatales son mucho más pequeños, presentando una longitud de menos de la mitad de MCD-5100 (42 mm en *Maiasaura peeblesorum* y algo más de 20 mm en *Saurolophus angustirostris*. Prieto-Márquez & Guenther, 2018; Dewaele *et al.* 2015). El registro finicretácico iberoarmoricano ha proporcionado de momento pocos restos completos de yugales (figura 41), siendo destacable únicamente el yugal MPZ99/667 de *Blasisaurus canudoi* (Cruzado-Caballero *et al.*, 2010) y que con una longitud de 158 mm también pertenece a un individuo de tamaño pequeño, aunque mayor que el de Basturs Poble.

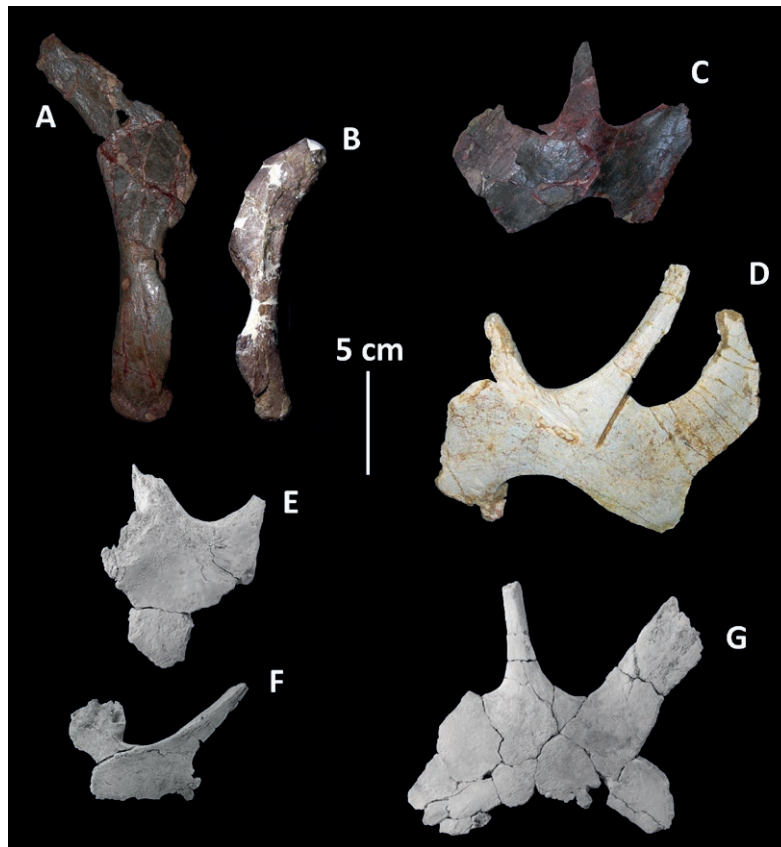


Figura 41. Cuadrados y yugales del Cretácico superior iberoarmoricano. **A:** Cuadrado derecho de Basturs Poble (MCD-5278); **B:** Cuadrado izquierdo de *Canardia garonnensis* (MDE-Ma3-17) de la Formación Marnes d’Auzas, Maastrichtiense superior de los Petites Pyrénées; **C:** Yugal derecho de Basturs Poble (MCD-5100); **D:** Yugal izquierdo de *Blasisaurus canudoi* (MPZ 99/667) del yacimiento Blasi 1 (Arén). Formación Arén, Maastrichtiense superior; **E:** Fragmento de yugal izquierdo de Lambeosaurinae indet. (MPZ2007/1884) del yacimiento Blasi 4 (Arén). Formación Conques, Maastrichtiense superior; **F:** Fragmento de yugal izquierdo (MPZ 2011/01) de *Arenysaurus ardevoli* del yacimiento Blasi 3 (Arén). Formación La Posa, Maastrichtiense superior; **G:** Fragmento de yugal derecho de Lambeosaurinae indet. (MPZ2007/1885) del yacimiento Blasi 5 (Arén). Formación Conques, Maastrichtiense superior. B: Prieto-Márquez *et al.* (2013); D: Cruzado-Caballero *et al.* (2010); E y G: Cruzado-Caballero (2012); F: Cruzado-Caballero *et al.* (2013).

Taxon	Sigla	Formación	Edad	Tamaño (mm)	Ontogenia	Referencia
<i>Parasaurolophus walkeri</i>	ROMP-4578	Dinosaur Park	Campaniense	237		Lull & Wright, 1942
<i>Olorotitan arharensis</i>	AEHM 2/845	Tsagayan	Maastrichtiense superior	221		Godefroit <i>et al.</i> , 2012
<i>Prosaurolophus maximus</i>	TMP 1983.64.3	Bearpaw	Campaniense superior	215		Drysdale <i>et al.</i> , 2019
<i>Charonosaurus jiyinensis</i>	CUST JV1251-57	Yuliangze	Maastrichtiense superior	190		Godefroit <i>et al.</i> , 2001
<i>Blasisaurus canadai</i>	MPZ99/667	Areniscas de Arén	Maastrichtiense superior	158,08		Cruzado-Caballero <i>et al.</i> , 2010
<i>Kazaklambia convincens</i>	PIN 2230/1	Dabrazinskaya Svita	Santoniense	145	Juvenil	Bell & Brink, 2013
BASTURS POBLE	MCD-5100	Tremp	Maastrichtiense inferior	95		
<i>Maiasaura peeblesorum</i>	YPM-PU 22400	Two Medicine	Campaniense superior	42	Perinatal	Prieto-Márquez & Guenther 2018
<i>Saurolophus angustirostris</i>	MPC-D100/764	Nemegt	Maastrichtiense inferior a medio	>20,2	Perinatal	Dewaele <i>et al.</i> , 2015

Tabla 5. Medidas (longitud anteroposterior en mm) de yugales de diferentes especies de hadrosáuridos, incluyendo el maxilar MCD-5100 de Basturs Poble. Se indica el desarrollo ontogénico cuando está establecido por los autores.

La altura (medida dorsoventral) del **cuadrado** de Basturs Poble (MCD-5278) es de 198 mm (figuras 21 E y 41 A; tabla 6). Aunque se trata de un elemento relativamente grande, es ligeramente menor que los cuadrados de individuos considerados juveniles, como los que forman parte de los esqueletos parciales TMP 1998.50.1 y TMP 1983.64.3 del saurolofino de América del Norte *Prosaurolophus maximus*, que presentan cuadrados de 215 y 212 mm respectivamente (Drysdale *et al.*, 2019). MCD-5278 triplica la altura del perinatal de *Maiasaura peeblesorum* (Prieto-Márquez & Guenther, 2018). También es mayor que el cuadrado del juvenil *Kazaklambia convincens* (Bell & Brink, 2013) y que el del lambeosaurino iberoarmórico *Canardia garonnensis* (Prieto-Márquez *et al.*, 2013), que en este elemento también presenta proporciones juveniles.

Taxon	Sigla	Formación	Edad	Tamaño (mm)	Ontogenia	Referencia
<i>Tsintaosaurus spinorhinus</i>	K 68	Grupo Wangshi	Campaniense	332		Young, 1958
<i>Hypacrosaurus altispinus</i>	GSC-8501	Horseshoe Canyon	Campaniense	310		Lull & Wright, 1942
<i>Corythosaurus casuarius</i>	AMNH-5240	Dinosaur Park	Campaniense	305		Lull & Wright, 1942
<i>Lambeosaurus lambei</i>	GSC-8703	Dinosaur Park	Campaniense	295		Lull & Wright, 1942
<i>Parasaurolophus walkeri</i>	ROMP-4578	Dinosaur Park	Campaniense	280		Lull & Wright, 1942
<i>Prosaurolophus maximus</i>	TMP 1998.50.1	Bearpaw	Campaniense superior	215	Juvenil	Drysdale <i>et al.</i> , 2019
<i>Prosaurolophus maximus</i>	TMP 1983.64.3	Bearpaw	Campaniense superior	212	Juvenil	Drysdale <i>et al.</i> , 2019
BASTURS POBLE	MCD-5278	Tremp	Maastrichtiense inferior	198		
<i>Kazaklambia convincens</i>	PIN 2230/1	Dabrazinskaya Svita	Santoniense	150	Juvenil	Bell & Brink, 2013
<i>Canardia garonnensis</i>	MDE-Ma3-17	Marnes d'Auzas	Maastrichtiense superior	129		Prieto-Márquez <i>et al.</i> , 2013
<i>Maiasaura peeblesorum</i>	YPM-PU 22400	Two Medicine	Campaniense superior	61	Perinatal	Prieto-Márquez & Guenther 2018

Tabla 6. Medidas (altura dorsoventral en mm) de cuadrados de diferentes especies de hadrosáuridos, incluyendo el cuadrado MCD-5278 de Basturs Poble. Se indica el desarrollo ontogénico cuando está establecido por los autores.

Blanco *et al.* (2015a) realizan un estudio que incluye un análisis multivariante de 16 **dentarios** de hadrosáuridos del Cretácico superior del Sur de los Pirineos, incorporando restos recuperados en yacimientos del sinclinal de Tremp, del sinclinal de Àger, de la zona de Blasi (Ribagorza aragonesa) y de las proximidades de Tous (Valencia). En el estudio se incluyen 6 dentarios de Basturs Poble (MCD-4945; MCD-4946; MCD-4963; MCD-5007; MCD-5008 y MCD-5096) y concluye que se pueden establecer 3 morfotipos diferentes, de los cuales 2 estarían presentes en Basturs Poble. El primero correspondería al dentario de mayor tamaño del yacimiento, MCD-5007 y el segundo a los dentarios de tamaño pequeño, presentando una longitud anteroposterior próxima a la mitad de la de los otros dos morfotipos. Blan-

co *et al.* (2015a) concluyen que en Basturs Poble hay representadas dos especies diferentes de hadrosáuridos, presentando una de ellas enanismo insular. No obstante, Fondevilla *et al.* (2018a) consideran que los dentarios de Basturs Poble encajan perfectamente dentro de la variabilidad intraespecífica de una sola especie de hadrosáurido. La variedad morfológica y de tamaño que presentan estos elementos se debe a la variación ontogénica y a deformaciones producidas durante su historia tafonómica.

El mayor dentario de Basturs Poble (figura 23 A, tabla 7) presenta una longitud antero-posterior estimada de 340 mm, aunque los restos fragmentarios MCD-5108a y MCD-4779 pertenecen a dentarios que podrían haber superado los 400 mm (Fondevilla *et al.*, 2018a). Los más reducidos presentan longitudes de 175 mm (MCD-4744) y 170 mm (MCD-4963).

Taxon	Sigla	Formación	Edad	Tamaño (mm)	Ontogenia	Referencia
<i>Prosaurolophus maximus</i>	CMN 8894	Bearpaw	Campaniense superior	437		Prieto-Márquez <i>et al.</i> , 2006
<i>Hypacrosaurus stebingeri</i>	MOR 549	Two Medicine	Campaniense	347		Prieto-Márquez <i>et al.</i> , 2006
<i>Brachylophosaurus canadensis</i>	MOR 1071	Judith River	Campaniense superior	325		Prieto-Márquez <i>et al.</i> , 2006
<i>Maiasaura peeblesorum</i>	OTM F138	Two Medicine	Campaniense	288		Prieto-Márquez <i>et al.</i> , 2006
<i>Arenysaurus ardevoli</i>	MPZ 2008/258	Tremp	Maastrichtiense superior	270		Pereda-Suberbiola <i>et al.</i> , 2009
Les Llaus	IPS-29920	Tremp	Maastrichtiense superior	255		Prieto-Márquez <i>et al.</i> , 2006
<i>Prosaurolophus maximus</i>	TMP 1998.50.1	Bearpaw	Campaniense superior	237	Juvenil	Drysdale <i>et al.</i> , 2019
BASTURS POBLE	MCD-5007	Tremp	Maastrichtiense inferior	225		
<i>Corythosaurus casuarius</i>	CMN 876	Dinosaur Park	Campaniense	206		Prieto-Márquez <i>et al.</i> , 2006
<i>Blasisaurus canudoi</i>	MPZ 99/665	Arenisca de Arén	Maastrichtiense superior	200		Cruzado-Caballero <i>et al.</i> , 2010
La Solana (València)	MGUV 2200	Sierra Perenchiza	Maastrichtiense superior	140		Company <i>et al.</i> , 1998
BASTURS POBLE	MCD-4945	Tremp	Maastrichtiense inferior	133		
BASTURS POBLE	MCD-4743	Tremp	Maastrichtiense inferior	130		
BASTURS POBLE	MCD-4744	Tremp	Maastrichtiense inferior	125		
Barranc de Torrebilles 4	MCD-5059	Tremp	Maastrichtiense superior	125		Prieto-Márquez <i>et al.</i> , 2013
Cassagnau 2	MDE-Cas2-248	Marnes d'Auzas	Maastrichtiense superior	96		Laurent (2003)
<i>Maiasaura peeblesorum</i>	YPM-PU 22400	Two Medicine	Campaniense	49	Perinatal	Prieto-Márquez & Guenther, 2018
<i>Hypacrosaurus stebingeri</i>	RTPM 87.79.226	Two Medicine	Campaniense	43	Embriónico	Horner & Currie, 1994

Tabla 7. Medidas en mm de la longitud de la hilera dental de los dentarios de diferentes hadrosáuridos (para fines comparativos se ha tomado esta medida, puesto que gran parte de los dentarios no se encuentran enteros). Se incluyen algunos dentarios representativos de Basturs Poble (MCD-5007, MCD-4945, MCD-4743 y MCD-4744), así como dentarios hallados en otros yacimientos de la Formación Tremp de los Pirineos sur-centrales, como Les Llaus (dentario que fue el holotipo de *Koutalisaurus kohlerorum*), y Barranc de Torrebilles 4.

Los mayores **fémures** (tabla 8) de Basturs Poble son MCD-5011 y MCD-5107, con una longitud máxima de 745 y 725 mm respectivamente, próximos al fémur de *Arenysaurus ardevoli* MPZ2007/711 (figura 42), con 711 mm de longitud (Cruzado-Caballero *et al.*, 2013). Estos fémures son menores que ejemplares considerados subadultos como el saurolofino *Edmontosaurus* CMNH 10178 de 910 mm de longitud (Wosik *et al.*, 2018) o el lambeosaurino *Hypacrosaurus stebingeri* (MOR 553) con 870 mm de longitud (Horner & Currie, 1994). Los fémures prácticamente completos más pequeños de Basturs Poble (MCD-4702, MCD-4729 y MCD-5369) presentan longitudes que varían entre los 420 y los 438 mm. Estas medidas son inferiores a las de fémures de especímenes de hadrosáuridos considerados juveniles, como *Nipponosaurus sachaliensis*, *Edmontosaurus* y *Maiasaura peeblesorum* (Suzuki *et al.*, 2004; Wosik *et al.*, 2018; Horner *et al.*, 2000).

Taxon	Sigla	Formación	Edad	Tamaño (mm)	Ontogenia	Referencia
<i>Shantungosaurus giganteus</i>	GMV 1780-10	Xingezhuang y Hongtuya	Campaniense medio a superior	1650	Adulto	Xing <i>et al.</i> , 2014
<i>Magnapaulia laticaudus</i>	LACM 17715	El Gallo	Campaniense	1232	Adulto	Prieto-Márquez <i>et al.</i> , 2012
<i>Saurolophus angustirostris</i>	PIN 551-8	Nemegt	Maastrichtiense inferior a medio	1200	Adulto	Maryanska & Osmolska, 1984
<i>Olorotitan arharensis</i>	AEHM 2/845	Tsagayan	Maastrichtiense superior	1100	Adulto	Godefroit <i>et al.</i> , 2012
<i>Tsintaosaurus spinorhinus</i>	IVPP V725-1083	Grupo Wangshi	Campaniense	1083	Adulto	Serrano <i>et al.</i> , 2020
<i>Corythosaurus casuarius</i>	AMNH-5240	Dinosaur Park	Campaniense	1080		Lull & Wright, 1942
<i>Hypacrosaurus altispinus</i>	GSC-8501	Horseshoe Canyon	Campaniense	1074		Lull & Wright, 1942
<i>Hypacrosaurus stebingeri</i>	MOR 549	Two Medicine	Campaniense	1050	Adulto	Horner & Currie, 1994
<i>Maiasaura peeblesorum</i>	MOR-005A	Two Medicine	Campaniense superior	1000	Adulto	Horner <i>et al.</i> , 2000
<i>Adynomosaurus arcanus</i>	MCD-7111	Tremp	Maastrichtiense inferior	938		Prieto-Márquez <i>et al.</i> , 2019
<i>Edmontosaurus</i>	CMNH 10178	Hell Creek	Maastrichtiense superior	910	Sub-adulto	Wosik <i>et al.</i> , 2018
<i>Hypacrosaurus stebingeri</i>	MOR 553	Two Medicine	Campaniense	870	Sub-adulto	Horner & Currie, 1994
<i>Pararhabdodon isonensis</i>	MCD-8730	Tremp	Maastrichtiense superior	803	Sub-adulto	Serrano <i>et al.</i> , 2020
BASTURS POBLE	MCD-5011	Tremp	Maastrichtiense inferior	745		
BASTURS POBLE	MCD-5107	Tremp	Maastrichtiense inferior	725		
<i>Arenysaurus ardevoli</i>	MP22007/711	Tremp	Maastrichtiense superior	711		Cruzado-Caballero <i>et al.</i> , 2013
<i>Charonosaurus jiyainensis</i>	CUST.JIII1232	Yuliangze	Maastrichtiense superior	705		Godefroit <i>et al.</i> , 2001
<i>Maiasaura peeblesorum</i>	MOR-0055A	Two Medicine	Campaniense superior	680	Subadulto	Horner <i>et al.</i> , 2000
<i>Hypacrosaurus stebingeri</i>	MOR 35	Two Medicine	Campaniense	600	Juvenil	Horner & Currie, 1994
Lambeosaurinae indet. (Els Nerets)	MCD-4698	Tremp	Maastrichtiense inferior	630		Conti <i>et al.</i> , 2020
<i>Edmontosaurus</i>	LACM 23504	Hell Creek	Maastrichtiense superior	567	Late juvenil	Wosik <i>et al.</i> , 2018
Lambeosaurinae indet. (Els Nerets)	MCD-7033	Tremp	Maastrichtiense inferior	560		Casanovas <i>et al.</i> , 1985a
<i>Nipponosaurus sachaliensis</i>	UHR 6590	Grupo Yezo Superior	Santonense-Campaniense	535	Juvenil	Suzuki <i>et al.</i> , 2004
<i>Maiasaura peeblesorum</i>	MOR-005JV	Two Medicine	Campaniense superior	500	Late juvenile	Horner <i>et al.</i> , 2000
BASTURS POBLE	MCD-4702	Tremp	Maastrichtiense inferior	438		
BASTURS POBLE	MCD-4729	Tremp	Maastrichtiense inferior	431		
BASTURS POBLE	MCD-5369	Tremp	Maastrichtiense inferior	420		
<i>Maiasaura peeblesorum</i>	YPM-PU 22472	Two Medicine	Campaniense superior	180	Early juvenile	Horner <i>et al.</i> , 2000
<i>Hypacrosaurus stebingeri</i>	MOR 548-(F1, F2 y F3)	Two Medicine	Campaniense	168, 195, 235	Nestling	Horner & Currie, 1994
<i>Edmontosaurus cf. annectens</i>	UCMP 128181	Hell Creek	Maastrichtiense superior	148	Late nestling	Wosik <i>et al.</i> , 2018
<i>Maiasaura peeblesorum</i>	YPM-PU 22400	Two Medicine	Campaniense superior	138	Perinatal	Prieto-Márquez & Guenther 2018
<i>Hypacrosaurus stebingeri</i>	4 siglas	Two Medicine	Campaniense	62,5 a 84	Embriónico	Horner & Currie, 1994
<i>Maiasaura peeblesorum</i>	YPM-PU 22432	Two Medicine	Campaniense superior	70	Early nestling	Horner <i>et al.</i> , 2000
<i>Saurolophus angustirostris</i>	MPC-D100/764	Nemegt	Maastrichtiense inferior a medio	43,5	Perinatal	Dewaele <i>et al.</i> , 2015

Tabla 8. Medidas en mm de la longitud total de los fémures de diferentes hadrosáuridos. Se incluyen algunos de los fémures más completos de la colección de Basturs Poble (MCD-5011, MCD-5107, MCD-4702, MCD-4729 y MCD-5369), así como los recuperados en otros yacimientos de los Pirineos sur-centrales, como Els Nerets, Sant Romà d'Abella (*Pararhabdodon isonensis*) y Costa de les Solanes (*Adynomosaurus arcanus*).



Figura 42. Fémures de Hadrosáuridos de iberoarmóica. A: Fémur izquierdo MCD-4729 de Basturs Poble; B: Fémur derecho MCD-5369 de Basturs Poble; C: Fémur derecho de Lambeosaurinae indet. (MCD-7033) del yacimiento de Els Nerets (Tremp). Unidad Gris o Formación La Posa. Maastrichtiense inferior; D: Fémur derecho de Lambeosaurinae indet. (MCD-4698) del yacimiento de Els Nerets (Tremp). Unidad Gris o Formación La Posa. Maastrichtiense inferior; E: Fémur izquierdo MCD-5011 de Basturs Poble; F: Fémur derecho

MPZ2007/711 de *Arenysaurus ardevoli* del yacimiento Blasi 3 (Arén). Formación La Posa, Maastrichtiense superior; G: Fémur derecho MCD-8730 de *Pararhabdodon isonensis*, del yacimiento Sant Romà d'Abella (Isona i Conca Dellà). Parte superior de la Unidad Roja Inferior o Formación Talarn. Maastrichtiense superior; H: Fémur derecho de *Adynomosaurus arcanus* del yacimiento Costa de les Solanes (Isona i Conca Dellà). Parte inferior de la Unidad Roja Inferior o Formación Conques. Maastrichtiense inferior. C y D: Conti et al. (2020); F: Cruzado-Caballero (2012); G: Serrano et al. (2020); H: Prieto-Márquez et al. (2019).

El fémur de *Pararhabdodon isonensis* (figura 42 G) tiene una longitud de 803 mm (Serrano et al., 2000), siendo menor que los fémures subadultos de *Edmontosaurus* e *Hypacrosaurus stebingeri*, con 910 y 870 mm respectivamente (Wosik et al., 2018; Horner & Currie, 1994). El fémur de *Adynomosaurus arcanus* (Prieto-Márquez et al. 2019), es el mayor de los hallados en el Cretácico superior del dominio iberoarmórico (figura 42 H) con 938 mm de longitud máxima, siendo ligeramente mayor que el fémur de *Edmontosaurus* subadulto CMNH 10178 descrito por Wosik et al. (2018). El fragmento de epífisis proximal de Basturs Poble (MCD-4742, figura 38 B) podría corresponder a un fémur ligeramente mayor.

Las mayores **tibias** (tabla 9, figura 43) recuperadas en Basturs Poble, presentan longitudes máximas de 710 mm (MCD-4958) y 701 mm (MCD-4728), (figuras 27 C y 43 E), siendo algo mayores que las tibias de *Prosaurolophus maximus* (TMP 2016.37.1) e *Hypacrosaurus stebingeri* (MOR-355-8-26-5-8), considerados juveniles (Drysdale et al., 2018; Horner & Currie, 1994). Las tibias de *Pararhabdodon isonensis* y *Adynomosaurus arcanus* son sensiblemente mayores (Serrano et al., 2020; Prieto-Márquez et al., 2019), aunque el fragmento distal de tibia MCD-5109 de Basturs Poble (figura 43 B), presenta una anchura intermaleolar de 206 mm, próxima a la anchura de *Pararhabdodon isonensis*, con 237 mm (Serrano et al., 2020) y *Adynomosaurus arcanus* con 204 mm (Prieto-Márquez et al., 2019). Para el fragmento distal de tibia MCD-5109, Fondevilla et al., (2018a) infieren una longitud tibial total de 940 mm.

Taxon	Sigla	Formación	Edad	Tamaño (mm)	Ontogenia	Referencia
<i>Shantungosaurus giganteus</i>	GMV 1780-11	Shanyang	Campaniense	1430	Adulto	Xing et al., 2014
<i>Saurolophus angustirostris</i>	PIN-551-8	Nemegt	Maastrichtiense inferior a medio	1200	Adulto	Maryanska & Osmolska, 1984
<i>Olorotitan arharensis</i>	AEHM 2/845	Tsagaan Svita	Maastrichtiense	1100	Adulto	Godefroit et al., 2012
<i>Hypacrosaurus stebingeri</i>	MOR 355-8-25-5-4	Two Medicine	Campaniense	1060	Adulto	Horner & Currie, 1994
<i>Corythosaurus casuaris</i>	AMNH-5240	Dinosaur Park	Campaniense	1000	Adulto	Lull & Wright, 1942
<i>Lambeosaurus lambei</i>	GSC-8703	Dinosaur Park	Campaniense	1000	Adulto	Lull & Wright, 1942
<i>Hypacrosaurus altispinus</i>	GSC-8501	Horseshoe Canyon	Maastrichtiense inferior	995	Adulto	Lull & Wright, 1942
<i>Adynomosaurus arcanus</i>	MCD-7112	Tremp	Maastrichtiense inferior	875		Prieto-Márquez et al., 2019
<i>Pararhabdodon isonensis</i>	MCD-8731	Tremp	Maastrichtiense superior	832		Serrano et al., 2020
BASTURS POBLE	MCD-4958	Tremp	Maastrichtiense inferior	710		
BASTURS POBLE	MCD-4728	Tremp	Maastrichtiense inferior	701		
<i>Prosaurolophus maximus</i>	TMP 2016.37.1	Bearpaw	Campaniense superior	655	Juvenil	Drysdale et al., 2019
<i>Hypacrosaurus stebingeri</i>	MOR 355-8-26-5-8	Two Medicine	Campaniense	600	Juvenil	Horner & Currie, 1994
<i>Charonosaurus jiyinensis</i>	CUST JIII1230	Yuliangze	Maastrichtiense superior	548		Godefroit et al., 2001
<i>Nipponosaurus sachalinensis</i>	UHR 6590	Grupo Yezo Superior	Santonense-Campaniense	502	Juvenil	Suzuki et al., 2004
<i>Edmontosaurus annectens</i>	LACM-23504	Hell Creek	Maastrichtiense superior	509	Juvenil	Prieto-Márquez, 2014
BASTURS POBLE	MCD-4799	Tremp	Maastrichtiense inferior	394		
BASTURS POBLE	MCD-5106	Tremp	Maastrichtiense inferior	385		
<i>Hypacrosaurus stebingeri</i>	MOR 548-(T1, T2 y T3)	Two Medicine	Campaniense	140, 180 y 220	Nestling	Horner & Currie, 1994
<i>Edmontosaurus cf. annectens</i>	UCMP 128181	Hell Creek	Maastrichtiense superior	136	Late nestling	Wosik et al., 2018
<i>Maiaasura peeblesorum</i>	YPM-PU 22400	Two Medicine	Campaniense	124	Perinatal	Prieto-Márquez & Guenther, 2018
<i>Hypacrosaurus stebingeri</i>	RTMP 87.79.(113 a 115); MOR 562	Two Medicine	Campaniense	66 a 81	Embrionario	Horner & Currie, 1994
<i>Saurolophus angustirostris</i>	MPC-D100/764	Nemegt	Maastrichtiense inferior a medio	37,1	Perinatal	Dewaele et al., 2015

Tabla 9. Medidas en mm de la longitud total de las tibias de diferentes hadrosáuridos. Se incluyen algunas de las tibias más completas de la colección de Basturs Poble (MCD-4958, MCD-4728, MCD-4799 y MCD-5106), así como las recuperadas en otros yacimientos de los Pirineos sur-centrales, como Sant Romà d'Abella (*Pararhabdodon isonensis*) y Costa de les Solanes (*Adynomosaurus arcanus*).

Las tibias completas más pequeñas de Basturs Poble están próximas a los 400 mm (MCD-5106, 385 mm y MCD-4799, 394 mm) siendo notablemente menores que las tibias juveniles de *Nipponosaurus sachaliensis*, *Hypacrosaurus stebingeri* o *Prosaurolophus maximus* (Suzuki *et al.*, 2004; Horner & Currie, 1994; Drysdale *et al.*, 2019), pero mucho mayores que las de perinatales de *Hypacrosaurus stebingeri*, *Edmontosaurus cf. annectens* o *Maiasaura peeblesorum* (Horner & Currie, 1994; Wosik *et al.* 2018; Prieto-Márquez & Guenther, 2018).



Figura 43. Tibias de hadrosáuridos del Cretácico superior de Iberoarmórica. **A:** Extremo distal de tibia derecha de Hadrosauridae? (BLA5/92) del yacimiento Blasi 5 (Arén). Formación Conques, Maastrichtiense superior; **B:** Extremo distal de tibia derecha (MCD-5109) de Basturs Poble; **C:** Tibia izquierda (MCD-7112) de *Adynomosaurus arcanus*. Yacimiento de Costa de les Solanes (Isona i Conca Dellà), parte inferior de la Unidad Roja Inferior o Formación Conques. Maastrichtiense inferior; **D:** Tibia derecha (MCD-8731) de *Pararhabdodon isonensis*. Yacimiento Sant Romà d'Abella, parte superior de la Unidad Roja Inferior, Maastrichtiense superior; **E:** Tibia izquierda (MCD-4958) de Basturs Poble; **F:** Tibia izquierda (MCD-5106) de Basturs Poble; **G:** Tibia izquierda de Hadrosauridae indet. del yacimiento La Solana (Tous). Maastrichtiense. A: Cruzado-Caballero (2012); C: Prieto-Márquez *et al.* (2019); D: Serrano *et al.* (2020); G: Company *et al.* (2009).

Los **húmeros** (tabla 10, figura 44) de Basturs Poble más completos varían entre 423 mm (MCD-4825) y 296 mm (MCD-4846), medidas que son cercanas a húmeros de individuos de hadrosáuridos considerados juveniles como TMP 2016.37.1 de *Prosaurolophus maximus* (Drysdale *et al.*, 2019) o GMH Hlj 143 de *Charonosaurus jiyinensis* (Godefroit *et al.*, 2001). La longitud del robusto húmero de *Pararhabdodon isonensis* IPS SRA 15 (figura 44 D) se estima (está incompleto) en 543 mm, próximo a húmeros de individuos considerados adultos como los lambeosaurinos de la Formación Dinosaur Park de Canadá, *Corythosaurus*

casuarius AMNH-5338 y *Lambeosaurus lambei* GSC-8703 (Lull & Wright, 1942). El húmero de *Canardia garonnensis* (figura 44 J) presenta unas dimensiones menores que cualquiera de los fémures de Basturs Poble. De *Adynomosaurus arcanus* únicamente se conserva el extremo distal del húmero derecho (MCD-7120, figura 44 C) y muestra proporciones próximas a las de *Pararhabdodon isonensis*.



Figura 44. Húmeros del Cretácico superior de Iberoarmórica. **A:** Húmero izquierdo de Basturs Poble (MCD-4706); **B:** Húmero izquierdo de Basturs Poble (MCD-5009); **C:** Extremo distal de húmero derecho (MCD-7120) de *Adynomosaurus arcanus*. Yacimiento de Costa de les Solanes (Isona i Conca Dellà), parte inferior de la Unidad Roja Inferior o Formación Conques. Maastrichtiense inferior; **D:** Húmero izquierdo (IPS SRA 15) de *Pararhabdodon isonensis*. Yacimiento de Sant Romà d'Abella (Isona i Conca Dellà), parte superior de la Unidad Roja Inferior o Formación Talarn. Maastrichtiense superior; **E:** Húmero izquierdo (MCD-6691) de *Lambeosaurinae* indet. Yacimiento de Els Nerets (Tremp), Unidad Gris o Formación La Posa, Maastrichtiense inferior; **F:** Húmero derecho (MPZ2008/336) de *Arenysaurus ardevoli*. Yacimiento Blasi 3 (Arén), Formación La Posa. Maastrichtiense superior. **G:** Fragmento de húmero izquierdo (BLA1/196) de Euhadrosauridae indet. Yacimiento de Blasi 1 (Arén), Formación Arén, Maastrichtiense superior; **H:** Fragmento de húmero derecho (BLA 2b/2) de Euhadrosauridae indet. Yacimiento Blasi 2b (Arén), Formación La Posa, Maastrichtiense superior; **I:** Fragmento de húmero izquierdo (BLA5/8) de Euhadrosauridae indet. Yacimiento Blasi 5 (Arén), Formación Conques, Maastrichtiense superior; **J:** Húmero izquierdo (MDE-Ma3-20) de *Canardia garonnensis*. Formación Marnes d'Auzas, Maastrichtiense superior de los Petites Pyrénées. C: Prieto-Márquez *et al.*, 2019; D: Prieto-Márquez *et al.* (2006); E: Conti *et al.* (2020); F: Pereda-Suberbiola *et al.* (2009). G, H e I: Company *et al.*, 2015; J: Prieto-Márquez *et al.* (2013).

Taxon	Sigla	Formación	Edad	Tamaño (mm)	Ontogenia	Referencia
<i>Shantungosaurus giganteus</i>	GMV 1780-6	Xingezhuang y Hongtuya	Campaniense medio a superior	958		Xing <i>et al.</i> , 2014
<i>Olorotitan arharensis</i>	AEHM 2/845	Tsagayan	Maastrichtiense superior	615		Godefroit <i>et al.</i> 2012
<i>Saurolophus angustirostris</i>	PIN 551-8	Nemegt	Maastrichtiense inferior a medio	600		Maryanska & Osmolska, 1984
<i>Corythosaurus casuaris</i>	AMNH-5338	Dinosaur Park	Campaniense	545		Lull & Wright, 1942
<i>Pararhabdodon isonensis</i>	IPS SRA 15	Tremp	Maastrichtiense superior	543		Prieto-Márquez <i>et al.</i> , 2006
<i>Lambeosaurus lambei</i>	GSC-8703	Dinosaur Park	Campaniense	520		Lull & Wright, 1942
<i>Hypacrosaurus altispinus</i>	GSC-8501	Horseshoe Canyon	Campaniense	510		Lull & Wright, 1942
BASTURS POBLE	MCD-4825	Tremp	Maastrichtiense inferior	423		
Lambeosaurinae indet. (Els Nerets)	MCD-6691	Tremp	Maastrichtiense inferior	420		Conti <i>et al.</i> , 2020
<i>Prosaurolophus maximus</i>	TMP 2016.37.1	Bearpaw	Campaniense superior	400	Juvenil	Drysdale <i>et al.</i> , 2019
BASTURS POBLE	MCD-4706	Tremp	Maastrichtiense inferior	363 (incompleto)		
<i>Charonosaurus jiyainensis</i>	CUST JVIII 1247	Yuliangze	Maastrichtiense superior	345		Godefroit <i>et al.</i> , 2001
<i>Arenosaurus ardevoli</i>	MPZ2008/336	Tremp	Maastrichtiense superior	300 (incompleto)		Pereda-Suberbiola <i>et al.</i> , 2009
BASTURS POBLE	MCD-4846	Tremp	Maastrichtiense inferior	296		
<i>Edmontosaurus annectens</i>	LACM-23504	Hell Creek	Maastrichtiense superior	295	Juvenil	Prieto-Márquez, 2014
<i>Charonosaurus jiyainensis</i>	GMH Hlj 143	Yuliangze	Maastrichtiense superior	254	Juvenil	Godefroit <i>et al.</i> , 2001
<i>Maisaura peeblesorum</i>	YPM-PU 22400	Two Medicine	Campaniense superior	76,3	Perinatal	Prieto-Márquez & Guenther, 2018
<i>Saurolophus angustirostris</i>	MPC-D100/764	Nemegt	Maastrichtiense inferior a medio	31,8	Perinatal	Dewaele <i>et al.</i> , 2015

Tabla 10. Medidas en mm de la longitud total de los húmeros de diferentes hadrosáuridos. Se incluyen algunos de los húmeros más completos de la colección de Basturs Poble (MCD-4825, MCD-4706 y MCD-4846), así como el recuperado en el yacimiento de Els Nerets.

Grado de fusión ósea

El grado de fusión ósea de los elementos axiales de Basturs Poble es, en general baja. El arco neural MCD-4891 (figura 45 B) pertenece a una vértebra dorsal, que para los tamaños generales de los restos de Basturs Poble, se puede considerar grande. No obstante, no se encuentra fusionado al centro vertebral y las facetas articulares de los pedicelos muestran una superficie rugosa y estriada, típica de elementos no fusionados. Todas las vértebras sacras recuperadas en el yacimiento son de tamaño pequeño y presentan características similares. Las más pequeñas (cerca de 40 mm de longitud antero-posterior), están representadas por 8 registros; son vértebras aisladas que presentan un marcado achatamiento dorso-ventral y un canal neural ancho, siendo estas dos características típicamente juveniles (figura 45 C). En todos los casos, las superficies articulares inter-vertebrales son rugosas y estriadas indicando una fusión incompleta. Las superficies articulares para los arcos neurales también muestran característica de fusión incompleta (son rugosas y estriadas). En tres casos, los restos corresponden a vértebras fusionadas algo mayores (figuras 25 A y 45 A), En estos fragmentos de sinsacro, como máximo se observan tres vértebras fusionadas. El arco neural aislado MCD-4840 (figura 46) pertenece a una vértebra sacra mucho mayor, aunque las superficies de fusión con el centro vertebral también presentan la morfología típica de la fusión incompleta. La costilla sacra MCD-4880 (figura 25 C) también se halla aislada y muestra superficies de fusión rugosas y estriadas.

El pequeño tamaño de las vértebras sacras de Basturs Poble, así como su escaso grado de fusión, contrasta notablemente con el sacro casi completo de *Pararhabdodon isonensis* del yacimiento de Sant Romà d'Abella (IPS SRA 24), formado por 8 grandes vértebras fusionadas, incluyendo la última vértebra dorsal y la primera vértebra caudal (Casanovas *et al.*, 1999a; Prieto-Márquez *et al.*, 2006). IPS SRA 24 tiene una longitud cercana a los 550 mm (Fondevilla *et al.*, 2018a) y pertenece a un individuo considerado sub-adulto (Serrano *et al.*,

2020).

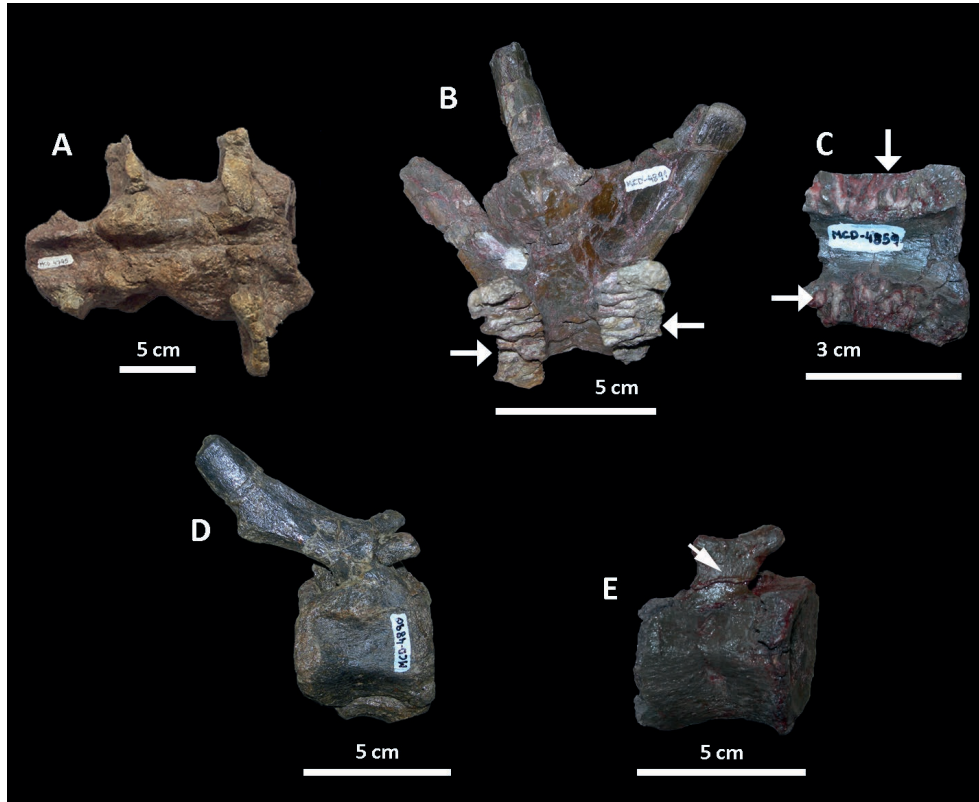


Figura 45. Grado de osificación de los elementos axiales de Basturs Poble. **A:** Fragmento de sacro MCD-4745 en vista dorsal. Está formado por la fusión de tres vértebras. **B:** Arco neural de vértebra dorsal (MCD-4891) en vista posteroventral. Se aprecian los pedicelos con las superficies de contacto con el centro vertebral presentando un aspecto rugoso y estriado. **C:** Centro vertebral sacro MCD-4859. Presenta superficies rugosas indicativas de fusión incompleta en las zonas de contacto con el arco neural (flechas) y con las vértebras adyacentes. **D:** Vértebra caudal posterior (MCD-4890) que muestra una fusión completa entre el centro vertebral y el arco neural. **E:** Vértebra caudal (MCD-4911) que muestra una fusión parcial entre el centro vertebral y el arco neural. Ambos elementos se encuentran ligeramente separados, estando la separación rellena de arenisca (flecha).

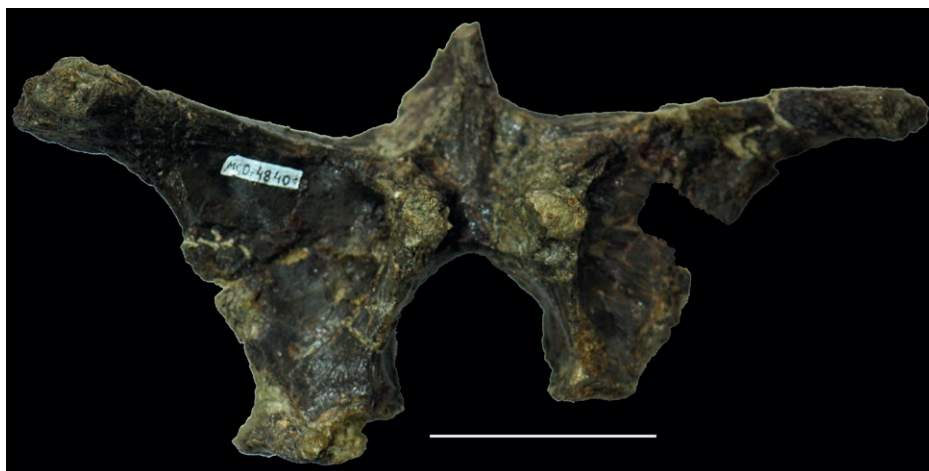


Figura 46. Arco neural sacral MCD-4840. Se trata del mayor elemento sacral del yacimiento de Basturs Poble. Escala: 50 mm.

