

El yacimiento de macrovertebrados fósiles del Cretácico Superior de “Lo Hueco” (Fuentes, Cuenca)

**Francisco Ortega¹, José Luis Sanz², Fernando Barroso-Barcenilla³,
Oscar Cambra-Moo², Fernando Escaso^{2,4}, Mauro García-Oliva²
& Fátima Marcos Fernández**

1. Grupo de Biología. Departamento de Física Matemática y Fluidos. Facultad de Ciencias. UNED. c/ Senda del Rey, 9. 28040 Madrid, España. fortega@ccia.uned.es

2. Unidad de Paleontología. Departamento de Biología. Universidad Autónoma de Madrid. c/ Darwin, 2. 28049 Cantoblanco. Madrid, España.

3. Departamento y UEI de Paleontología. Facultad de Ciencias Geológicas e Instituto de Geología Económica. CSIC-Universidad Complutense de Madrid. 28040 Madrid, España.

4. Museo de las Ciencias de Castilla-La Mancha. Plaza de la Merced 1 16001. Cuenca

Abstract

The Late Cretaceous terrestrial ecosystems in southern Europe, and especially in the Iberian Peninsula, are relatively poorly known. At the end of the Cretaceous, the Iberian Peninsula is the westernmost end of the South European archipelago. At present the Iberian record of the reptilian fossils (turtles, crocodiles, pterosaurs and dinosaurs) come from a small group of fossil sites. The recently found fossil site in the locality of “Lo Hueco” (Fuentes, Cuenca, Spain) has provided an abundant collection of well-preserved fossils representing most of the macrovertebrate groups described in the Campanian-Maastrichtian of Western Europe. The presence of new forms and the raise of the information of scarcely known taxa, allow us consider that this locality will to shed light on some of the phylogenetical and biogeographical aspects that are still poorly solved for the European record.

Keywords: *Lo Hueco, Villalba de la Sierra Formation, Upper Cretaceous, macrovertebrates, Titanosauria.*

Palabras clave: *Lo Hueco, Formación Villalba de la Sierra, Cretácico Superior, macrovertebrados, Titanosauria.*

1. Introducción

1.1 Macrovertebrados del Cretácico Superior ibérico

El registro de macrovertebrados del Cretácico Superior de la Península Ibérica está prácticamente circunscrito al tramo Campaniense-Maastrichtiense y se distribuye en dos núcleos relativamente bien delimitados. El primero está constituido por un conjunto de yacimientos agrupados alrededor del tránsito campano-maastrichtiense y el otro, mucho más próximo al límite Cretácico-Terciario (López Martínez et al. 2001; Pereda-Suberbiola et al. 2006; Ortega et al. 2006).

La presencia de dinosaurios en los yacimientos de finales del Cretácico en la Península se conoce desde finales del XIX. Sin embargo no es hasta la década de 1990 cuando comienza a tenerse un conocimiento amplio de las asociaciones de macrovertebrados finicretácicos. En lo que respecta al tránsito campano-maastrichtiense, este conocimiento procede sobre todo del análisis de los yacimientos de Laño, en el Condado de Treviño (Astibia et al. 1990; Pereda-Suberbiola et al. 2000) y Chera en Valencia (Company 2004), a los que puede unirse el yacimiento de Armuña (Segovia) (Buscalioni & Martínez-Salanova 1990; Corral Hernández et al. 2007) y otros en el registro portugués, como Viso, Aveiro y Taveiro, (Antunes & Mateus 2003), que presentan una composición faunística semejante.

Tradicionalmente se ha aceptado que las faunas de vertebrados del final del Campaniense y principios del Maastrichtiense están compuestas por un conjunto de taxones entre los que están am-

pliamente representados varios taxones de tortugas: *Solemys*, *Polysternon* y *Dortoka* (Lapparent de Broin & Murelaga 1999); de cocodrilos, como los aligato-roideos *Musturzabalsuchus* y *Acynodon* (Buscalioni et al. 1997) y el Eusuchia basal *Allodaposuchus* (Buscalioni et al. 2000) y dinosaurios de todos los grandes grupos, excepto marginocéfalos. Entre los dinosaurios se han citado distintos grupos de terópodos celurosaurios, fundamentalmente dromeosáuridos, aunque también existen referencias a otros pequeños taxones y a formas de mayor tamaño de difícil asignación.