Las vértebras caudales (figuras 24 E, F y G; 30; 37 D) son los elementos óseos más numerosos de Basturs Poble. En la enorme mayoría de casos, estos restos consisten en centros vertebrales aislados y fragmentos de arcos neurales, lo que sugiere una fusión escasa de estos elementos. No obstante, se han conservado centros vertebrales caudales pequeños con el arco neural fusionado y centros vertebrales relativamente grandes con pedicelos que poseen superficies estriadas que indican un bajo grado de fusión.

Histología ósea

Los huesos de todos los vertebrados tienen los mismos componentes básicos. A nivel molecular, la composición del hueso es la misma en un dinosaurio que en cualquier otro vertebrado extinguido o actual (Chinsamy-Turan, 2005). Se trata de un tejido conectivo especializado compuesto por un material calcificado extracelular (la matriz ósea) y tres tipos de células: osteocitos (se encuentran entre las capas de matriz ósea), osteoclastos (grandes células implicadas en la remodelación del tejido óseo), y osteoblastos que son las células que sintetizan y secretan los componentes orgánicos de la matriz (Mescher, 2018). Estas últimas, depositan una fase orgánica compuesta principalmente por colágeno. El colágeno, organizado en fibras, forma una estructura en el espacio extracelular en el cual se deposita una fase inorgánica (cristales de hidroxapatita), formando la matriz ósea. Los osteocitos, o células óseas, se localizan dentro de esta matriz ósea. Una vascularización más o menos amplia aporta soporte metabólico a estas células. La distribución y tipo de vasos sanguíneos se relaciona con las tasas de crecimiento del hueso (Chinsamy-Turan, 2005).

Si seccionamos un hueso largo (figura 47) veremos, por un lado un tipo de hueso compacto que forma la corteza o capa exterior del hueso y por otro, hueso esponjoso o canceloso, localizado en su interior, alrededor de la cavidad medular y las epífisis (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Mescher, 2018; Chinsamy-Turan, 2005). En animales de crecimiento rápido, el hueso compacto está formado principalmente por matriz ósea altamente vascularizada conocida como tejido fibrolamelar. En zonas de crecimiento más lento, como alrededor de los vasos sanguíneos, se deposita tejido lamelar, menos vascularizado. La remodelación secundaria del hueso, con formación de osteones secundarios, produce hueso harvesiano que se forma principalmente en la parte más interna del hueso y se expande progresivamente hacia el exterior durante la ontogenia.

El estudio de la paleohistología ósea, es una herramienta ampliamente utilizada para el estudio de diversos aspectos paleobiológicos de los vertebrados fósiles, especialmente los dinosaurios. Los primeros estudios que mencionan aspectos de la estructura interna de huesos de dinosaurios datan de la segunda mitad del siglo XIX (por ejemplo, Quekett, 1849; Mantell, 1850; Owen, 1859) y desde entonces esta subdisciplina de la dinosaurología

se ha convertido en fundamental para el estudio paleobiológico de este clado de arcosaurios (Chinsamy-Turan, 2005). Nopcsa & Heidsieck (1933) fueron pioneros en la utilización de métodos histológicos para distinguir estadios ontogénicos en los dinosaurios. Ricqlès (1976) fue el primero en establecer que el hueso compacto de los dinosaurios estaba formado principalmente por tejido óseo fibrolamelar con una alta vascularización, que indica crecimiento rápido y una densa remodelación secundaria (hueso harvesiano), contrastando con los huesos de reptiles y anfibios actuales, que se caracterizan por huesos con tejido lamelar-zonal de crecimiento lento y poco vascularizados. Esto llevó a la interpretación de considerar a los dinosaurios como animales de tasas metabólicas elevadas, posiblemente endotérmicos. No obstante, estudios posteriores desaconsejan utilizar los datos histológicos de dinosaurios para deducir el metabolismo de estos animales, puesto que el hueso con textura de tipo fibrolamelar se encuentra en diversos grupos de vertebrados, incluyendo animales ectotérmicos como tortugas y cocodrilos (Chinsamy-Turan, 2005).

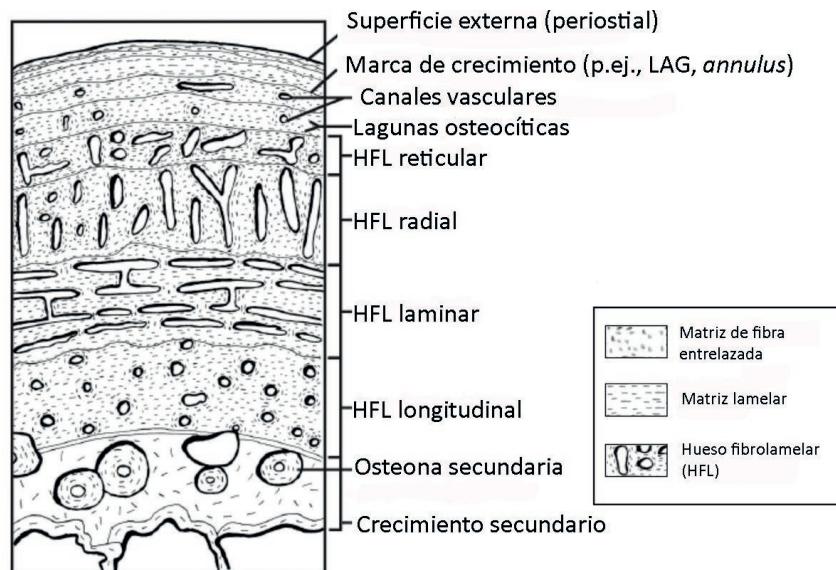


Figura 47. Esquema de la estructura de la corteza (o córtex) de un hueso largo de dinosaurio en sección transversal. Se aprecian algunos de los elementos y texturas que se mencionan en el texto. Modificado de Bailleul et al. (2019).

El modelo de crecimiento óseo de los dinosaurios se aproxima al que se observa en mamíferos o aves, con un crecimiento rápido. No obstante, Campbell (1966) y Reid (1981) identificaron en los dinosaurios zonas de crecimiento rápido limitados por momentos de ralentización o detención del crecimiento óseo derivando en una estructura que se conoce como **hueso zonal**. En la mayoría de las ocasiones, las detenciones o ralentizaciones del crecimiento óseo implican la deposición de una fina capa de hueso lamelar de crecimiento lento o *LAG* (*line of arrested growth*, figura 48). El hueso zonal indicaría un crecimiento cíclico, de manera comparable a reptiles y anfibios actuales. El hueso fibrolamelar zonal se ha denominado “típicamente dinosauriano” (Padian & Horner, 2004) puesto que se ob-

serva en numerosos clados de dinosaurios (Chinsamy-Turan, 2005). La presencia de LAGs ha propiciado los estudios de esqueletocronología consistente en establecer la edad de los dinosaurios a través del conteo de ciclos. No obstante, el modelo ofrece una amplia diversidad, con dinosaurios que muestran hueso azonal, es decir, sin líneas de crecimiento (por ejemplo, Chinsamy, 1995; Slowiak *et al.*, 2020), así como animales endotérmicos que poseen hueso zonal (Köhler *et al.*, 2012).

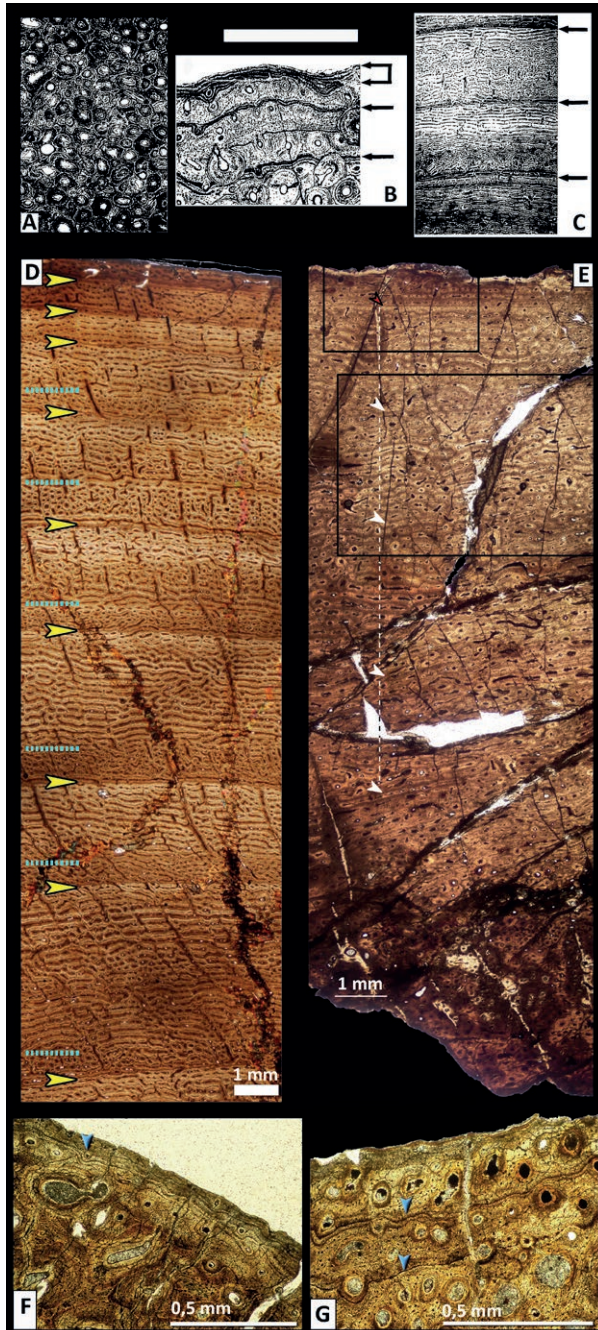


Figura 48. A: Sección transversal de un metacarpiano de *Hypacrosaurus stebingeri* con desarrollo de un sistema harvesiano en la parte más interna de la corteza ósea (escala: 1 mm.). B: Sección transversal de una escápula de *Hypacrosaurus stebingeri* en la que se observan dos LAGs (flechas individuales) y la presencia de un EFS (flechas agrupadas) en la zona más externa del hueso (escala: 1 mm.). C: Sección transversal de una porción de la corteza ósea en una tibia de *Hypacrosaurus stebingeri* donde se aprecian tres LAGs (flechas) que separan zonas de hueso fibrolamelar (escala: 4,5 mm.). D: Sección transversal de una tibia de *Maiasaura peeblesorum* donde se observa una clara ciclicidad en el desarrollo del hueso. Las flechas amarillas indican la posición de los LAGs y las líneas azules discontinuas muestran la zona de cambio desde una vascularidad predominantemente reticular (post-LAG) a una vascularidad de tipo plexiforme. En la zona más externa del hueso (parte superior de la fotografía) se aprecia la presencia de un EFS, a partir de la última flecha. E: Sección transversal de la tibia de *Pararhabdodon isonensis* (MCD-8731), donde se observa un crecimiento continuo y la presencia de ciclos (las flechas indican la línea de osteonas que separa cada ciclo). La flecha roja muestra el único LAG presente en la sección. La parte más interna del hueso, adyacente a la cavidad medular, muestra remodelación secundaria. F: Sección transversal de la costilla MPZ2013/364 (de la Formación Tresp de la zona de Serraduy del Pon – Beranuy, Huesca) donde se aprecia la presencia de un EFS en la periferia del hueso. G: Presencia de dos LAGs en la costilla MPZ2013/364. A, B y C: Horner *et al.* (1999); D: Woodward *et al.* (2015); E: Serrano *et al.* (2020); F y G: Company *et al.* (2015).

formación Tresp de la zona de Serraduy del Pon – Beranuy, Huesca) donde se aprecia la presencia de un EFS en la periferia del hueso. G: Presencia de dos LAGs en la costilla MPZ2013/364. A, B y C: Horner *et al.* (1999); D: Woodward *et al.* (2015); E: Serrano *et al.* (2020); F y G: Company *et al.* (2015).

El estadio ontogénico de un individuo se puede establecer por esqueletocronología (contaje de *LAGs*) y por el tipo de tejido. En términos generales, los huesos largos de dinosaurios juveniles presentan tejido óseo de crecimiento rápido e intenso con una alta vascularización. Durante el crecimiento activo, los canales vasculares están abiertos en la superficie del hueso, mientras que durante el crecimiento pausado (deposición de un *LAG*) están cerrados. El primer *LAG* se deposita dentro del primer año de vida durante la estación desfavorable. No obstante, la ciclicidad en el crecimiento no se evidencia únicamente por la presencia de *LAGs*, sino que a veces viene dada simplemente por el desarrollo de diferentes tipos de tejido fibrolamelar que indican diferentes velocidades de crecimiento.

El remodelaje en forma de osteonas secundarias (sistemas harvesianos, figura 48 A) es poco común en juveniles y, cuando está presente, se localiza en la parte más interna del hueso cortical (Horner *et al.*, 2000; Chinsamy-Turan, 2005). El grado de remodelación se incrementa durante la ontogenia. Sander (2000) y Sander *et al.* (2006) muestran que el espacio o zonas entre dos anillos de crecimiento se hace más estrecho durante la ontogenia, representando un descenso de la tasa de crecimiento. Así, las zonas son más gruesas en la parte interna del hueso (en fases ontogenéticas iniciales) y se hacen progresivamente más estrechas hacia la región externa, con el incremento de edad. Cuando el dinosaurio llega a su madurez somática y detiene su crecimiento rápido, se deposita hueso lamelar, de formación lenta, separado por *LAGs* próximos entre sí. Este tipo de tejido óseo que denota un crecimiento lento o residual se conoce como sistema externo fundamental (*external fundamental system, EFS*, figura 48) o capa circunferencial eterna (*outer circumferential layer, OCL*). Lo mismo ocurre en mamíferos y aves (Ponton, 2004; Turvey *et al.*, 2005; Köhler *et al.*, 2012). Esta estructura se forma tarde en la vida después de la consecución de la madurez sexual; es, por tanto, indicativa de estadio adulto (Horner *et al.*, 2000; Sander, 2000; Chinsamy-Turan, 2005; Sander *et al.*, 2006).

Por lo tanto, y como resumen, en general se puede establecer la madurez ontogénica de un hueso de dinosaurio a través de su histología según los siguientes parámetros: Los huesos de individuos que no han alcanzado la madurez somática, muestran una cavidad medular relativamente pequeña; remodelación escasa con formación de pocas osteonas secundarias (poco o nulo tejido harvesiano) y circunscrita a la parte más interna de la corteza ósea; predominio del tejido fibrolamelar de crecimiento rápido; vasos sanguíneos abiertos al exterior del periostio; desarrollo de pocos *LAGs* o ciclos de crecimiento y ausencia de capa externa de hueso de crecimiento lento (*EFS*). Durante la ontogenia, aumenta el tamaño de la cavidad medular, la remodelación y la formación de tejido harvesiano se expande y aumenta el número de *LAGs* o ciclos de crecimiento. En la etapa madura, el crecimiento se ralentiza y suele desarrollarse la capa externa de hueso de crecimiento lento (*EFS*).

El esquema general presentado hasta aquí ofrece una serie de variaciones y excepciones que pueden dificultar la interpretación ontogénica de las características histológicas: La tasa de formación del hueso puede ser muy variable, estando significativamente afectada por condiciones ambientales, según el elemento esquelético o por la edad (Starck & Chinsamy, 2002). La ciclicidad del crecimiento óseo puede desarrollarse de manera diferente en distintos huesos de un mismo individuo, pudiendo mostrar un número diferente de ciclos, puesto que la propia morfología ósea condicionaría su forma de crecimiento (Horner *et al.*, 1999). También hay que tener en cuenta que la remodelación ósea creciente durante la ontogenia puede obliterar los ciclos iniciales de crecimiento (Chinsamy-Turan, 2005), por lo que lo óptimo es muestrear elementos óseos de individuos en diferentes estadios de desarrollo ontogénico. Algunos estudios muestran un crecimiento continuo (no zonal) en algunos ornitópodos, de la misma manera que ocurre en saurópodos, lo que indicaría un crecimiento continuo (Chinsamy, 1995; Chinsamy *et al.*, 2012; Slowiak *et al.*, 2020; Serrano *et al.*, 2020, figura 48 E). También se ha observado que algunos individuos considerados adultos no muestran desarrollo de la capa externa de crecimiento lento (Vanderven *et al.*, 2014) e incluso poseen vasos sanguíneos que alcanzan la superficie externa del periostio. El desarrollo de LAGs y ciclos de crecimiento se asocia habitualmente a ciclicidad anual como respuesta biológica a cambios asociados a la estacionalidad (Köhler *et al.*, 2012), aunque también se ha sugerido que otras condiciones ambientales pueden tener un impacto determinante en las tasas de crecimiento óseo, la formación de ciclos y bandas de crecimiento lento e incluso el grosor de los LAGs (Chinsamy *et al.*, 2019).

Fondevilla *et al.* (2018a) realizaron un estudio de la histología ósea de diversos elementos óseos del yacimiento de Basturs Poble. Para ello seccionaron 9 tibias y 5 fémures de diferentes tamaños, por la parte media de la diáfisis cuando fue posible. En estudios paleohistológicos se recomienda usar fémures y tibias porque, teniendo en cuenta las variaciones indicadas anteriormente, se considera que son los huesos que presentan una estructura histológica más apropiada sobretodo para esqueletocronología (Horner *et al.*, 1999; Chinsamy-Turan, 2005). Se recomienda especialmente la tibia, puesto que el fémur puede presentar alteraciones de crecimiento asociadas al desarrollo del cuarto trocánter. Además, la tibia es uno de los elementos óseos mejor representados en Basturs Poble, habiéndose recuperado tibias de diversos tamaños.

Las tibias pequeñas de Basturs Poble, con tamaños que varían entre 390 y 450 mm (MCD-4784, MCD-4886, MCD-4986 y MCD-5109) muestran características juveniles, tales como ausencia de EFS, una cavidad medular pequeña, matriz ósea predominantemente de tipo fibrolamelar plexiforme, con hueso fibrolamelar reticular en la parte interna, y con algunos vasos sanguíneos alcanzando la superficie externa del periostio (figura 49 A y B). Presentan cavidades erosivas de reabsorción y osteones secundarios de remodelación en

la parte más interna de la matriz. También se observan cambios abruptos del tipo de tejido que indican el paso de una tasa crecimiento lento a una tasa de crecimiento rápido (figura 49 B). Estos cambios no constituyen *LAGs* sino que podrían corresponder a los cambios vasculares localizados (*Localized vascular changes, LVCs*) de Woodward (2019), identificados en *Maiasaura peeblesorum*. Los *LVCs* suelen aparecer antes del primer *LAG* y muestran una frecuencia muy variable en diferentes individuos. No se considera que tengan periodicidad anual y serían debidos a diferentes causas de estrés (enfermedades, inanición) en los individuos más jóvenes y que presentan una mayor mortalidad en *Maiasaura peeblesorum* (Woodward *et al.*, 2015; Woodward, 2019). A diferencia de los *LAGs*, Woodward (2019) desaconseja la utilización de *LVCs* para estudios esquelocronológicos.

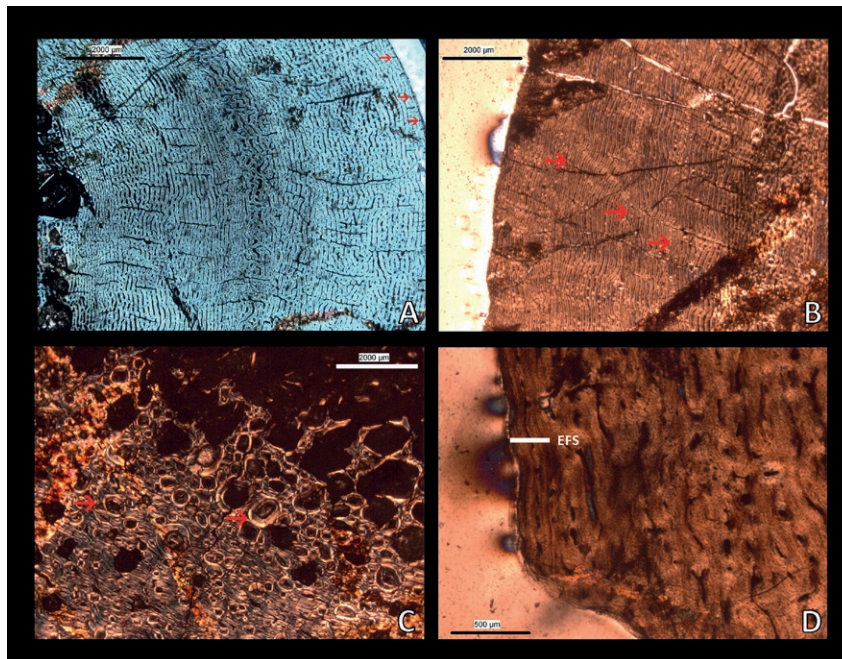


Figura 49. Características histológicas de los restos óseos de Basturs Poble. **A:** Sección transversal de la tibia MCD-4986 donde se aprecia una textura fibrolamelar predominantemente plexiforme, pero con zonas que muestran diferentes grados de organización que pueden representar diferentes ciclos. La parte más interna de la corteza ósea (izquierda de la fotografía) muestra evidencias de remodelación erosiva. La parte externa muestra vasos vasculares abiertos al exterior (flechas). **B** Sección transversal de la corteza ósea de la tibia MCD-4728 donde se observan zonas de crecimiento separadas por líneas de ciclicidad (flechas). No existe formación de *EFS*. **C:** Zona interna de la corteza ósea de la tibia MCD-4918 en la que se aprecia una importante remodelación con la formación de osteonas secundarias y sistema harvesiano. **D:** Parte externa de la corteza ósea de la tibia MCD-5109 en al que se puede apreciar la formación de un *EFS* en la periferia ósea.

Las tibias de tamaño intermedio (MCD-4719 y MCD-4728, 550 y 720 mm) muestran una histología correspondiente a individuos más maduros: la cavidad medular es relativamente pequeña; la remodelación está más desarrollada, con osteonas secundarias más abundantes, pero aún restringidos a las partes interior y media de la corteza ósea. MCD-4728 no presenta *EFS*, pero MCD-4719 muestra en su margen externo, el desarrollo de una zona con canales vasculares casi exclusivamente longitudinales, lo que indicaría un descenso de la

tasa de crecimiento y la inminente formación de un *EFS*. En la tibia MCD-4728 se identifican cinco marcas de crecimiento y en MCD-4719, seis. Fondevilla *et al.* (2018a) consideran que MCD-4728 es la tibia de un individuo sub-adulto, mientras que MCD-4719 pertenecería a un adulto joven. Al igual que la tibia MCD-4728, el fémur MCD-5011 presenta características de individuo sub-adulto.

Las tibias MCD-4920 y 4918, con longitudes de 550 y 600 mm presentan una remodelación ósea más extendida, con osteonas secundarias obliterando la zona interna de la corteza ósea (figura 49 C), y alcanzando en algunas ocasiones la superficie externa del hueso. La cavidad medular está expandida. La zona más externa de la corteza ósea está formada por tejido poco vascularizado, con vasos sanguíneos longitudinales y *LAGs* muy próximos que forman un *EFS*. En MCD-4920 y MCD-4918 se observan 12 y 14 ciclos de crecimiento. Todas estas características se consideran habitualmente como pertenecientes a huesos de individuos adultos. El fémur MCD-4723 (600 mm) también presenta una cavidad medular ancha y una remodelación extendida, aunque no presenta *EFS*.

MCD-5109 (figura 43 B), es el extremo distal de una tibia que podría haber medido unos 940 mm de longitud total (estimación en Fondevilla *et al.*, 2018a). La sección estudiada de este hueso es más distal en relación a las anteriores. Además, presenta un estado de conservación deficiente. No obstante se puede observar que la mayor parte de la matriz ósea está formada por sistema harvesiano de remodelación. La parte externa de la corteza ósea está formada por tejido lamelar en el que se identifican dos *LAGs*, formando un *EFS* (figura 49 D). Se han podido contabilizar un total de 12 ciclos de crecimiento y se considera como perteneciente a un adulto.

Serrano *et al.* (2020), realizan un estudio de la histología de la tibia (MCD-8731) de *Pararhabdodon izonensis* del yacimiento de Sant Romà d'Abella y encuentran similitudes importantes con la histomorfología de los huesos de Basturs Poble: en ambos casos hay una ciclicidad en el tejido óseo delimitada por *LVCs* y también la presencia de *LAGs* circunscritos únicamente al periostio, formados por anillos lamelares (figura 48 E). *Pararhabdodon* muestra un tejido óseo menos organizado y una vascularidad dominada por canales longitudinales que prevalece a lo largo de la corteza ósea, cambiando a un tejido más organizado en el periostio. Serrano *et al.* (2020) consideran que los restos óseos de *Pararhabdodon izonensis* pertenecen a un individuo subadulto e interpretan la configuración del tejido óseo de este hadrosáurido como una adaptación a la insularidad. Esta adaptación consistiría en un crecimiento lento pero continuo, hasta alcanzar un tamaño corporal muy grande. Este tipo de adaptación se ha documentado en aves insulares y se relaciona a una producción de crías mayores y de mejor calidad en ambientes con baja presión debida a depredadores, como se cree que sería la isla iberoarmoricana, donde los restos de terópodos son escasos

y mayoritariamente pertenecientes a especies de tamaño pequeño (Vila *et al.*, 2016; Fondevilla *et al.*, 2019; Sellés *et al.*, 2021).

Otra adaptación a la insularidad descrita en dinosaurios del archipiélago europeo del Cretácico superior, consiste en la reducción de tamaño corporal, dando lugar a animales de edad adulta con tamaño “enano”. Esta adaptación, que sigue la Ley de Foster o “regla insular” de los mamíferos insulares (Foster, 1964), se ha documentado en el saurópodo *Magyarosaurus dacus*, del Maastrichtiense de Rumanía (Stein *et al.*, 2010), en el hadrosauroideo *Telmatosaurus transsylvanicus*, también del Maastrichtiense de Rumanía (Weishampel *et al.*, 1991, Weishampel *et al.*, 1993), y posiblemente en el hadrosauroideo *Tetyhadros insularis* del Campaniense-Maastrichtiense de Italia (Dalla Vecchia, 2009). En el Cretácico terminal del dominio iberoarmórico se ha descrito enanismo en hadrosáuridos (Company *et al.* 2015), a partir de restos de huesos largos datados como Maastrichtiense superior que, además de presentar un tamaño pequeño, muestran una cavidad medular grande en relación al grosor del hueso cortical, que presenta una intensa remodelación harvesiana, presencia de diversos anillos de crecimiento y desarrollo de un EFS en el margen exterior del hueso (figura 48 F y G).

Cruzado-Caballero *et al.* (2015), estudian la neuroanatomía de *Arenysaurus ardevoli* encontrando algunas características de estadio ontogénico subadulto, mientras que las características osteológicas serían típicas de un estadio adulto. Hipotetizan que esta mezcla puede ser debida a un cierto grado de enanismo en esta especie.

El tamaño de los huesos de Basturs Poble, así como el grado de fusión de los elementos axiales, y las características histológicas indican que la acumulación ósea está claramente dominada por restos de animales pre-adultos (agrupando en esta categoría a juveniles y subadultos). Tampoco existen huesos de perinatales ni de juveniles tempranos. Una acumulación de este tipo es consistente con un proceso natural que provocara una elevada mortalidad en el sector joven de una población.

Con el objetivo de reconstruir el comportamiento y la ecología de taxones extinguidos hace mucho tiempo, es necesario establecer analogías con equivalentes actuales, es decir con animales que posean dietas y estrategias ecológicas equivalentes, así como un comportamiento social y una estructura poblacional parecidas (Conybeare & Haynes, 1984). Las dificultades que presenta el hecho de comparar los ecosistemas actuales con los del Cretácico superior son evidentes, pero por motivos climáticos y ecológicos, en este trabajo se ha considerado adecuado trazar cierto paralelismo comparativo entre la fauna de hadrosáuridos de Basturs Poble y la de grandes fitófagos que actualmente habitan zonas de climas sub-áridos, sobretodo de África. Pero ¿es realmente prudente comparar grupos de animales filogenéticamente tan lejanos y con una separación temporal tan grande? La res-

puesta está en toda una serie de parecidos entre ambos grupos que ha llevado a numerosos autores a establecer paralelismos entre ellos.

24. Paralelismos entre hadrosaurios y ungulados¹

Los hadrosáuridos representan el grupo de dinosaurios de los que se tiene más información (Horner *et al.*, 2004), con una enorme cantidad y variedad de registro fósil. Este registro incluye, por supuesto, restos óseos, en ocasiones representados en esqueletos virtualmente completos (Lull & Wright, 1942), acumulaciones óseas o *bonebeds* (Eberth *et al.*, 2007) e individuos en diferentes estadios ontogénicos, desde embriones hasta adultos de edad avanzada (Horner & Currie, 1994; Horner, 1999; Woodward *et al.*, 2015; Prieto-Márquez & Guenther, 2018). En muchas localidades con rocas del Cretácico superior suelen abundar las icnitas de hadrosáuridos, aisladas o llegando a formar grandes grupos (Carpenter, 1992; Vila *et al.*, 2013). También se conoce la textura y estructura de la piel de algunas especies de hadrosáuridos, ya sea por la impresión dejada en sedimentos arcillosos o por la fosilización de cuerpos desecados y endurecidos (“momias”) en climas áridos (Anderson *et al.*, 1998; Bell, 2014; Barbi *et al.*, 2019). Estas mismas momias han permitido conocer algunos aspectos de la anatomía de sus tejidos blandos, de la misma manera que lo han permitido también la conservación excepcional de moldes naturales de algunas carcasas (Murphy *et al.*, 2007; Prieto-Márquez & Wagner, 2014). La naturaleza de la vegetación que constituía su dieta queda evidenciada por el contenido fósil en el interior de la zona gástrica o por el contenido de los coprolitos (Chin, 2007). También han llegado hasta nosotros pistas de su estrategia reproductiva como fósiles de los ya mencionados embriones, huevos o fragmentos de ellos, nidos e incluso zonas de nidificación (Horner, 1999; Horner & Makela, 1979; Fanti & Miyashita, 2009; Sellés & Galobart, 2014). Todo este registro fósil combinado con la gran expansión geográfica alcanzada por el grupo durante el Cretácico superior, han convertido a Hadrosauroidea en el clado de dinosaurios más sujeto a diferentes estudios sobre diferentes aspectos paleobiológicos.

Un interesante debate en la dinosaurología es el del paralelismo existente en términos anatómicos, ecológicos y macroevolutivos entre los dinosaurios ornitópodos, sobretodo los hadrosaurios, y los mamíferos ungulados (Dodson, 1975; Molnar, 1977; Carrano *et al.*, 1999), hasta el punto de que los hadrosaurios han sido en ocasiones apodados “las vacas del Cretácico” (Balter, 2012; Black, 2012). A pesar de su lejanía filogenética y temporal, algunas características se han considerado análogas entre ambos grupos: El primer parale-

¹ Actualmente, el antiguo superorden de los ungulados (Ungulata) se considera polifilético y se está abandonando en la literatura científica. No obstante, por motivos prácticos, aquí se utiliza “ungulado” con el significado clásico del término, ampliamente utilizado por zoológicos que han estudiado las faunas africanas y que comprende a los artiodáctilos, los perisodáctilos y los proboscídeos (por ejemplo Leuthold, 1977; Duncan *et al.*, 2012)

lismo concierne al nicho ecológico ocupado: se trata de grandes fitófagos terrestres, siendo en muchos ecosistemas continentales los fitófagos de mayor tamaño. Los hadrosaurios fueron los grandes vertebrados más abundantes y diversos de Laurasia durante el final del Cretácico (Forster, 1997; Horner *et al.*, 2004; Prieto-Márquez, 2008; Prieto-Márquez, 2010b). La complejidad de la dentición, altamente especializada, también ha sido objeto de comparación entre hadrosaurios y ungulados (Janis & Fortelius, 1988; Williams *et al.*, 2009). De hecho, Erickson *et al.* (2012), consideran que los hadrosáuridos desarrollaron las denticiones más sofisticadas en sentido histológico y biomecánico entre todos los reptiles que se conocen, rivalizando en complejidad con las denticiones de los mamíferos herbívoros avanzados. Ambos grupos desarrollan un complejo sistema de masticación, con una serie de variados movimientos de diferentes partes del cráneo y la mandíbula en los hadrosaurios que permitía movimientos transversales durante la masticación (Weishampel, 1983, 1984, 1985; Norman & Weishampel, 1985; Sereno, 1997; Ribczynski *et al.*, 2008; Williams *et al.*, 2009), siendo equiparable a la dentición asinognática de algunos ungulados.

El dimorfismo sexual de los hadrosaurios, ha sido teorizado sobretodo a partir de los apéndices craneales de los lambeosaurinos (Dodson, 1975; Hopson, 1975; Chapman *et al.*, 1997), de manera análoga a los cuernos de algunas especies de ungulados. Estas estructuras han sido interpretadas como resonadores vocales además de órganos de exhibición visual (Horner *et al.*, 2004). La presencia de domos nasales también ha sido objeto de comparaciones y analogías entre hadrosaurios y ungulados (O'Brien *et al.*, 2016), así como la elongación de las espinas neurales (Bailey, 1997).

El hecho de la existencia de muchas especies migratorias de ungulados (Fryxell *et al.*, 1988), también ha sido un argumento para establecer paralelismos etológicos entre este grupo de mamíferos y los hadrosaurios, aunque los fenómenos migratorios se dan en una gran diversidad de grupos taxonómicos (Dingle, 2014; Bauer & Hoyer, 2014). La existencia de restos de hadrosaurios en latitudes polares y la amplia distribución geográfica de algunas especies, ha abierto el debate sobre migraciones a gran escala de estos animales y, de nuevo, la comparación con especies actuales de ungulados (por ejemplo, Fiorillo & Gangloff, 2001; Bell & Snively, 2008; Chinsamy *et al.*, 2012). Es habitual que los restos de hadrosaurios se hallen agrupados en concentraciones (*bonebeds*) que pueden llegar a estar formadas por miles de individuos. Un buen ejemplo es un *bonebed* del saurolofino *Maia-saura peeblesorum* de la Formación Two Medicine en Montana que conserva unos 10.000 individuos entre 3 y 7,5 m de longitud (Hooker, 1987; Schmitt *et al.*, 1998; Schmitt *et al.*, 2014). Se ha asumido que una congregación de este tamaño requiere un movimiento migratorio, plausiblemente estacional (Horner *et al.*, 2004). En todo caso, el análisis de isótopos estables de C, O y Sr de dientes indican que las migraciones de hadrosaurios no eran de largas distancias como ha sido teorizado a menudo, sino que se trataba de desplazamientos

más locales (Fricke *et al.*, 2009; Terrill *et al.*, 2020), como es el caso de las migraciones llevadas a cabo durante las estaciones secas en África por elefantes (Purdon *et al.*, 2018) ñus (Holdo *et al.*, 2009) o cebras (Bartlam-Brooks *et al.*, 2011).

Las acumulaciones monotáxicas o paucitáxicas de restos óseos de diferentes taxones de dinosaurios en *bonebeds* así como el análisis de yacimientos de icnitas también han sido consideradas pruebas de comportamiento gregario. Algunos ejemplos se dan en saurópodos (Coria, 1994; Myers & Fiorillo, 2009; Castanera *et al.* 2014), marginocéfalos (Mathews *et al.*, 2009; Hunt & Farke, 2010; Chiba *et al.*, 2015), anquilosaurios (Botfalvai *et al.*, 2020) o terópodos (Barco *et al.*, 2006; Currie & Eberth, 2010). En los hadrosaurios este tipo de evidencia está especialmente extendida, lo que ha alimentado la imagen de este grupo de ornitópodos formando grandes rebaños.

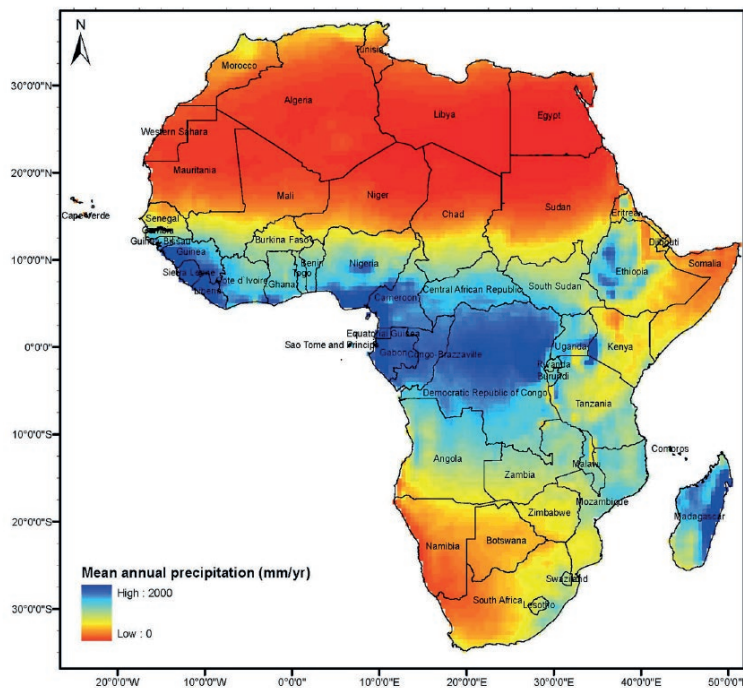


Figura 50. Modelo de precipitaciones en el continente africano. Las zonas sub-áridas corresponden a las áreas de color amarillo (Masih *et al.*, 2014).

Para del dominio iberoarmoriano, los datos paleoclimáticos indican un sistema tropical a sub-tropical cálido con algunos períodos de sequía y con momentos de clima semiárido (ver apartado 15: Paleogeografía y clima en el Maastrichtiense). Las sequías son una parte integral de sistemas áridos y semiáridos y pueden tener un impacto severo en la dinámica de las poblaciones animales, puesto que las poblaciones de herbívoros están fuertemente limitadas por la disponibilidad de recursos (Duncan *et al.*, 2012). Es el escenario que se da actualmente en amplias áreas del África sub-sahariana, sobretudo en el Sahel (inmediatamente al sur de la zona árida del Sáhara) y en el Sur y el Este del continente (figuras 50 y 51). En estas áreas, períodos prolongados sin lluvias pueden resultar en muertes masivas de la fauna salvaje (Parry, 1988; Knight, 1995; Foley *et al.*, 2008; Duncan *et al.*, 2012; Wato *et*

al., 2016). Por ejemplo, la sequía de 1983 en el lago Xau de Botswana produjo la muerte de un mínimo de 50.000 y posiblemente cerca de 80.000 ñus azules (*Connochaetes taurinus*) o la sequía de 1991-1993 en la sabana arbolada de Zimbabwe produjo la muerte de todas las crías de elefante (*Loxodonta africana*) menores de 8 años (Leggat, 2003; Wooley et al., 2008).

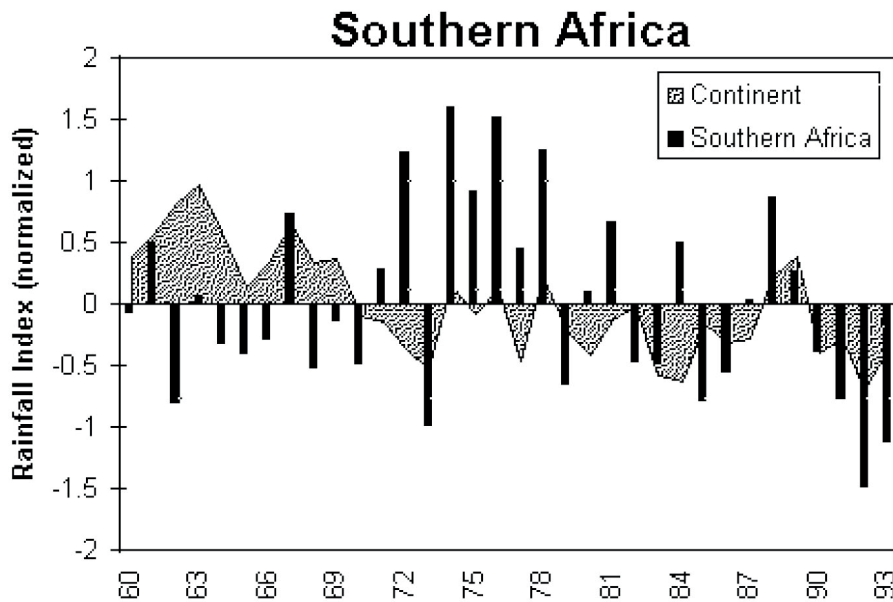


Figura 51. Índice de precipitaciones normalizado (IPN) para el Sur de África (Botswana, Lesotho, África del Sur y Swazilandia) y comparado con el resto del continente, para el período 1960 – 1993. Se observan varios períodos de sequía que superaron los dos años de duración. Especialmente severo fue el de principios de la década de 1990. (De Gomme & Petrassi, 1996).

Los períodos de sequía severa afectan de manera desigual a las distintas especies, dependiendo del régimen alimenticio, la dependencia que tengan las especies de fuentes perennes de agua, capacidad de emigrar, tamaño de la población y otros factores etológicos, que las pueden hacer más o menos susceptibles al impacto de la sequía (Dunham, 1994; Foley et al., 2008; Agustine, 2010; Duncan et al. 2012; Okello et al., 2016).

Una de las especies de ungulados mejor estudiadas en relación con las sequías es la de los elefantes africanos (*Loxodonta africana*). Son animales de vida larga, pudiendo alcanzar los 60 o 65 años (Dudley et al., 2001; Hollister-Smith et al., 2007), con un período de inmadurez sexual relativamente largo. La estructura de edad de una determinada población va variando con el tiempo, pero normalmente el número mayor de individuos corresponde a los de edad joven. Durante las sequías los índices de concepción son bajos y la mortalidad de las crías, alta (Moss, 2001).

La alta mortalidad entre los individuos juveniles de elefantes durante los períodos de sequías severas se ha documentado en varias zonas del África sub-árida. En el Parque Nacional Hwange de Zimbabwe, la sequía de 1982 provocó una mortalidad elevada sobretodo

entre individuos con edades que oscilaban entre los 2 y los 8 años (Conybeare & Haynes, 1984, figura 52 A). En este mismo Parque Nacional, la larga sequía de 1993-1995 también afectó más a la población juvenil, aunque también impactó de manera importante en los animales más viejos. Durante el último año de sequía, la mortalidad no fue selectiva en cuanto a la edad (Dudley *et al.*, 2001, figura 52 B y C). Otro ejemplo es el de la sequía de 1983 que en el Parque Nacional Tarangire de Tanzania provocó una mortalidad elevada entre elefantes jóvenes, sobretodo machos (Foley *et al.*, 2008).

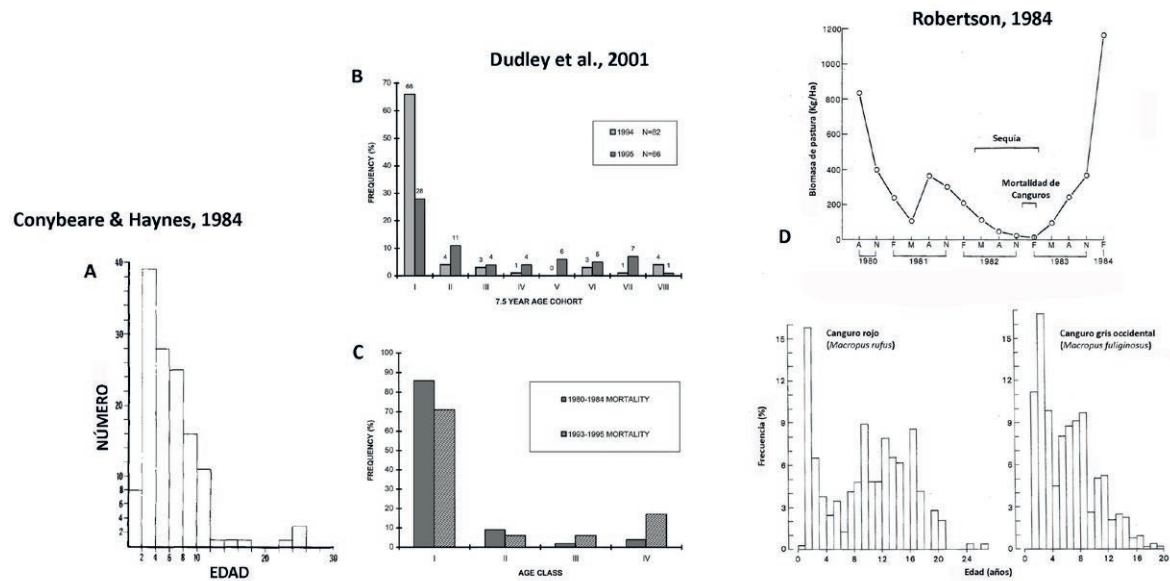


Figura 52. Distribución de mortalidad por edad durante períodos de sequía en elefantes africanos (*Loxodonta africana* A, B, y C) y canguros (*Macropus rufus* y *Macropus fuliginosus*, D). **A:** La sequía de 1982 en el Parque Nacional Hwange de Zimbabwe produjo una alta mortalidad entre elefantes de edades comprendidas entre 2 y 8 años. **B:** Distribución de edad en la alta mortalidad de elefantes que produjo la sequía de 1993-1995 en el Parque Nacional Hwange. Se consideran tramos de edad de 7,5 años. **C:** Comparación de la distribución por edad de la mortalidad producida durante los episodios de sequía de 1980-1984 y 1993-1995 en el Parque Nacional Hwange. Las clases de edad corresponden a: I: 0 a 12 años; II: 12 a 24 años; III: 24 a 36 años y IV: Más de 36 años. Notar que la sequía de la década de 1990 afectó también de forma destacable a los individuos viejos. **D:** Distribución de edad en la mortalidad de canguros provocada por la sequía de 1982-1983 en Australia. En este caso se observa una afectación diferente según la especie.

Entre los elefantes, la muerte causada durante períodos de sequía se produce sobretodo por inanición. Los elefantes tienden a concentrarse alrededor de las pocas fuentes de agua existentes, lo que provoca un agotamiento de la vegetación local y una concentración de carcasas alrededor de dichas fuentes (Dudley *et al.*, 2001; Loveridge *et al.*, 2006; Wato *et al.* 2016). La falta de agua y alimento también empuja a algunos clanes de elefantes a realizar migraciones (Purdon *et al.*, 2018), lo cual aumenta las perspectivas de vida de los individuos juveniles. Otro factor que influye en la mayor tasa de mortalidad entre la población joven durante la sequía es una consecuencia de la mayor movilidad de los animales durante estos períodos, ya sea a causa de las migraciones largas o por el desplazamiento más local que

tienen que realizar desde las fuentes de agua a las zonas con vegetación suficiente. Esta mayor movilidad provoca frecuentes extravíos entre los animales jóvenes dependientes y separación del grupo lo que resulta en una mayor depredación, sobretodo por parte de los leones (*Panthera leo*) (Loveridge *et al.*, 2006).

El hecho de un impacto mayor sobre los individuos jóvenes de ungulados en períodos de sequía provocando una mortalidad elevada, también se ha documentado fuera de África y en sistemas climáticos más húmedos y templados. Por ejemplo, la sequía de 2012 que favoreció la mortalidad de cervatillos de cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en América del Norte (Tosa *et al.*, 2018) o, en climas más áridos, la gran mortalidad de canguros subadultos y de edad avanzada que produjo la sequía de 1982-1983 en Australia. En este último caso la mortalidad estuvo claramente condicionada por la especie de canguro afectada y el sexo de los individuos (Robertson, 1986) (figura 52 D).

El *bonebed* de Basturs Poble está dominado claramente por los restos óseos de individuos juveniles y subadultos, tal como indican el tamaño de los huesos, el grado de fusión de los elementos axiales y la histología (figura 53). Esta distribución de edad, los datos sedimentológicos, así como los paleoclimáticos para el dominio iberoarmoricano durante el Maastrichtiense, hacen plausible para Basturs Poble un escenario parecido al que se da

en las zonas sub-áridas de África, con períodos de sequía que resultan en una elevada mortalidad de grandes fitófagos, sobretodo los animales juveniles (comparar figuras 52 y 53).

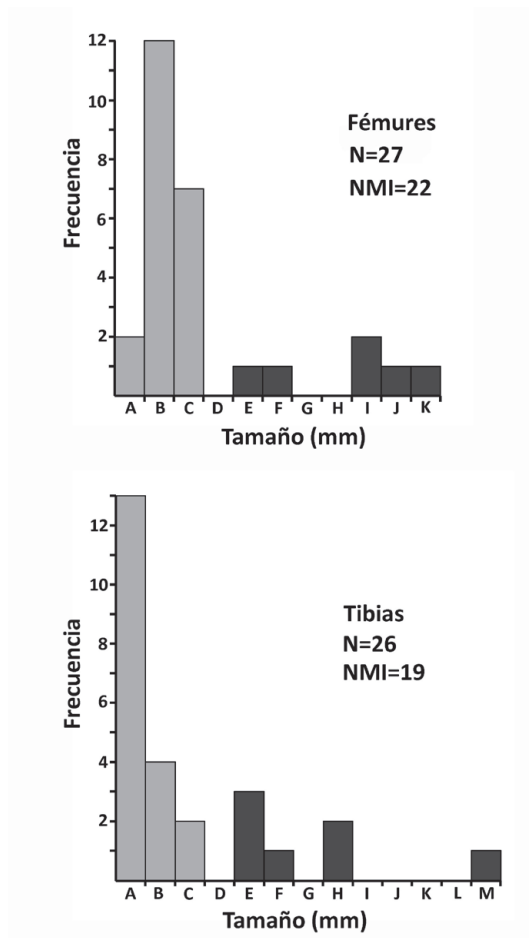


Figura 53. Distribución del tamaño de tibias y fémures en Basturs Poble y estadio ontogénico de los individuos, a partir Fondevilla *et al.* (2018). La muestra está claramente dominada por individuos pre-adultos (es decir juveniles y subadultos), lo que sugiere un modelo de mortalidad parecido al que presentan los grandes fitófagos en períodos de sequía. No obstante, el bajo número de la muestra no descarta definitivamente que la distribución sea el reflejo de la composición demográfica de la población. Intervalos de tamaños de 20 mm, desde A: 380 a 420 mm, hasta M: 900 a 940 mm.

El desarrollo de hueso zonal en dinosaurios (ciclos con diferentes ritmos de crecimiento, separados o no por LAGs) se ha considerado como un indicador de ciclos anuales de crecimiento, aunque se ha sugerido también una importante influencia de las condiciones ambientales que pueden no estar relacionadas con estacionalidad, en el desarrollo de la ciclicidad (Chinsamy *et al.*, 2012; Vandervén *et al.*, 2014). La dinámica climática observada en las zonas actuales de clima subárido muestra que además del binomio anual de estación seca–estación húmeda, se dan los períodos más largos de sequía que son los que provocan las tasas más altas de mortalidad. Estos períodos, comúnmente suelen durar 2 años aunque pueden tener una duración mayor (figura 51) y, de hecho, es a partir del segundo año de sequía que se acelera la tasa de mortalidad entre los grandes fitófagos (Parry, 1988; Dudley *et al.*, 2001). En el Parque Nacional Tsavo de Kenya se ha documentado que la ausencia de alimento debida a precipitaciones escasas que provoca un estrés alimentario en la fauna se da, de media, cada cinco años, siendo los períodos largos de sequía que provocan hambruna mucho más raros, produciéndose cada 43-50 años (Foley *et al.*, 2008).

Por otro lado, se ha observado que restos de dinosaurios que vivían en zonas que presentaban una alta estacionalidad o períodos de estrés climático importante, muestran una ciclicidad más marcada del crecimiento óseo y una frecuente formación de LAGs. Así, *Edmontosaurus regalis* podía presentar una marcada ciclicidad si vivía en zonas polares, o crecimiento más continuo si habitaba zonas de clima templado, como se ha deducido para la Horseshoe Canyon Formation (Chinsamy *et al.*, 2012). En este caso, la ciclicidad del crecimiento óseo del hadrosáurido polar, probablemente tendría una duración anual, establecida por los seis meses de alternancia en la iluminación solar, con una reducción substancial de las fuentes de alimentación durante la noche polar, mostrando cierta similitud con el modelo de crecimiento óseo de los rumiantes (Köhler *et al.*, 2012). Los restos de *Maiasaura peeblesorum* también muestran una marcada ciclicidad con formación de LAGs (Woodward *et al.*, 2015, figura 48 D). Los restos de este hadrosáurido se han hallado en la Two Medicine Formation que se depositó bajo un régimen climático semiárido, marcadamente estacional, y que ha proporcionado diversos *bonebeds* causados por altas mortalidades de ceratópsidos y hadrosáuridos durante períodos de sequía (Rogers, 1990). En otros casos, la relación entre ritmo de crecimiento óseo en hadrosáuridos y datos paleoclimáticos está poco explorada.

Este hecho sugiere que la tasa de crecimiento óseo de los dinosaurios pudiera estar influida notablemente por las condiciones ambientales, sobretodo en poblaciones que habitaban zonas susceptibles de sufrir frecuentes períodos de estrés climático. En estas poblaciones, es posible que la ralentización o detención del crecimiento óseo se diera durante los períodos de mayor estrés climático y que ésta no obedecieran necesariamente a ciclos anuales sino a períodos de duración bianual, trianual o incluso mayores. En ese caso, los

LAGs corresponderían a detención de crecimiento óseo (con deposición de hueso de crecimiento lento, o incluso de erosión de la capa ósea externa) que reflejaría períodos largos de stress. Esta interpretación ambiental de los LAGs en animales habitantes de zonas afectadas por períodos climáticos extremos implica que las técnicas de esqueletocronología tendrían que considerar los LAGs como consecuencia de períodos largos, siendo mucho mayor la edad de los animales a los que se ha deducido la edad a través del simple contaje de LAGs considerados como ciclos anuales. De esta manera, la longevidad de algunos dinosaurios sería mayor, aproximándose, tal vez, a la de los elefantes. En este sentido es interesante destacar el estudio de Chinsamy-Turan *et al.*, (2019), sobre aves gigantes australianas no voladoras extinguidas de la familia Dromornithidae: un género del Mioceno (*Dromornis*) y una que se extinguió hace 40.000 años (*Genyornis*). Ambas muestran crecimiento cíclico alternando tasas rápidas y lentas de osteogénesis. En los períodos de crecimiento rápido muestran tejido fibrolamelar y en los períodos de crecimiento lento, tejido lamelar, asociado a LAGs indicando pausas en la osteogénesis y el crecimiento. *Dromornis* muestra más de 10 ciclos de crecimiento y *Genyornis* un máximo de 3. Además, *Genyornis* muestra depósitos lamelares gruesos (indicando un crecimiento lento largo), coincidiendo con la aridificación del clima en Australia.

La histología que presentan los restos óseos de Basturs Poble y de Sant Romà d'Abella (correspondientes a *Pararhabdodon isonensis*) muestran una baja ciclicidad, un crecimiento continuo y formación de auténticos LAGs únicamente en la capa ósea más externa, asociados a EFS. Si trasladamos estas observaciones a una interpretación ambiental, se podría hipotetizar que estos hadrosáuridos vivieron en condiciones climáticas poco severas, o al menos sometidas a un menor estrés climático que las zonas sub-áridas de África o las condiciones climáticas deducidas para la Formación Two Medicine de América del Norte. No obstante, cada cierto tiempo se podrían haber producido períodos severos de sequía (como identifican Cojan & Moreau (2006) para el Maastrichtiense inferior de Provenza) causantes de una alta mortalidad sobretodo entre individuos jóvenes.

La comparación entre hadrosáuridos y ungulados o otros taxones actuales, especialmente con elefantes africanos ofrece una aproximación actualista para analizar las consecuencias que tienen los parámetros ambientales sobre poblaciones de vertebrados separadas por muchos millones de años pero que ocupan nichos ecológicos análogos (grandes fitófagos gregarios, que pueden realizar migraciones y que, en este caso, viven en zonas que pueden sufrir condiciones climáticas extremas). No obstante, son evidentes las enormes diferencias entre ambos grupos y es, obviamente, muy aventurado llevar demasiado lejos las comparaciones. Recordemos que estamos hablando por un lado de sinápsidos derivados y por otro lado de arcosaurios, dos grupos que divergieron su historia evolutiva a partir del Carbonífero (Benton, 2005). A parte de las diferencias fisiológicas existentes entre mamífe-

ros y dinosaurios, hay una serie de parámetros anatómicos y etológicos que los separan de manera radical o que, por lo menos, son imposibles de demostrar en hadrosaurios.

Por ejemplo, un hecho que podría parecer otro paralelismo ofrece explicaciones muy diferentes en ambos grupos: en Basturs Poble, así como en otros *bonebeds* de hadrosáuridos, la presencia de restos de animales acabados de nacer o con pocos meses de edad es nula (Varricchio & Horner, 1993; Carpenter, 1999; Lauters *et al.*, 2008). En elefantes africanos, durante períodos de sequía severa, la mortalidad de neonatos es también escasa, disparándose en animales a partir de dos años de edad (Conybeare & Haynes, 1984; Wooley *et al.*, 2008, figura 52 A). En los elefantes esto se explica porque los animales lactantes obtienen su hidratación y alimentación principalmente de la leche de sus madres y los animales destetados (a partir de los 2 años de edad) son especialmente susceptibles al impacto ambiental (Wooley *et al.* 2008). Evidentemente, en dinosaurios esta explicación queda descartada y se ha propuesto que la ausencia de neonatos en *bonebeds* de hadrosáuridos podría ser debida a una segregación por edad, en la que los animales más jóvenes estarían separados del grupo (Varricchio & Horner, 1993; Carpenter, 1999), formando agrupaciones de individuos juveniles que vivirían cerca de las áreas de nidificación (Horner *et al.*, 2004).

VI- MODELO PARA LA GÉ- NESIS DEL *BONEBED* BAS- TURS POBLE

25. Modelo para la génesis del *bonebed* Basturs Poble

Para establecer un modelo de génesis de la acumulación de restos óseos que constituye el yacimiento de Basturs Poble, es preciso integrar una serie de datos sedimentológicos, tafonómicos, paleoclimáticos y paleobiológicos que den consistencia al modelo:

a) Régimen climático que incluye períodos de sequía, a veces extrema, con el desarrollo de paleosuelos y caliches. Algunos de estos períodos de sequía podrían estar relacionados con los que Cojan & Moreau (2006) identifican en el Maastrichtiense de la cuenca de Aix-en-Provence.

b) El *bonebed* está integrado en dos niveles estratigráficos diferentes: el techo de un paleosuelo y la base de un cuerpo de areniscas finas producto de un flujo denso de tipo *mud-flow*. El retrabajamiento del paleosuelo por el flujo denso es evidente en algunos sectores. A pocos metros por debajo del *bonebed* afloran las calizas lacustres del Miembro Basturs que aumentan considerablemente su potencia hacia el nordeste.

c) Existe un claro sesgo de restos óseos que por su tamaño y estructura histológica indican su pertenencia a individuos juveniles. Estos restos muestran, de manera mayoritaria, fracturas, apalstamientos y deformación, además de encostramiento. La mayoría de los huesos largos muestran epífisis incompletas o ausentes. Aunque la mayor parte de los restos presentan fracturas y una erosión más o menos severa, se observa una peor conservación de los conservados en el pleosuelo. No hay una orientación preferente de los restos óseos y mayoritariamente presentan una posición subhorizontal. En la arenisca gris, elementos pequeños y ligeros pueden disponerse con inclinaciones mayores. La base de la arenisca presenta zonas con acumulaciones de restos que por estado de conservación y tamaño, sugieren una asociación anatómica. En ningún caso se ha observado conexión anatómica entre los elementos.

d) Los restos óseos de los individuos que presentan un tamaño mayor corresponden a un fragmento proximal de fémur (MCD-4742, figura 38 B) y la parte distal de una tibia (MCD-5109, figura 43 B) que podría haber medido 940 mm de longitud (Fondevilla *et al.*, 2018a). Estos restos fragmentarios presentan un estado de preservación deficiente, al igual que la mayoría de los restos atribuidos a juveniles, sensiblemente más pequeños.

e) Los huesos largos más enteros y mejor conservados son relativamente grandes y su estructura histológica indica que se podría tratar de restos de individuos adultos o subadultos (ver figuras 27 B, C, y D; 29 B). Los elementos más grandes y pesados del esqueleto de los hadrosáuridos, como son los huesos de la cintura pélvica, el sacro fusionado adulto o los maxilares de animales subadultos o adultos están ausentes.

f) El establecimiento de un modelo implica realizar un ejercicio de actualismo con los que son, tal vez, los equivalentes ecológicos actuales en climas sometidos a períodos de sequías, de los grandes fitófagos del Cretácico. Se ha creído que estos equivalentes podrían ser los grandes ungulados del Este y Sur de África, sobretodo los elefantes.

Teniendo en cuenta estos datos se propone un modelo que implica uno o varios períodos de sequía severa que podrían haber durado varios años, tal vez como la sequía de principios de la década de 1990 en el Sur de África (Gommes & Petrassi, 1996; Leggat, 2003; Wooley *et al.*, 2008; figura 51) o como los largos períodos de sequía severa que se producen cada 50 años en el Parque Nacional Tsavo de Kenya (Foley *et al.*, 2008). Este período de sequía habría provocado una disminución de las masas de agua permanente y la consiguiente acumulación de animales alrededor de estas fuentes. Como ocurre con los ungulados (Dudley *et al.*, 2001; Loveridge *et al.*, 2006; Wato *et al.*, 2016), la consiguiente disminución de la cantidad y la calidad de forraje disponible en las cercanías de la fuente de agua, habría obligado a los animales a realizar desplazamientos cada vez más largos para cubrir la distancia entre alimento y agua, hasta que la inanición en muchos individuos, agravada por un elevado gasto energético, habría provocado una alta mortalidad que habría afectado sobretodo a los individuos más jóvenes y a algunos de los más viejos, tal como ocurre con los elefantes (Dudley *et al.*, 2001). La mayor mortalidad de estos animales se habría producido a partir del segundo año de sequía y las carcasas habrían estado expuestas un tiempo relativamente largo, y concentradas mayoritariamente en las cercanías de las masas menguantes de agua permanente. Esta exposición larga habría propiciado el desmembramiento de las carcasas y la posterior erosión progresiva de los restos óseos. La ausencia de tamaños “intermedios” sobretodo entre los dentarios (Blanco *et al.*, 2015a; Fondevilla *et al.*, 2018a) podría ser indicativa de una mayor tasa de supervivencia entre los individuos más fuertes que se encontrarían entre los individuos sub-adultos y adultos. No hay evidencias suficientes que indiquen la existencia de migraciones que, en el caso de los elefantes, aumentan la probabilidad de supervivencia durante los períodos de sequía (Purdon *et al.*, 2018). Tampoco existe evidencia de un aumento de la depredación por parte de los carnívoros causada por la mayor movilidad que se produce, como sí ha sido documentado en elefantes (Loveridge *et al.*, 2006).

La prolongación del período de sequía provoca que la alta mortalidad no sea selectiva en cuanto a la edad (Dudley *et al.*, 2001) y afecte severamente a todos los grupos de edad. El hecho de que los huesos mejor conservados pertenezcan a individuos de tamaño relativamente grande sugiere una muerte posterior de éstos y una menor exposición que la sufrida por los animales más jóvenes y viejos.

Posteriormente, un período de precipitaciones importantes habría producido la forma-

ción de flujos densos de tipo *mud flow* (tal vez producidos por el desbordamiento de zonas lacustres reactivadas), que podrían haber ocasionado el retrabajamiento de la parte superior del paleosuelo, integrando en su base numerosos nódulos edáficos y restos óseos conservados en su parte superior. Estos restos óseos retrabajados procedentes de paleosuelo se habrían mezclado con restos óseos transportados por el propio *mud flow*. El transporte de estos últimos no debió ser demasiado largo y los restos tendieron a concentrarse en la parte basal del depósito, adquiriendo una posición subhorizontal, sobretodo los más grandes y densos. Algunos elementos pequeños y ligeros integrados en el *mud flow* adquirieron inclinaciones más pronunciadas incluso verticales. Entre los restos integrados en el *mud flow* se incluirían carcasas parciales de animales no descompuestos del todo. Estos restos arrastrados por la base del flujo denso pertenecerían a animales concentrados en las cercanías de las manguantes fuentes de aguas perennes, tal vez masas de aguas lacustres (Miembro Basturs). Actualmente es común que períodos prolongados de sequía en zonas de clima sub-árido pueden dar lugar a estadios de grandes inundaciones, tal y como ha ocurrido desde 1988 en el Sahel después del gran período árido de 1950-1984 (Gommes & Petrassi, 1996).

En la fase fosildiagenética se produjeron las encostraciones de minerales férricos y la presión litoestática o presiones tectónicas dieron lugar a las fracturas transversales, fracturas con desplazamiento y a deformación plástica en numerosos restos óseos.

Entre los estudios publicados de los numerosos *bonebeds* con restos de dinosaurios registrados hasta ahora, Basturs Poble presenta grandes similitudes, a nivel geológico y tafonómico, con dos yacimientos: Dalton Wells, situado en el Miembro Yellow Cat (Formación Cedar Mountain, Cretácico Inferior) de Utah (Britt *et al.*, 2010) y Blagoveschensk de la Formación Udurchukan (Maastrichtiense superior) del extremo oriental de Rusia (Lauters *et al.*, 2008). Las similitudes de estos yacimientos con Basturs Poble incluyen:

1) Restos óseos transportados por flujos de masa de tipo *debris flow*. En Dalton Wells y Blagoveschensk, estos depósitos son múltiples y apilados mientras que en Basturs Poble sólo se ha identificado una avenida. En los tres casos, estos depósitos se sitúan sobre importantes paleosuelos, aunque los de Dalton Wells y Blagoveschensk son paleosuelos asociados a un límite de secuencia.

2) Los elementos óseos se encuentran principalmente en la base de cada unidad de *debris flow*. En Basturs Poble, también se encuentran restos en el techo del paleosuelo.

3) La mayor parte de elementos largos se encuentran situados de manera subhorizontal, aunque unos pocos muestran inclinaciones elevadas.

4) La orientación de los elementos es aleatoria.

5) La articulación anatómica es muy rara. En Basturs Poble no se observa articulación, pero si cierta asociación anatómica de algunos elementos óseos.

6) La mayoría de los elementos óseos están rotos.

7) Hay una sobrerrepresentación de juveniles/subadultos.

8) Los restos de vertebrados acuáticos son raros, aunque en Basturs Poble, se han hallado algunos restos de cocodrilos.

En cuanto a la diversidad taxonómica, Basturs Poble es muy similar a Blagoveschensk y difiere notablemente de Dalton Wells: Blagoveschensk está formado, en más de un 90%, por restos óseos del hadrosáurido lambeosaurino *Amurosaurus riabinini*, mientras que en Dalton Wells hay, al menos, ocho géneros de dinosaurios representados. Basturs Poble difiere de ambos yacimientos en que hay una infrarrepresentación de los elementos anatómicos más pesados (huesos pélvicos y maxilares), en cambio en los otros yacimientos están bien representados los elementos grandes y pesados y ausentes los elementos más pequeños, lo que sugiere una selección de éstos por corrientes, antes de su enterramiento. Al igual que Dalton Wells, Basturs Poble consiste en algunos elementos esqueléticos que estuvieron expuestos durante un año o más, con la eliminación de su tejido conectivo antes de ser retrabajados por el flujo denso. Esta larga exposición implicó la rotura de muchos elementos via *trampling*, erosión o la acción de carnívoros. La presencia de elementos asociados en ambos yacimientos indica que algunas carcassas fueron añadidas posteriormente, posiblemente durante el retrabajamiento del flujo denso. Los *bonebeds* de Dalton Wells y Blagoveschensk se interpretan como un depósito residual esquelético que fue retrabajado y transportado por un *debris flow* y flujos hiperconcentrados desde un área cercana más elevada, donde se producía la acumulación de restos esqueléticos (Britt *et al.*, 2010).

En cuanto a la sobrerrepresentación de animales juveniles y sub-adultos, existe una discrepancia entre Britt *et al.* (2010) para Dalton Wells y Lauters *et al.* (2008) para Blagoveschensk. Esos últimos autores, teniendo en cuenta que supuestamente las poblaciones de hadrosáuridos estaban ampliamente dominadas en número por individuos jóvenes, interpretan el *bonebed* de Rusia como una acumulación atricional y la consideran una evidencia para una segregación de los individuos juveniles y subadultos en poblaciones de hadrosáuridos tal como proponen Horner *et al.*, (2004) o Carpenter (1999). Britt *et al.*, en cambio, consideran que también es factible, en base a datos geológicos y tafonómicos, una acumulación ósea causada por uno o varios eventos de mortalidad en masa provocados por períodos de sequía severa, tal como se propone en este trabajo para Basturs Poble. Britt *et al.* (2010) consideran que, en un escenario de este tipo, la mortalidad por sequía pudo actuar: 1) de manera no selectiva en una población de animales juveniles y subadultos segregados (como proponen Lauters *et al.*, 2008) o bien 2) de manera selectiva sobre los

juveniles y subadultos de una población que contenía todas las franjas de edad, tal como pasa actualmente en las poblaciones de elefantes y otras especies de mamíferos durante los períodos de sequía severa.

VII- FILOGENIA

Ya a partir de los primeros estudios sobre los hadrosáuridos como grupo biológico, se estableció una separación entre las especies con cresta y las especies desprovistas de cresta o cráneo plano (Brown, 1914). Este esquema de clasificación general del grupo se mantuvo en estudios posteriores, con ligeras modificaciones (Lull & Wright, 1942; Sternberg, 1954; Hopson, 1975; Brett-Surman, 1989). Con la implementación del método cladístico de inferencia filogenética se reduce la subjetividad en la elección de los caracteres para la clasificación del grupo (Norman, 1984; Sereno, 1986) y se sigue manteniendo el esquema general de hadrosáuridos con cresta (Lambeosaurinae) y sin cresta (Hadrosaurinae). El análisis de Weishampel & Horner (1990) fue el primero que se centró únicamente en Hadrosauridae. En él, mantienen los clados Lambeosaurinae y Hadrosaurinae dentro de Hadrosauridae y distinguen dos clados dentro de Hadrosaurinae. Horner (1992) propone un origen difilético para Hadrosauridae, distinguiendo un grupo emparentado con *Iguanodon* y otro con *Ouranosaurus*. Más tarde, Weishampel *et al.* (1993), erigen el clado Euhadrosauria compuesto por Hadrosaurinae y Lambeosaurinae. En este caso, Hadrosauridae sería Euhadrosauria + *Telmatosaurus*, pero Godefroit *et al.* (1998) y Forster (1997) restringen Hadrosauridae al clado compuesto por Hadrosaurinae y Lambeosaurinae. En los estudios filogenéticos posteriores, con la adición de nuevos géneros de Iguanodóntidos a los análisis, se ha confirmado a Hadrosauridae como grupo monofilético y se ha mantenido la separación de los géneros más derivados en dos clados, diferenciados principalmente en la estructura de los huesos craneales (Head, 1998; Norman, 2002; You *et al.*, 2003; Horner *et al.*, 2004; Suzuki *et al.*, 2004; Prieto-Márquez *et al.*, 2006; Godefroit *et al.*, 2008; Gates & Sampson, 2007; Evans & Reisz, 2007; Gates *et al.*, 2007; Prieto-Márquez *et al.*, 2010; Prieto-Márquez *et al.*, 2019; Conti *et al.*, 2020, entre otros).

Para averiguar la posición filogenética del hadrosáurido de Basturs Poble se ha realizado un análisis de parsimonia utilizando la matriz que aplicaron Prieto-Márquez *et al.*, (2019) en el estudio del yacimiento de Costa de les Solanes y la descripción de *Adynomosaurus arcanus*. Esta matriz es una de las más completas publicadas hasta ahora pues incluye un total de 62 taxones diferentes y 283 caracteres. De éstos 201 son de la anatomía craneal y 82 del esqueleto postcraneal. Una vez codificados los caracteres presentes en los restos de Basturs Poble se han añadido a la matriz de Prieto-Márquez *et al.* (2019) mediante el programa Mesquite versión 2.75 (Maddison & Maddison, 2011). A continuación, se ha realizado el análisis mediante el programa TNT (Tree Analysis using New Technology, Goloboff & Catalano, 2016) versión 1.5. El análisis de parsimonia resultó en 788 árboles más parsimoniosos de 1063 pasos cada uno. (Índice de consistencia = 0,45; índice de retención = 0,78). El mejor puntaje se encontró en 5658 de las 10000 réplicas. También se realizó un análisis de *bootstrap* (Felsenstein, 1985) que se muestra en el árbol de consenso de la figura 54.

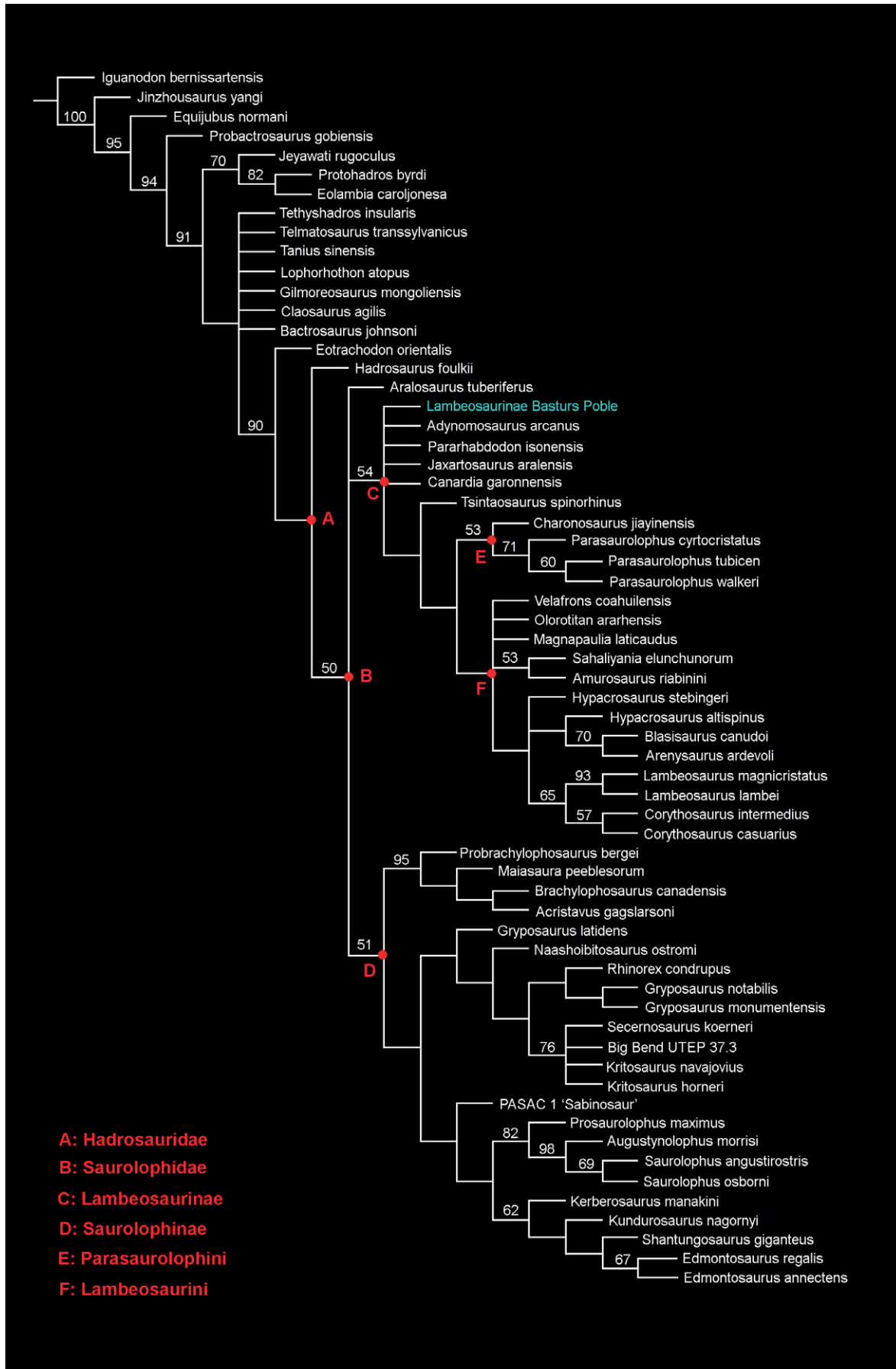


Figura 54. Posición filogenética del hadrosáurido de Basturs Poble dentro de Lambeosaurinae. Se muestra el árbol de consenso estricto de los 788 árboles más parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia. Los números sobre las ramas son proporciones de Bootstrap. A partir de Prieto-Márquez et al. (2019).

El hadrosáurido de Basturs Poble (figura 54) se encuadra dentro del clado Lambeosaurinae, excluido del clado mayor que consiste en *Tsintaosaurus*, Parasaurolophini, Lambeosaurini y su ancestro común más reciente. La especie de Basturs Poble forma una politomía con los lambeosaurinos más basales conocidos: *Adynomosaurus arcanus*, *Canardia garonnensis*, *Jaxartosaurus aralensis* y *Pararhabdodon isonensis*.

La sinapomorfía no ambigua de Hadrosauridae (Saurolophidae + *Hadrosaurus foulki*, figura 54) presente en la especie de Basturs Poble se encuentra en la dentición del dentario. La corona dental puede mostrar un par de crestas largas que se extienden apico-basalmente, cerca de la mitad de la corona, siendo una más prominente que la otra, pudiendo haber también crestas accesorias, o bien puede existir únicamente una cresta principal. La sinapomorfía no ambigua de Saurolophidae (*Aralosaurus tuberiferus* + Lambeosaurinae + Saurolophidae, figura 54) que presenta la especie de Basturs Poble es la morfología general de los denticulos marginales de los dientes del dentario, que son muy reducidos formando pequeñas papilas o bien están ausentes.

El taxón de Basturs Poble se ha clasificado dentro de Lambeosaurinae en base al yugal, que posee un proceso rostral truncado y alto, y al maxilar que es antero-posteriormente corto, con un proceso dorsal proporcionalmente alto (Prieto-Márquez et al., 2013; Dalla Vecchia et al., 2014).

La comparación del lambeosaurino de Basturs Poble con otros hadrosáuridos del dominio iberoarmórico resulta dificultosa, puesto que existen pocos elementos óseos diagnósticos que estén presentes tanto en Basturs Poble como en las otras especies descritas. Este escaso solapamiento se ve agravado por las notables diferencias de tamaño de las diferentes especies descritas, lo que sugiere diferencias en el estado ontogénico. Además, el *bonebed* de Basturs Poble demuestra que puede haber una variabilidad intraespecífica elevada, tanto en elementos craneales (dentarios) como postcraneales. A todo ello se unen las modificaciones tafonómicas que pueden llegar a enmascarar caracteres diagnósticos.

Los elementos potencialmente informativos que Basturs Poble comparte con *Adynomosaurus arcanus* se limitan al dentario, la escápula y el isquion. El dentario de *Adynomosaurus arcanus* comparte con los dentarios de Basturs Poble caracteres que se encuentran de manera habitual en Hadrosauridae, como son el paralelismo entre el margen alveolar y la rama mandibular o la finalización de la batería dental, caudalmente al proceso coronoidal. MCD-4963 y MCD-5012 muestran, como *Adynomosaurus arcanus*, alvéolos mesiales

ligeramente inclinados (Prieto-Márquez *et al.*, 2019). Las escápulas de Basturs Poble, a diferencia de *Adynomosaurus arcanus*, muestran hojas escapulares que presentan una clara extensión en dirección distal, como es habitual en los hadrosáuridos. El isquion MCD-4881 de Basturs Poble (figura 27 A) comparte con *Adynomosaurus arcanus* un proceso ilíaco con los márgenes anterior y posterior subparalelos, pero la anchura de la superficie articular del proceso ilíaco de MCD-4881 es menos de la mitad de su longitud, a diferencia de la faceta mucho más ancha en *Adynomosaurus arcanus*. (Prieto-Márquez *et al.*, 2019).

La escápula de *Pararhabdodon isonensis* (figura 55) es sensiblemente mayor y más robusta que cualquiera de las escápulas recuperadas en Basturs Poble (Prieto-Márquez *et al.*, 2006) y presenta una morfología proximal, en vista anterior en forma de U, lejos de la morfología más plana de las escápulas de Basturs. El fémur de *Pararhabdodon isonensis* muestra una torsión del margen lateral en su región proximal, que no se observa en ningún caso en los fémures de Basturs Poble. No obstante, como se indica anteriormente, estas diferencias pueden ser debidas a variación intraespecífica (*Pararhabdodon isonensis* es sensiblemente más grande que la gran mayoría de individuos presentes en Basturs Poble) o a modificaciones tafonómicas.

Como en el yugal de Basturs Poble MCD-5100 (figura 21 y 41), el proceso rostral del yugal izquierdo MPZ 99/667 de *Blasisaurus canudo* (figura 41) muestra un margen anterior recto, aunque se muestra algo deteriorado (Cruzado-Caballero *et al.*, 2010). La pestaña cuadrato-yugal parcialmente conservada de MCD-5100 parece tener la misma forma de gancho que en el yugal de *Blasisaurus canudo*. No obstante, la pestaña cuadrato-yugal de *Blasisaurus canudo* es más alta y esbelta que la de MCD-5100. La pestaña caudoventral también es más esbelta, asimétrica e inclinada en dirección posterior (figura 41). El proceso postorbital está notablemente inclinado en dirección posterior en *Blasisaurus canudo*, mientras que en MCD-5100 este proceso es prácticamente vertical. La amplia muesca que presenta MPZ 99/667 entre la pestaña caudoventral y el proceso cuadrato-yugal no se observa en MCD-5100.

El frontal izquierdo MCD-4869a (figura 22) se diferencia de los frontales de *Arenysaurus ardevoli* (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2009) en tener una superficie articular con el nasal mucho más corta.

El cuadrado MCD-5278 (figuras 21 E y 41 A) de Basturs Poble es notablemente mayor que el de *Canardia garonnensis* (Prieto-Márquez *et al.*, 2013, figura 41 B). Ambos muestran una marcada inclinación posterior de la mitad dorsal del elemento, aunque es ligeramente mayor en MCD-5278. El cuadrado de Basturs Poble, además, presenta una muesca cuadrato-yugal más amplia y situada en una posición más dorsal respecto a la misma muesca del cuadrado MDE-Ma3-17 de *Canardia garonnensis*. MCD-5278 también muestra una pestaña

pteroidea más desarrollada. Todas estas diferencias de proporciones pueden ser perfectamente debidas a un diferente desarrollo ontogénico de ambos individuos.

El “problema” *Pareisactus evrostos*

En 2019, Párraga y Prieto-Márquez describen *Pareisactus evrostos*, un nuevo género y especie de ornitópodo rhabdodóntido, a partir de la escápula izquierda MCD-5371, recuperada en Basturs Poble (figura 55 A). Las autopomorfías incluyen: “extensión dorsoventral de la constricción proximal tan alta como gruesa”, “superficie lateral de la región proximal de la escápula bajo el proceso acromion formando un techo grueso sobre una fosa deltoide extremadamente profunda” y “un ápex del glenoide largo, que representa la mitad de la máxima profundidad de la región proximal de la escápula” (Párraga & Prieto-Márquez, 2019).

Los rhabdodóntidos son ornitópodos Iguanodontia basales (Norman, 2004), endémicos de Europa y sus restos se han hallado en yacimientos del Cretácico superior de Francia, España, Rumanía, Austria y Hungría (Ösi *et al.*, 2012). En el dominio iberoarmórico, se han descrito los géneros *Matherodon* y *Rhabdodon* y su cronología va desde el Campaniense inferior hasta el Maastrichtiense inferior-medio (Fondevilla *et al.*, 2019), aunque restos fragmentarios hallados en el Cretácico Inferior de la Cuenca de Cameros se han atribuido a un Rhabdodontidae basal (Dieudonné *et al.*, 2016).

En los Pirineos sur-centrales, hasta ahora, el único resto de rhabdodóntido reportado era el diente descrito por Llompart y Krauss (1982) hallado en niveles estromatolíticos de la Cuenca de Àger, que sería identificado como un ornitópodo por estas autoras y atribuido a *Rhabdodon* por Pereda-Suberbiola & Sanz (1999). Este diente, hallado en la Formación Figuerola (Colombo & Cuevas, 1993) y datado como Maastrichtiense inferior-medio, dentro del magnetocron C31r, sería el registro más moderno de un rhabdodóntido dentro de toda la región de Iberoarmórica, junto a *Pareisactus evrostos* (Fondevilla *et al.*, 2019).

Hasta ahora, en Basturs Poble se han identificado 381 restos óseos como pertenecientes a ornitópodos y todos se atribuyen a una única especie de hadrosáurido lambeosaurino. No obstante, hay que tener en cuenta que hay restos de difícil identificación o que no presentan caracteres suficientes para realizar una clasificación segura (como pueden ser costillas o centros vertebrales). La completa desarticulación anatómica de los elementos esqueléticos, dificulta aún más la clasificación de huesos taxonómicamente poco informativos. Sin embargo, todos los restos óseos con caracteres informativos indican la presencia, únicamente, de hadrosáuridos. Algunos ejemplos: todos los fémures presentan una morfología recta, típica de los hadrosáuridos, en contraposición a los rhabdodóntidos, cuyos fémures son característicamente curvados en vista anterior y posterior (ver figura 4 de Pereda-Suberbiola

& Sanz, 1999). La totalidad de los húmeros de Basturs Poble muestran la característica proyección hacia adelante de la cresta deltopectoral, ausente en los rhabdodóntidos (ver figura 3 de Pereda-Suberbiola & Sanz, 1999). Los dentarios de Basturs Poble presentan, como es característico en los hadrosauroides, un elevado número de posiciones dentales y todos los dientes recuperados tienen la corona ornamentada con una cresta principal central y alguna cresta secundaria más tenue, condición alejada de la ornamentación de las coronas dentales de los rhabdodóntidos. Párraga & Prieto-Márquez (2019), siendo conscientes de este hecho, eligen para el nuevo género el nombre de *Pareisactus*, del griego “pareisaktos” que significa “intruso”, puesto que se trataría de un único elemento óseo de rhabdodóntido entre decenas de huesos de hadrosáuridos.

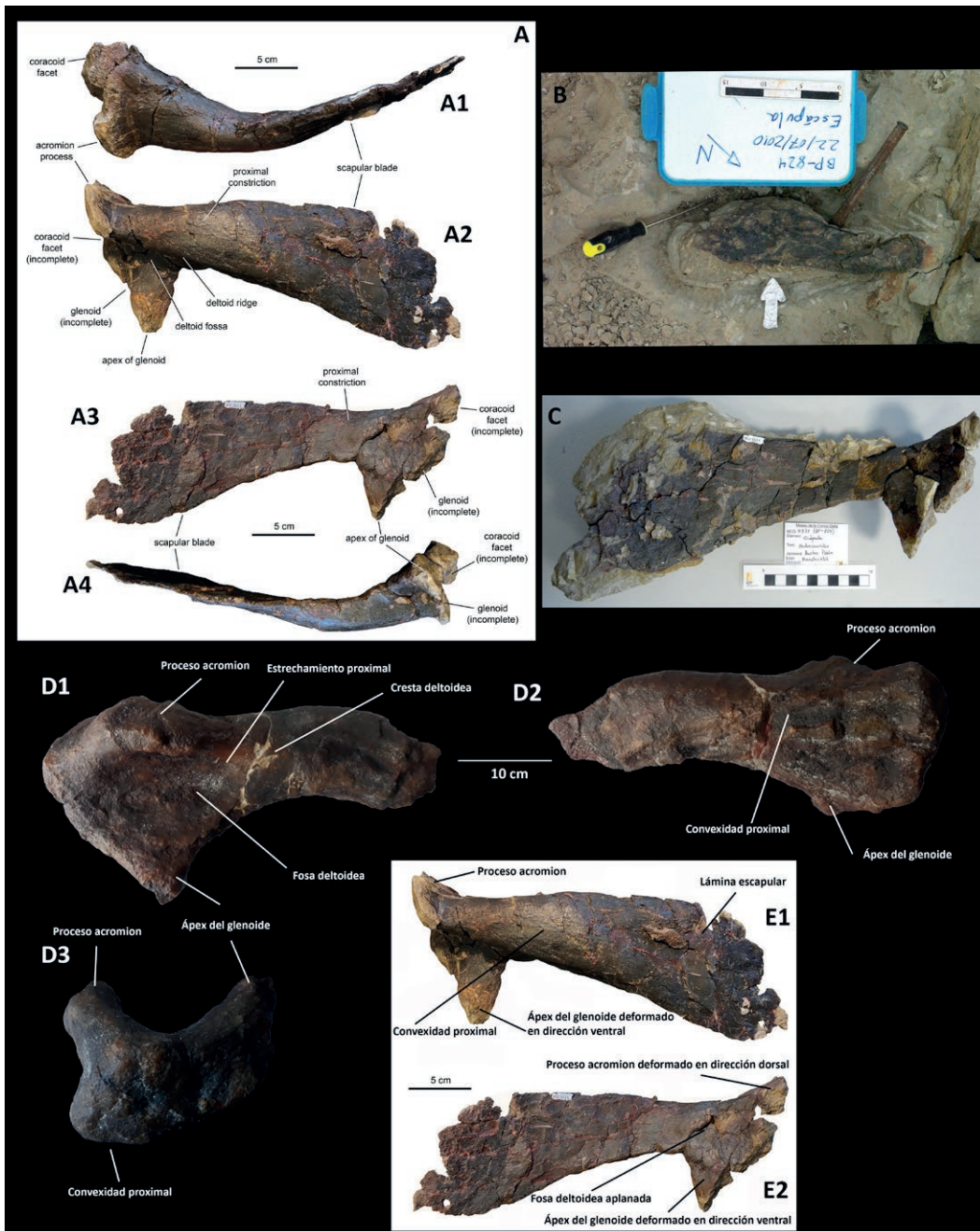


Figura 55. A: Interpretación de la escápula MCD-5371 de Párraga & Prieto-Márquez (2019). Según estos autores se trata de una escápula izquierda con una superficie lateral (A2) que presenta una marcada cresta y una fosa deltoideas muy incisa y estrecha. **B:** MCD-5371 en Basturs Poble, mostrando la superficie lateral (medial según Párraga & Prieto-Márquez (2019)) orientada hacia arriba. La escápula estaba prácticamente en contacto con el nivel de paleosuelo formado por nódulos de color amarillo, visibles en la fotografía. Esta fotografía ha sido invertida con el fin de mostrar MCD-5371 con la misma orientación que en A, C y E. **C:** MCD-5371 en un estado inicial de restauración. Vista lateral (medial según Párraga & Prieto-Márquez (2019)). **D:** Escápula IPS-SRA-16 de *Pararhabdodon isonensis* en vista lateral (D1), medial (D2) y craneal (D3). Notar la robustez del elemento, la cresta deltoidea poco marcada y la convexidad proxima, que, unida a la fosa deltoidea, confieren forma de “U” a la escápula en esta vista. **E:** Interpretación de la escápula MCD-5371 según este trabajo. Se considera que los procesos proximales (proceso acromion y ápex del glenoide) están deformados y desplazados en dirección dorsal y ventral respectivamente. A causa del doblamiento del ápex del glenoide, en la superficie medial, entre este proceso y el cuerpo del hueso se forma un surco que no se interpreta como la fosa glenoidea. También en vista medial se observa un desarrollo importante de la convexidad proximal, como en *Pararhabdodon isonensis*. La vista lateral (E2) se encuentra aplanada por aplastamiento, y algunos de sus caracteres anatómicos han quedado obliterados. En consecuencia, se interpreta que MCD-5371 es una escápula derecha de ornitópodo (probablemente de un hadrosáurido), severamente deformada.

La deformación sufrida por la mayor parte de los huesos del yacimiento (figura 37) pueden enmascarar algunos caracteres anatómicos, por lo que hay que ser sumamente cautelosos cuando se identifican dichos caracteres, puesto que se pueden producir errores que se pueden ver reflejados en los análisis filogenéticos. Un análisis detallado de la escápula MCD-5371 revela una importante deformación lateromedial, que combina roturas (deformación frágil) y deformación plástica. La deformación observada es mucho más evidente en la superficie lateral (identificada como superficie medial en Párraga y Prieto-Márquez 2019), lo que indica que probablemente, el elemento estuvo parcialmente enterrado, estando la superficie lateral expuesta, como así sugieren las fotografías de campo, en las que se observa la superficie lateral orientada hacia arriba (figura 55 B). La deformación producida provoca que la superficie lateral haya quedado aplanada (literalmente “planchada”), ya sea por *trampling* por presión litoestática o por una combinación de ambas. Los procesos acromion y el ápex del glenoide se han deformado plásticamente hasta quedar en el mismo plano que la parte central del tercio proximal del elemento. Este aplastamiento provoca que la fosa deltoide también quede aplanada y prácticamente obliterada, resultando dificultosa su identificación. En vista medial, el desplazamiento por deformación del proceso del ápex del glenoide provoca que entre este proceso y el cuerpo del elemento (concretamente en la zona de la contricción proximal) exista un surco profundo, identificado erróneamente como la fosa deltoide por Párraga y Prieto-Márquez (2019). La pronunciada cresta deltoide identificada por los autores mencionados, no es más que la convexidad longitudinal que presenta la superficie medial de las escápulas de algunos hadrosáuridos en su parte proximal como puede observarse, por ejemplo, en la escápula IPS-SRA-16 de *Pararhabdodon isonensis*. (Casanovas *et al.*, (1993); Prieto-Márquez *et al.*, 2006). Esta convexidad, confiere una forma de “U” en vista craneal a la escápula (figura 55 D3). Por lo tanto, existe la posibilidad de

que la escápula MCD-5371 sea una escápula derecha (no izquierda) de un ornitópodo, severamente deformada, sobretudo en su superficie lateral. Esta deformación enmascararía buena parte de los caracteres anatómicos presentes y previene de utilizar a MCD-5371 en análisis taxonómicos. La robustez de MCD-5371 se debe a que se trata de la escápula de un individuo mayor que los representados por las demás escápulas del yacimiento, probablemente a causa de un estado ontogénico más avanzado, y se acercaría en robustez a la escápula de *Pararhabdodon isonensis* IPS-SRA-16.

VIII- CONCLUSIONES

El yacimiento de Basturs Poble (Isona i Conca Dellà, Pallars Jussà, Lleida) es una acumulación densa de restos óseos o *bonebed* constituida básicamente por restos de dinosaurios hadrosáuridos del clado Lambeosaurinae. Representa la mayor acumulación de restos óseos de hadrosáuridos de Europa. Otros restos de vertebrados, presentes de manera muy minoritaria, corresponden a dientes de dinosaurios terópodos y peces, así como de restos craneales y postcraneales de cocodrilos. Los invertebrados son muy escasos y se limitan a unos pocos moldes internos de la concha del gasterópodo *Lychnus*.

Basturs Poble está situado en la Unidad Pirenaica Central, en el conjunto de estratos de origen continental y de transición que componen la Formación Tremp o Garumniense. Dentro de los diferentes esquemas estratigráficos propuestos para esta formación, estaría encuadrado en la mitad inferior de la Unidad Roja Inferior del Garumniense o Formación Conques. Estudios bio y cronoestratigráficos indican una edad de Maastrichtiense inferior alto para Basturs Poble, dentro del magnetocron C31r.

Los restos óseos se conservan en dos unidades estratigráficas diferentes: el techo de un estrato de areniscas edafizadas interpretadas como un paleosuelo y la base del estrato de areniscas finas de color gris suprayacentes, que no presenta estructuras sedimentarias y que se interpreta como el producto de un flujo denso de tipo *mud flow*. Estas dos unidades se encuentran insertadas entre depósitos de areniscas, pertenecientes a un sistema fluvial perilacustre.

El estudio taxonómico indica que en Basturs Poble está representada una única especie de hadrosáurido del clado Lambeosaurinae. El análisis filogenético sitúa al hadrosáurido de Basturs Poble en un politomía con los lambeosaurinos más basales conocidos, incluyendo a los lambeosaurinos iberoarmorianos *Adynomosaurus arcanus*, *Canardia garonnensis* y *Pararhabdodon isonensis*. Los restos presentan una alta variabilidad morfológica causada por una deformación tafonómica, pero sobretudo por una importante variabilidad intraespecífica. Este hecho, unido a la escasez de restos craneales, dificulta la determinación de caracteres apropiados para el estudio filogenético.

La gran mayoría de restos óseos del yacimiento son de tamaño pequeño comparados con los pertenecientes a otras especies de hadrosáuridos, incluso entre otros restos de hadrosáuridos encontrados en yacimientos próximos a Basturs Poble. Este hecho, unido a que el estudio histológico indica una edad ontogénica baja para la mayoría de los especímenes, demuestra que el *bonebed* está constituido de manera muy mayoritaria por huesos de animales juveniles y subadultos.

En Basturs Poble, para los hadrosáuridos, el Número Mínimo de Individuos (NMI) es de

22 y los elementos mejor representados son los huesos de las extremidades, sobretodo tibias y fémures, mientras que los huesos más pesados, como pueden ser los huesos de la cintura pélvica, así como maxilares o sacros fusionados de adultos están ausentes en la acumulación. Prácticamente la totalidad de restos óseos están fracturados y muestran un mayor o menor estado de erosión, presentando los del paleosuelo un peor estado de conservación. Los huesos mejor conservados se encuentran en los centímetros basales de la arenisca gris y en el límite de ambas unidades estratigráficas. Estos suelen ser huesos de tamaño mediano o grande en relación con los tamaños presentes en el yacimiento. No se ha observado una orientación preferente de los huesos largos y es mayoritaria una posición subhorizontal de los restos. En la arenisca gris puede haber huesos ligeros y pequeños en posición vertical, y en algunos casos cierta asociación anatómica.

Los datos estratigráficos, paleoclimáticos, tafonómicos y ontogénicos, sugieren que el origen de la acumulación es una (o varias) mortalidad en masa de animales preadultos ocasionada por un período de sequía severa. Como se ha observado en poblaciones actuales de mamíferos, sobretodo bajo climas subáridos, las sequías severas largas (de dos años o más de duración) provocan una alta mortalidad entre los individuos más jóvenes de la población debido a deshidratación y, sobretodo, a inanición. Se interpreta que en Basturs Poble, los restos óseos provocados por una alta mortalidad en dicho período de sequía fueron posteriormente retrabajados y transportados por un flujo denso de tipo *mud flow*. El hecho de que acumulaciones óseas con las características de Basturs Poble no sean en absoluto comunes en la Formación Tremp, sugiere que las sequías severas capaces de provocar elevadas mortalidades entre la fauna eran poco frecuentes.

Se considera que la escápula recuperada en Basturs Poble y que se ha considerado como el holotipo del género y especie de ornitópodo rhabdodóntido *Pareisactus evrostos*, podría ser una escápula de hadrosáurido que ha sufrido una deformación severa, como otros restos del yacimiento.

La comparación del lambeosaurino de Basturs Poble con otros restos de lambeosaurinos recuperados en yacimientos del Cretácico superior del dominio iberoarmórico se ve dificultada por la escasa superposición anatómica que existe entre las diferentes especies descritas. Basturs Poble demuestra que entre los hadrosáuridos lambeosaurinos puede existir una alta variabilidad intraespecífica que se puede ver agravada por diferentes tipos de modificación tafonómica.

En caso de confirmarse que el *bonebed* de Basturs Poble está originado por un período de sequía extrema, la identificación de “niveles de sequía” puede suponer un criterio de correlación estratigráfica, como se ha llevado a cabo en la Cuenca de la Provenza, en el Sur de Francia. También pueden ser un criterio de prospección paleontológica para la localización

de acumulaciones óseas.

BIBLIOGRAFIA

- Alcalá, L. & Martín Escorza, C. (1998). Modelling diagenetic bone fractures. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 169: 101-108.
- Alvarez, L.W.; Alvarez, W.; Asaro, F. & Michel, H.V. (1980). Extra-terrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*, 208(4448): 1095-1108.
- Anderson, B.G.; Lucas, S.G.; Barrick, R.E.; Heckert, A.B. & Basabivazo, G.T. (1998). Dinosaur skin impressions and associated skeletal remains from the Upper Campanian of Southwestern New Mexico: New data on the integument morphology of hadrosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(4): 739-745. <http://dx.doi.org/10.1080/02724634.1998.10011102>
- Anné, J.; Hedrick, B.P. & Schein, J.P. (2016). First diagnosis of septic arthritis in a dinosaur. *Royal Society Open Science*, 3: 160222. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.160222>
- Ardèvol, Ll; Casanovas, M.L. & Santafé, J.V. (1995). Restos de dinosaurios del Maastrichtiense de la Conca de Tremp, Lleida (cuena de antepaís Pirenaica Meridional). En: G. López; A. Obrador & E. Vicens (eds.): XI Jornadas de Paleontologia. Tremp, 26-29 de octubre de 1995. 25-27.
- Ardèvol, Ll.; Vicens, E.; Capdevila, J. & López-Martínez, N. (1999). First International Symposium on Dinosaur Eggs and Babies. Field trip guide. Isona, Southern Pyrenees, Spain. September 26th 1999. GeoPlay. 18 pp.
- Ardèvol, Ll.; Klimowitz, J.; Malagón, J. & Nagtegaal, P.J.C. (2000). Depositional sequence response to foreland deformation in the Upper Cretaceous of the Southern Pyrenees, Spain. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, 84(4): 566-587. <https://doi.org/10.1306/C9EBCE55-1735-11D7-8645000102C1865D>.
- Arostegi, J.; Baceta, J.I.; Pujalte, V. & Carracedo, M. (2011). Late Cretaceous – Palaeocene mid-latitude climates: inferences from clay mineralogy of continental-coastal sequences (Tremp-Graus area, southern Pyrenees, N Spain). *Clay Minerals*, 46: 105-126. Doi:10.1180/claymin.2011.046.1.105
- Asland, A. & Behrensmeyer, A.K. (1996). Taphonomy and time resolution of bone assemblages in a contemporary fluvial system: The East Fork River, Wyoming. *Palaios*, 11: 411-421.
- Astibia, H.; Buffetaut, E.; Buscalioni, A.D.; Cappetta, H.; Corral, C.; Estes, R.; García-Garmilla, F.; Jaeger, J.J.; Jiménez-Fuentes, E.; Le Loeuff, J.; Mazin, J.M.; Orue-Etxebarria, X.; Pereda-Suberbiola, X.; Powell, J.E.; Rage, J.C.; Rodríguez-Lázaro, J.; Sanz, J.L. & Tong,

- H. (1990). The fossil vertebrates from Laño (Basque Country, Spain); new evidence on the composition and affinities of the Late Cretaceous continental faunas of Europe. *Terra Nova*, 2: 460-466.
- Astibia, H.; Murelaga, X.; Pereda-Suberbiola, X.; Elorza, J.J.; Gómez-Alday, J.J. (1999). Taphonomy and palaeoecology of the Upper Cretaceous continental vertebrate-bearing beds of the Laño quarry (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, 14 (Número especial 1): 43-104.
- Augustine, D.J. (2010). Response of native ungulates to drought in semi-arid Kenyan rangeland. *African Journal of Ecology*, 48(4): 1009-1020. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2010.01207.x>.
- Baceta, J.I.; Pujalte, V.; Serra-Kiel, J.; Robador, A. & Orue-Etxebarria, X. (2004). El Maastrichtense final, Paleoceno e Ilerdiense inferior de la Cordillera Pirenaica. En: J.A. Vera (ed.): Geología de España. Sociedad Geológica de España – Instituto Geológico y Minero de España, Madrid. 303-313.
- Badam, G.L.; Ganjoo, R.K. & Salahuddin (1986). Preliminary taphonomical studies of some Pleistocene fauna from the Central Narmada Valley, Madhya Pradesh, India. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 53: 335-348. [doi.org/10.1016/0031-0182\(86\)90067-2](https://doi.org/10.1016/0031-0182(86)90067-2).
- Badgley, C. (1986a). Taphonomy of mammalian fossil remains from Siwalik rocks of Pakistan. *Paleobiology*, 12(2): 119-142.
- Badgley, C. (1986b). Counting individuals in mammalian fossil assemblages from fluvial environments. *Palaios*, 1(3): 328-338.
- Baiano, M.A.; Holgado, B.; Dalla Vecchia, F.M.; Gaete, R. & Galobart, À. (2014). New vertebrate-bearing sites from the uppermost Cretaceous of the Eastern Tresp Syncline (Catalonian Pyrenees, Spain). *Paleontologia i Evolució*, Memòria especial, 7. Reconstructing the Terrestrial End-Cretaceous Palaeoenvironments in Europe. Tresp (Catalonia, Spain), September 16-20 th, 2014. Field Trip Guide and Abstracts Book. 55.
- Bailey, J.B. (1997). Neural spine elongation in dinosaurs: sailbacks or buffalo-backs? *Journal of Paleontology*, 71(6): 1124-1146. [Doi:10.2307/1306608](https://doi.org/10.2307/1306608).
- Bailleul, A.M.; O'Connor, J. & Schweitzer, M.H. (2019). Dinosaur paleohistology: review, trends and new avenues of investigation. *PeerJ* 7:e7764. [Doi:10.7717/peerj.7764](https://doi.org/10.7717/peerj.7764)
- Balter, M. (2012). Cows of the Cretaceous. *Science*. <http://sciencemag.org/news/2012/10/>

cows-cretaceous/

- Barbi, M.; Bell, P.R.; Fanti, F.; Dynes, J.J.; Kolaceke, A.; Buttigieg, J.; Coulson, I.M. & Currie, P.J. (2019). Integumentary structure and composition in an exceptionally well-preserved hadrosaur (Dinosauria: Ornithischia). *PeerJ*, 7:e7875 <http://doi.org/10.7717/peerj.7875>.
- Barco, J.L.; Ardèvol, Ll. & Canudo, J.I. (2001): Descripción de los primeros rastros asignados a Hadrosauridae (Ornithopoda, Dinosauria) del Maastrichtiense de la Península Ibérica (Arén, Huesca). *Geogaceta*, 30: 235-238.
- Barco, J.L.; Canudo, J.I. & Ruiz-Omeñaca, J.I. (2006). New data on *Therangospodus oncalensis* from the Berriasian Fuentesalvo tracksite (Villar del Río, Soria, Spain): An example of gregarious behaviour in Theropod Dinosaurs. *Ichnos*, 13: 237-248. doi:10.1080/10420940600843682.
- Barrera, E. (1994). Global environmental changes preceding the Cretaceous-Tertiary boundary: Early-late Maastrichtian transition. *Geology*, 22: 877-880. Doi:10.1130/0091-7613(1994)022<0877:GECPTC>2.3.CO;2
- Barroso-Barcenilla, F.; Cambra-Moo, O.; Escaso, F.; Ortega, F.; Pascual, A.; Pérez-García, A.; Rodríguez-Lázaro, J.; Sanz, J.L.; Segura, M. & Torices, A. (2009). New and exceptional discovery in the Upper Cretaceous of the Iberian Peninsula: the palaeontological site of “Lo Hueco”, Cuenca, Spain. *Cretaceous Research*, 30: 1268-1278.
- Barroso-Barcenilla, F.; Cambra-Moo, O. & Segura, M. (2010). Estudio preliminar sobre geología y tafonomía del yacimiento paleontológico de “Lo Hueco” (Cretácico Superior, Cuenca, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Geológica*, 104: 57-70
- Bartlam-Brooks, H.L.A.; Bonyongo, M.C. & Harris, S. (2011). Will reconnecting ecosystems allow long-distance mammal migrations to resume? A case study of a zebra *Equus burchelli* migration in Botswana. *Oryx*, 45: 210-216. doi:10.1017/S0030605310000414
- Bataller, J.R. (1958). El Garumniense español y su fauna. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, 50 (2): : 41-81.
- Bataller, J.R. (1960). Los vertebrados del Cretácico español. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España* 60: 141-164.
- Battista, F.; Fondevilla, V.; Razzolini, N.L.; Vila, B.; Sellés, A.G. & Galobart, À. (2014). *Paleontologia i Evolució*, Memòria especial, 7. Reconstructing the Terrestrial End-Creta-

- ceous Palaeoenvironments in Europe. Tremp (Catalonia, Spain), September 16-20 th, 2014. Field Trip Guide and Abstracts Book. 57.
- Battista, F.; Fondevilla, V.; Razzolini, N.L.; Vila, B. & Galobart, À. (2015). The Maastrichtian L'Espinau hadrosauroid bonebed (NE Iberian Peninsula). En: XV Edizione delle Giornate di Paleontologia, 27-29 Maggio 2015. Volume dei Riassunti. (No numerado).
- Bauer, S. & Hoyer, B.J. (2014). Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide. *Science*, 344. doi:10.1126/science.1242552
- Behrensmeyer, A.K. (1978). Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4(2): 150-162. doi.org/10.1017/S0094837300005820.
- Behrensmeyer, A.K. (1988). Vertebrate preservation in fluvial channels. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 63: 183-199. doi.org/10.1016/0031-0182(88)90096-X
- Behrensmeyer, A.K.; Gordon, K.D. & Yanagi, G.T. (1986). Trampling as a cause of bone damage and pseudo-cutmarks. *Nature*, 319: 768-771.
- Bell, P.R. (2014). A review of hadrosaurid skin. En: D.A. Eberth & D.C. Evans (Eds): *Hadrosaurs*. Indiana University Press. Bloomington & Indianapolis. 572-590.
- Bell, P.R. & Brink, K.S. (2013). *Kazaklambia convincens* comb. nov., a primitive juvenile lambeosaurine from the Santonian of Kazakhstan. *Cretaceous Research*, 45: 265-274. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2013.05.003>
- Bell, P.R. & Campione, N.E. (2014). Taphonomy of the Danek Bonebed: a monodominant *Edmontosaurus* (Hadrosauridae) bonebed from the Horseshoe Canyon Formation, Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 51: 1-15. <https://dx.doi.org/10.1139/cjes-2014-0062>
- Bell, P.R. & Snively, E. (2008). Polar dinosaurs on parade: a review of dinosaur's migration. *Alcheringa*, 32(3): 271-284. DOI: 10.1080/03115510802096101
- Benton, M.J. (2005). *Vertebrate Paleontology* (third edition). Blackwell Publishing. ISBN: 0-632-05637-1. 455 pp.
- Benton, M.J.; Cook, E.; Grigorescu, D.; Popa, E. & Tallódi, E. (1997). Dinosaurs and other tetrapods in an Early Cretaceous bauxite-filled fissure, northwestern Romania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 130: 275-292.
- Bertozzo, F.; Manucci, F.; Dempsey, M.; Tanke, D.H.; Evans, D.C.; Ruffell, A. & Murphy, E.

- (2020). Description and etiology of paleopathological lesions in the type specimen of *Parasaurolophus walkeri* (Dinosauria: Hadrosauridae), with proposed reconstructions of the nuchal ligament. *Journal of Anatomy*. 2020;00: 1-15. <https://doi.org/10.1111/joa.13363>.
- Black, R. (2012). How hadrosaurs chewed. *Smithsonian Magazine*. smithsonianmag.com/science-nature/how-hadrosaurs-chewed-138780911/
- Blanco, A. (2018). The archosaurian assemblage from the Basturs Poble bonebed (Late Cretaceous, Spain): an update. En: M. Marzola; O. Mateus & M. Moreno-Azanza (eds.): *Abstract book of the XVI Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontology*, Caparica, Portugal June 26th - July 1st, 2018. 27.
- Blanco, A.; Prieto-Márquez, A.; De Esteban-Trivigno, S. (2015a). Diversity of hadrosauroid dinosaurs from the Late Cretaceous Ibero-Armorican Island (European Archipelago) assessed from dentary morphology. *Cretaceous Research*, 56: 447-457. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2015.04.001>
- Blanco, A.; Méndez, J.M. & Marmi, J. (2015b). The fossil record of the uppermost Maastrichtian Reptile Sandstone, (Trempe Formation, northeastern Iberian Peninsula). *Spanish Journal of Palaeontology*, 30 (1): 147-160. <https://doi.org/10.7203/sjp.30.1.17231>
- Blanco, A.; Szabó, M.; Blanco-Lapaz, À. & Marmi, J. (2017). Late Cretaceous (Maastrichtian) chondrichthyes and osteichthyes from northeastern Iberia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 465: 278-294. <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.10.039>
- Blob, R.W. & Badgley, C. (2007). Numerical methods for bonebed analysis. En: R.R. Rogers; D.A. Eberth & A.R. Fiorillo (eds.): *Bonebeds, genesis, analysis and paleobiological significance*. The University of Chicago Press. Chicago and London. 333-396. ISBN-13: 978-0-226-72370-9.
- Borinder, N.H. (2015). Postcranial anatomy of *Tanius sinensis* Wiman, 1929 (Dinosauria; Hadrosauroidea). Examensarbete vid Institutionen för geovetenskap. Uppsala Universitet. ISSN 1650-6553 Nr 320. 112 pp.
- Botfalvai, G.; Prondvai, E. & Ösi, A. (2020). Living alone or moving herds? A holistic approach highlights complexity in the social lifestyle of Cretaceous ankylosaurs. *Cretaceous Research*, 118. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104633>
- Bravo, A.M. & Gaete, R. (2014). Titanosaur eggshells from the Trempe Formation (Upper

- Cretaceous, Southern Pyrenees, Spain). *Historical Biology*, 27(8): 1079-1089. <http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2014.934231>
- Brett-Surman, M.K. (1989): A revision of the Hadrosauridae (Reptilia: Ornithischia) and their Evolution during the Campanian and Maastrichtian. Unpublished Ph D. thesis, George Washington University, Washington DC. 272 pp.
- Brett-Surman, M.K. & Wagner, J.R. (2007): Discussion of Character Analysis of the Appendicular Anatomy in Campanian and Maastrichtian North American Hadrosaurids- Variation and Ontogeny. En: Carpenter, K. (ed.): *Horns and Beaks. Ceratopsian and Ornithopod Dinosaurs*. Indiana University Press. Bloomington and Indianapolis. 135-169.
- Brinkmann, W. (1984): Erster Nachweis eines Hadrosauriers (Ornithischia) aus dem unteren Garumnium (Maastrichtium) des Beckens von Tresp (provinz Lérida, Spanien). *Paläontologische Zeitschrift*, 58, 295-305.
- Britt, B.B.; Eberth, D.A.; Scheetz, R.D.; Greenhalg, B.W. & Stadtman, K.L. (2009). Taphonomy of debris-flow hosted dinosaur bonebeds at Dalton Wells, Utah (Lower Cretaceous, Cedar Mountain Formation, USA). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 280: 1-22. Doi:10.1016/j.palaeo.2009.06.004
- Brooks, R.R.; Strong, C.P.; Lee, J.; Orth, C.J.; Gilmore, J.S.; Ryan, D.E. & Holzbecher, J. (1986). Stratigraphic occurrences of iridium anomalies at four Cretaceous/Tertiary boundary sites in New Zealand. *Geology*, 14(9): 727-729. Doi:10.1130/0091-7613(1986)14<727:S00IAA>2.0.CO;2
- Brown, B. (1914). *Corythosaurus casuarius*, a new crested dinosaur from the Belly River Cretaceous, with provisional classification of the family Trachodontidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 35: 701-708.
- Brusatte, S.L.; Butler, R.J.; Barrett, P.; Carrano, M.T.; Evans, D.C.M Lloyd, G.T.; Mannion, P.D.; Norell, M.A.; Peppe, D.J.; Upchurch, P. & Williamson, T.E. (2015). The extinction of the dinosaurs. *Biological Reviews*, 90: 628-642.
- Butler, R.J. & Barret, P.M. (2012). Ornithopods. En: M.K. Brett-Surman; T.R. Holtz Jr. & J.O. Farlow (eds.): *The Complete Dinosaur*. Indiana University Press. ISBN: 978-0-253-35701-4. 617-633.
- Cámara, P. & Klimowitz. (1985). Interpretación geodinámica de la vertiente centro-occidental surpirenaica (Cuencas de Jaca-Tresp). *Estudios Geológicos*, 41: 391-404.
- Cambra-Moo, O. & Buscalioni, A.D. (2003). Biostratigraphic patterns in archosaur fossils: in-

fluence of morphological organization on dispersal. *Journal of Taphonomy*, 1(4): 247-296.

- Cambra-Moo, O.; Barroso-Barcenilla, F.; Berreteaga, A.; Carenas, B.; Coruña, F.; Domingo, L.; Domingo, M.S.; Elvira, A.; Escaso, F.; Ortega, F.; Pérez-García, A.; Peyrot, D.; Sanz, J.L.; Segura, M.; Sopelana, A. & Torices, A. (2012). Preliminary taphonomic approach to “Lo Hueco” palaeontological site (Upper Cretaceous, Cuenca, Spain). *Geobios*, 45: 157-166. Doi:10.1016/j.geobios.2011.04.002
- Campbell, J.G. (1966). A dinosaur bone lesion resembling avian osteopetrosis and some remarks on the mode of development of the lesions. *Journal of the Royal Microscopical Society*, 85(2): 163-174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2818.1966.tb02177.x>
- Canudo, J.I.; Cruzado-Caballero, P. & Moreno-Azanza, M. (2005). Possible theropod predation evidence in hadrosaurid dinosaurs from the Upper Maastrichtian (Upper Cretaceous) of Arén (huesca, Spain). En: G. Gruber (ed.): Current Research in Vertebrate Paleontology. Thirs Annual Meeting European Association of Vertebrate Paleontology. *Kaupia*. Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte, 14. 9-13
- Campione, N.E. & Evans, D.C. (2011). Cranial growth and variation in Edmontosaurs (Dinosauria: hadrosauridae): Implications for Latest Cretaceous megaherbivore diversity in North America. *PloS ONE*, 6(9): e25186. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025186>
- Capote, R.; Muñoz, J.A.; Simón, J.L.; Liesa, C.L. & Arlegui, L.E. (2002): Alpine tectonics I: The alpine system north of the Betic Cordillera. En: W. Gibbons & T. Moreno (eds.): *Geology of Spain*. Geological Society of London: 385-397.
- Carpenter, K. (1992). Behavior of hadrosaurs as interpreted from footprints in the “Mesaverde” Group (Campanian) of Colorado, Utah, and Wyoming. *Contributions to Geology*, University of Wyoming, 29(2): 81-96
- Carpenter, K. (1998). Evidence of predatory behavior by carnivorous dinosaurs. *Gaia*, 15: 135-144.
- Carpenter, K. (1999). *Eggs, Nests and Baby Dinosaurs: A Look at Dinosaur Reproduction*. Indiana University Press. Bloomington and Indianapolis. ISBN-13: 978-0253334978. 352 pp.
- Carrano, M.T.; Janis, C.M. & Sepkoski, J.J.Jr. (1999). Hadrosaurs as ungulate parallels: Lost lifestyles and deficient data. *Acta Palaeontologica Polonica*, 44(3): 237-261.

- Casanovas, M.L. (1992): Novedades en el registro fósil de dinosaurios del Levante español. *Zubía*. 10: 139-151.
- Casanovas, M.L.; Santafé, J.V.; Sanz, J.L. & Buscalioni, A. (1985a): *Orthomerus* (Hadrosaurinae, Ornithopoda) del Cretácico Superior del yacimiento de “Els Nerets” (Tresp, España). *Paleontologia i Evolució*, 19: 155-162.
- Casanovas, M.L.; Santafé, J.V.; Sanz, J.L. & Buscalioni, A. (1985b): *Orthomerus* (Hadrosaurinae, Ornithopoda) du Crétacé Supérieur du gisement de “Els Nerets” (Tresp, Lleida). In: *Les Dinosaurés de la Chine à la France*, Muséum d’Histoire Naturelle de Toulouse, 99-111.
- Casanovas, M.L.; Santafé, J.V.; Sanz, J.L. & Buscalioni, A.D. (1987): Arcosaurios (Crocodylia, Dinosauria) del Cretácico Superior de la Conca de Tresp (Lleida, España). *Estudios Geológicos*. Volumen extraordinario Galve-Tresp, 95-110.
- Casanovas, M.L.; Santafé, J.V. & Sanz, J.L. (1988). La primera resta fòssil d’un Teròpode (Sauirischia, Dinosauria) en el Cretaci superior de la Conca de Tresp (Lleida, Espanya). *Paleontologia i Evolució*, 22: 77-81.
- Casanovas, M.L.; Santafé, J.V. & Isidro, A. (1993): *Pararhabdodon isonense* n. gen. n. sp. (Dinosauria). Estudio morfológico, radio-tomográfico y consideraciones biomecánicas. *Paleontologia i Evolució*, 26-27: 121-131.
- Casanovas, M.L.; Santafé, J.V. & Pereda, X. (1997): Nouveaux restes de *Pararhabdodon isonensis* (Dinosauria, Hadrosauridae) et synthese de l’ensemble du materiel decouvert dans le Cretace Superieur de Catalogne. *2e Congres Europeen de Paleontologie des Vertebres*. Resumes. Esperaza – Quillan.
- Casanovas, M.L.; Pereda Suberbiola, X.; Santafé, J.V. & Weishampel, D.B. (1999a): First lambeosaurine hadrosaurid from Europe: palaeobiogeographical implications. *Geological Magazine*, 136 (2): 205-211.
- Casanovas, M.L.; Pereda Suberbiola, X.; Santafé, J.V. & Weishampel, D.B. (1999b): A primitive euhadrosaurian dinosaur from the uppermost Cretaceous of the Ager syncline (southern Pyrenees, Catalonia). *Geologie en Mijnbouw*, 78: 345-356.
- Case, J.A.; Martín, J.E.; Chaney, D.S.; Reguero, M.; Marensi, S.A.; Santillana, S.M. & Woodburne, M.O. (2000): The first duck-billed dinosaur (Family Hadrosauridae) from Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20 (3): 612-614. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2000\)020\[0612:TFDBDF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2000)020[0612:TFDBDF]2.0.CO;2)

- Castanera, D.; Vila, B.; Razzolini, N.L.; Santos, V.F.; Pascual, C. & Canudo, J.I. (2014). Sauropod trackways of the Iberian Peninsula: palaeoetological and palaeoenvironmental implications. *Journal of Iberian Geology*, 40(1): 49-59. http://dx.doi.org/10.5209/rev_JIGE.2014.v40.n1.44087
- Castanet, J. (2006). Time recording in bone microstructures of endothermic animals; functional relationships. *Comptes Rendus Palevol*, 5: 629-636. Doi:10.1016/j.crpv.2005.10.006
- Chapman, R.E.; Weishampel, D.B.; Hunt, G.; & Rasskin-Gutman, D. (1997). Sexual dimorphism in dinosaurs. En: D.L. Wolberg; E. Stump & G. Rosenberg (eds.): *DINOFEST International: Proceedings of a Symposium held at Arizona State University*: 83-94. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia.
- Chiappe, L.M.; Coria, R.A.; Dingus, L.; Jackson, F.; Chinsamy, A. & Fox, M. (1998). Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature*, 396: 258-261.
- Chiba, K.; Ryan, M.J.; Braman; D.R.; Eberth; D.A.; Scott, E.E.; Brown, C.M.; Kobayashi, Y. & Evans, D.C. (2015). Taphonomy of a monodominant *Centrosaurus apertus* (Dinosauria: Ceratopsia) bonebed from the Upper Oldman Formation of Southeastern Alberta. *Palaaios*, 30: 655-667. <http://dx.doi.org/10.2110/palo.2014.084>
- Chin, K. (2007). The paleobiological implications of herbivorous dinosaur coprolites from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana: why eat wood? *Palaaios*, 22(5):554-566. <https://doi.org/10.2110/palo.2006.p06-087r>
- Chinsamy, A. (1995). Ontogenetic changes in the bone histology of the Late Jurassic ornithomimid *Dryosaurus lettowvorbecki*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15(3): 96-104. <http://dx.doi.org/10.1080/02724634.1995.10011209>
- Chinsamy, A. & Hillenius, W.J. (2004). Physiology of nonavian dinosaurs. En: Weishampel, D.B.; Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.) *The Dinosauria*. Second Edition. University of California Press. 643-671. ISBN: 0-520-24209-2
- Chinsamy-Turan, A. (2005). *The microstructure of dinosaur bone. Deciphering biology with fine-scale techniques*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London. 195 pp. ISBN: 0-8018-8120-X.
- Chinsamy-Turan, A.; Thomas, D.B.; Tumarkin-Deratzian, A.R. & Fiorillo, A.R. (2012). Hadrosaurs were perennial polar residents. *The Anatomical Record*, 295: 610-614. Doi:10.1002/ar.22428

- Chinsamy-Turan, A.; Worthy, T.H. & Handley, W.D. (2019). Growth Strategies linked to prevailing environmental conditions in Australian giant flightless mihirung birds (Aves: Dromornithidae). Society of Vertebrate Paleontology 79 th Annual Meeting, Program and Abstracts. Brisbane, Australia, October 2019. p. 79.
- Choukroune, P.; Roure, F.; Pinet, B. & ECORS Pyrenees Team (1990). Main results of the ECORS Pyrenees profile. *Tectonophysics*, 173: 411-423. [https://doi.org/10.1016/0040-1951\(90\)90234-Y](https://doi.org/10.1016/0040-1951(90)90234-Y)
- Cincotta, A.; Yans, J.; Godefroit, P.; Garcia, G.; Dejax, J.; Benammi, M.; Amico, S. & Valentin, X. (2015). Integrated paleoenvironmental reconstruction and taphonomy of a unique Upper Cretaceous vertebrate-bearing locality (Velaux, Southeastern France). *PloS ONE*, 10(8): e0134231. Doi:10.1371/journal.pone.0134231
- Coria, R. (1994). On a monospecific assemblage of sauropod dinosaurs from Patagonia: implications for gregarious behavior. *Gaia*, 10: 209-213
- Cojan, I. & Moreau, M.-G. (2006). Correlation of terrestrial climatic fluctuations with global signals during the Upper Cretaceous – Danian in a compressive setting (Provence, France). *Journal of Sedimentary Research*, 76: 589-604
- Colombo, F. & Cuevas, J.L. (1993). Características estratigráficas y sedimentológicas del “Garumniense” en el sector de Áger (Pre-Pirineo, Lleida). *Acta Geológica Hispánica*, 28 (4): 15-32.
- Company, J.; Galobart, A. & Gaete, R. (1998): First data on the hadrosaurid dinosaurs (Ornithischia, Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Valencia, Spain. *Oryctos*. 1. 121-126.
- Company, J.; Pereda-Suberbiola, X. & Ruiz-Omeñaca, J.I. (2009). Los dinosaurios del Cretácico Terminal del Levante ibérico en el contexto paleogeográfico europeo. Composición de las faunas e implicaciones paleobiogeográficas. En: (P. Huerta & F. Torcida (eds.)): Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno. Colectivo Arqueológico – Paleontológico de Salas, Salas de los Infantes, Burgos. 17-44.
- Company, J.; Cruzado-Caballero, P. & Canudo, J.I. (2013). A diminutive hadrosaur from the Late Maastrichtian of the south-central Pyrenees (Spain). *VI Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno. Salas de los Infantes, Burgos. Libro de Resúmenes*. ISBN: 13:978-84-695-8567-2. 53-55.

- Company, J.; Cruzado-Caballero, P. & Canudo, J.I. (2015). Presence of diminutive hadrosaurids (Dinosauria: Ornithopoda) in the Maastrichtian of the south-central Pyrenees (Spain). *Journal of Iberian Geology*, 41(1): 71-81. https://dx.doi.org/10.5209/rev_JIGE.2015.v41.n1.48656
- Conti, S.; Vila, B.; Sellés, A.G.; Globart, À.; Benton, J.B. & Prieto-Márquez, A. (2020). The oldest lambeosaurine dinosaur from Europe: Insights into the arrival of Tsintaosaurini. *Cretaceous Research*, 107. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104286>
- Conybeare, A. & Haynes, G. (1984). Observations on elephant mortality and bones in water holes. *Quaternary Research*, 22: 189-200.
- Corral, E.; Sanz, J.L.; Ortega, F. & Escaso, F. (2007). Restos de dinosaurios del Cretácico Superior de Armuña (Segovia). En: O. Cambra-Moo; C. Martínez-Pérez; B. Chamero; F. Escaso; S. de Esteban Trivigno & J. Marugán-Lobón (eds.), *Cantera paleontológica*. Diputación Provincial de Cuenca. 133-142.
- Corral, J.-C.; Pueyo, E.L.; Berreteaga, A.; Rodríguez-Pintó, A.; Sánchez, E. & Pereda-Suberbiola, X. (2016). Magnetostratigraphy and lithostratigraphy of the Laño vertebrate-site: Implications in the uppermost Cretaceous chronostratigraphy of the Basque-Cantabrian Region. *Cretaceous Research*, 57: 473-489. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2015.07.015>
- Cruzado-Caballero, P. (2012). Restos directos de dinosaurios hadrosáuridos (Ornithopoda, Hadrosauridae) del Maastrichtiense superior (Cretácico superior) de Arén (Huesca). Tesis doctoral. Universidad de Zaragoza. 410 pp.
- Cruzado-Caballero, P.; Canudo, J.I. & Ruiz-Omeñaca, J.I. (2007): Los dinosaurios hadrosaurios (Ornithischia : Ornithopoda) del Maastrichtiense superior (Cretácico Superior) de Arén (Huesca, España). En: (Huerta, P. & Torcida, F. (eds)): IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno. Libro de Resúmenes. Salas de los Infantes, Burgos: 55-56.
- Cruzado-Caballero, P.; Canudo, J.I. & Ruiz-Omeñaca, J.I. (2009). Los fémures de Blasi (Arén, Huesca, Spain): una contribución a los hadrosauróideos europeos del Maastrichtiense superior. En: (P. Huerta & F. Torcida (eds)): Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno. Colectivo Arqueológico – Paleontológico de Salas, Salas de los Infantes, Burgos. 197-205.
- Cruzado-Caballero, P.; Pereda-Suberbiola, X. & Ruiz-Omeñaca, J.I. (2010) *Blasisaurus canudo* gen. et sp. nov., a new lambeosaurine dinosaur (Hadrosauridae) from the Latest

- Cretaceous of Arén (Huesca, Spain). *Canadian Journal of Earth Sciences*, 47: 1507-1517.
- Cruzado-Caballero, P.; Puértolas-Pascual, E.; Canudo, J.I.; Castanera, D.; Gasca, J.M. & Moreno-Azanza (2012). New hadrosaur remains from the Late Maastrichtian of Huesca (NE Spain). En: Royo-Torres, R.; Gascó, F. & Alcalá, L. (coord.). 10th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists. *Fundamental!*, 20: 46-48.
- Cruzado-Caballero, P.; Ruiz-Omeñaca, J.I.; Gaete, R.; Riera, V.; Oms, O. & Canudo, J.I. (2014). A new hadrosaurid dentary from the latest Maastrichtian of the Pyrenees (north Spain) and the high diversity of the duck-billed dinosaurs of the Ibero – Armorican Realm at the very end of the Cretaceous. *Historical Biology*, 26 (5): 619-630. <http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2013.822867>
- Cruzado-Caballero, P.; Fortuny, J.; Llacer, S. & Canudo, J.I. (2015). Paleoneuroanatomy of the european lambeosaurine dinosaur *Arenysaurus ardevoli*. PeerJ 3:e802; DOI 10.7717/peerj.802
- Csiki-Sava, Z.; Buffetaut, E.; Ösi, A.; Pereda-Suberbiola, X. & Brusatte, S.L. (2015). Island life in the Cretaceous – faunal composition, biogeography, evolution, and extinction of land – living vertebrates on the Late Cretaceous European archipelago. *ZooKeys*, 469: 1-161. Doi: 10.3897/zookeys.469.8439
- Cuevas, J.L. (1992). Estratigrafía del “Garumniense” de la Conca de Tremp. Prepirineo de Lérida. *Acta Geológica Hispánica* (Homenaje a Oriol Riba Arderiu), 1-2 (27): 95-108.
- Currie, P.J. & Eberth, D.A. (2010). On gregarious behavior in *Albertosaurus*. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 47(9): 1277-1289. doi:10.1139/E10-072
- Dalla Vecchia, F.M. (2014). An overview of the latest Cretaceous Hadrosauroid record in Europe. En: D.A. Eberth & D.C. Evans (Eds): *Hadrosaurs*. Indiana University Press. Bloomington & Indianapolis. 268-297.
- Dalla Vecchia, F.M.; Gaete, R.; Riera, V.; Oms, O.; Prieto-Márquez, A.; Vila, B.; Sellés, A.G. & Galobart, À. (2014). The Hadrosauroid Record in the Maastrichtian of the Eastern Tremp Syncline (Northern Spain). En: D.A. Eberth & D.C. Evans (Eds): *Hadrosaurs*. Indiana University Press. Bloomington & Indianapolis. ISBN: 978-0-253-01385-9. 298-314.
- Dalla Vecchia, F.M. (2009). *Tethyshadros insularis*, a new hadrosauroid dinosaur (Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Italy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(4): 1100-1116. <https://doi.org/10.1671/039.029.0428>

- DePalma, R.A.; Burnham, D.A.; Martin, L.D.; Rothschild, B.M. & Larson, P.L. (2013). Physical evidence of predatory behavior in *Tyrannosaurus rex*. *PNAS*, 110 (31): 12560-12564. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1265341110
- Dercourt, J.; Gaetani, M.; Vrielynck, B.; Barrier, B.; Biju-Duval, B.; Brunet, M.F.; Cadet, J.P.; Crasquin, S. & Sandulescu, M. (2000). Atlas Peri-Tethys. Palaeogeographical maps: CCGM/CGMW, Paris. 269 pp.
- Dewaele, L.; Tsogtbaatar, K.; Barsbold, R.; Garcia, G.; Stein, K.; Escuillié, F. & Godefroit, P. (2015). Perinatal specimens of *Saurolophus angustirostris* (Dinosauria: Hadrosauridae), from the Upper Cretaceous of Mongolia. *PLoS ONE* 10(10): e0138806. doi: 10.1371/journal.pone.0138806
- Díaz-Molina, M. (1987). Sedimentación sintectónica asociada a una subida relativa del nivel del mar durante el Cretácico superior (Fm. Tremp, provincia de Lérida). *Estudios Geológicos*. Volumen extraordinario Galve – Tremp. 69-93.
- Díaz-Molina, M.; Kälin, O.; Benito, M.I.; López-Martínez, N. & Vicens, E. (2007). Depositional setting and early diagenesis of the dinosaur eggshell-bearing Aren Fm at Bastus, Late Campanian, south-central Pyrenees. *Sedimentary Geology*, 99 (3-4): 205-221.
- Dieudonné, P.-E.; Tortosa, T.; Torcida, F.; Canudo, J.I. & Díaz-Martínez, I. (2016). An unexpected early rhabdodontid from Europe (Lower Cretaceous of Salas de los Infantes, Burgos Province, Spain) and a re-examination of basal iguanodontian relationships. *PLoS ONE* 11(6): e0156251. doi: 10.1371/journal.pone.0156251
- Díez-Canseco, D.; Arz, J.A.; Benito, M.I.; Díaz-Molina, M. & Arenillas, I. (2014). Tidal influence in redbeds: A palaeoenvironmental and biochronostratigraphic reconstruction of the Lower Tremp Formation (South-Central Pyrenees, Spain) around the Cretaceous/Paleogene boundary. *Sedimentary Geology*, 312: 31-49. <http://dx.doi.org/10.1016/j.sedgeo.2014.06.008>
- Dingle, H. (2014). Migration. The biology of life on the move. 2d edition. Oxford University Press. ISBN 13: 9780199640393
- Dodson, P. (1975): Taxonomic implications of relative growth in lambeosaurine hadrosaurs. *Systematic Zoology*. 24: 37-54. <https://doi.org/10.1093/sysbio/24.1.37>
- Dudley, J.P.; Criag, G.C.; Gibson, D.St.C.; Haynes, G. & Klimowicz, J. (2001). Drought mortality of bush elephants in Hwange National Park, Zimbabwe. *African Journal of Ecology*, 37: 375-385.

- Duncan, C.; Chauvenet, A.L.M.; McRae, L.M. & Petteorelli, N. (2012). Predicting the future impact of droughts on ungulate populations in arid and semi-arid environments. *PLoS ONE*, 7(12): e51490. doi:10.1371/journal.pone.0051490
- Dunham, K.M. (1994). The effect of drought on the large mammal populations of Zambezi riverine woodlands. *Journal of Zoology*, 234(3): 489-526. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1994.tb04862.x>
- Eberth, D.A. & Currie, P.J. (2005). Vertebrate taphonomy and taphonomic modes. En: P.J. Currie & E.B. Koppelhus (eds.): *Dinosaur Provincial Park: A spectacular ancient ecosystem revealed*. Indiana University Press. Bloomington and Indianapolis. 453-477. ISBN: 0-253-34595-2.
- Eberth, D.A.; Shannon, M. & Noland, B.G. (2007). A bonebed database: classification, biases, and patterns of occurrence. En: R.R. Rogers, D.A. Eberth & A.R. Fiorillo (eds.): *Bonebeds: genesis, analysis, and paleobiological significance*. The University of Chicago Press. Chicago and London. 103-220. ISBN-13: 978-0-226-72370-9.
- Egi, N. & Weishampel, D.B. (2002). Morphometric analyses of humeral shapes in hadrosaurids (Ornithomimidae, Dinosauria). *Senckenbergiana lethaea*, 82(1): 43-58. <https://doi.org/10.1007/BF03043772>
- Erickson, G.M.; Curry Rogers, K. & Yerby, S.A. (2001). Dinosaurian growth patterns and rapid avian growth rates. *Nature*, 412: 429-433.
- Erickson, G.M.; Krick, B.A.; Hamilton, M.; Bourne, G.R.; Norell, M.A.; Lilleodden, E. & Sawyer, W.G. (2012). Complex dental structure and wear biomechanics in hadrosaurid dinosaurs. *Science*, 338: 98-101. Doi: 10.1126/science.1224495
- Escaso, F.; Ortega, F.; Gasulla, J.M. & Sanz, J.L. (2012): New postcranial remains of *Rhabdodon* from the upper Campanian – lower Maastrichtian of “Lo Hueco” (Cuenca, Spain). En: Royo-Torres, R.; Gascó, F. & Alcalá, L. (coord.). 10th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists. *Fundamental!*, 20: 71-72.
- Escaso, F.; Ortega, F.; Sanz, J.L.; Pérez-García, A. & Gasulla, J.M. (2009). New material of *Rhabdodon* from the upper Campanian – lower Maastrichtian of “Lo Hueco” (Cuenca, Spain). En: (D. Schwarz-Wings; O. Wings & F. Sattler (eds.)): 7th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists. July 20 to July 24, 2009. Abstract Volume. 26.
- Evans, D.C. (2006). Nasal cavity homologies and cranial crest function in lambeosaurine di-

- nosaurus. *Paleobiology*, 32(1): 109-125. <http://dx.doi.org/10.1666/04027.1>
- Fanti, F.; Miyashita, T. (2009). A high latitude vertebrate fossil assemblage from the Late Cretaceous of west-central Alberta, Canada: evidence for dinosaur nesting and vertebrate latitudinal gradient. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 275: 37-53. Doi:10.1016/j.palaeo.2009.02.007
- Farlow, J.O. (1987). Speculations about diet and digestive physiology of herbivorous dinosaurs. *Palaeobiology*, 13(1): 60-72. <https://www.jstor.org/stable/2400838>
- Farlow, J.O. & Holtz, T.R. (2002). The fossil record of predation in dinosaurs. *Paleontological Society Special Papers*, 8: 251-265.
- Feist, M. & Colombo; F. (1983). La limite Crétacé–Tertiaire dans le nord-est de l’Espagne, du point de vue des carophytes. *Géologie Méditerranéenne*, X (3-4): 303-326.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits of phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39(4): 783-791. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x>
- Fernández-López, S.R. (2000). Temas de tafonomía. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid. 167 pp.
- Fiorillo, A.R. (1991). Taphonomy and depositional setting of Careless Creek Quarry (Judith River Formation), Wheatland County, Montana, U.S.A. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 81: 281-311.
- Fiorillo, A.R. (1998). Measuring fossil reworking within a fluvial system: an example from the Hell Creek Formation (Upper Cretaceous) of Eastern Montana. En: Y. Tomida; L.J. Flynn & L.L. Jacobs (eds.): Advances in vertebrate paleontology and geochronology. *National Science Museum Monograph*, 14. National Science Museum, Tokyo. 243-251.
- Fiorillo, A.R. & Gangloff, R.A. (2001). The caribou migration model for Arctic hadrosaurs (Dinosauria: Ornithischia): A reassessment. *Historical Biology*, 15(4): 323-334. <https://doi.org/10.1080/0891296021000037327>
- Fiorillo, A.R. & Eberth, D.A. (2004). Dinosaur taphonomy. En: Weishampel, D.B.; Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.) *The Dinosauria*. Second Edition. University of California Press. 607-613. ISBN: 0-520-24209-2
- Foley, C.; Petteorelli, N. & Foley, L. (2008). Severe drought and calf survival in elephants. *Biology Letters*, 4: 541-544. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0370>

- Fondevilla, V.; Razzolini, N.L.; Gaete, R.; Pellicer Mir, X. & Galobart, A. (2013). XL Hadrosaurids of Tremp basin: the Costa de les Solanes site (Late Maastrichtian, northeast of the Iberian Peninsula). En: Fidel Torcida & Pedro Huerta (eds.): *VI Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. Salas de los Infantes (Burgos, España) 5 al 7 de septiembre de 2013. Libro de Resúmenes. 67-68.
- Fondevilla, V.; Razzolini, N.L. & Galobart, À. (2015). Rere la pista dels grans dinosaures de Catalunya: el jaciment d'hadrosaures de Costa de les Solanes (Cretaci Superior, Isona i Conca Dellà, Pallars Jussà). En: *Primeres Jornades d'Arqueologia i Paleontologia del Pirineu i Aran*. Coll de Nargó i La Seu d'Urgell, 29 i 39 de novembre de 2013. 16-21. Departament de Cultura. Generalitat de Catalunya.
- Fondevilla, V.; Dinarès-Turell, J. & Oms, O. (2016). The chronostratigraphic framework of the South_Pyrenean Maastrichtian succession reappraised: Implications for basin development and end-Cretaceous dinosaur faunal turnover. *Sedimentary Geology*, 337: 55-68. <http://dx.doi.org/10.1016/j.sedgeo.2016.03.006>
- Fondevilla, V.; Vicente, A.; Battista, F.; Sellés, A.G.; Dinarès-Turell, J.; Martín-Closas, C.; Anadón, P.; Vila, B.; Razzolini, N.L.; Galobart, À. & Oms, O. (2017). Geology and taphonomy of the L'Espinau dinosaur bonebed, a singular lagoonal site from the Maastrichtian of South-Central Pyrenees. *Sedimentary Geology*, 355: 75-92. <http://dx.doi.org/10.1016/j.sedgeo.2017.03.014>
- Fondevilla, V.; Dalla Vecchia, F.M.; Gaete, R.; Galobart, À.; Moncunill-Solé, B. & Köhler, M. (2018a). Ontogeny and taxonomy of the hadrosaur (Dinosauria, Ornithopoda) remains from Basturs Poble bonebed (late early Maastrichtian, Tremp Syncline, Spain). *PloS ONE*, 13(10): e0206287. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206287>
- Fondevilla, V.; Minwer-Barakat, R.; Marigó, J.; Femenias-Gual, J. & Moyà-Solà, S. (2018b). 10 million years of solitude: the scarce paleocene vertebrates record of the Southern Pyrenees. En: M. Marzola; O. Mateus & M. Moreno-Asanza (eds.): *Abstract book of the XVI Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontology*, Caparica, Portugal June 26th – July 1st, 2018: 72.
- Fondevilla, V.; Riera, V.; Vila, B.; Sellés, A.G.; Dinarès-Turell, J.; Vicens, E.; Gaete, R.; Oms, O. & Galobart, A. (2019). Chronostratigraphic synthesis of the latest Cretaceous dinosaur turnover in south-western Europe. *Earth–Science Reviews*, 191: 168-189. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.01.007>
- Forster, C.A. (1997): Hadrosauridae. En: Currie, P.J. & Padian, K. (eds.): *Encyclopedia of Di-*

nosaurus. Academic Press. 293-299. ISBN: 978-0-12-116810-6.

Francillon-Vieillot, H.; Buffrénil, V. de; Castanet, J.; Géraudie, J.; Meunier, F.J.; Sire, J.Y.; Zylberberg, L. & Ricqlès, A. de (1990). Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. En: J.G. Carter (ed.): *Skeletal Biomineralisation: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*. Van Nostrand Reinhold, New York. 471-530.

Frank, T.D. & Arthur, M.A. (1999). Tectonic forcings of Maastrichtian ocean-climate evolution. *Paleoceanography*, 14(2):103-117

Fricke, H.C.; Rogers, R.R. & Gates, T.A. (2009). Hadrosaurid migration: inferences based on stable isotope comparisons among Late Cretaceous dinosaur localities. *Paleobiology*, 35(2): 270-288. <https://doi.org/10.1666/08025.1>

Fryxell, J.M.; Greever, J. & Sinclair, A.R.E. (1988). Why are migratory ungulates so abundant? *The American Naturalist*, 131(6): 781-798.

Foster, J.B. (1964). Evolution of mammals on islands. *Nature*, 202: 234-235. <https://doi.org/10.1038/202234a0>.

Fuentes, R. & Dalla Vecchia, F.M. (2014). Les Serretes, a new Late Maastrichtian dinosaur site in the Eastern Tremp Syncline (Southern Pyrenees, Spain). *Paleontologia i Evolució*, Memòria especial, 7. Reconstructing the Terrestrial End-Cretaceous Palaeoenvironments in Europe. Tremp (Catalonia, Spain), September 16-20 th, 2014. Field Trip Guide and Abstracts Book. 70.

Gaete, R. (2009). Sistemática y filogenia del hadrosáurido (Dinosauria: Ornithopoda) del yacimiento de Basturs Poble (Pirineos sur-centrales, Isona i Conca Dellà, Lleida). Treball de Recerca, Universitat Autònoma de Barcelona. 135 p.

Gaete, R. & Bravo, A.M. (2002). Nuevos yacimientos de vertebrados del Cretácico superior de la Cuenca de Tremp (Lleida). Congreso Internacional sobre Dinosaurios y otros Reptiles Mesozóicos de España. Resúmenes. 18.

Gaete, R.; Prieto-Márquez, A.; Riera, V.; Oms, O. & Galobart, A. (2007): New discoveries of lambeosaurine hadrosaurids from the Tremp Basin (Maastrichtian, Southern Pyrenees): description and stratigraphic setting. En: Jeff Liston (ed.): 55th Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy and the 16th Symposium of Palaeontological Preparation and Conservation. Glasgow. Abstract of Presentations. 37.

Gaete, R.; Galobart, À.; Riera, V.; Razzolini, N.L.; Vicente, A.; Llorens, F. & Martín, M. (2015). Darreres campanyes d'excavació al jaciment del Cretaci Superior de Basturs Poble

- (Isona i Conca Dellà, Pallars Jussà), campanyes 2008-2011. En: *Primeres Jornades d'Arqueologia i Paleontologia del Pirineu i Aran*. Coll de Nargó i La Seu d'Urgell, 29 i 39 de novembre de 2013. 28-35. Departament de Cultura. Generalitat de Catalunya.
- Galbrun, B.; Feist, M.; Colombo, F.; Rocchia, R. & Tambareau, Y. (1993). Magnetostratigraphy and biostratigraphy of Cretaceous-Tertiary continental deposits, Ager Basin, Province of Lerida, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 102: 41-52. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(93\)90004-3](https://doi.org/10.1016/0031-0182(93)90004-3)
- Galobart, À. (2003). Aspectos tafonómicos de los yacimientos del Pleistoceno inferior de Incarcàl (Crespià, NE de la Península Ibérica). *Paleontologia i Evolució*, 34: 211-220.
- Gangloff, R.A. & Fiorillo, A.R. (2010). Taphonomy and paleoecology of a bonebed from the Prince Creek Formation, North Slope, Alaska. *Palaios*, 25: 299-317. Doi:10.2110/palo.2009.p09-103r
- Garcia, G.; Marivaux, L.; Pélissié, T. & Vianey-Liaud, M. (2006). Earliest Laurasian sauro-pod eggshells. *Acta Paleontologica Polonica*, 51(1): 99-104. <http://app.pan.pl/acta51/app51-099.pdf>
- Gates, T.A. & Sampson, S.D. (2007). A new species of *Gryposaurus* (Dinosauria: Hadrosauridae) from the late Campanian Kaiparowits Formation, southern Utah, USA. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 151: 351-376. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3462.2007.00349.x>
- Gates, T.A.; Sampson, S.D.; Delgado de Jesús, C.R.; Zanno, L.E.; Eberth, D.; Hernández-Rivera, R.; Aguillón Martínez, M.C. & Kirkland, J.I. (2007). *Velafrons coahuilensis*, a new lambeosaurine hadrosaurid (Dinosauria: Ornithomimidae) from the Late Campanian Cerro del Pueblo Formation, Coahuila, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(4): 917-930. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2007\)27\[917:VCANLH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2007)27[917:VCANLH]2.0.CO;2)
- Geist, V. (1974). On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *American Zoologist*, 14: 205-220.
- Godefroit, P.; Dong, Z.-M.; Bultynck, P.; Li, H. & Feng, L. (1998). Sino-Belgian Cooperative Program. Cretaceous Dinosaurs and Mammals from Inner Mongolia: 1) New *Bactrosaurus* (Dinosauria: Hadrosauridae) material from Iren Dabasu (Inner Mongolia, P.R. China). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles du Belgique*, 68: 1-70.
- Godefroit, P.; Shuqin, Z. & Jin, L. (2000). *Charonosaurus jiyinensis* n.g., n.sp., a lambeosaurine dinosaur from the Late Maastrichtian of northeastern China. *Comptes Rendus de*

l'Académie des Sciences de Paris. Series IIA – Earth and Planetary Science, 330 (12): 875-882.

Godefroit, P.; Zan, S & Jin, L. (2001): The Maastrichtian (Late Cretaceous) lambeosaurine dinosaur *Charonosaurus jiyinensis* from north-eastern China. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Sciences de la Terre*, 71: 119-168.

Godefroit, P.; Bolotsky, Y. & Alifanov, V. (2003). A remarkable hollow-crested hadrosaur from Russia: an Asian origin for lambeosaurines. *Comptes Rendus Palevol*, 2: 143-151.

Godefroit, P.; Bolotsky, Y.L. & Van Itterbeeck, J. (2004): The lambeosaurine dinosaur *Amurosaurus riabinini*, from the Maastrichtian of Far Eastern Russia. *Acta Paleontologica Polonica*, 49 (4): 585 – 618.

Godefroit, P.; Shulin, H.; Tingxiang, Y. & Lauters, P. (2008): New hadrosaurid dinosaurs from the uppermost Cretaceous of northeastern China. *Acta Paleontologica Polonica*, 53 (1): 47–74.

Goloboff, P. & Catalano, S. (2016). TNT, version 1.5, with a full implementation of phylogenetic morphometrics Cladistics. Doi: 10.1111/cla.12160

Golovneva, L.B. (2000). The Maastrichtian (Late Cretaceous) climate in the Northern Hemisphere. En: M.B. Hart (ed.): *Climates: Past and Present. Geological Society, London, Special Publications*, 181: 43-54. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2000.181.01.05>

Gommes, R. & Petrassi, F. (1996). Rainfall variability and drought in sub-saharan Africa. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO).

Gómez, J.J.; Sandoval, J.; Aguado, R.; O'Dogherty & Osete, M.L. (2019). The Alpine Cycle in Eastern Iberia: Microplate units and geodynamic stages. En: C. Quesada & J.T. Oliveira (eds.): *The Geology of Iberia: A geodynamic approach. Vol. 3: The Alpine Cycle. Regional Geology Reviews*. Springer. 15-27. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-11295-0>

Gómez-Alday, J.J.; López, G. & Elorza, J. (2004). Evidence of climatic cooling at the Early/Late Maastrichtian boundary from inoceramid distribution and isotopes: Sopelana sections, Basque Country, Spain. *Cretaceous Research*, 25: 649-668. doi:10.1016/j.cretres.2004.06.009

Gómez-Gras, D.; Roigé, M.; Fondevilla, V.; Oms, O.; Boya, S. & Remacha, E. (2016). Provenance constraints on the Tremp Formation paleogeography (southern Pyrenees): Ebro Massif VS Pyrenees sources. *Cretaceous Research*, 57: 414-427. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2015.09.010>

- Grellet-Tinner, G.; Sim, C.M.; Kim, D.H.; Trimby, P.; Higa, A.; An, S.L.; Oh, H.; Kim, T.-J. & Kardjilov, N. (2011). Description of the first lithostrotian titanosaur embryo in ovo with neutron characterization and implications for lithostrotian Aptian migration and dispersion. *Gondwana Research*, 20: 621-629.
- Grigorescu, D.; Garcia, G.; Csiki, Z.; Codrea, V. & Bojar, A.-V. (2010). Uppermost Cretaceous megaloolithid eggs from the Hateg Basin, Romania, associated with hadrosaur hatchlings: Search for explanation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 293: 360-374. doi: 10.1016/j.palaeo.2010.03.031
- Haines, R.W. (1969): Epiphyses and sesamoids. In: Gans, C., Bellairs, A. d'A., & Parsons, T.S. (eds.). *Biology of the Reptilia*. Vol.1, Morphology A. Academic Press, London. 81-115.
- Hall, J.P. (1993). A juvenile hadrosaurid from New Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13(3):367-369.
- Hanna, R.R. (2002). Multiple injury and infection in a sub-adult theropod dinosaur *Allosaurus fragilis* with comparisons to allosaur pathology in the Cleveland-Lloyd Dinosaur Quarry collection. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22 (1): 76-90.
- Hay, W.W. & Floegel, S. (2012). New thoughts about the Cretaceous climate and oceans. *Earth-Science Reviews*, 115: 262-272. <http://dx.doi.org/10.1016/j.earsci-rev.2012.09.008>
- Haynes, G. (1980). Prey bones and predators: potential ecologic information from analysis of bone sites. *Ossa*, 7: 75-97
- Head, J.J. (1998). A new species of basal hadrosaurid (Dinosauria, Ornithischia) from the Cenomanian of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(4): 718-738. <https://doi.org/10.1080/02724634.1998.10011101>
- Head, J.J. (2001): A reanalysis of the phylogenetic position of *Eolambia caroljonesa* (Dinosauria, Iguanodontia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21 (2): 392-396.
- Holdo, R.M.; Holt, R.D. & Fryxell, J.M. (2009). Opposing rainfall and plant nutritional gradients best explain the wildebeest migration in the Serengeti. *The American Naturalist*, 173(4): 431-445. <https://doi.org/10.1086/597229>
- Hollister-Smith, J.A.; Poole, J.H.; Archie, E.A.; Vance, E.A.; Georgiadis, N.J.; Moss, C.J. & Alberts, S.C. (2007). Age, musth and paternity in wild male African elephants, *Loxodonta africana*. *Animal Behaviour*, 74: 287-296. Doi:10.1016/j.anbehav.2006.12.008

- Hone, D.W.E.; Farke, A.A. & Wedel, M.J. (2016). Ontogeny and the fossil record: what if anything, is an adult dinosaur? *Biology Letters*, 12: 20150947. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0947>
- Hooker, J.S. (1987). Late Cretaceous ashfall and the demise of a hadrosaurian "herd". Geological Society of America, Rocky Mountain Section, 40th annual meeting, Boulder, Colorado, 2-4 May 1987. Abstracts with Programs 19(5): 284.
- Hopson, J.A. (1975). The evolution of cranial display structures in hadrosaurian dinosaurs. *Paleobiology*, 1: 21-43. <https://www.jstor.org/stable/2400327>
- Horner, J.R. (1982): Evidence of colonial nesting and "site fidelity" among ornithischian dinosaurs. *Nature*, 297: 675-676. <https://doi.org/10.1038/297675a0>
- Horner, J.R. (1990). Evidence of diphyletic origination of the hadrosaurian (Reptilia: Ornithischia) dinosaurs. En: K. Carpenter & P.J. Currie (eds.): *Dinosaur Systematics. Approaches and perspectives*. Cambridge University Press. 179-187. ISBN: 0-521-36672-0.
- Horner, J.R. (1992). Cranial morphology of *Prosaurolophus* (Ornithischia: Hadrosauridae) with descriptions of two new hadrosaurid species and an evaluation of hadrosaurid phylogenetic relationships. *Museum of the Rockies Occasional Paper*, 2. 118 pp.
- Horner, J.R. (1999). Egg clutches and embryos of two hadrosaurian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(4): 607-611. <https://doi.org/10.1080/02724634.1999.10011174>
- Horner, J.R. (2000). Dinosaur reproduction and parenting. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 28: 19-45.
- Horner, J.R. & Currie, P.J. (1994). Embryonic and neonatal morphology and ontogeny of a new species of *Hypacrosaurus* (Ornithischia, Lambeosauridae) from Montana and Alberta. En: K. Carpenter, K.F. Hirsh & J.R. Horner (eds.): *Dinosaur eggs and babies*. Cambridge University Press. ISBN: 978-0521443425. 312-336.
- Horner, J.R. & Makela, R. (1979): Nests of juveniles provides evidence of family structure among dinosaurs. *Nature*. 282: 296-298. <https://doi.org/10.1038/282296a0>
- Horner, J.R.; Ricqlès, A. de & Padian, K. (1999). Variation in dinosaur skeletochronology indicators: implications for age assessment and physiology. *Paleobiology*, 25: 295-304.
- Horner, J.R.; Ricqlès, A. de & Padian, K. (2000). Long bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on ontogenetic

- series of skeletal elements. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20 (1): 115-129.
- Horner, J.R.; Padian, K. & de Ricqlès, A. (2001). Comparative osteohistology of some embryonic and perinatal archosaurs: developmental and behavioral implications for dinosaurs. *Paleobiology*, 27:39-58. Doi:10.1666/0094-8373(2001)027<0039:COOSEA>2.0.CO;2
- Horner, J.R.; Weishampel, D.B. & Forster, C.A. (2004): Hadrosauridae. En: Weishampel, D.B.; Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.) *The Dinosauria*. Second Edition. University of California Press. 438-463. ISBN: 0-520-24209-2
- Hunt, R.K. & Farke, A.A. (2010). Behavioral interpretations from ceratopsid bonebeds. En: M.J. Ryan; B.J. Chinnery-Allgeier & D.A. Eberth (eds.): *New perspectives on horned dinosaurs*. The Royal Tyrrell Museum Ceratopsian Symposium. Indiana University Press. Bloomington & Indianapolis. 447-455. ISBN: 978-0-253-35358-0
- Jacobsen, A.R. (1998). Feeding behaviour of carnivorous dinosaurs as determined by tooth marks on dinosaur bones. *Historical Biology*, 13: 17-26. Doi: 10.1080/08912969809386569.
- Janis, C.M. & Fortelius, M. (1988). On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biological Reviews*, 63: 197-230. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1998.tb00630.x>
- Kirkland, J.I.; Hernández-Rivera, R.; Gates, T.; Paul, G.S.; Nesbitt, S.; Serrano-Brañas, C.I. & García-de la Garza, J.P. (2006). Large hadrosaurine dinosaur from the latest Campanian of Coahuila, Mexico. En: S.G. Lucas & R.M. Sullivan (eds.): *Late Cretaceous vertebrates from the Western Interior*. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 35: 299-315.
- Knight, M.H. (1995). Drought-related mortality of wildlife in the southern Kalahari and the role of man. *African Journal of Ecology*, 33: 377-394. Doi:10.1111/j.1365-2028.1995.tb01047.x
- Köhler, M.; Marín-Moratalla, N.; Jordana, X. & Aanes, R. (2012). Seasonal bone growth and physiology in endotherms shed light on dinosaur physiology. *Nature*, 487: 358-361. Doi:10.1038/nature11264.
- Lapparent, A.F. & Aguirre, E. (1956 a). Algunos yacimientos de Dinosaurios en el Cretácico Superior de la Cuenca de Tremp. *Estudios Geológicos*, 12(31-32): 377-382.
- Lapparent, A.F. & Aguirre, E. (1956 b). Présence de Dinosauriens dans le Crétacé supérieur

du bassin de Tremp (province de Lérida, Espagne): *Compte rendu sommaire des séances de la Société Géologique de France* (1956): 261-262.

Lapparent, A.F. & Aguirre (1957). Presencia de dinosaurios en el Cretáceo superior de la cuenca de Tremp (prov. de Lérida, España). *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, nº47. III trimestre. 149-152.

Lapparent, A.F. (1958). Découverte d'un gisement à oeufs de dinosauriens dans le Crétacé supérieur du Bassin de Tremp (province de Lérida, Espagne). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris* (247): 1879-1880

Lapparent, A.F. (1959). Descubrimiento de huevos de dinosaurios en el Cretáceo superior de la depresión de Tremp (Provincia de Lérida, España). *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España* (54): 51-53.

Lapparent, A.F. (1966). Nouveaux gisements de reptiles mesozoïques en Espagne. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y minero de España* (84): 103-109.

LaRock, J.W. (2000). Sedimentology and taphonomy of dinosaur bonebed from the Upper Cretaceous (Campanian) Judith River Formation of North Central Montana. Unpublished Master's thesis, Montana State University, Bozeman. 61 pp.

Larson, P. (2013). The case for Nanotyrannus. En: J.M. Parrish; R.A. Molnar; P.J. Curries & E.B. Koppelhus (eds.). *Tyrannosaurid paleobiology*. University of Indiana Press, Bloomington and Indianapolis. 15-53.

Laurent, Y. (2003). Les faunes de vertébrés continentaux du Maastrichtien supérieur d'Europe: systematique et biodiversité. *Strata*, 41: 1-81.

Lauters, P.; Bolotsky; Y.L.; Itterbeeck, J.van & Godefroit, P. (2008). Taphonomy and age profile of a latest Cretaceous dinosaur bone bed in far eastern Russia. *Palaios*, 23: 153-162. Doi:10.2110/palo.2006.p06-031r.

Leggatt, K. (2003). The effect of drought and low rainfall on elephant populations. Proceedings of the Norwegian Bonnic Programme Workshop, March 2003, Kasane, Botswana.

Lehman, T.M. (1982). A ceratopsian bone bed from the Aguja Formation (Upper Cretaceous) Big Bend National Park, Texas. Unpublished M.A. Thesis. University of Texas, Austin. 209 pp.

Le Loeuff, J.; Buffetaut, E. & Martin, M. (1994): The last stages of dinosaur faunal history in Europe: a succession of Maastrichtian dinosaur assemblages from the Corbières

- (southern France). *Geological Magazine*, 131: 625-630.
- Leuthold, W. (1977). African ungulates. A comparative review of their ethology and behavioral ecology. W.S. Hoar; B. Hoelldobler; H. Langer & M. Lindauer (eds): *Zoophysiology and Ecology* Vol. 8. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York. 307 pp. DOI: 10.1007/978-3-642-81073-2
- Leymerie, A. (1862). Aperçu géognostique des Petites Pyrénées et particulièrement de la montagne d'Ausseing. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 19: 1091-1096.
- Leymerie, A. (1868). Présence de Garumnien en Espagne. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 25(2): 906-911
- Liebau, A. (1973). El Maastrichtiense lagunar "Garumniense" de Isona. Libro-Guía, *XIII Coloquio Europeo de Micropaleontología*: 87-112. ENADIMSA, Madrid.
- Linnert, C.; Robinson, S.A.; Lees, J.A.; Bown, P.R.; Pérez-Rodríguez, I.; Petrizzo, M.R.; Falzoni, F.; Litter, K.; Arz, J.A. & Russell, E.E. (2014). Evidence for global cooling in the Late Cretaceous. *Nature Communications*, 5, 5194. <https://doi.org/10.1038/ncomms5194>
- Linnert, C.; Robinson, S.A.; Lees, J.A.; Pérez-Rodríguez, I.; Jenkyns, H.C.; Petrizzo, M.R.; Arz, J.A.; Brown, P.R. & Falzoni, F. (2018). Did Late Cretaceous cooling trigger the Campanian-Maastrichtian Boundary Event? *Newsletters on Stratigraphy*, 51(2): 145-166.
- Lockley, M. & Meyer, C. (2000). Dinosaur tracks and other fossil footprints of Europe. Columbia University Press. New York. 323 pp. ISBN 0-231-10710-2
- Llompart, C. (1979): Yacimiento de huellas de pisadas de reptil en el Cretácico superior prepirenaico. *Acta Geológica Hispánica*. 14: 333-336.
- Llompart, C. (2006): Presencia de icnitas de dinosaurios en el Cretácico Superior del margen sur del sinclinal de Tremp (Prov. de Lleida, Cataluña, España). *Revista Española de Paleontología*. 21(1): 1-14.
- Llompart, C. & Krauss, S. (1982). Restos de moluscos y dinosaurios en formaciones estromatolíticas garumnienses al S del Montsec (Prov. de Lérida). *Boletín Geológico y Minero*, 93 (5): 371-378.
- Llompart, C.; Casanovas, M.L. & Santafé, J.V. (1984). Un nuevo yacimiento de icnitas de dinosaurios en las facies garumnienses de la Conca de Tremp (Lleida, España). *Acta Geológica Hispánica*. 19(2): 143-147.
- Longrich, N.R.; Pereda-Suberbiola, X.; Pyron, R.A. & Jalil, N.-E. (2020). The first duckbill

dinosaur (Hadrosauridae: Lambeosaurinae) from Africa and the role of oceanic dispersal in dinosaur biogeography. *Cretaceous Research*, <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104678>

López-Martínez, N.; Ardévol, L.; Arribas, M.E.; Civis, J. & González-Delgado, Á. (1998). The geological record in non-marine environments around the K/T boundary (Trempe Formation, Spain). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 169 (1): 11-20.

López-Martínez, N.; Fernández-Marrón, M.T. & Valle, M.F. (1999). The succession of vertebrates and plants across the Cretaceous – Tertiary boundary in the Trempe Formation, Ager Valley (South-Central Pyrenees, Spain). *Geobios*, 32 (4): 617-627.

López-Martínez, N. & Peláez-Campomanes, P. (2000). Los mamíferos del Paleoceno superior de la Formación Trempe: implicaciones en la correlación marino-continental. *Geotemas* (2000): 123-126.

López-Martínez, N.; Moratalla, J.J. & Sanz, J.L. (2000). Dinosaurs nesting on tidal flats. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 160: 153-163

López-Martínez, N.; Canudo, J.I.; Ardévol, L.I.; Pereda, X.; Orue-Etxebarria, X., Cuenca-Bescós, G.; Ruiz-Omeñaca, J.I.; Murelaga, X. & Feist, M. (2001). New dinosaur sites correlated with Upper Maastrichtian pelagic deposits in the Spanish Pyrenees: implications for the dinosaur extinction pattern in Europe. *Cretaceous Research*, 22: 41-61.

López-Martínez, N.; Arribas, M.E.; Robador, A.; Vicens, E. & Ardévol, L.I. (2006). Los carbonatos danienses (Unidad 3) de la Fm Trempe (Pirineos sur-centrales): paleogeografía y relación con el límite Cretácico – Terciario. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 19(3-4): 233-255.

Loveridge, A.J.; Hunt, J.E.; Murindagomo, F. & Macdonald, D.W. (2006). Influence of drought on predation of elephant (*Loxodonta africana*) calves by lions (*Panthera leo*) in an African wooded savannah. *Journal of Zoology*, 270(3): 523-530. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00181.x>

Lull, R.S. & Wright, N.E. (1942): Hadrosaurian Dinosaurs of North America. *Geological Society of America*, Special Paper. 40. 242 pp.

Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (2011). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75 <http://mesquiteproject.org>

Mantell, G. A. (1850). On *Pelorosaurus*; an undescribed gigantic terrestrial reptile, whose remains are associated with Iguanodon and other saurians in the strata of Tilgate For-

- est, Sussex. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 140: 379-390.
- Mallon, J.C. (2017). Recognizing sexual dimorphism in the fossil record: lessons from nonavian dinosaurs. *Paleobiology*, 43(3): 495-507. <https://doi.org/10.1017/pab.2016.51>
- Marín, A. & Bataller, JR. (1929). Nuevos datos sobre el cretácico superior de la cuenca de Tremp (Lérida). *Asociación Española para el progreso de las Ciencias*. Sección IV – Ciencias Naturales. 25-28.
- Marmi, J.; Blanco, A.; Fondevilla, V.; Dalla Vecchia, F.M.; Sellés, A.G.; Vicente, A.; Martín-Closas, C.; Oms, O. & Galobart, À. (2016). The Molí del Baró-1 site, a diverse fossil assemblage from the uppermost Maastrichtian of the southern Pyrenees (north-eastern Iberia). *Cretaceous Research*, 57: 519-539. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2015.06.016>
- Marmi, J.; Blanco, A.; Fondevilla, V.; Dalla Vecchia, F.M.; Sellés, A.G.; Vicente, A.; Martín-Closas, C.; Oms, O. & Galobart, À. (2020). El jaciment de Molí del Baró (Isona, Pallars Jussà). Una finestra al darrer ecosistema del Maastrichtià (Cretaci Superior). *Actes de les Segones Jornades d'Arqueologia i Paleontologia del Pirineu i Aran*. Tremp, 31 de maig i 1 de juny de 2019. Generalitat de Catalunya. Departament de Cultura. 34-45. <http://calaix.gencat.cat/handle/10687/428218#page=1>
- Martin, R.E. (1999). *Taphonomy: a process approach*. Cambridge University Press. Cambridge Paleobiology Series, 4. 508 pp. ISBN 10: 0-521-59171-6.
- Martín, M.; Gaete, R.; Galobart, A.; Riera, V. & Oms, O. (2007): A new hadrosaurian bonebed in the Maastrichtian of the southern Pyrenees: a stratigraphic and taphonomic approach. En: Jeff Liston (ed.): 55th Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy and the 16th Symposium of Palaeontological Preparation and Conservation. Glasgow. Abstracts of Presentations. 40-41.
- Martín, M.; Sánchez-Chillón, B.; Escaso, F.; Mocho, P.; Narváez, I.; Ortega, F. & Pérez-García, A. (2017). Systematic study of the historical material of Upper Cretaceous reptiles from the Tremp Basin (Catalonia, Spain) housed at the Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid). *Journal of Iberian Geology*, 43: 217-233. <https://doi.org/10.1007/s41513-017-0018-2>
- Martín-Chivelet, J.; Floquet, M.; García-Senz, J.; Callapez, P.M.; López-Mir, B.; Muñoz, J.A.; Barroso-Barcenilla, F.; Segura, M.; Ferreira, A.; Morgado, P.; Fonseca, J. & Arbués, P. (2019). Late Cretaceous Post-Rif convergence in Iberia. En: C. Quesada & J.T. Oliveira (eds.): *The Geology of Iberia: A geodynamic approach*. Vol. 3: The Alpine Cycle. Regional Geology Reviews. Springer. 285-376. <https://doi.org/10.1007/978-3-030->

11295-0

- Martínez Ruiz, F.; Ortega Huertas, M.; Palomo, I. & Barbieri, M. (1992). The geochemistry and mineralogy of the Cretaceous – Tertiary boundary at Agost (southeast Spain). *Chemical Geology*, 95: 265-281. [https://doi.org/10.1016/0009-2541\(92\)90016-X](https://doi.org/10.1016/0009-2541(92)90016-X)
- Maryanska, T. & Osmólska, H. (1984). Postcranial anatomy of *Saurolophus angustirostris* with comments on other hadrosaurs. *Palaeontologia Polonica*, 46:119-141.
- Masih, I.; Maskey, S.; Mussá, F.E.F. & Trambauer, P. (2014). A review of droughts on the African continent: a geospatial and long-term perspective. *Hydrology and Earth System Sciences*, 18: 3635-3649. Doi:10.5194/hess-18-3635-2014.
- Masriera, A. & Ullastre, J. (1982): Hipótesis y problemas acerca del origen de las asociaciones de minerales pesados del Senoniense del Pirineo catalán. *Cuadernos de Geología Ibérica*. 8: 949-963.
- Masriera, A. & Ullastre, J. (1988): Nuevos datos sobre las capas maastrichtienses con Sepsorella: su presencia al norte del Montsec (Pirineo catalán). *Acta Geológica Hispánica*, 23(1): 71-77.
- Mathews, J.C.; Brusatte, S.L.; Williams, S.A. & Henderson, M.D. (2009). The first *Triceratops* bonebed and its implications for gregarious behavior. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(1): 286-290. <https://doi.org/10.1080/02724634.10010382>
- Mattauer, M. (1968). Les traits structuraux essentiels de la chaîne pyrénéenne. *Revue de Géographie Physique et Géologie Dynamique*. 10 (1): 3-11.
- Mattauer, M. & Henry, J. (1974). Pyrénées. En: SPENCER, A. M. (ed.), Mesozoic-Cenozoic Orogenic Belts. Data for Orogenic Studies. Scottish Academic Press.
- McDonald, A.T.; Bird, J.; Kirkland, J.I. & Dodson, P. (2012). Osteology of the basal hadrosauroid *Eolambia caroljonesa* (Dinosauria: Ornithomimidae) from the Cedar Mountain Formation of Utah. *PloS ONE* 7(10): e45712. doi:10.1371/journal.pone.0045712
- Médus, J.; Colombo, F. & Durand, J.P. (1992). Pollen and spore assemblages of the uppermost Cretaceous continental formations of south-eastern France and north-eastern Spain. *Cretaceous Research*, 13(2): 119-132. doi:10.1016/0195-6671(92)90030-t
- Mescher, A.L. (2018). Junqueira's Basic Histology. Text & Atlas (5th edition). McGraw-Hill Education. ISBN: 978-1-26-002617-7. 562 pp.
- Mey, P.H.W.; Nagtegaal, P.J.C.; Roberti, K.J.A. & Hartevelt, J.J.A. (1968). Lithostratigraphic

- sub-division of postthercynian deposits in the south central Pyrenees, Spain. *Leidse Geologische Mededelingen*, 41: 221-228.
- Molnar, R.E. (1977). Analogies in the evolution of combat and display structures in ornithopods and ungulates. *Evolutionary Teory*, 3: 165-190.
- Moss, C.J. (2001). The demography of an African elephant (*Loxodonta africana*) population in Amboseli, Kenya. *Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1017/S0952836901001212>
- Muñoz, J. A. (1992a). Evolution of a continental collision belt: ECORS-Pyrenees crustal balanced cross-section. En: K. R. Mc Clay (Ed.) *Thrust Tectonics*. Chapman & Hall, London. 235-246. ISBN 13: 978-94-011-3066-0
- Muñoz, J.A. (1992b). Els Pirineus. La formació de la Serralada Pirinenca. En: Història Natural dels Països Catalans, Vol. 2 (Geologia II). Fundació Enciclopèdia Catalana. 37-38. ISBN: 84-7739-400-8.
- Muñoz, J.A. (2019). Alpine Orogeny: Deformation and structure in the Northern Iberian Margin (Pyrenees s.l.). En: C. Quesada & J.T. Oliveira (eds.): *The Geology of Iberia: A geodynamic approach*. Vol. 3: The Alpine Cycle. Regional Geology Reviews. Springer. 433-451. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-11295-0>
- Muñoz, J. A.; Puigdefàbregas, C. & Fontboté, J. M. (1983). Orógenos alpinos III. 4. 1. En: Pirineo. IGME. Ed. Libro Jubilar J. M. Rios, Geología de España, 2: 161-205.
- Murphy, N.L.; Trexler, D. & Thompson, M. (2007): "Leonardo", a Mummified *Brachylophosaurus* (Ornithischia: Hadrosauridae) from Judith River Formation of Montana. En: En: Carpenter, K. (ed.): *Horns and Beaks. Ceratopsian and Ornithopod Dinosaurs*. Indiana University Press. Bloomington and Indianapolis. 117-133.
- Myers, T.S. & Fiorillo, A.R. (2009). Evidence for gregarious behavior and age segregation in sauropod dinosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 274: 96-104. Doi:10.1016/j.palaeo.2009.01.002
- Nopcsa, F. von (1915). Die dinosaurier der siebenbürgischen Landesteile Ungarns. *Mitteilungen aus dem Jahrbuche der ungarischen geologischen Reichsanstalt Budapest*, 23: 1-26.
- Nopcsa, F. von & Heidsieck, E. (1933). On the bone histology of the ribs in immature and half-grown dinosaurs. *Proceedings of the Royal Zoological Society*, 103(1): 221-226. Doi:10.1111/j.1096-3642.1933.tb01588.x

- Norman, D.B. (1984). On the cranial morphology and evolution of ornithopod dinosaurs. *Symposia of the Zoological Society of London*, 52: 521-547.
- Norman, D.B. (2002). On Asian ornithopods (Dinosauria: Ornithischia). 4. *Probactrosaurus* Rozhdestvensky, 1966. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 122: 291-348. <https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2002.00027.x>
- Norman, D.B. (2004). Basal Iguanodontia. En: D.B. Weishampel; P. Dodson & H Osmólska (eds.). *The Dinosauria* (second edition). University of California Press. ISBN 0-520-24209-2. 413-437.
- Norman, D.B. & Weishampel, D.B. (1985). Ornithopod feeding mechanisms: their bearing on the evolution of herbivory. *The American Naturalist*, 126(2): 151-164.
- O'Brien, H.D.; Faith, J.T.; Jenkins, K.E.; Peppe, D.J.; Plummer, T.W.; Jacobs, Z.L.; Li, B.; Johannes-Boyau, R.; Price, G.; Feng, Y. & Tryon, C.A. (2016). Unexpected convergent evolution of nasal domes between Pleistocene bovids and Cretaceous hadrosaur dinosaurs. *Current Biology*, 26: 503-508. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.050>
- Okello, M.M.; Kenana, L.; Maliti, H.; Kiringe, J.W.; Kanga, E.; Marinwa, F.; Bakari, S.; Ndam-buki, S.; Massawe, E.; Sitati, N.; Kimutai, D.; Mwitwa, M.; Gichohi, N.; Muteti, D.; Ngoru, B. & Mwangi, P. (2016). Population density of elephants and other key large herbivores in the Amboseli ecosystem of Kenya in relation to droughts. *Journal of Arid Environments*, 135: 64-74. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.08.012>
- Oms, O. & Canudo, J.I. (2004): Datación magnetoestratigráfica de los dinosaurios del Cretácico terminal (Maastrichtiense superior) de Arén (Huesca, Unidad Surpirenaica Central). *Geotemas* 6(5): 51-54.
- Oms, O.; Dinarès-Turell, J.; Vicens, E.; Estrada, R.; Vila, B.; Galobart, À. & Bravo, A.M. (2007). Integrated stratigraphy from the Vallcebre Basin (Southeastern Pyrenees, Spain): New insights on the continental Cretaceous – Tertiary transition in southwest Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 255: 35-47. doi:10.1016/j.palaeo.2007.02.039
- Oms, O.; Dinarès-Turell, J.; Riera, V.; Estrada, R.; Vicens, E.; Galobart, À.; Vila, B.; Gaete, R. & Dalla Vecchia, F.M. (2010). Magnetostratigraphy of the Maastrichtian Southpyrenean succession (Spain). *Resúmenes de la Reunión de la Comisión de Paleomagnetismo de la Sociedad Geológica de España*, MAGIBER VI: 9-10.
- Oms, O.; Riera, V. & Santisteban, C. (2011). The geological context: the Upper Cretaceous

- Peninsula. En: À. Galobart; M. Suñer & B. Poza (eds.): Dinosaurs of Eastern Iberia. Indiana University Press. Bloomington and Indianapolis. 45-55. ISBN: 978-0-253-35622-2
- Organ, C.L. (2006): Biomechanics of ossified tendons in ornithopod dinosaurs. *Paleobiology*, 32 (4). 652-665. <http://dx.doi.org/10.1666/05039.1>
- Ortega, F.; Bardet, N.; Barroso-Barcenilla, F.; Callapez, P.M.; Cambra-Moo, O.; Daviero-Gómez, V.; Díez Díaz, V.; Domingo, L.; Elvira, A.; Escaso, F.; García-Oliva, M.; Gómez, B.; Houssaye, A.; Knoll, F.; Marcos-Fernández, F.; Martín, M.; Mocho, P.; Narváez, I.; Pérez-García, A.; Peyrot, D.; Segura, M.; Serrano, H.; Torices, A.; Vidal, D. & Sanz, J.L. (2015). The biota of the Upper Cretaceous site of Lo Hueco (Cuenca, Spain). *Journal of Iberian Geology*, 41 (1): 83-99. http://dx.doi.org/10.5209/rev_JIGE.2015.v41.n1.48657
- Ösi, A.; Prondvai, E.; Butlet, R. & Weishampel, D.B. (2012). Phylogeny, histology and inferred body size evolution in a new rhabdodontid dinosaur from the Late Cretaceous of Hungary. *PLoS ONE* 7(9): e44318. doi:10.1371/journal.pone.0044318.
- Ostrom, J.H. (1961). Cranial morphology of the hadrosaurian dinosaurs of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 122: 33-186.
- Owen, R. (1859). Monograph on the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. *Palaeontographical Society Monographs*, Suppl. no 2, 11:20-44.
- Padian, K. & Horner, J.R. (2004). Dinosaur physiology. En: Weishampel, D.B.; Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.) *The Dinosauria*. Second Edition. University of California Press. 660-671. ISBN: 0-520-24209-2
- Padian, K.; de Ricqlès, A.J. & Horner, J.R. (2001). Dinosaurian growth rates and bird origins. *Nature*, 412: 405-408.
- Párraga, J. & Prieto-Márquez, A. (2019). *Pareisactus evrostos*, a new basal iguanodontian (Dinosauria:Ornithopoda) from the Upper Cretaceous of southwestern Europe. *Zootaxa*, 4555 (2): 247-258. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4555.2.5>
- Parry, D. (1988). Wildebeest (*Conchaetes taurinus*) mortalities at Lake Xau, Botswana. *Botswana Notes and Records*, 19: 95-101. <https://www.jstor.org/stable/40979793>
- Peláez-Campomanes, P.; López-Martínez, N.; Álvarez-Sierra, M.A. & Daams, R. (2000). The earliest mammal of the European Paleocene: the multituberculate *Hainina*. *Journal of Paleontology*, 74(4): 701-711.

- Pereda-Suberbiola, X. & Sanz, J.L. (1999). The ornithopod dinosaur *Rhabdodon* from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, 14 (Núm. Espec. 1). 257-272.
- Pereda-Suberbiola, X. & Ruiz-Omeñaca (2012). Discovery and study of dinosaurs from Spain: The contribution of Albert F. de Lapparent. *Comptes Rendus Palevol*, 11(4): 315-322. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2011.12.005>
- Pereda-Suberbiola, X.; Astibia, H.; Murelaga, X.; Elorza, J.J. & Gómez-Alday, J.J. (2000). Taphonomy of the Late Cretaceous dinosaur-bearing beds of the Laño Quarry (Iberian Peninsula). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 157: 247-275. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(99\)00169-8](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(99)00169-8)
- Pereda-Suberbiola, X.; Ruiz-Omeñaca, J.I.; Ullastre, J. & Masriera, A. (2003). Primera cita de un dinosaurio hadrosaurio en el Cretácico Superior del Prepirineo oriental (Peguera, provincia de Barcelona). *Geogaceta*, 34, 195-198.
- Pereda-Suberbiola, X.; Canudo, J.I.; Cruzado-Caballero, P.; Barco, J.L.; López-Martínez, N.; Oms, O.; Ruiz-Omeñaca, J.I. (2009). The last hadrosaurid dinosaurs of Europe: A new lambeosaurine from the Uppermost Cretaceous of Aren (Huesca, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, 8: 559-572. doi:10.1016/j.crpv.2009.05.002
- Pereda-Suberbiola, X.; Díaz-Martínez, I. & Moreno-Azanza, M. (2010). Breve historia de la Dinosaurología en España. En: Moreno-Azanza, M.; Díaz-Martínez, I.; Gasca, J.M.; Mero-Rubio, M.; Rabal-Garcés, R. & Sauqué, V. (coords). *Cidaris*, 30. VIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología, volumen de actas, 15-26.
- Pereda-Suberbiola, X.; Corral, J.C.; Astibia, H.; Badiola, A.; Bardet, N.; Berreteaga, A.; Buffetaut, E.; Buscalioni, A.D.; Cappeta, H.; Cavin, L.; Díez Díaz, V.; Gheerbrant, E.; Murelaga, X.; Ortega, F.; Pérez-García, A.; Poyato-Ariza, F.; Rage, J.-C.; Sanz, J.L. & Torices, A. (2015). Late Cretaceous continental and marine vertebrate assemblages of the Laño Quarry (Basque-Cantabrian Region, Iberian Peninsula): an update. *Journal of Iberian Geology*, 41(1): 101-124. http://dx.doi.org/10.5209/rev_JIGE.2015.v41.n1.48658
- Pérez-García, A.; Ortega, F.; Bolet, A.; Escaso, F.; Houssaye, A.; Martínez-Salanova, J.; de Miguel Chaves, C.; Mocho, P.; Narváez, I.; Segura, M.; Torices, A.; Vidal, D. & Sanz, J.L. (2016). A review of the upper Campanian vertebrate site of Armuña (Segovia Province, Spain). *Cretaceous Research*, 57: 591-623. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2015.08.008>
- Pérez-Pueyo, M.; Cruzado-Caballero, P.; Moreno-Azanza, M.; Vila, B.; Castanera, D.; Gasca, J.M.; Puértolas-Pascual, E.; Bárdenas, B. & Canudo, J.I. (2021). The tetrapod fossil

- record from the uppermost Maastrichtian of the Ibero-Armorican island: an integrative review based on the outcrops of the western Tremp Syncline (Aragón, Huesca province, NE Spain). *Geosciences*, 2021, 11, 162. <https://doi.org/10.3390/geosciences11040162>
- Peyrot, D.; Barrón, E.; Pereda-Suberbiola, X. & Company, J. (2020). Vegetational composition of the Upper Cretaceous vertebrate site of Chera (Valencia, Spain) and its significance in mosaic vegetation from southwestern Europe. *Cretaceous Research*, 106 <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104254>
- Prieto-Márquez, A. (2008): Phylogeny and Historical Biogeography of Hadrosaurid Dinosaurs. PhD Thesis. Florida State University College of Arts and Sciences. 861 pp.
- Prieto-Márquez, A. (2010a). Global phylogeny of Hadrosauridae (Dinosauria: Ornithopoda) using parsimony and Bayesian methods. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 159: 435-502. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00617.x>
- Prieto-Márquez, A. (2010b). Global historical biogeography of hadrosaurid dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 159: 503-525. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00642.x>
- Prieto-Márquez, A. (2011). A reappraisal of *Barsboldia sicinskii* (Dinosauria: Hadrosauridae) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Journal of Paleontology*, 85(3): 468-477. <http://www.bioone.org/doi/full/10.1666/10-106.1>
- Prieto-Márquez, A. (2014). A juvenile *Edmontosaurus* from the late Maastrichtian (Cretaceous) of North America: Implications for ontogeny and phylogenetic inference in saurolophine dinosaurs. *Cretaceous Research*, 50: 282-303. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2014.05.003>
- Prieto-Márquez, A. & Guenther, M.F. (2018). Perinatal specimens of *Maiasaura* from the Upper Cretaceous of Montana (USA): insights into the early ontogeny of saurolophine hadrosaurid dinosaurs. *PeerJ* 6:e4734; DOI 10.7717/peerj.4734
- Prieto-Márquez, A. & Gutarra, S. (2016). The “duck-billed” dinosaurs of Careless Creek (Upper Cretaceous of Montana, USA), with comments on hadrosaurid ontogeny. *Journal of Paleontology*, 90(1):133-146.
- Prieto-Márquez, A. & Wagner, J. R. (2009): *Pararhabdodon isonensis* and *Tsintaosaurus spinorhinus*: a new clade of lambeosaurine hadrosaurids from Eurasia. *Cretaceous Research*, 30: 1238-1246.

- Prieto-Márquez, A. & Wagner, J.R. (2013). The “Unicorn Dinosaur” that wasn’t: A new reconstruction of the crest of *Tsintaosaurus* and the early evolution of the lambeosaurine crest and rostrum. *PloS ONE* 8(11): e82268. doi: 10.1371/journal.pone.0082268
- Prieto-Márquez, A. & Wagner, J.R. (2014). Soft-tissue structures of the nasal vestibular region of saurolophine hadrosaurids (Dinosauria, Ornithopoda) revealed in a “mummified” specimen of *Edmontosaurus annectens*. En: D.A. Eberth & D.C. Evans (Eds): *Hadrosaurs*. Indiana University Press. Bloomington & Indianapolis. 591-599.
- Prieto-Márquez, A.; Gaete, R.; Rivas, G.; Galobart, À. & Boada, M. (2006). Hadrosauroid dinosaurs from the Late Cretaceous of Spain: *Pararhabdodon isonensis* revisited and *Koutalisaurus kohlerorum*, Gen et Sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(4): 929-943.
- Prieto-Márquez, A.; Gaete, R.; Galobart, À.; Riera, V. & Oms, O. (2007). New data on European Hadrosauridae (Dinosauria: Ornithopoda) from the latest Cretaceous of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27 (3, Supplement): 131A.
- Prieto-Márquez, A.; Chiappe, L.M. & Joshi, S.H. (2012). The lambeosaurine dinosaur *Magnapaulia laticaudus* from the Late Cretaceous of Baja California, Northwestern Mexico. *PloS ONE*, 7(6): e38207. doi:10.1371/journal.pone.0038207.
- Prieto-Márquez, A.; Dalla Vecchia, F.M.; Gaete, R. & Galobart, À. (2013). Diversity, Relationships, and Biogeography of the Lambeosaurine Dinosaurs from the European Archipelago, with Description of the New Aralosaurin *Canardia garonnensis*. *PloS ONE* 8(7): e69835. Doi:10.1371/journal.pone.0069835
- Prieto-Márquez, A.; Fondevilla, V.; Sellés, A.G.; Wagner, J.R. & Galobart, À. (2019). *Adynomosaurus arcanus*, a new lambeosaurine dinosaur from the Late Cretaceous Ibero-Armorican Island of the European archipelago. *Cretaceous Research*, 96: 19-37. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.12.002>
- Prieto-Márquez, A.; Párraga, J.; Fondevilla, V.; Sellés, A.G.; Wagner, J.R. & Galobart, À. (2020). Noves espècies de dinosaures ornitòpodes iguanodontians del Maastrichtià inferior (Cretaci) del sudoest d’Europa. *Actes de les Segones Jornades d’Arqueologia i Paleontologia del Pirineu i Aran*. Tremp, 31 de maig i 1 de juny de 2019. Generalitat de Catalunya. Departament de Cultura. 46-53. <http://calaix.gencat.cat/handle/10687/428218#page=1>
- Pucéat, E.; Lécuyer, C.; Sheppard, S.M.F.; Dromart, G.; Reboulet, S. & Grandjean, P. (2003). Thermal evolution of Cretaceous Tethyan marine waters inferred from oxygen isotope

- composition of fish tooth enamels. *Paleoceanography*, 18(2), 1029. doi:10.1029/2002PA000823,2003.
- Puértolas-Pascual, E.; Cruzado-Caballero, P.; Canudo, J.I.; Gasca, J.M.; Moreno-Azanza, M.; Castanera, D.; Parrilla, J. & Ezquerro, L. (2012). Nuevos yacimientos de vertebrados del Maastrichtiense superior (Cretácico Superior) de Huesca (España). En: *Resúmenes extendidos del VIII Congreso Geológico de España. CD anexo a Geo-Temas 13* (Fernández, L.P.; Fernández, A.; Cuesta, A. & Bahamonde, J.R. eds.). 269-272.
- Puértolas-Pascual, E.; Arenillas, I.; Arz, J.A.; Calvín, P.; Ezquerro, L.; García-Vicente, C.; Pérez-Pueyo, M.; Sánchez-Moreno, E.M.; Villalaín, J.J. & Canudo, J.I. (2018). Chronostratigraphy and new vertebrate sites from the upper Maastrichtian of Huesca (Spain), and their relation with the K/Pg boundary. *Cretaceous Research*, 89: 36-59 <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.02.016>
- Pujalte, V. & Schmitz, B. (2005). Revisión de la estratigrafía del Grupo Tresp ("Garumniense", Cuenca de Tresp-Graus, Pirineos meridionales). *Geogaceta*, 38: 79-82.
- Purdon, A.; Mole, M.A.; Chase, M.J.; van Aarde, R.J. (2018). Partial migration in savanna elephant populations distributed across southern Africa. *Scientific Reports*, 8: 11331. DOI:10.1038/s41598-018-29724-9
- Quekett, J. (1849). On the intimate structure of bone, as comprising the skeleton in the four main classes of animal, viz., mammals, birds, reptiles and fishes, with some remarks on the great value of the knowledge of such structure in determining the affinities of minute fragments of organic remains. *Transactions of the Microscopical Society of London*, 2: 46-58.
- Reid, R.E.H. (1981). Lamellar-zonal bone with zones of annuli in the pelvis of a sauropod dinosaur. *Nature*, 292: 49-51.
- Ricqlès, A. de (1976). On bone histology of fossil and living reptiles with comments on its functional and evolutionary significance. En: A. d'A. Bellairs & C.B. Cox (eds.): *Morphology and Biology of Reptiles*. Academic Press, London. 123-150.
- Riera, V. (2010). Estudio integrado (geología y paleontología) de la sucesión de dinosaurios (Maastrichtiense) de la vertiente surpirenaica. Tesis Doctoral (no publicada). Universitat Autònoma de Barcelona. 273 pp.
- Riera, V.; Oms, O.; Gaete, R. & Galobart, À. (2009). The end-Cretaceous dinosaur succession in Europe: The Tresp Basin record (Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Pa-*

laeoecology, 283: 160-171.

- Riera, V.; Oms, O. & Vicens, E. (2011). Los sedimentos continentales de la transición Cretácico – Terciario en el Sur de los Pirineos: observaciones generales y distribución. En: M. Pérez de los Ríos; J. Marigó; R. Minwer-Barakat; A. Bolet & D. DeMiguel (eds.) Guía de campo de la XXVII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología (Sabadell, 6-8 de octubre de 2011). *Paleontologia i Evolució*, Memòria especial 6: 3-10.
- Riera, V.; Anadón, P.; Oms, O.; Estrada, R. & Maestro, E. (2013). Dinosaur eggshell isotope geochemistry as tools of palaeoenvironmental reconstruction for the upper Cretaceous from the Tremp Formation (Southern Pyrenees). *Sedimentary Geology*, 294: 356-370. <http://dx.doi.org/10.1016/j.sedgeo.2013.06.001>
- Riveline, J.; Berger, J.-P.; Feist, M.; Martín-Closas, C.; Schudack, M. & Soulié-Märsche, I. (1996). European Mesozoic-Cenozoic charophyte biozonation. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 167(3): 453-468.
- Rivera-Sylva, H.E.; Hone, D.W.E. & Dodson, P. (2012). Bite marks of a large theropod on an hadrosaur limb bone from Coahuila, Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 64 (1): 157-161.
- Robertson, G. (1986). The mortality of kangaroos in drought. *Australian Wildlife Research*, 13(3): 349-354. <https://doi.org/10.1071/WR9860349>
- Roest, W.R. & Srivastava, S.P. (1991). Kinematics of the plate boundaries between Eurasia, Iberia, and Africa in the North Atlantic from the Late Cretaceous to the present. *Geology*, 19: 613-616. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1991\)019<0613:KOTPB>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1991)019<0613:KOTPB>2.3.CO;2)
- Rogers, R.R. (1990). Taphonomy of three dinosaur bone beds in the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Northwestern Montana: evidence for drought-related mortality. *Palaios*, 5: 394-413. <https://doi.org/10.2307/3514834>
- Rogers, R.R. & Kidwell, S.M. (2000). Associations of vertebrate skeletal concentrations and discontinuity surfaces in terrestrial and shallow marine records: a test in the Cretaceous of Montana. *The Journal of Geology*, 108 (2): 131-154.
- Rosell, J. (1967). Estudio geológico del sector del Prepireneo comprendido entre los ríos Segre y Noguera Ribagorzana (Provincia de Lérida). *Pirineos*, XXI (75-78): 9-225.
- Rosell, J.; Linares, R. & Llompарт, C. (2001). El “Garumniense” prepirenaico. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 14 (1-2): 47-56.

- Rosenbaum, G.; Lister, G.S. & Duboz, C. (2002). Relative motions of Africa, Iberia and Europe during Alpine orogeny. *Tectonophysics*, 359: 117-129.
- Rothschild, B.M.; Tanke, D. & Carpenter, K. (1997). *Tyrannosaurus* suffered from gout. *Nature*, 387. 357.
- Ruiz-Omeñaca, J.I. (2001). Dinosaurios hipsilofodóntidos (Ornithischia: Ornithopoda) en la Península Ibérica. *Actas de las I Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. Salas de los Infantes (Burgos, España). 175-266.
- Ryan, M.J.; Russell, A.P.; Eberth, D.A. & Currie, P.J. (2001). The taphonomy of a *Centrosaurus* (Ornithischia: Certopsidae) bone bed from the Dinosaur Park Formation (Upper Campanian), Alberta, Canada, with comments on cranial ontogeny. *Palaios*, 16: 482-506.
- Rybczynski, N.; Tirabasso, A.; Bloskie, P.; Cuthbertson, R. & Holliday, C. (2008). A three-dimensional animation model of *Edmontosaurus* (Hadrosauridae) for testing chewing hypotheses. *Palaeontologia Electronica*, 11 (2); 9A: 14p; http://palaeo-electronica.org/2008_2/132/index.html
- Sander, P.M.; Peitz; C.; Gallemí, J. & Cousin, R. (1998). Dinosaurs nesting on a red beach? *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*. Series IIA. Earth and Planetary Science (327): 67-74.
- Santafé, J.V.; Casanovas, M.L. & Llompart, C. (1997). Els Dinosauris i el seu entorn geològic. Isona i Conca Dellà. Impremta Provincial de la Diputació de Lleida, Lleida. 69 pp.
- Sanz, J.L.; Moratalla, J.; Díaz-Molina, M.; López-Martínez, N.; Kälin, O. & Vianey-Liaud, M. (1995). Dinosaurs nests at the sea shore. *Nature* (376): 731-732
- Sanz, J.L. & Moratalla, J. (1997). Bastús Nesting Site. En: Currie, P.J. & Padian, K. (Eds.): *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press. 42-43.
- Schmitt, J.G.; Horner, J.R.; Laws, R.R. & Jackson, F. (1998). Debris-flow deposition of a hadrosaur-bearing bone bed, Upper Cretaceous Two Medicine Formation, northwest Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18 (suppl.): 76A.
- Schmitt, J.G.; Jackson, F.D. & Hanna, R.R. (2014). Debris flow origin of an unusual Late Cretaceous hadrosaur bonebed in the Two Medicine Formation of Western Montana. En: D.A. Eberth & D.C. Evans (Eds): *Hadrosaurs*. Indiana University Press. Bloomington & Indianapolis. 486-501.
- Scotese, C.R.; Gahagan, L.M. & Larson, R.L. (1988). Plate tectonic reconstructions of the Cretaceous and Cenozoic oceans basin. *Tectonophysics*, 155: 27-48.

- Seebacher, F. (2001). A new method to calculate allometric length-mass relationships of dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21 (1): 51-60.
- Seeley, H.G. (1887). On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London*, 43: 165-171. <https://doi.org/10.1098/rspl.1887.0117>
- Seguret, M. (1972). Étude tectonique des nappes et séries décollées de la partie centrale du versant sud des Pyrénées. *Publications de l'Université de Sciences et Techniques de Languedoc, série Geologie Structurale*, N°2. Montpellier. 155 pp.
- Sellés, A.G. & Vila, B. (2015). Re-evaluation of the age of some dinosaur localities from the southern Pyrenees by means of megaloolithid oospecies. *Journal of Iberian Geology*, 41(1): 125-139.
- Sellés, A.G.; Bravo, A.M.; Delclòs, X.; Colombo, F.; Martí, X.; Ortega-Blanco, J.; Parellada, C. & Galobart, À. (2013). Dinosaur eggs in the Upper Cretaceous of the Coll de Nargó area, Lleida Province, south-central Pyrenees, Spain: Oodiversity, biostratigraphy and their implications. *Cretaceous Research*, 40: 10-20. doi:10.1016/j.cretres.2012.05.004
- Sellés, A.G.; Vila, B. & Galobart, À. (2014a). *Spheroolithus europaeus*, oosp. nov. (late Maastrichtian, Catalonia), the youngest oological record of hadrosauroids in Eurasia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34 (3): 725-729. <http://dx.doi.org/10.1080/02724634.2013.819360>
- Sellés, A.G.; Vila, A. & Galobart, A. (2014b). Diversity of theropod ootaxa and its implications for the latest Cretaceous dinosaur turnover in southwestern Europe. *Cretaceous Research*, 49: 45-54. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2014.02.004>
- Sellés, A.G.; Vila, B.; Brusatte, S.L.; Currie, P.J. & Galobart, À. (2021). A fast-growing basal troodontid (Dinosauria: Theropoda) from the latest Cretaceous of Europe. *Scientific Reports*. Doi:1038/s41598-021-83745-5
- Sereno, P.C. (1986). Phylogeny of the bird-hipped dinosaurs (Order Ornithischia). *National Geographic Research*, 2: 234-256
- Sereno, P.C. (1997). The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 25: 435-489. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.25.1.435>
- Sereno, P.C. (1999). The evolution of dinosaurs. *Science*, 284: 2137-2147. Doi: <http://dx.doi.org/10.1126/science.284.5423.2137>

- Siviero, B.C.T.; Rega, E.; Hayes, W.K.; Cooper, A.M.; Brand, L.R. & Chadwick, A.V. (2020). Skeletal trauma with implications for intratail mobility in *Edmontosaurus annectens* from a monodominant bonebed, Lance Formation (Maastrichtian), Wyoming USA. *Palaios*, 35: 201-214. Doi: <http://dx.doi.org/10.2110/palo.2019.079>
- Skelton, P.W.; Spicer, R.A.; Kelley, S.P. & Gilmour, I. (2003). *The Cretaceous World* (Ed.: P.W. Skelton). The Open University. Cambridge University Press. 360 pp. ISBN: 0 521 53843 2.
- Slowiak, J.; Szczygielski, T.; Ginter, M. & Fostowicz-Frelik, L. (2020). Uninterrupted growth in a non-polar hadrosaur explains the gigantism among duck-billed dinosaurs. *Palaentology*. <https://doi.org/10.1111/pala.12473>
- Soler-Gijón, R.; Recio, C.; López-Martínez, N.; Arribas, M.E. & Cuezva, S. (2003). Registro isotópico de oncolitos continentales del tránsito Cretácico – Terciario (Formación Tremp, Pirineos Sur – Centrales): Inferencias paleoambientales y paleoclimáticas. En: M.V. Pardo Alonso & R. Gozalo (eds): *XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Morella, 16-18 octubre de 2003. Libro de resúmenes. 161-162.
- Stampfli, G.M. & Kozur, H.W. (2006). Europe from the Vaiscan to the Alpine cycles. En: D.G. Gee & R.A. Stephenson (eds.): *European Lithosphere Dynamics. Geological Society; London, Memoirs*, 32: 57-82.
- Starck, J.M.; & Chinsamy, A. (2002). Bone microstructure and developmental plasticity in birds and other dinosaurs. *Journal of Morphology*, 254: 232-246. <https://doi.org/10.1002/jmor.10029>
- Stein, K.; Csiki, Z.; Curry Rogers, C.; Weishampel, D.B.; Redelstorff, R.; Carballido, J.L. & Sander, P.M. (2010). Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *PNAS*, 107 (20): 9258-9263. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1000781107
- Sternberg, C.M. (1954). Classification of North american duck-billed dinosaurs. *Journal of Paleontology*, 28: 382-383.
- Steuber, T.; Rauch, M.; Masse, J.-P.; Graaf, J. & Maloc, M. (2005). Low-latitude seasonality of Cretaceous temperatures in warm and cold episodes. *Nature*, 437: 1341-1344.
- Strickson, E.; Prieto-Márquez, A.; Benton, M.J. & Stubbs, T.L. (2016). Dynamics of dental evolution in ornithopod dinosaurs. *Scientific Reports*, 6, 28904; doi: <http://dx.doi.org/10.1038/srep28904>

- Suzuki, D.; Weishampel, D.B. & Minoura, N. (2004): *Nipponosaurus sachaliensis* (Dinosauria: Ornithopoda): anatomy and systematic position within Hadrosauridae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24 (1): 145-164. <http://dx.doi.org/10.1671/A1034-11>
- Takasaki, R.; Chiba, K.; Kobayashi, Y., Currie, P.J. & Fiorillo, A.R. (2018). Reanalysis of the phylogenetic status of *Nipponosaurus sachaliensis* (Ornithopoda: Dinosauria) from the Late Cretaceous of Southern Sakhalin. *Historical Biology*, 30(5): 694-711. Doi: <http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2017.1317766>.
- Takashima, R.; Nishi, H.; Huber, B.T. & Leckie, M. (2006). Greenhouse world and the Mesozoic ocean. *Oceanography*, 19(4): 82-92.
- Talens, J. (1955a). Descubrimiento de dinosaurios en Tremp (Lérida). *Estudios Geológicos*, XI (25): 86.
- Talens, J. (1955b). Exploraciones sobre los Dinosaurios de la Cuenca de Tremp (Lérida). *Estudios Geológicos*, XI (28): 456.
- Tanke, D.H. & Brett-Surman, M.K. (2001). Evidence of hatchling-size hadrosaurs (Reptilia: Ornithischia) from Dinosaur Provincial Park (Dinosaur Park Formation: Campanian), Alberta. En: D.H. Tanke & K. Carpenter (eds.): *Mesozoic Vertebrate Life*. Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis. 206-218.
- Tanke, D.H. & Rothschild, B.M. (2014). Paleopathology in Late Cretaceous Hadrosauridae from Alberta, Canada. En: D.A. Eberth & D.C. Evans (Eds): *Hadrosaurs*. Indiana University Press. Bloomington & Indianapolis. ISBN: 978-0-253-01385-9. 540-571.
- Tarduno, J.A.; Brinkman, D.B.; Renne, P.R.; Cottrell, R.D.; Scher, H. & Castillo, P. (1998). Evidence for extreme climatic warmth from Late Cretaceous Arctic Vertebrates. *Science*, 282: 2241-2244.
- Teixell, A. (1998). Crustal structure and orogenic material budget in the west central Pyrenees. *Tectonics*, 17(3):395-406. <https://doi.org/10.1029/98TC00561>
- Terrill, D.F.; Henderson, C.M. & Anderson, J.S. (2020). New application of strontium isotopes reveals evidence of limited migratory behaviour in Late Cretaceous hadrosaurs. *Biology Letters*, 16: 20190930. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2019.0930>
- Tosa, M.I.; Springer, M.T.; Schauber, E.M. & Nielsen, C.K. (2018). Increased overwinter mortalities of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) fawns during a drought year. *Canadian Journal of Zoology*, 96(1): 55-61. <https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0009>

- Tugend, J.; Manatschal, G.; Kuszniir, N.J.; Masini, E.; Mohn, G. & Thinon, I. (2014). Formation and deformation of hyperextended rift systems: Insights from rift domain mapping in the Bay of Biscay-Pyrenees. *Tectonics*, 33(7): 1239-1276. <https://doi.org/10.1002/2014TC003529>
- Tyson, R.V. & Funnell, B.M. (1987). European Cretaceous shorelines, stage by stage. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 59: 69-91. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(87\)90075-7](https://doi.org/10.1016/0031-0182(87)90075-7)
- Ullastre, J. & Masriera, A. (1983). Le passage Crétacé-Tertiaire dans les régions sud-pyrénéennes de la Catalogne: données nouvelles. *Géologie Méditerranéenne*, 10(3-4), 277-290.
- Ullmann, P.V.; Shaw, A.; Neller-moe, R. & Lacovara, K.J. (2017). Taphonomy of the Standing Rock Hadrosaur site, Corson County, South Dakota. *Palaios*, 32: 779-796. <http://77dx.doi.org/10.2110/palo.2017.060>
- Vandervan, M.; Burns, E. & Currie, P.J. (2014). Histologic growth dynamic study of *Edmontosaurus regalis* (Dinosauria: Hadrosauridae) from a bonebed assemblage of the Upper Cretaceous Horseshoe Canyon Formation, Edmonton, Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 51 (11): 1023-1033
- Varricchio, D.J. (1995). Taphonomy of Jack's Birthday Site, a diverse dinosaur bonebed from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114: 297-323. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(94\)00084-L](https://doi.org/10.1016/0031-0182(94)00084-L)
- Varricchio, D.J. & Horner, J.R. (1993). Hadrosaurid and lambeosaurid bone beds from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana: taphonomic and biologic implications. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30(5): 997-1006. <https://doi.org/10.1139/e93-083>
- Vergés, J.; Fernández, M. & Martínez, A. (2002). The Pyrenean orogen: pre-, syn-, and post-collisional evolution. En: G. Rosenbaum & G.S. Lister (eds.): Reconstruction of the evolution of the Alpine-Himalayan Orogen. *Journal of the Virtual Explorer*, 8: 57-76.
- Vergés, J.; Kullbrg, J.C.; Casas-Sainz, A.; de Vicente, G.; Duarte, L.V.; Fernández, M.; Gómez, J.J.; Gómez-Pugnaire, M.T.; Jabaloy, A.; López-Gómez, J.; Macchiavelli, C.; Martín-Algarra, A.; Martín-Chivelet, J.; Muñoz, J.A.; Quesada, C.; Terrinya, P.; Torné, M. & Vegas, R. (2019). An introduction to the Alpine Cycle in Iberia. En: C. Quesada & J.T. Oliveira (eds.): The Geology of Iberia: A geodynamic approach. Vol. 3: The Alpine Cycle. Regional Geology Reviews. Springer. 1-14. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-11295-0>

- Vergés, J. & Muñoz, J.A. (1990). Thrust sequences in the Southern Central Pyrenees. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 8: 265-271. <https://doi.org/10.2113/gssgfbull.VI.2.265>
- Vianey-Liaud; M. & López-Martínez, N. (1997). Late Cretaceous dinosaur eggshells from the Tremp Basin, southern Pyrenees, Lleida, Spain. *Journal of Paleontology*, 71 (6): 1157-1171.
- Vicens, E.; Ardèvol, Ll.; López-Martínez, N. & Arribas, M.E. (2004). Rudist biostratigraphy in the Campanian – Maastrichtian of the south-central Pyrenees, Spain. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 247:113-127.
- Vicente, A.; Martín-Closas, C.; Arz, J.A. & Oms, O. (2015). Maastrichtian-basal Paleocene charophyte biozonation and its calibration to the Global Polarity Time Scale in the southern Pyrenees (Catalonia, Spain). *Cretaceous Research*, 52: 268-285. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2014.10.004>
- Vicente, A.; Villalba-Breva, S.; Ferrández-Cañadell, C. & Martín-Closas, C. (2016). Revision of the Maastrichtian-Palaeocene charophyte biostratigraphy of the Fontllonga reference section (southern Pyrenees, Catalonia, Spain). *Geologica Acta*, 14(4): 349-362.
- Vidal, L.M. (1874). Datos para el conocimiento del terreno Garumniense de Cataluña. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, 1: 209-247.
- Vidal, L.M. (1875). Geología de la Provincia de Lérida. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, 2: 273-349.
- Vidal, L.M. (1921). Contribución a la paleontología del Cretáceo de Cataluña. *Real Academia de Ciencias y Artes Barcelona*, 17: 89-109.
- Vila, B. (2018). Resum històric de les troballes de dinosaures al Pirineu. *Tribuna d'Arqueologia*. 2015-2016. Generalitat de Catalunya. Departament de Cultura. 57-71.
- Vila, B.; Gaete, R.; Galobart, À.; Oms, O.; Peralba, J. & Escuer, J. (2006). Nuevos hallazgos de dinosaurios y otros tetrápodos continentales en los Pirineos sur-centrales y orientales: resultados preliminares. En: (Colectivo Arqueológico – Paleontológico Salense Ed.): Actas de las III Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno. Salas de los Infantes. 365-378.
- Vila, B.; Poza, B.; Marmi, J.; Galobart, À. & Oms, O. (2008). La recerca paleontològica al sinclinal de Vallcebre. *Tribuna d'Arqueologia*, 2007: 7-27. calaix.gencat.cat/handle/10687/91715#page=1

- Vila, B.; Galobart, À.; Oms, O.; Poza, B. & Bravo, A.M. (2010a). Assessing the nesting strategies of Late Cretaceous titanosaurs: 3-D clutch geometry from a new megaloolithid egg site. *Lethaia*, 43: 197-208.
- Vila, B.; Jackson, F. & Galobart, À. (2010b). First data on dinosaur eggs and clutches from Pinyes locality (Upper Cretaceous, Southern Pyrenees). *Ameghiniana*, 47(1): 79-87.
- Vila, B.; Jackson, F.D.; Fortuny, J.; Sellés, A.G. & Galobart, À. (2010c). 3-D Modelling of Megaloolithid Clutches: Insights about Nest Construction and Dinosaur Behaviour. *PloS ONE*, 5(5): e10362. doi:10.1371/journal.pone.0010362
- Vila, B.; Moratalla, J.J.; Santos, A.; Gaete, R. & Galobart, À. (2011a). New titanosaur trackways from southern Pyrenees: Orcau-2 Locality (Late Cretaceous) revisited. En: A. Richter & M. Reich (eds.): *Dinosaur Tracks 2011. An International Symposium*, Obernkirchen, April 14-17, 2011. Abstract Volume and Field Guide to Excursions. Universitätsverlag Göttingen. 56.
- Vila, B.; Riera, V.; Bravo, A.M.; Oms, O.; Vicens, E.; Estrada, R. & Galobart, À. (2011b). The chronology of dinosaur oospecies in south-western Europe: Refinements from the Maastrichtian succession of the eastern Pyrenees. *Cretaceous Research*, 32: 378-386. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2011.01.009>
- Vila, B.; Oms, O.; Fondevilla, V.; Gaete, R.; Galobart, À.; Riera, V. & Canudo, J.I. (2013). The Latest Succession of Dinosaur Tracksites in Europe: Hadrosaur Ichnology, Track Production and Palaeoenvironments. *PloS ONE* 8(9): e72579. doi:10.1371/journal.pone.0072579
- Vila, B.; Razzolini, N.L.; Galobart, À. & Gaete, R. (2015). El jaciment d'icnites de dinosaure de La Llau de la Costa (Isona i Conca Dellà). En: *Primeres Jornades d'Arqueologia i Paleontologia del Pirineu i Aran*. Coll de Nargó i La Seu d'Urgell, 29 i 30 de novembre de 2013. 22-26. Departament de Cultura. Generalitat de Catalunya.
- Vila, B.; Sellés, A.G. & Brusatte, S.L. (2016). Diversity and faunal changes in the latest Cretaceous dinosaur communities of southwestern Europe. *Cretaceous Research*, 57:552-564. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2015.07.003>
- Vila, B.; Sellés, A.G. & Galobart, A. (2018). The rediscovery of the Orcau dinosaur: Following the steps of Walter Georg Kühne in the Tremp Basin (Catalonia). En: Marzola, M., Mateus, O. & Moreno-Azanza, M. *Abstract book of the XVI Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontology*, Caparica, Portugal. June 26th – July 1st, 2018. 193.

- Vila, B.; Sellés, A.G.; Galobart, À.; Marmi, J.; Gaete, R. & Canudo, J.I. (2020). Noves troballes a dues localitats històriques de la Conca de Tremp (Cretaci Superior, Pirineus). *Actes de les Segones Jornades d'Arqueologia i Paleontologia del Pirineu i Aran*. Tremp, 31 de maig i 1 de juny de 2019. Generalitat de Catalunya. Departament de Cultura. 26-32. <http://calaix.gencat.cat/handle/10687/428218#page=1>
- Villalba-Breva, S.; Martín-Closas, C.; Marmi, J.; Gomez, B. & Fernández-Marrón, M.T. (2012). Peat-forming plants in the Maastrichtian coals of the Eastern Pyrenees. *Geologica Acta*, 10(2): 189-2017. doi:10.1344/105.000001711
- Voorhies, M.R. (1969). Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *University of Wyoming Contributions to Geology Special Paper*, 1. 69 pp.
- Wagner, J.R. (2001). The hadrosaurian dinosaurs (Ornithischia: Hadrosauria) of Big Bend National Park, Brewster County, Texas, with implications for Late Cretaceous paleo-zoogeography. Unpublished M.S. Thesis, Texas Tech University. xvi + 417 pp.
- Walker, B.H.; Emslie, R.H.; Owen-Smith, R.N. & Scholes, R.J. (1987). To cull or not to cull: lessons from a Southern African drought. *Journal of Applied Ecology*, 24:381-401. <https://doi.org/10.2307/2403882>
- Weishampel, D.B. (1983): Hadrosaurid jaw mechanics. *Acta Paleontologica Polonica*. 28: 271-280.
- Weishampel, D.B. (1984): The evolution of jaw mechanism in ornithopod dinosaurs. *Advances in Anatomy Embryology and Cell Biology*, 87: 1-109.
- Weishampel, D.B. (1985). An approach to jaw mechanics and diversity: the case of ornithopod dinosaurs. En: H.R. Duncker & G. Fleischer (eds.): *Vertebrate Morphology. Fortschritte der Zoologie Band*, 30: 261-263. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Weishampel, D.B. & Horner, J.R. (1990): Hadrosauridae. En: Weishampel, D.B.; Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.) *The Dinosauria*. University of California Press. 534-561. ISBN: 978-0520067264.
- Weishampel, D.B.; Norman, D.B. & Grigorescu, D. (1991). The dinosaurs of Transylvania. *National Geographic Research & Exploration*, 7(2): 196-215.
- Weishampel, D.B.; Norman, D.B. & Grigorescu, D. (1993): *Telmatosaurus transsylvanicus* from the Late Cretaceous of Romania: the most basal hadrosaurid dinosaur. *Palaeontology*, 36: 361-385.

- Weldaji, R.B.; Gaillard, J.-M.; Yoccoz, N.G.; Holand, O.; Mysterund, A.; Loison, A.; Nieminen, M. & Stenseth, N. Chr. (2006). Good reindeer mothers live longer and become better in raising offsprings. *Proceedings of the Royal Society B*, 273(1591): 1239-1244. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3393>
- Williams, V.S.; Barret, P.M. & Purnell, M.A. (2009). Quantitative analysis of dental microwear in hadrosaurid dinosaurs, and the implications for hypotheses of jaw mechanics and feeding. *PNAS*, 106(27): 11194-11199. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0812631106
- Wilson, J.A.; Mohabey, D.M.; Peters, S.E. & Head, J.J. (2010). Predation upon Hatchling Dinosaurs by a New Snake from the Late Cretaceous of India. *PloS Biol*, 8(3): e1000322. doi: 10.1371/journal.pbio.1000322
- Woodward, H.N. (2019). *Maiasaura* (Dinosauria: Hadrosauridae) tibia osteohistology reveal non-annual cortical vascular rings in young of the year. *Frontiers in Earth Science* 7:50. Doi:10.3389/feart.2019.00050
- Woodward, H.N.; Freedman Fowler, E.A.; Farlow, J.O. & Horner, J.R. (2015). *Maiasaura*, a model organism for extinct vertebrate population biology: a large sample statistical assessment of growth dynamics and survivorship. *Paleobiology*, 41(4): 503-527. Doi:10.1017/pab.2015.19
- Woolley, L.-A.; Mackey, R.L.; Page, B.R. & Slotow, R. (2008). Modeling the effect of age-specific mortality on elephant *Loxodonta africana* populations: can natural mortality provide regulation? *Oryx*, 42(1): 49-57. <https://doi.org/10.1017/S0030605308000495>
- Wosik, M.; Goodwin, M.B. & Evans, D.C. (2018). A nestling-sized skeleton of *Edmontosaurus* (Ornithischia, Hadrosauridae) from the Hell Creek Formation of Northeastern Montana, U.S.A., with an analysis of ontogenetic limb allometry. *Journal of Vertebrate Paleontology*. <https://doi.org/10.1018/02724634.2017.1398168>
- Xing, H.; Zhao, X.; Wang, K.; Li, D.; Chen, S.; Mallon, J.C.; Zhang, Y. & Xu, X. (2014). Comparative osteology and phylogenetic relationship of *Edmontosaurus* and *Shantungosaurus* (Dinosauria:Hadrosauridae) from the Upper Cretaceous of North America and East Asia. *Acta Geologica Sinica*, 88(6): 1801-1840.
- You, H.L.; Luo, Z.X.; Shubin, N.H.; Witmer, L.M.; Tang, Z.L.; Tang, F. (2003). The earliest-known duck-billed dinosaur from deposits of late Early Cretaceous age in northwest China and hadrosaur evolution. *Cretaceous Research*, 24(3): 347-355.

Young, C.C. (1958). The dinosaurian remains of Laiyang, Shantung. *Palaeontologia Sinica*, ser. C, 16: 1-138.

Yun, C. (2015). Evidence points out that “*Nanotyrannus*” is a juvenile *Tyrannosaurus rex*. *PeerJ PrePrints* 3:e852v1. <https://doi.org/10.7287/peerj.p>

ANEXO-I

Tabla 1: Yacimientos con restos de ornitópodos de los Pirineos meridionales.

EL YACIMIENTO MAASTRICHTIENSE DE BASTURS POBLE

CONCA DE TREMP	Yacimiento	Restos	Taxón	Referencias principales
	Restos óseos			
	Barranc de la Costa Gran	Dentario y huesos post-craneales		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Barranc de Torrebilles-1	Tibia, vértebra y falange		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Barranc de Torrebilles-2	Fragmento de dentario, 4 vértebras y un metápodo		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Barranc de Torrebilles-3	Fémur y centro vertebral		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Barranc de Torrebilles-4	Dentario y huesos axiales y apendiculares		Prieto-Márquez <i>et al.</i> ,2013 Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Barranc d'Orcau	Fémur	Cf. Hadrosauridae	Baiano <i>et al.</i> ,2014
	Basturs Est	Huesos de las extremidades		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014 Baiano <i>et al.</i> ,2014
	Basturs Poble	Huesos craneales y postcraneales de al menos 22 individuos	Lambeosaurinae indet. <i>Pareisactus evrostos</i>	Martín <i>et al.</i> ,2007 Prieto-Márquez <i>et al.</i> ,2007 Prieto-Márquez <i>et al.</i> ,2013 Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014 Gaete <i>et al.</i> ,2015 Blanco <i>et al.</i> ,2015a Fondevilla <i>et al.</i> ,2018 Párraga & Prieto-Márquez 2019 Este trabajo
	Cabana de Gori 2	Tibia y cuerpo vertebral		Vila <i>et al.</i> ,2006 Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Casa Fabà	Fémur, fibula y metatarso		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Coll de la Torre (Sant Romà d'Abella 2)	Vértebras caudales y otros fragmentos post-craneales		Casanovas <i>et al.</i> ,1995 Prieto-Márquez <i>et al.</i> ,2006 Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Costa de la Serra 1	Elementos del esqueleto axial y apendicular		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Costa de la Serra 2	Elementos del esqueleto axial y apendicular		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Costa de les Solanes		<i>Adynomosaurus arcanus</i>	Fondevilla <i>et al.</i> ,2013 Fondevilla <i>et al.</i> ,2015 Prieto-Márquez <i>et al.</i> ,2019
	Els Esfons	Falange pedal		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Els Nerets (Vilamitjana-1)	Diente dentario y huesos postcraneales	Lambeosaurinae tsintaosaurini Iguanodontia indet.	Casanovas <i>et al.</i> ,1987 Casanovas <i>et al.</i> ,1985 Ardèvol <i>et al.</i> ,1995 Conti <i>et al.</i> ,2020
	Els Pous	Cuerpo vertebral y elementos de las extremidades		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014 Baiano <i>et al.</i> ,2014
	Euroda Nord	Maxilar	Lambeosaurinae indet.	Prieto-Márquez <i>et al.</i> ,2007 Gaete <i>et al.</i> ,2007 Prieto-Márquez <i>et al.</i> ,2013
	La Serra	Falange pedal y fragmento de tibia		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Les Feixes	3 fragmentos de batería dental y fragmento de dentario		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Les Llaus	Dentario	Lambeosaurinae indet.	Prieto-Márquez <i>et al.</i> ,2006 Prieto-Márquez <i>et al.</i> ,2013 Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Les Llaus de la Doba	Elementos del esqueleto axial y apendicular		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Les Serretes	Dentario y elementos del esqueleto axial	Lambeosaurinae indet.	Fuentes & Dalla Vecchia, 2014
	Les Torres	Huesos de las extremidades		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Lo Bas 1	Diversos elementos del esqueleto axial y apendicular		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Lo Bas 2	Fragmento de dentario		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Magret	Huesos de las extremidades		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Masia de Ramon	Tibia y fémur		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Molí del Baró-1	Elementos craneales y post-craneales	Lambeosaurinae	Gaete <i>et al.</i> ,2007 Prieto-Márquez <i>et al.</i> ,2013 Blanco <i>et al.</i> ,2015 Marmi <i>et al.</i> ,2016
	Moror	2 fragmentos de isquion		Brinkmann, 1984 Casanovas <i>et al.</i> ,1999a Prieto-Márquez <i>et al.</i> ,2013 Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Planta del Mestre	12 vértebras caudales en conexión anatómica		Vila <i>et al.</i> ,2006 Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Pont d'Orcau	Centro vertebral caudal		Baiano <i>et al.</i> ,2014
	Sant Romà d'Abella (Sant Romà-2) ("Barranco de la Llau de Doba")	Dos maxilares y huesos postcraneales	<i>Pararhabdodon isonensis</i>	Casanovas <i>et al.</i> ,1987 Casanovas <i>et al.</i> ,1993 Ardèvol <i>et al.</i> ,1995 Casanovas <i>et al.</i> ,1995 Casanovas <i>et al.</i> ,1997 Prieto-Márquez <i>et al.</i> ,2006 Serrano <i>et al.</i> ,2020
	Serrat del Corb	Pelvis, fragmento de dentario, cuerpos vertebrales		Gaete <i>et al.</i> ,2007 Prieto-Márquez <i>et al.</i> ,2007 Prieto-Márquez <i>et al.</i> ,2013 Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Serrat del Rostiar 1	Maxilar, fragmento de dentario y de batería dental	Tsintaosaurini indet.	Prieto-Márquez <i>et al.</i> ,2013 Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Serrat del Rostiar 2	Cuerpos vertebrales y fragmento de isquion		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Serrat del Rostiar 3	Vértebra caudal		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Serrat de Pelleu	Fragmento de dentario y elementos del esqueleto axial y apendicular		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Serrat de Pelleu Sud	Tibia		Baiano <i>et al.</i> ,2014
	Serrat de Sanguin	Fragmentos de huesos apendiculares y centros vertebrales		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	Talús de la Carretera	Fémur		Baiano <i>et al.</i> ,2014
	Tossal de la Doba	Fémur		Dalla Vecchia <i>et al.</i> ,2014
	lcnitas			
	Masia de Ramon Petjades	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila <i>et al.</i> ,2013
	Barranc de Guixers-1	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila <i>et al.</i> ,2013

	Barranc de Torrebilles-5	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila et al., 2013
	Basturs Poble	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila et al., 2013
	Camí de Les Planes	<i>Hadrosauropodus</i>		
	Costa Roia	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila et al., 2013
	La Llau de la Costa	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila et al., 2013 Vila et al., 2015
	Moror A	<i>Hadrosauropodus</i>		Llompert, 2006 Vila et al., 2013
	Orcau-4	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila et al., 2013
	Sapeira-1	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila et al., 2013
	Sapeira-2	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila et al., 2013
	Serrat de Sanguin	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila et al., 2013
	Serrat de Santó	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila et al., 2013
	Torrent del Carant	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila et al., 2013
	Tossal del Gassó	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila et al., 2013
	Huevos			
	Porrit-6	Cáscaras	<i>Spheroolithus europaeus</i>	Sellés et al., 2014
CONCA D'ÀGER				
	Restos óseos			
	Coll d'Orenga	Diente dentario	<i>Rhabdodon</i> sp.	Llompert & Krauss, 1982 Pereda-Suberbiola & Sanz, 1999
	Fontllonga-R	Dentario	Euhadrosauria basal	Casanovas et al., 1999b Dalla Vecchia, 2014
	L'Espinau	Huesos craneales y postcraneales	<i>Hadrosauroides</i> indet.	Battista et al., 2014 Battista et al., 2015 Fondevilla et al., 2017
	Ícnitas			
	La Mata del Viudà (Mas de Sauri)		<i>Hadrosauropodus</i>	Llompert, 1979 Vila et al., 2013 López-Martínez et al., 1998 López-Martínez et al., 1999
BERGUEDÀ				
	Restos óseos			
	Peguera	Fémur	<i>Hadrosauridae</i> indet.	Pereda-Suberbiola et al., 2003
	Cingles de Cal Ros	Fémur	<i>Hadrosauridae</i> indet.	Blanco et al., 2015b
	Torrent del Jou	Fragmento de isquion	<i>Hadrosauridae</i> indet.	Blanco et al., 2015b
	Ícnitas			
	Cingles del Boixader	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila et al., 2013
	La Pleta Nord	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila et al., 2013
	La Pleta Resclosa	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila et al., 2013
RIBAGORZA				
	Restos óseos			
	Blasi 1	Restos craneales y post-craneales	<i>Blasisaurus canudoi</i> cf. <i>Blasisaurus canudoi</i> <i>Hadrosauridae</i> indet. 1 <i>Hadrosauridae</i> indet. 2 Euhadrosauria indet.	López-Martínez et al., 2001 Cruzado-Caballero et al., 2007 Cruzado-Caballero et al., 2009 Cruzado-Caballero et al., 2010 Cruzado-Caballero, 2012 Dalla Vecchia, 2014
	Blasi 2a	Vértebra dorsal y caudal, costillas	<i>Hadrosauridae</i> indet.	López-Martínez et al., 2001 Cruzado-Caballero et al., 2007 Cruzado-Caballero, 2012 Dalla Vecchia, 2014
	Blasi 2b	Diente, escápula, húmero e isquion	<i>Hadrosauridae</i> indet.	López-Martínez et al., 2001 Cruzado-Caballero et al., 2007 Cruzado-Caballero, 2012 Dalla Vecchia, 2014
	Blasi 3	Restos craneales y post-craneales	<i>Arenysaurus ardevoli</i> cf. <i>Arenysaurus ardevoli</i> Lambeosaurinae indet. <i>Hadrosauridae</i> indet.	López-Martínez et al., 2001 Cruzado-Caballero, 2012 Cruzado-Caballero et al., 2007 Pereda-Suberbiola et al., 2009 Dalla Vecchia, 2014
	Blasi 3,4	Dentario	Euhadrosauria indet.	Cruzado-Caballero et al., 2014 Dalla Vecchia, 2014
	Blasi 4	Restos craneales y post-craneales	Lambeosaurinae indet. Lambeosaurinae? Indet.	López-Martínez et al., 2001 Cruzado-Caballero, 2012 Dalla Vecchia, 2014
	Blasi 5	Restos craneales y post-craneales	<i>Hadrosaurinae</i> indet. <i>Hadrosaurinae?</i> Indet.	López-Martínez et al., 2001 Cruzado-Caballero, 2012 Dalla Vecchia, 2014
	172-i/04/a	No concretado	<i>Hadrosauridae</i> indet.	Puértolas et al., 2018
	172-i/04/d	Restos craneales y post-craneales (no concretado)	Euhadrosauria indet.	Cruzado-Caballero et al., 2012
	172-i/04/e	Fragms. costillas y fragm. fémur?	<i>Hadrosauridae</i> indet.	Puértolas et al., 2012 Cruzado-Caballero et al., 2012 Puértolas et al., 2018
	172-i/04/f	Fragms. costillas y fémur	<i>Hadrosauridae</i> indet.	Puértolas et al., 2012 Cruzado-Caballero et al., 2012 Puértolas et al., 2018
	Amor 1	Vértabras caudales, costillas, arcos neurales y hemales	<i>Hadrosauridae</i> indet.	Puértolas et al., 2012 Cruzado-Caballero et al., 2012 Puértolas et al., 2018
	Amor 2	Vértabras caudales	<i>Hadrosauridae</i> indet.	Puértolas et al., 2012 Cruzado-Caballero et al., 2012 Puértolas et al., 2018

EL YACIMIENTO MAASTRICHTIENSE DE BASTURS POBLE

	Amor 3	Fragmento de dentario, vértebras dorsales y caudales, arco neural, tendón, costilla y metatarso?	Hadrosauridae? Indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2012 Cruzado-Caballero <i>et al.</i> , 2012 Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Barranco Extremadura		Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Barranco de Serraduy 1	Dentario y fragm. de costilla	Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2012 Cruzado-Caballero <i>et al.</i> , 2012 Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Barranco de Serraduy 2	Vértebras, costilla, fémur y metápodo?	Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2012 Cruzado-Caballero <i>et al.</i> , 2012 Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Barranco de Serraduy 4	Vértebras dorsales y sacras, costilla, fémur, metápodo?	Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2012 Cruzado-Caballero <i>et al.</i> , 2012 Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Barranco de Serraduy 5	No concretado	Hadrosauridae indet.	Cruzado-Caballero <i>et al.</i> , 2012 Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Camino Fornons 1	No concretado	Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Camino Fornons 2	No concretado	Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Camino Rin 2	No concretado	Hadrosauridae? Indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Color	Vértebras dorsales y caudales, húmero, fémur, tibia?, costillas, falange, arcos neurales y hemales	Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2012 Cruzado-Caballero <i>et al.</i> , 2012 Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Dolor 1	Restos craneales y post-craneales (no concretado)	Hadrosauridae indet.	Cruzado-Caballero <i>et al.</i> , 2012 Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Dolor 2	Restos craneales y post-craneales (no concretado)	Euhadrosauria indet.	Cruzado-Caballero <i>et al.</i> , 2012
	Dolor 3	Vértebras dorsales y caudales	Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2012 Cruzado-Caballero <i>et al.</i> , 2012 Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Fornons 1	No concretado	Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Fornons 2	No concretado	Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Fornons 3	Metápodo?	Euhadrosauria indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2012 Cruzado-Caballero <i>et al.</i> , 2012
	Larra 2	Coracoides	Ornithopoda indet. Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Larra 3	3 centros vertebrales, tibia, fémur y falange	Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Larra 4	No concretado	Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Larra 5	No concretado	Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	San Cristóbal	No concretado	Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Sierra de Sis 1	No concretado	Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	Sierra de Sis 2	No concretado	Hadrosauridae indet.	Puértolas <i>et al.</i> , 2018
	icnitas			
	Areny-1	<i>Hadrosauropodus</i>		Barco <i>et al.</i> , 2001 Vila <i>et al.</i> , 2013 Dalla Vecchia, 2014
	Dolor-2	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila <i>et al.</i> , 2013
	Fornons-3	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila <i>et al.</i> , 2013
	Isclès-1	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila <i>et al.</i> , 2013
	Isclès-2	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila <i>et al.</i> , 2013
	Isclès-3	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila <i>et al.</i> , 2013
	Isclès-4	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila <i>et al.</i> , 2013
	Isclès-5	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila <i>et al.</i> , 2013
	Serraduy Norte	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila <i>et al.</i> , 2013
	Serraduy Sur	<i>Hadrosauropodus</i>		Vila <i>et al.</i> , 2013
	Huevos			
	172-1/04/f	Cáscaras	cf. <i>Spheroolithus europaeus</i>	Puértolas <i>et al.</i> , 2018

ANEXO-II

Elementos fósiles recuperados donde se indica la numeración de campo (BP-n), la numeración definitiva (MCD-n), el taxón, el elemento anatómico y su polaridad. También se proporcionan las medidas de los elementos preparados así como su procedencia estratigráfica.

EL YACIMIENTO MAASTRICHTIENSE DE BASTURS POBLE

BP	MCD	Taxon	Elemento anatómico	Lado	Medida 1 mm	Medida 2 mm	Medida 3 mm	Estrato
1		?	Indet					
2	5358	Hadrosauridae	Tibia	Izquierda?	220	54	32	?
3	4784	Hadrosauridae	Tibia	Derecha	389	50	39	
4		Hadrosauridae?	Vértebra?		93	46		
5	5359	Hadrosauridae	Fibula	Derecha	132	34	19	
6		Hadrosauridae	Vértebra caudal		29	27	38	
7		?	Indet					
8		?	Indet					
9		Hadrosauridae	Diente					
10	4907	Hadrosauridae	Metápodo		182	21	19	Arenisca gris
11	4770	Hadrosauridae?	Ulna (cf)		327	37	34	Arenisca gris
12	4781	Hadrosauridae	Escápula	Derecho	228	105	55	Transición
13	4715	Hadrosauridae	Fibula	Izquierda	518	61	28	Arenisca gris
14	4724	Hadrosauridae	Ulna	Derecha	393	45	39	Arenisca gris
15	4729	Hadrosauridae	Fémur	Izquierdo	431	67	38	Paleosuelo
16		?	Astilla?		68	32	18	
17	4762	Hadrosauridae	Metápodo		135	25	6	Arenisca gris
18	4742	Hadrosauridae	Fémur	Derecho	235	153	68	Paleosuelo
19		?	Indet					Arenisca gris
20	4776	Hadrosauridae	Metápodo		142	17	24	Arenisca gris
21	4746	Hadrosauridae	Húmero	Izquierdo	342	71	49	Arenisca gris
22	4772	Hadrosauridae	Metápodo		215	46	39	Arenisca gris
23		?			49	23	13	
24	4906	Hadrosauridae	Falange		64	54	39	Arenisca gris
25		?						Arenisca gris
26	4893	Hadrosauridae	Falange		27	25	19	
27		Hadrosauridae?	Radio		240	28	27	Paleosuelo
28	5360	Hadrosauridae	Fibula?		268	29	19	
29		?						
30		Hadrosauridae?	Radio?		105	16	18	
31		Hadrosauridae?	Costilla		193	23	8	Paleosuelo
32		Hadrosauridae?	Costilla		173	24	6	Arenisca gris
33		Hadrosauridae?	Vértebra?					
34	5361	Hadrosauridae	Costilla		192	56	16	
35	4779	Hadrosauridae	Dentario	Derecho	132	71	18	Paleosuelo
36		?	Indet					Arenisca gris
37	5352	Hadrosauridae	Ulna	Izquierda	268	55	42	Arenisca gris
38	5098	Hadrosauridae	Dentario	Izquierdo	115	64	33	Paleosuelo
39a	4747a	Indet	Indet		102	31	24	Paleosuelo
39b	4747b	Indet	Indet		60	26	24	Paleosuelo
40	4847	Hadrosauridae	Vértebra cervical		62	60	46	Arenisca gris
41		?						Paleosuelo
42	4753	Hadrosauridae	Vértebra caudal		46	34	39	Arenisca gris
43	4839	Hadrosauridae	Costilla		315	23	12	Arenisca gris
44	4773	Hadrosauridae	Radio (cf)		127	24	10	Paleosuelo
45	4750	Indet	Indet		107	23	15	Paleosuelo
46		?	Astilla					
47	4752	Hadrosauridae	Radio (cf)		417	34	22	Arenisca gris
48	4751	Hadrosauridae	Falange		36	24	30	
49a	4842a	Hadrosauridae	Radio?		213	20	10	
49b	4842b	Crocodylia	Diente		3	2	2	
50	4764	Hadrosauridae	Vértebra		52	49	42	Arenisca gris
51	4836	Hadrosauridae	Dentario	Izquierdo	71	52	38	
52	4749	Hadrosauridae	Diente maxilar		16	9	7	
53	4837	Indet	Fragm. Indet		38	51	60	
54	4783	Hadrosauridae	Fémur	Izquierdo	253	36	53	Paleosuelo
55	4785	Hadrosauridae	Isquion	Derecho	209	56	14	Paleosuelo
56	4901	Crocodylia	Vértebra		19	20	33	Paleosuelo
57	4891	Hadrosauridae	Vértebra dorsal		111	120	83	Arenisca gris
58		?	Indet					
59	4710	Hadrosauridae	Falange		54	41	32	
60		?	Indet					
61		?	Indet					
62	4888	Hadrosauridae?	Vértebra		19	12	12	
63		Hadrosauridae	Fibula		185		16	Paleosuelo
64		?	Indet					Paleosuelo
65		?	Indet					Paleosuelo
66		?	Indet					Paleosuelo
67		?	Indet					Paleosuelo
68		?	Indet					Paleosuelo
69	4727	Indet	Indet		33	31	16	Paleosuelo
70		Hadrosauridae?	Costilla		38	9	4	
71		?	Indet					
72		Hadrosauridae?	Costilla					
73	5104	Hadrosauridae	Fémur	Derecho	305	65	42	Paleosuelo
74	5105	Hadrosauridae	Tibia	Derecho	326	74	40	Paleosuelo
75		?	Astilla					
76		?	Astilla					
77		?	Astilla					
78		?	Astilla					

79	4744	Hadrosauridae	Dentario	Derecho	162	80	16	Paleosuelo
80		?	Indet					
81		?	Indet		113	21	16	
82		?	Indet		109	42	28	
83	4711	Hadrosauridae	Falange		44	31	23	Paleosuelo
84		?	Astilla					
85		?	Indet		78	34	17	Paleosuelo
86a	4726a	Hadrosauridae	Maxilar		48	45	29	
86b	4726b	Hadrosauridae	Maxilar	Derecho	59	42	29	
87		Hadrosauridae	Vértebra?					
88		Hadrosauridae	Fémur		196	82	51	Paleosuelo
89		?	Indet					Paleosuelo
90		?	Astilla					
91	5278	Hadrosauridae	Cuadrado	Derecho	198	46	32	Paleosuelo
92	5289	Hadrosauridae	Falange		75	52	23	
93	4738	Hadrosauridae	Escápula	Derecho	325	114	40	Paleosuelo
94	4898	Hadrosauridae	Indet		67	34	22	
95		Hadrosauridae?	Costilla					Paleosuelo
96		?	Fémur					
97		?	Indet					Paleosuelo
98	5114	Hadrosauridae	Vértebra		38	59	59	
99		?	Astilla					
100		Hadrosauridae	Fragm. diáfisis?					Paleosuelo
101	7013	Hadrosauridae	Ulna		78	22	25	
102		?	Indet					
103		?	Indet					
104	4761	Hadrosauridae	Vértebra cervical		62	60	50	
105		?	Indet					
106		?	Fragm. diáfisis?		72	17	16	
107		?	Indet					Paleosuelo
108		?	Indet					Paleosuelo
109		?	Indet					Paleosuelo
110		?	Indet					Paleosuelo
111		?	Indet					
112		?	Indet					
113		?	Astilla					
114		?	Indet					
115	4904	Hadrosauridae	cráneo?		50	32	13	
116	4702	Hadrosauridae	Fémur	Derecho	438	45	46	Paleosuelo
117		?	Indet		69	26	18	Arenisca gris
118		?	Indet					
119	4703	Indet	Indet		108	27	20	
120		?	Indet					
121		Hadrosauridae?	Costilla?		61	21	8	
122		?	Indet					
123	7009	Hadrosauridae	Metacarpo?		134	16,5	10,5	Arenisca gris
124		?	Indet					Arenisca gris
125		?	Indet					Arenisca gris
126		?	Indet		35	30	15	Paleosuelo
127		?	Indet		125	27	19	Arenisca gris
128		Hadrosauridae?	Costilla?		183	31	20	Transición
129		?						Paleosuelo
130		?	Indet					Paleosuelo
131		?	Indet					
132		?	Indet					Arenisca gris
133		?						Paleosuelo
134		?						Arenisca gris
135		?						Arenisca gris
136	4743	Hadrosauridae	Dentario	Derecho	169	45	39	Paleosuelo
137	4714	Hadrosauridae	Falange		64	43	37	Arenisca gris
138	4709	Hadrosauridae	Falange		48	28	15	
139	4708	Hadrosauridae	Fémur	Derecho	266	61	53	Arenisca gris
140	4745	Hadrosauridae	Sacro parcial		38	72	145	Paleosuelo
141		Hadrosauridae?	Chevron		94	23	14	Paleosuelo
142	4712	Hadrosauridae	Vértebra caudal		67	41	56	
143	5113	Hadrosauridae	Sacro parcial		37	43	116	Paleosuelo
144		Hadrosauridae?	Tendón osificado?					Arenisca gris
145		Hadrosauridae?	Vértebra					Paleosuelo
146		?	Indet					
147	4741	Hadrosauridae	Fibula	Derecha	325	51	14	Paleosuelo
148		?	Indet					
149		Hadrosauridae	Fémur		122	77	37	
150	5373	Hadrosauridae	Vértebra caudal		53	40	54	Paleosuelo
151		?	Indet					
152		?	Indet		138	44	11	Arenisca gris
153		Hadrosauridae	Costilla					Arenisca gris
154	7012	Indet	Indet		84	64	25	
155		?	Indet					Transición
156	4728	Hadrosauridae	Tibia	Derecha	701	108	56	Paleosuelo
157		?	Indet					Arenisca gris
158		Crocodylia	Vértebra					Paleosuelo

EL YACIMIENTO MAASTRICHTIENSE DE BASTURS POBLE

159	4771	Hadrosauridae	Tibia	Derecha	432	76	51	Paleosuelo
160		Hadrosauridae?	Radio	Izquierdo	266	25	10	Paleosuelo
161	7015	Hadrosauridae?	Fíbula	Izquierda	284	31	17	Paleosuelo
162		?	Indet		130	24	33	
163	4934	Hadrosauridae	Vértebra dorsal		62	47	38	
164		?	Indet					
165	4748	Hadrosauridae	Vértebra caudal		27	23	37	Paleosuelo
166	4903	Hadrosauridae	Vértebra		41	39	35	
167	4926	Hadrosauridae	Vértebra cervical		47	14	8	
168	4774	Hadrosauridae	Vértebra caudal		43	39	42	
169	4723	Hadrosauridae	Fémur	Izquierdo	551	72	54	Paleosuelo
170	4780	Hadrosauridae	Vértebra		54	35	38	Transición
171	4838	Hadrosauridae	Vértebra		51	84	32	Paleosuelo
172		?	Indet		89	42	8	Transición
173		Hadrosauridae?	Costilla					Arenisca gris
174a	4911	Hadrosauridae	Vértebra caudal		36	38	35	Arenisca gris
174b	4786	Indet	Fragm. Indet		100	45	37	Paleosuelo
175		?	Indet		38	33	4	Arenisca gris
176		Hadrosauridae?	Costilla					Arenisca gris
177		?	Indet					Arenisca gris
178a	4701	Hadrosauridae	Tibia	Derecha	576	82	59	Paleosuelo
178b	4739	Hadrosauridae	Sacro		42	38	135	
179		?	Costilla					
180	4949	Hadrosauridae?	Indet					Arenisca gris
181		?	Indet					Transición
182		?	Costilla					Paleosuelo
183	4944	Hadrosauridae	Dentario		30	64	10	
184		?	Costilla		98	43	24	
185	5106	Hadrosauridae	Tibia	Izquierda	385	72	32	Paleosuelo
186		?	Indet					Paleosuelo
187		?	Indet					
188	4949	Indet	Indet		84	40	6	Arenisca gris
189	4716	Hadrosauridae	Metápodo		222	39	30	Paleosuelo
190	4725	Hadrosauridae	Metacarpo?		212	38	19	Paleosuelo
191	4717	Hadrosauridae	Escápula	Izquierda	276	68	25	Paleosuelo
192		?	Indet		85	28	9	Paleosuelo
193	4718	Hadrosauridae	Metápodo		285	39	60	Paleosuelo
194a	4704	Hadrosauridae	Fémur	Izquierdo	412	61	36	Paleosuelo
194b	4705	Hadrosauridae	Tibia	Izquierda	387	72	34	Paleosuelo
195		?	Costilla					Paleosuelo
196		?	Costilla		46	8		Arenisca gris
197		?	Indet		68	24	20	Arenisca gris
198		?	Indet					Paleosuelo
199		?	Indet					
200		?	Indet		104	40		Paleosuelo
201		?	Indet					Paleosuelo
202		?	Indet					Paleosuelo
203	4713	Hadrosauridae	Vértebra caudal		22	17	23	Paleosuelo
204		Hadrosauridae	Metápodo		114	24	24	Paleosuelo
205		Hadrosauridae	Costilla					Arenisca gris
206		?	Indet					Transición
207		?	Indet		110	57	20	Arenisca gris
208		Crocodylia	Indet		102			Arenisca gris
209		Hadrosauridae	Costilla					Arenisca gris
210a	4722	Hadrosauridae	Fémur	Derecho	422	72	34	Paleosuelo
210b		?	Indet					
211		?	Indet		92	19	15	Paleosuelo
212	4719	Hadrosauridae	Tibia	Izquierdo	557	89	55	Paleosuelo
213		?	Indet					Transición
214		?	Indet					Arenisca gris
215	4754	Hadrosauridae	Fémur	Derecho	570	101	49	Paleosuelo
216		?	Indet					Arenisca gris
217		?	Indet					Arenisca gris
218	5099	Hadrosauridae	Maxilar	Derecho	98	52	20	Paleosuelo
219		?	Indet		79	18	8	Arenisca gris
220	4721	Hadrosauridae	Tibia	Derecho	278	40	31	Paleosuelo
221	4707	Hadrosauridae	Metápodo		220	43	41	Arenisca gris
222		?	Indet					Paleosuelo
223	4957	Hadrosauridae	Tibia	Izquierdo	370	38	17	Paleosuelo
224	4782	Hadrosauridae	Vértebra		82	80	30	Paleosuelo
225		?	Indet					
226		?	Indet					Paleosuelo
227	5111	Hadrosauridae	Maxilar (cf)		31	28	9	Arenisca gris
228	4908	Hadrosauridae	Diente					
229		Hadrosauridae	Diente					
230	4768	Hadrosauridae	Vértebra caudal		40	26	44	Paleosuelo
231		?	Indet					Arenisca gris
232	4909	Crocodylia	Diente		8	5	4	
233	4706	Hadrosauridae	Húmero	Izquierdo	363	89	38	Paleosuelo
234		?	Indet					Paleosuelo
235		?	Indet					

236	4886	Hadrosauridae	Tibia	Derecho	296	50	34	Paleosuelo
237		Hadrosauridae	Costilla					Paleosuelo
238	4942	Hadrosauridae	Dentario	Derecho	59	34	12	
239	4910	Crocodylia	Diente		9	8	7	
240	4795	Hadrosauridae	Fíbula	Derecha	465	54	23	
241	4882	Hadrosauridae	Tibia	Derecha	314	47	38	Paleosuelo
242	4796	Hadrosauridae	Tibia	Derecha	365	49	41	Paleosuelo
243	4900	Hadrosauridae	Metápodo		84	20	18	
244	4912	Hadrosauridae	Fíbula	Derecha	582	45	19	Paleosuelo
245	4787	Hadrosauridae	Fémur					Paleosuelo
246	4913	Hadrosauridae	Indet		66	33	20	Paleosuelo
247	4914	Indet	Indet		123	32	17	Paleosuelo
248		Hadrosauridae	Fémur					Paleosuelo
249	4798	Hadrosauridae	Fémur					Paleosuelo
250		?	Indet					
251	4896	Hadrosauridae	Metápodo		153	38	20	Paleosuelo
252		?	Indet					Paleosuelo
253	4890	Hadrosauridae	Vértebra caudal		40	32	40	Arenisca gris
254	4799	Hadrosauridae	Tibia	Izquierda	394	63	34	Paleosuelo
255	4800	Hadrosauridae	Fémur	Izquierdo	458	51	36	Paleosuelo
256		Hadrosauridae	Costilla					Paleosuelo
257	4918	Hadrosauridae	Tibia	Derecha	460	69	38	Paleosuelo
258	4920	Hadrosauridae	Tibia	Izquierda	557	81	33	Paleosuelo
259	4921	Hadrosauridae	Vértebra caudal		49	34	39	Paleosuelo
260		Hadrosauridae	Vértebra					Paleosuelo
261		?	Indet					Paleosuelo
262		?	Indet		92	22	16	Paleosuelo
263		Hadrosauridae	Vértebra					Paleosuelo
264		Hadrosauridae	Vértebra					Paleosuelo
265		Hadrosauridae	Costilla					Paleosuelo
266		?	Epifisis (Indet)					Paleosuelo
267		?	Frag Costilla? (Indet)					Paleosuelo
268		Hadrosauridae	Costilla					Paleosuelo
269	4801	Hadrosauridae	Fémur	Derecho	419	47	43	Paleosuelo
271		?	Indet					
272		?	Indet					
273		?	Indet					Paleosuelo
274	4916	Hadrosauridae	Escápula	Derecha	155	48	17	Paleosuelo
275		?	Vértebra					Paleosuelo
276		?	Indet					Transición
277		Hadrosauridae	Vértebra					Paleosuelo
278		Hadrosauridae	Vértebra caudal		25	25	22	
279		Hadrosauridae	?Nasal		100	68	20	
280		Hadrosauridae	Vértebra dorsal					Paleosuelo
281		Hadrosauridae	Vértebra					Paleosuelo
282		?	Metápodo (Indet)					Arenisca gris
283		Hadrosauridae	Metatarso (Metápodo)					Transición
284	4887	Hadrosauridae	Fémur	Izquierdo	479	58	57	Arenisca gris
285		Hadrosauridae	Vértebra					Transición
286	4945	Hadrosauridae	Dentario	Derecho	152	39	24	Paleosuelo
287		Hadrosauridae	Vértebra					
288		?	Indet					Arenisca gris
289	4892	Hadrosauridae	Fémur	Derecho	235	52	41	Paleosuelo
290	4802	Hadrosauridae	Fémur	Izquierdo	402	42	40	Paleosuelo
291		Hadrosauridae	Vértebra					Paleosuelo
292	4956	Hadrosauridae	Tibia	Derecho'	355	54	17	Paleosuelo
293		Hadrosauridae	Vértebra caudal					Arenisca gris
294		Hadrosauridae	Vértebra					Transición
295a	5100	Hadrosauridae	Yugal	Derecho	95	68	4	Arenisca gris
295b	5101	Hadrosauridae	Diente		30	8	8	Arenisca gris
296	4905	Hadrosauridae	Vértebra cervical		66	44	29	Transición
297		Hadrosauridae	Vértebra cervical		28	38	58	Transición
298		?	Costilla		39	15	16	Arenisca gris
299		?	Indet		65	28	23	Transición
300	4950	Hadrosauridae	Vértebra cervical		62	27	9	Transición
301		Hadrosauridae	Metápodo?					Transición
302		Hadrosauridae	Vértebra caudal		42	37	44	Arenisca gris
303	4804	hadrosauridae	Fémur	Derecho	414	62	31	Paleosuelo
304	4915	Hadrosauridae	Vértebra		61	52	37	
305		?	Indet					Arenisca gris
306		?						Arenisca gris
307		Hadrosauridae	Diente					
308		Hadrosauridae	Vértebra caudal					
309	4894	Hadrosauridae	Falange		22	33	6	
310		?	Indet					
311	4931	Hadrosauridae	Hueso craneal?		115	40	6	
312		Hadrosauridae	Falange manual					
313	4922	Hadrosauridae	Vértebra cervical					Arenisca gris
314	4932	Hadrosauridae	Vértebra cervical		39	26	52	Arenisca gris
315	4805	Hadrosauridae	Vértebra		32	34	40	Arenisca gris
316	4806	Hadrosauridae	Chevron		205	26,5	13	Arenisca gris

EL YACIMIENTO MAASTRICHTIENSE DE BASTURS POBLE

317a	4807a	Hadrosauridae	Vértebra cervical		58	57	29	Transición
317b	4807b	Hadrosauridae	Yugal		82	39	9	
318	4808	Hadrosauridae	Costilla		133	67	16	Arenisca gris
319	4809	Hadrosauridae	Costilla		119	23,5	10	Arenisca gris
320	4810	Hadrosauridae	Indet		95	26,5	6	Arenisca gris
321	4811	Hadrosauridae?	Indet		76	22,5	5	Arenisca gris
322	4812	Hadrosauridae	Tendón osificado		78	10	7	Arenisca gris
323	4813	Hadrosauridae?	Costilla (cf)		41	13	5	Arenisca gris
324	4814	Hadrosauridae	Tendón osificado		58,5	17	4	Arenisca gris
325	4815	Hadrosauridae	Espina neural		54	15	10,5	
326a	4816a	Hadrosauridae	Vértebra cervical		103	93	26	Arenisca gris
326b	4816b	Hadrosauridae?	Postorbital?		60	30	17	Arenisca gris
326c	4816c	Indet	Fragm. Indet		69	35	16	
327	4817	Hadrosauridae	Costilla		159	21	8,5	Arenisca gris
328	4818	Hadrosauridae	Húmero	Izquierdo	322	53	21	Arenisca gris
329	4819	Hadrosauridae	cráneo?		60	45	8	Arenisca gris
330	4825	Hadrosauridae	Húmero	Izquierdo	423	74	36	Arenisca gris
331	4826	Hadrosauridae	Escápula	Izquierda	285	53	15	Arenisca gris
332	4827	Hadrosauridae	Vértebra caudal		41	30	35	Transición
333	4848	Hadrosauridae	Costilla		401	20	11	Arenisca gris
334	4864	?	Indet					Arenisca gris
335	4853	Hadrosauridae	Vértebra caudal		48	43	55	Arenisca gris
336	4854	Hadrosauridae	Vértebra		49	32	51	
337	4852	Hadrosauridae	Metápodo		129	19	8	Arenisca gris
338	4865	Hadrosauridae	Costilla		465	24	9	Arenisca gris
339	4849	Hadrosauridae	Vértebra caudal		37	28	32	Arenisca gris
340	4820	Hadrosauridae	Vértebra cervical		30	42	56	Arenisca gris
341	4821	Hadrosauridae	Vértebra caudal		32	35	38,5	Arenisca gris
342	4822	Hadrosauridae?	Costilla? (Indet)		67	16	7,5	Arenisca gris
343	4823	Hadrosauridae	Costilla		114	22	9	Transición
344	4824	Hadrosauridae	Vértebra		51	32	43	Arenisca gris
345	4866	Hadrosauridae?	Indet		80	13	3	Arenisca gris
346a	4850a	Hadrosauridae	Chevron		235	24	7	Arenisca gris
346b	4850b	Hadrosauridae	Vertebra (cf)		49	16	5	
347	4861	Hadrosauridae	Tibia (cf)		62	45	24	Arenisca gris
348	4863	Hadrosauridae	Vértebra caudal		41	32	38	Arenisca gris
349	4867	Hadrosauridae	Costilla		312	19	9	Arenisca gris
350	4868	Hadrosauridae	Costilla		246	19	8	Arenisca gris
351	4859	Hadrosauridae	Vértebra		30	34	21	Arenisca gris
352	4857	Hadrosauridae	Metápodo		203	54	26	Arenisca gris
353	4855	Hadrosauridae	Chevron		155	21	6	Arenisca gris
354	4858	Hadrosauridae	Vértebra cervical		83	20	13	Arenisca gris
355a	4862a	Hadrosauridae	Vértebra cervical		203	114	34	Arenisca gris
355b	4862b	Hadrosauridae	Tendón osificado		23	6	3	
356	4860	Hadrosauridae	Falange		34	34	23	
357		Crocodylia	Diente		5	4	3	
358		?	Indet					
359		?	Indet					
360		?	Indet					
361	4943	Hadrosauridae	Costilla		390	20	9	Arenisca gris
362		?	Indet					
363		?	Indet					
364		?	Indet					
365		?	Indet					
366		?	Indet					
367		?	Indet					
368	4980	Hadrosauridae	Vértebra caudal		38	38	18	Arenisca gris
369		Hadrosauridae	Chevron (Indet)					Arenisca gris
370	4946	Hadrosauridae	Dentario	Derecho	110	41	14	Arenisca gris
371		?	Indet					
372		?	Indet					Arenisca gris
373		?	Indet					Arenisca gris
374	4958	Hadrosauridae	Tibia	Izquierda	710	70	64	Transición
375		Hadrosauridae	Tendón osificado?					
376		?	Indet					Arenisca gris
377		?	Indet					Arenisca gris
378a	4952	Hadrosauridae	Vértebra		281	50	9	Arenisca gris
378b	4964	Hadrosauridae	Vértebra		213	35	7	Arenisca gris
379		Hadrosauridae	Chevron (Indet)					Transición
380		Hadrosauridae	Costilla					Arenisca gris
381		Hadrosauridae	Vértebra caudal					Arenisca gris
382		Hadrosauridae	Vértebra					Arenisca gris
383	4889	Hadrosauridae	Fíbula	Izquierda	680	48	18	Arenisca gris
384		?	Indet					Arenisca gris
385	4951	Hadrosauridae	Vértebra cervical		45	57	38	Arenisca gris
386	4930	Hadrosauridae	Vertebra (cf)		60	19	8	
387	4925	Crocodylia	Maxilar	Derecho	128	27	18	
388	6933	Hadrosauridae	Vértebra caudal		28	30	26	
389		Hadrosauridae	Falange					Arenisca gris
390	4923	Hadrosauridae	Diente		17	6	2	Arenisca gris
391		Hadrosauridae	Falange					Arenisca gris

392		Hadrosauridae	Indet						
393		?	PreMaxilar	Derecho	100	80	35		Transición
394	6935	Hadrosauridae	Vértebra caudal		28	16	16		Transición
395		Hadrosauridae	Falange						Arenisca gris
396		Hadrosauridae	Metápodo						Paleosuelo
397	5279	Hadrosauridae	Vértebra cervical		47	26	23		Arenisca gris
398		Hadrosauridae	Indet						Arenisca gris
399		Hadrosauridae	Chevron						Arenisca gris
400		?	Indet						Arenisca gris
401		?	Indet						Arenisca gris
402	6937	Hadrosauridae	Vértebra caudal		20	13	12		Arenisca gris
403	4927	Hadrosauridae	Ulna (cf)		250	27	26		Arenisca gris
404		Hadrosauridae	vertebra, metat. + vertebra (Indet)						Arenisca gris
405		Hadrosauridae?	Indet						Arenisca gris
406	5927	Hadrosauridae	Diente		18	6	4		Arenisca gris
407	4933	Hadrosauridae	Vértebra		143	47	9		Arenisca gris
408	4929	Hadrosauridae	Fibula		153	25	16		Arenisca gris
409		Hadrosauridae	Falange						
410	5008	Hadrosauridae	Dentario	Derecho	205	46	29		Arenisca gris
411	4924	Hadrosauridae	Falange		9	10	18		Arenisca gris
412		?	Indet						Arenisca gris
413	6938	Hadrosauridae	Vértebra caudal		28	18	17		Arenisca gris
414		Hadrosauridae	2 vértebres						Arenisca gris
415	6929	Hadrosauridae	Diente		13	6	4		
416	4941	Hadrosauridae	Fémur	Izquierdo	340	105	89		Paleosuelo
417		Hadrosauridae	Vértebra?						
418		Hadrosauridae	Vértebra caudal						Arenisca gris
419	6934	Hadrosauridae	Vértebra caudal		22	18	12		Arenisca gris
420		Hadrosauridae	Episipi proximal femur						Transición
421		Hadrosauridae	Metápodo						
422		?	Indet						
423		Hadrosauridae	Vértebra caudal						Arenisca gris
424	6936	Hadrosauridae	Vértebra caudal		23	19	17		Arenisca gris
425		Crocodylia	Diente						
426		?	Indet						Arenisca gris
427		Hadrosauridae	Escápula						
428		Hadrosauridae	Costilla						Arenisca gris
429		Hadrosauridae	Fibula						Arenisca gris
430		?	Indet						Paleosuelo
431	5110	Hadrosauridae	Húmero	Izquierdo	166	44	18		Paleosuelo
432		Indet	Costilla		53	20	8		
433		?	Indet						
434		?	Indet						
435		Hadrosauridae	Vertebra						
436		Hadrosauridae	Vértebra caudal		37	25	25		
437		Hadrosauridae	Costilla						Arenisca gris
438		?	Indet						Transición
439		Hadrosauridae	Metápodo						Transición
440		Hadrosauridae	Tibia						Paleosuelo
441		Hadrosauridae	Vértebra?						
442		?	Indet						
443		Hadrosauridae	Vértebra caudal						
444		Hadrosauridae	Costilla						Transición
445		?	Indet						Paleosuelo
446		Hadrosauridae	Vértebra caudal		31	32,5	44		
447		Crocodylia?	cráneo						Arenisca gris
448		Hadrosauridae	Costilla						
449		Hadrosauridae	Metápodo						
450	4843	Hadrosauridae	Vértebra		210	28	8		Arenisca gris
451	4928	Hadrosauridae	Vértebra caudal		260	30	10		
452	4870	Hadrosauridae	Vértebra caudal		68	15	12		
453	4833	Hadrosauridae	Dentario	Derecho	101	31	15		Transición
454	4876	Hadrosauridae	Tendón osificado		90	11	4		Arenisca gris
455	4835	Hadrosauridae	Falange		24	39	27		Arenisca gris
456	4828	Hadrosauridae	Vértebra cervical		40	15	9		Transición
457	4856	Crocodylia	Diente		8	6	4		
458	4874	Hadrosauridae	Vértebra caudal		31	28	23		
459	4875	Hadrosauridae	Vértebra caudal		44	45	37		
460a	4880a	Hadrosauridae	Chevron		169	23	7		Arenisca gris
460b	4880b	Hadrosauridae	Costilla		72	57	26		
460c	4880c	Hadrosauridae	Tendón osificado		120	4	3		Arenisca gris basal
460d	4880d	Hadrosauridae	Tendón osificado		70	15	10		Arenisca gris basal
460e	4880e	Hadrosauridae	Costilla (cf)		99	6	17		
461	4830	Hadrosauridae	Vértebra		39	22	38		
462	4879	Hadrosauridae	Costilla (cf)		51	11	4		Arenisca gris
463	4878	Indet	Indet		91	62	24		
464	4845	Hadrosauridae	Húmer	Derecho	374	80	29		
465	5007	Hadrosauridae	Dentario	Derecho	309	74	33		Paleosuelo
466	4834	Indet	Indet		86	38	23		Arenisca gris
467	4935	Hadrosauridae	Vértebra		15	44	39		
468	5107	Hadrosauridae	Fémur	Derecho	725	98	48		Paleosuelo

EL YACIMIENTO MAASTRICHTIENSE DE BASTURS POBLE

469	4871	Hadrosauridae	Fíbula?		225	22	9	Paleosuelo
470	4872	Hadrosauridae	Metápodo (cf)		119	27	17	Arenisca gris
471	4832	Hadrosauridae	Vértebra caudal		59	42	43	Arenisca gris
472a	4851a	Hadrosauridae	Exoccipital	Derecho	47	42	8	
472b	4851b	Hadrosauridae	Vértebra		32	44	36	
473	4873	Hadrosauridae	Coracoides		86	78	12	
474	4877	Indet	Indet		42	37	29	
475	4831	Hadrosauridae	Vértebra		17	45	60	Transición
476	4829	Crocodylia?	Costilla (cf)		76	9	4	
477	5287	Hadrosauridae	Pterigoide (cf)					
478	4840	Hadrosauridae	Vértebra sacra		190	90	12	Arenisca gris
479a	4869a	Hadrosauridae	Fragm. de frontal		43	46	8	Arenisca gris
479b	4869b	Hadrosauridae?	Tendón osificado		48	14	5	
480	4846	Hadrosauridae	Húmero	Derecho	296	56	21	Paleosuelo
481	4841	Hadrosauridae	Indet		277	42	22	Paleosuelo
482	4844	Hadrosauridae	Radio?		194	23	18	
483a	5103	Hadrosauridae	Metápodo	Derecho'	184	37	53	Arenisca gris
483b		Hadrosauridae						
484	4947	Hadrosauridae	Vértebra cervical		40	85	57	Arenisca gris
485	4917	Hadrosauridae	Vértebra dorsal		215	49	9	Arenisca gris
486	4884	Hadrosauridae	Vértebra cervical		133	48	10	Arenisca gris
487		?	Indet					Arenisca gris
488	4939	Hadrosauridae	Vértebra		330	40	10	Arenisca gris
489	4940	Hadrosauridae	Vértebra					Arenisca gris
490	4936	Hadrosauridae	Vértebra dorsal		145	25	9	Arenisca gris
491	4937	Indet	Indet					Arenisca gris
492	4902	Hadrosauridae	Fíbula?		350	33	23	Arenisca gris
493	5115	Hadrosauridae	Vértebra (cf)		109	25	8	Arenisca gris
494	4938	Hadrosauridae	Vértebra		227	29	8	Arenisca gris
495		Hadrosauridae	Vértebra					Arenisca gris
496		?	Indet					Arenisca gris
497		?	Indet					
498	5097	Hadrosauridae	Dentario	Izquierdo	123	69	31	Arenisca gris
499		?	Indet					Arenisca gris
500a	5116a	Hadrosauridae	Vértebra caudal		24	14	6	
500b	5116b	Hadrosauridae	Falange		26	11	4	
501		?	Indet					
502		Hadrosauridae	Vértebra caudal					
503		Hadrosauridae	Vértebra caudal		53	39	43	
505		Hadrosauridae	Fragm. húmero					
506		Hadrosauridae	Fragm. indet.					
507		?	Tibia		114	42	30	
508	5011	Hadrosauridae	Fémur	Izquierdo	745	94	56	
509a	4881	Hadrosauridae	Isquion	Izquierdo	375	195	60	Paleosuelo
509b	4974	Hadrosauridae	Vértebra		50	44	27	
510		Hadrosauridae	Vértebra					
511		Hadrosauridae	Indet					
512	4962	Hadrosauridae	Metápodo		140	27	28	
513		Hadrosauridae	Falange					
514	4984	Hadrosauridae	Metápodo		198	49	26	
515		?	Astilla					
516a	4998a	Hadrosauridae	Fémur	Izquierdo	145	57	35	
516b	6939	Hadrosauridae	Falange		15	16	7	
517		Hadrosauridae	Vértebra					
518	4961	Hadrosauridae	Vértebra caudal		21	31	24	
519		Hadrosauridae	Vértebra					
520	4967	Hadrosauridae	Vértebra		44	15	9	
521		?	Fragm. indet.					
522		Hadrosauridae	Fragm. Costilla					
523		Hadrosauridae	Fragm. Costilla					
524		Hadrosauridae	Fragm. Costilla					
525		?	Fragm. indet.					
526		?	Fragm. indet.					
527		?	Fragm. indet.					
528		?	Fragm. indet.					
529		?	Fragm. indet.					
530		Hadrosauridae	Vértebra					
531		?	Fragm. indet.					
532		?	Fragm. indet.					
533	4959	Hadrosauridae	Metápodo		104	26	16	
534	4953	Hadrosauridae	Ulna		116	21	16	
535		?	Fragm. indet.					
536		?	Fragm. indet.					
537a	4883a	Hadrosauridae	Vértebra caudal		33	33	27	
537b	4883b	Hadrosauridae	Vértebra caudal		30	30	20	
538	4895	Hadrosauridae	Metápodo		83	17	14	
539	4972	?	Fragm. Indet		62	65	20	
540	4978	Crocodylia	Vértebra		16	16	31	
541	5288	Hadrosauridae	Diente		7	8	3	
542	4969	Hadrosauridae	Tendón osificado		19	5	3	
543		?	Fragm. indet.					

544a	5102	Hadrosauridae	Diente		7	7	4	
544b	5122	Hadrosauridae	Vértebra		43	31	29	
545		Hadrosauridae	Falange					
546	4971	Hadrosauridae	Vértebra		34	23	14	
547	4966	Hadrosauridae	Vértebra		24	49	37	
548	4975	Hadrosauridae	Vértebra		15	34	30	
549		?	Indet.					
550		?						
551		Hadrosauridae	Vértebra caudal					
552		?	Indet.					
553		?	Indet.					
554	4968	Hadrosauridae	Costilla		83	25	11	
555	4997	Hadrosauridae	Vértebra caudal		35	30	31	
556	4996	Hadrosauridae	Chevron		72	12	8	
557	5108b	Hadrosauridae	Dentario	Derecho	180	90	20	
558		Hadrosauridae	Vértebra					
559		?	Indet.					
560		?	Indet.					
561		?	Fragm. indet.					
562	5109	Hadrosauridae	Tibia	Derecha	370	206	60	
563		?	Indet.					
564		Hadrosauridae	Vértebra					
565		Hadrosauridae	Vértebra					
566	4994	Hadrosauridae	Vértebra		61	14	9	
567a	4995a	Hadrosauridae	Vértebra		21	52	40	
567b	4995b	Hadrosauridae	Tendón osificado		39	14	5	
568		Hadrosauridae	Chevron					
569		Hadrosauridae	Vértebra					
570	4973	Indet.	Fragm. Indet		27	23	20	Arenisca gris
571	4955	Hadrosauridae	Fíbula		107	29	15	Paleosuelo
572		?	Fragm. indet.					
573	4982	Crocodylia	Dentario		105	11	17	
574		Hadrosauridae	Vértebra					
575		Crocodylia	Diente					
576	4979	Hadrosauridae	Vértebra caudal		19	18	23	
577		Hadrosauridae	Vértebra					
578	5000	Hadrosauridae	Vértebra dorsal		79	27	8	
579	4999	Hadrosauridae	Vértebra dorsal		114	32	11	
580		?	Fragm. indet.					
581		?	Fragm. indet.					
582		?	Fragm. indet.					
583		Hadrosauridae	Metápodo		98	28	25	
584		?	Fragm. indet.					
585		?	Fragm. indet.					
586	4963	Hadrosauridae	Dentario	Izquierdo	146	35	17	
587		?	Fragm. indet.					
588		?	Fragm. indet.					
589		?	Fragm. indet.					
590		Hadrosauridae	Vértebra					
591		Hadrosauridae	Chevron					
592		Hadrosauridae?	Fragm. indet.					
593		?	Fragm. indet.					
594		?	Fragm. indet.					
595		Hadrosauridae?	Costilla?					
596		?	Fragm. indet.					
597	5001	Indet.	Fragm. indet.		68	36	26	Paleosuelo
598		?	Diente					
599		?	Diente					
600		Hadrosauridae	Chevron?					
601		Crocodylia	Diente					
602	4983	Hadrosauridae	Fémur	Derecho	203	59	32	
603		Hadrosauridae	Vértebra					
604		?	Fragm. indet.					
605		?	Falange?					
606	5005	Hadrosauridae?	Indet		66	14	8	
607		?						
608		?	Fragm. indet					
609		?	Fragm. indet					
610	4897	Hadrosauridae	Vértebra		27	45	42	
611		Hadrosauridae	Diente					
612		Hadrosauridae	Vértebra caudal		43	28	25	
613		Hadrosauridae	Vértebra					
614		Hadrosauridae	Vértebra					
615	4991	Hadrosauridae	Costilla		252	42	23	
616		Hadrosauridae	Fragm. indet					
617	4993	Hadrosauridae	Indet		94	19	17	Paleosuelo
618a	4977a	Hadrosauridae	Tendón osificado		21	5	3	
618b	4977b	Hadrosauridae	Metápodo		212	38	30	
619	4985	Hadrosauridae	Fíbula	Izquierda	243	30	13	Paleosuelo
620	4986	Hadrosauridae	Tibia	Derecha	328	40	31	Paleosuelo
621		?	Fragm. indet.					

EL YACIMIENTO MAASTRICHTIENSE DE BASTURS POBLE

622		Hadrosauridae	Fragm. Vértebra					
623	5004	Hadrosauridae	Chevron (cf)		59	21	11	Paleosuelo
624	5003	Hadrosauridae	Vértebra cervical		59	28	12	
625	4976	Hadrosauridae	Vértebra		64	57	52	
626	5002	Hadrosauridae	Chevron		98	27	8	Arenisca gris basal
627	4965	Crocodylia?	Costilla		86	11	9	Paleosuelo
628		?	Fragm. indet.					
629a	4987	Hadrosauridae	Fémur	Izquierdo	281	60	41	
629b	4988	Hadrosauridae	fragm. de paret Maxilar o Dentario					
629c	4989	Hadrosauridae	Fragm. indet.		110	34	29	Paleosuelo
629d	4990	Hadrosauridae	Vértebra					Arenisca gris
630	4992	Indet	Fragm. indet.		163	34	28	Arenisca gris basal
631	4970	Hadrosauridae	Vértebra (cf)		37	12	11	
632a	5096a	Hadrosauridae	Dentario	Izquierdo	135	42	19	Arenisca gris
632b	5096b	Hadrosauridae	Vértebra		28	19	20	
632c	5096c	Hadrosauridae	Tendón osificado		31	10	2	
632d	5096d	Hadrosauridae	vertebra (cf)		34	29	5	
632e	5096e	Hadrosauridae	Vertebra (cf)		43	24	8	
633	5012	Hadrosauridae	Dentario	Izquierdo	138	52	30	Arenisca gris
634		Hadrosauridae	Indet					Arenisca gris
635	5362	Hadrosauridae	Fémur	Izquierdo	256	60	50	Arenisca gris
636		Hadrosauridae	Frag. Vértebra					Arenisca gris
637		?	Vértebra caudal					Arenisca gris
638		?	Frag. Costilla					Arenisca gris
639		Hadrosauridae	Fíbula					Arenisca gris
640		?	Frag. Os Ilarg indet.					Arenisca gris
641		?	Indet					Arenisca gris
642	5381	Hadrosauridae	Apófisis vertebral		87	20	15	Arenisca gris
643		Hadrosauridae	Vértebra					Arenisca gris
644	5280	Hadrosauridae	Metápodo		129	32	29	Arenisca gris
645	5014	Hadrosauridae	Diente		25	12	8	Arenisca gris
646	5379	Hadrosauridae	Metápodo		86	22	16	Arenisca gris
647	5372	Hadrosauridae	Indet		115	32	18	Arenisca gris
648		Hadrosauridae	Tendón osificado					Arenisca gris basal
649		Hadrosauridae	Tendón osificado					Arenisca gris
650a	5013a	Hadrosauridae	Metápodo		120	22	26	Arenisca gris
650b	5013b	Hadrosauridae	Tendón osificado		41	11	5	Arenisca gris
650c	5013c	Indet	Fragm. Indet		60	39	5	Arenisca gris
651		Hadrosauridae	Costilla					Arenisca gris
652		Hadrosauridae	Tendón osificado					Arenisca gris
653		?	Fragm. os Indet					Arenisca gris
654		Hadrosauridae?	Costilla					Arenisca gris
655	5022	Hadrosauridae	Diente maxilar		10	15	4	Arenisca gris
656		Hadrosauridae	Tibia					Arenisca gris basal
657		Hadrosauridae	Fíbula					Arenisca gris basal
658	5021	Hadrosauridae	Húmero	Izquierdo	362	38	27	Arenisca gris
659	5016	Hadrosauridae	Metápodo		98	33	16	Paleosuelo
660	5017	Hadrosauridae	Costilla		224	24	16	Paleosuelo
661	5018	Indet	Indet		35	26	9	Paleosuelo
662		Hadrosauridae	Tibia					Arenisca gris
663	5363	Hadrosauridae?	Indet		115	22	15	Paleosuelo
664		?	Indet					Paleosuelo
665		?	Frag. Indet					Arenisca gris basal
666		Hadrosauridae?	Costilla cervical					Arenisca gris
667	5354	Hadrosauridae	Diáfisis tibia	Derecha	303	53	35	Arenisca gris basal
668		Hadrosauridae	Tendón osificado					Arenisca gris basal
669		?	Indet					Arenisca gris
670	5020	Hadrosauridae	Chevron		65	16	11	Arenisca gris basal
671	6931	Hadrosauridae	Costilla dorsal		120	42	14	Arenisca gris
672	5364	Crocodylia	Diente		6	4	2	Arenisca gris
673		Hadrosauridae?	Frag. Falange?					Arenisca gris
674		Hadrosauridae	Espina neural					Arenisca gris basal
675	5365	Hadrosauridae	Fíbula	Izquierda	218	49	12	Paleosuelo
676		Hadrosauridae	Tendón osificado					Arenisca gris
677		Gastropoda	Lychnus					Arenisca gris
678		?	Indet					Arenisca gris basal
679		Theropoda?	Cáscara huevo?					Arenisca gris
680		Hadrosauridae	Tendón osificado					Arenisca gris
681		Hadrosauridae	Tendón osificado					Arenisca gris basal
682		?	Indet					Arenisca gris
683		?	Indet					Arenisca gris basal
684		?	Indet					Arenisca gris basal
685		?	Indet					Arenisca gris basal
686	5120	Hadrosauridae?	Costilla (cf)		84	20	10	Arenisca gris
687	5117	Hadrosauridae	Vértebra		81	60	42	Arenisca gris
688	5121	Hadrosauridae	Indet		140	20	10	Arenisca gris
689	5119	Hadrosauridae?	Fragm. de Vértebra?					Arenisca gris
690	5118	Hadrosauridae	Vértebra cervical		60	38	12	Arenisca gris
691		?	Indet					Arenisca gris
692		?	Indet					Arenisca gris
693		Hadrosauridae?	Costilla?					Arenisca gris

694	5366	Hadrosauridae	Fémur	Izquierdo	284	62	41	Arenisca gris basal
695		Hadrosauridae?	Hueso largo					Arenisca gris basal
696	5006	Hadrosauridae	Costilla?		121	29	12	Paleosuelo
697		Hadrosauridae	Indet					Paleosuelo
698		Hadrosauridae	Vértebra?					Paleosuelo
699	6927	Hadrosauridae	Tibia	Derecha	352	95	52	Paleosuelo
700	5281	Hadrosauridae	Metápodo		130	42	12	Paleosuelo
701		?	Indet					Paleosuelo
702		Hadrosauridae	Fémur					Paleosuelo
703	5367	Hadrosauridae	Tibia	Izquierda	287	42	28	Paleosuelo
704		Indet	Indet					Paleosuelo
705		Indet	Indet					Paleosuelo
706		Indet	Indet					Paleosuelo
707		Hadrosauridae	Frag. Costilla					Paleosuelo
708	5370	Hadrosauridae	Fémur	Izquierdo	400	54	39	Paleosuelo
709a	5009	Hadrosauridae	Húmero	Izquierdo	253	36	20	Paleosuelo
709b	7010	Indet	Indet		81	43	21	Paleosuelo
710	5374	Crocodylia	Falange		18,5	7,5	7,5	Paleosuelo
711	5015	Indet	Indet		54	23	18	Arenisca gris basal
712		Hadrosauridae	Costilla dorsal					Arenisca gris basal
713		Indet	Indet					Arenisca gris basal
714		?	Arco neural					Arenisca gris
715		?	Indet					Arenisca gris
716	5019	Hadrosauridae	Maxilar		81	34	9	Arenisca gris basal
717		Hadrosauridae	Fíbula?					Paleosuelo
718		Hadrosauridae	Costilla					Arenisca gris
719		Hadrosauridae	Costilla dorsal?					Arenisca gris
720		Hadrosauridae	Tendón osificado					Arenisca gris
721		Hadrosauridae	Tendón osificado					Arenisca gris
722	5378	Hadrosauridae	Costilla dorsal		280	20	13	Arenisca gris
723		Hadrosauridae	Costilla?					Paleosuelo
724		Hadrosauridae	Costilla?					Paleosuelo
725		Hadrosauridae?	Indet					Paleosuelo
726		Hadrosauridae	Fémur?					Arenisca gris basal
727	5368	Hadrosauridae	Fémur		92	83	75	En superficie
728		?	Indet					En superficie
729		Indet	Astilla					Arenisca gris basal
730		Indet	Astilla					Arenisca gris basal
731		Indet	Astilla					Paleosuelo
732		Indet	Astilla					Arenisca gris
733		Chelonia?	Placa?					Arenisca gris
734	5377	Indet	Cáscara huevo?		6	4	0,5	Arenisca gris
735		Indet	Frag. Costilla					Arenisca gris
736		Hadrosauridae	Vértebra caudal		48	39	25	Arenisca gris basal
737		Indet	Apófisis vertebral					Arenisca gris
738		Indet	Astilla					Arenisca gris
739		Hadrosauridae	Tendón osificado					Arenisca gris basal
740		Hadrosauridae	Vértebra caudal					Arenisca gris
741		Theropoda	Frag. Diente					Arenisca gris
742		Hadrosauridae?	Frag. diáfisis					Arenisca gris basal
743		Hadrosauridae?	Falange?					Arenisca gris
744		Indet	Indet					Arenisca gris
745		Indet	Indet					Arenisca gris
746		Indet	Indet					Arenisca gris basal
747		Indet	Tendón osificado					Arenisca gris basal
748		Indet	Tendón osificado					Arenisca gris basal
749		Indet	Indet					Arenisca gris basal
750		Hadrosauridae	Frag. chevron					Arenisca gris basal
751		Hadrosauridae	Metápodo					Arenisca gris basal
752		Hadrosauridae	Arco neural?					Arenisca gris basal
753		Crocodylia	Diente					Arenisca gris
754		Indet	Indet					Arenisca gris
755		Hadrosauridae	Frag. Tendón osificado					Arenisca gris basal
756		Hadrosauridae?	Frag. Costilla					Arenisca gris
757		Hadrosauridae?	Costilla					Arenisca gris
758			Frag. Vértebra Hadrosauridae?					Arenisca gris basal
759		Theropoda	Frag. Diente					Arenisca gris
760		Crocodylia?	Frag. Diente					Arenisca gris
761		Indet	Frag. Os Ilarg					Arenisca gris basal
762		Indet	Indet					Arenisca gris basal
763		Hadrosauridae	Indet					Arenisca gris
764		Indet	Frag. Vértebra?					Arenisca gris
765		Hadrosauridae?	Frag. Costilla					Arenisca gris
766		Hadrosauridae?	Frag. Costilla					Arenisca gris
767		Hadrosauridae?	Frag. Costilla					Arenisca gris
768		Hadrosauridae	Tendón osificado					Arenisca gris
769		Indet	Indet					Arenisca gris basal
770		Indet	Indet					Arenisca gris basal
771		Indet	Indet					Arenisca gris basal
772		Hadrosauridae	Astillas					Paleosuelo
773		Indet	Indet					Arenisca gris basal

EL YACIMIENTO MAASTRICHTIENSE DE BASTURS POBLE

774		Indet	Astilla					Arenisca gris basal
775		Indet	Astilla					Arenisca gris basal
776		Hadrosauridae?	Indet					Paleosuelo
777		Indet	Indet					Arenisca gris basal
778		Indet	Indet					Arenisca gris basal
779		Hadrosauridae	Diente					Arenisca gris basal
780		Hadrosauridae	Vértebra caudal					Arenisca gris basal
781		Indet	Indet					Arenisca gris basal
782		Indet	Frag. proximal Costilla					Arenisca gris
783		Hadrosauridae	Frag. Tendón osificado					Arenisca gris
784		Indet	Frag. metápodo?					Arenisca gris basal
785		Hadrosauridae?	Vértebra					Arenisca gris
786		Hadrosauridae	Falange?					Arenisca gris
787		Hadrosauridae?	Falange?					Arenisca gris basal
788			Indet					Arenisca gris
789		Indet	Astilla					Arenisca gris basal
790		Indet	Indet					Arenisca gris basal
791		Hadrosauridae?	Vértebra caudal					Arenisca gris basal
792		Theropoda	Frag. diente					Arenisca gris
793		Hadrosauridae	Tendón osificado					Arenisca gris
794		Indet	Astilla					Arenisca gris basal
795		Hadrosauridae	Tendón osificado					Arenisca gris
796		Hadrosauridae	Diente					Arenisca gris
797		Hadrosauridae	Astillas					Paleosuelo
798		Hadrosauridae?	Frag. Costilla					Arenisca gris basal
799		Indet	Indet					Paleosuelo
800		Indet	Frag. Costilla?					Arenisca gris
801		Indet	Frag. Diente?					Arenisca gris basal
802		Hadrosauridae	Fémur					Paleosuelo
803	6703	Hadrosauridae	Tibia	Derecha	380	105	55	Paleosuelo
804		Hadrosauridae	Indet					Paleosuelo
805		Hadrosauridae	Indet					Paleosuelo
806		Hadrosauridae	Fémur?					Paleosuelo
807		Hadrosauridae	Fémur					Paleosuelo
808		Hadrosauridae	Indet					Paleosuelo
809	5369	Hadrosauridae	Fémur	Derecho	420	44	34	Paleosuelo
810		Indet	Indet					Paleosuelo
811		Indet	Indet					Paleosuelo
812		Hadrosauridae?	Frag. Costilla					Arenisca gris
813		Hadrosauridae?	Frag. Costilla					Arenisca gris
814		Hadrosauridae	Metacarpo					Arenisca gris
815		Indet	Indet					Arenisca gris basal
816	5380	Hadrosauridae	Metatarso		67	26	24	Paleosuelo
817		Hadrosauridae?	Frag. Costilla					Arenisca gris basal
818		Hadrosauridae	Diáfisis tibia					Paleosuelo
819		Hadrosauridae?	Frag. Os indet.					Paleosuelo
820		Pisces?	Diente					Arenisca gris
821		Hadrosauridae?	Vértebra?					Arenisca gris
822		Indet.	Astilla					Arenisca gris
823		Hadrosauridae	Frag. costilla					Paleosuelo
824	5371	<i>Pareisactus evrostos</i>	Escápula	Izquierdo	30	75,5	29	Arenisca gris basal
825		Crocodylia	Diente					Arenisca gris
826		Crocodylia	Diente					Arenisca gris
827		Hadrosauridae?	Fémur					Arenisca gris basal
828		Hadrosauridae?	Indet.					Arenisca gris
829		Hadrosauridae	Fragm. metápodo?					Arenisca gris
830		Hadrosauridae	Fragm. maxilar					Arenisca gris
831	5351	Hadrosauridae	Fragm. maxilar	Izquierdo	43	46	21	Arenisca gris
832		Hadrosauridae	Diente					Arenisca gris
833		Hadrosauridae	Diente					Arenisca gris
834		Crocodylia	Diente					Arenisca gris
835		Hadrosauridae?	Vértebra caudal					En superficie
836		Hadrosauridae?	Vértebra					Arenisca gris
837		Hadrosauridae?	Fragm. arco neural					Arenisca gris
838a		?	Fragm. d'os indet.					Arenisca gris
838b								
839		Hadrosauridae	Apófisis transversa					Arenisca gris
840a		?	Indet.					Paleosuelo
840b								
841		?	Indet.					Paleosuelo
842a		?	Indet.					Paleosuelo
842b								
843a		?						Paleosuelo
843b								
844a		?	Costilla					Paleosuelo
844b								
845		?	Diáfisis					Arenisca gris basal
846		?	Indet.					Arenisca gris basal
847		?	Apófisis vertebral					Arenisca gris basal
848		?	Apófisis vértebra					Arenisca gris basal
849		?	Indet.					Arenisca gris basal

850		?	Fragm. de diáfisis					Arenisca gris basal
851		Hadrosauridae	Diente					Arenisca gris basal
852a	5375	Hadrosauridae	Tibia	Izquierda	109	54	23	Arenisca gris basal
852b		Hadrosauridae						
853		Hadrosauridae	Fragm. de Tibia + Maxilar					Arenisca gris basal
854		?	Vértebra					Arenisca gris
855		?	Fragm. Costilla					Arenisca gris
856		?	Indet.					Arenisca gris
857		?	Fragm. de Tibia + Maxilar					Arenisca gris basal
858		?	Indet.					Arenisca gris
859		?	Tibia					Arenisca gris
860		?	Indet.					?
861		?	Vértebra?					?
862	5376b	Hadrosauridae	Costilla + Fragm. indet.		132	60	16	?
863		?	Fragm. isquion?					?
864		?	Fragm. Costilla					Arenisca gris
865		?	Cos vertebral					Arenisca gris
866		?	Fragm. Costilla					Arenisca gris
867		?	Apófisis vertebral					Arenisca gris
868		?	Fragm. costilla					Arenisca gris
869		?	Indet.					Arenisca gris basal
870		Hadrosauridae?	Fragm. diente					Arenisca gris basal
871		Pisces?	Diente					Arenisca gris basal
872		?	Indet.					Arenisca gris
873		?	Fragm. diente?					Arenisca grisna
874		?	Fragm. diáfisis					Paleosuelo
875		?	Indet.					Arenisca gris basal
876		?	Indet.					Arenisca gris basal
877		?	Vértebra					Arenisca gris basal
878		?	Vértebra					Arenisca gris basal
879		?	Vértebra caudal					Arenisca gris
880		Crocodylia	Vértebra					Arenisca gris
881		Hadrosauridae?	Tibia					
882		Hadrosauridae?	Húmero					
883		Hadrosauridae?	Costilla					Arenisca gris
884		Hadrosauridae?	Vértebra?					Arenisca gris
885	5353	Hadrosauridae	Fémur	Izquierdo	375	57	40	Paleosuelo
886		Hadrosauridae?	Epifisis fémur					Paleosuelo
887		Hadrosauridae?	Indet.					Paleosuelo
888		Hadrosauridae?	Falange					Paleosuelo
889		Hadrosauridae?	Indet.					
890		?	Indet.					
891		Hadrosauridae?	Proceso coronoide					Arenisca gris basal
892		Hadrosauridae?	Fragm. húmero					Paleosuelo
893		Hadrosauridae?	Fragm. costilla					Paleosuelo
894		Hadrosauridae?	Fragm. costilla					Paleosuelo
895		Hadrosauridae?	Indet.					Paleosuelo
896		Hadrosauridae?	Fragm proximal fibula					Paleosuelo
897		Hadrosauridae?	Fragm. costilla					Paleosuelo
898		Theropoda	Diente					Arenisca gris
899		Hadrosauridae?	Vértebra					Paleosuelo
900		Hadrosauridae?	Arco neural					Paleosuelo
901		Hadrosauridae?	Tendón osificado					Paleosuelo
905		Hadrosauridae?	Fémur					Paleosuelo
906		Hadrosauridae?	Epifisis					Paleosuelo
907		Hadrosauridae?	Epifisis					Paleosuelo
908		Hadrosauridae?	Diente					Arenisca gris basal
909		Hadrosauridae?	Apófisis vertebral					
910		Hadrosauridae	Diente					Arenisca gris basal
911		Hadrosauridae	Fragm. Dentario					
912		?	Indet.					Paleosuelo
913		Hadrosauridae	Vertebra dorsal					Paleosuelo
914		?	Indet.					Arenisca gris basal
915		?	Fragm. Costilla					Arenisca gris basal
916		?	Fragm. Costilla					Arenisca gris basal
917		Hadrosauridae?	Falange					Paleosuelo
918		Hadrosauridae?	Fragm. diáfisis indet.					Paleosuelo
919		Hadrosauridae?	Diáfisis indet.					Paleosuelo
920		Hadrosauridae?	Diáfisis indet.					Paleosuelo
921		Hadrosauridae?	Diáfisis indet.					Paleosuelo
922		Hadrosauridae?	Fragm. vértebra					Paleosuelo
923		Hadrosauridae?	Fragm. Costilla					Arenisca gris basal
924		Hadrosauridae?	Falange					Arenisca gris basal
925		Hadrosauridae?	Fragm. Metápodo					Arenisca gris basal
926		Hadrosauridae?	Diáfisis indet.					Paleosuelo
927		Hadrosauridae?	Frag. diáfisis indet.					Paleosuelo
928			Arco Neural					Arenisca gris basal
929		Hadrosauridae?	Tibia					Paleosuelo
930		Hadrosauridae?	Diente					Arenisca gris basal
931			Vértebra caudal					Paleosuelo
932		Hadrosauridae?	Fragm. costilla					

EL YACIMIENTO MAASTRICHTIENSE DE BASTURS POBLE

933		Hadrosauridae?	Fragm. fibula					Arenisca gris basal
934		Hadrosauridae?	Proximal Costilla					Arenisca gris basal
935			Proceso coronoide					Paleosuelo
936			Indet.					Paleosuelo
937		Hadrosauridae?	Vértebra					
938		Hadrosauridae	Diente					Arenisca gris basal
939	7011	Gastropoda	<i>Lychnus</i>		63,5	56,3	19,5	Arenisca gris
940								
941								
942								
943								
944								
945								
946								
947		Hadrosauridae	Tibia					
948								
949								
950		Hadrosauridae	Tibia					
951		Hadrosauridae	Metápodo					
952								
953								
954		Hadrosauridae	Tibia					
955								
956								
957								
958								
959								
960		Hadrosauridae	Fémur					
961								
962								
963								
964								
965								
966								
S/N	5112	Hadrosauridae	Vértebra		75	43	39	
S/N	6932	Hadrosauridae	Costilla dorsal anterior?		86	31	22	
S/N	5376a	Hadrosauridae	Húmero	Izquierdo	290	82	35	
S/N	4740	Hadrosauridae	Fibula?		380	45	25	
N (M.Boad	5355	Hadrosauridae	Vértebra dorsal anterior		86	72	72	
S/N	6930	Crocodylia	Diente		11	10	10	En superficie
S/N	7014	Hadrosauridae	Vértebra cervical		55	28	19	En superficie
	IPS-58978	<i>Prismatoolithus trempii</i>						
	5160	<i>Hadrosauropodus</i>	lcnita					