Los saurópodos campano-maastrichtienses ibéricos están, hasta el momento, exclusivamente representados por titanosaurios, de los que únicamente se ha identificado formalmente el género *Lirainosaurus* (Sanz et al. 1999), aunque no se descarta la presencia de una segunda forma (Sanz et al. 1999; Corral-Hernández et al. 2007). *Lirainosaurus* fue descrito en el yacimiento de Laño y se trata de un saurópodo de talla media, muy grácil y al que se asocian elementos óseos que constituirían una armadura dérmica.

Las dinofaunas campano-maastrichtienses se completan con dos taxones que dejan de registrarse a comienzos del Maastrichtiense superior: los anquilosaurios nodosáuridos, como *Struthiosaurus*, y los ornitópodos rabdodóntidos, hasta el momento únicamente representados por *Rhabdodon* (López-Martínez et al. 2001). *Rhabdodon*, relativamente común en los yacimientos campano-maastrichtienses españoles, es un probable Iguanodontia basal (Norman et al. 2004; Pereda-Suberbiola et al. 2006), aunque históricamente sus relaciones de parentesco han sufrido

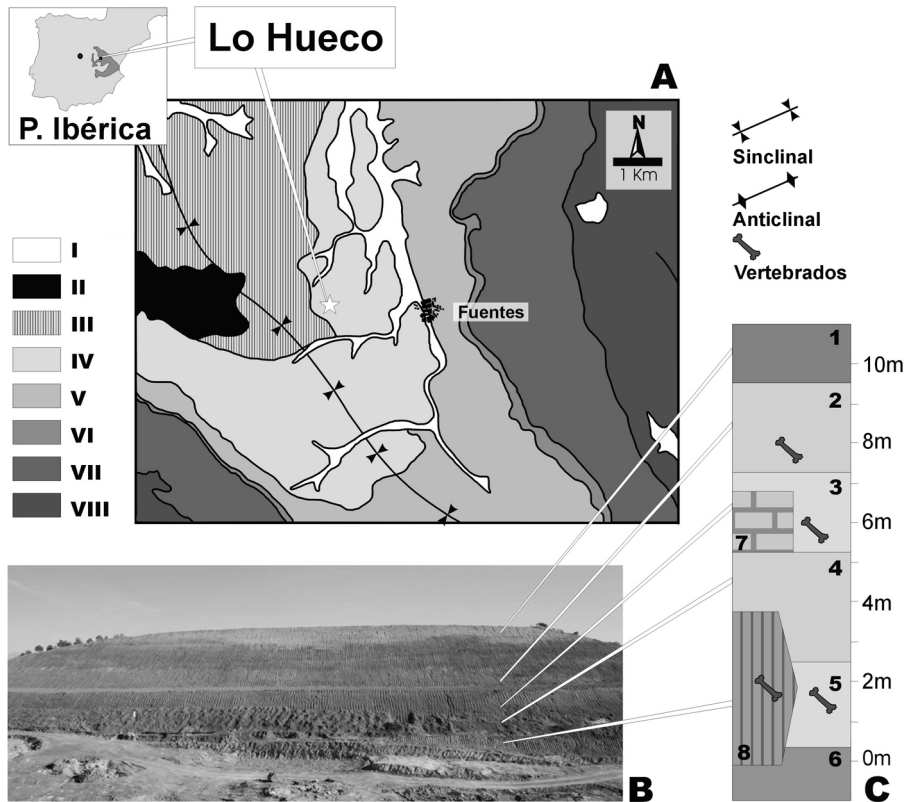


Figura 1. Localización geográfica y contexto geológico del yacimiento de "Lo Hueco" (Cretácico Superior. Fuentes, Cuenca). A) Mapa geológico simplificado en el área del yacimiento. Leyenda: I.- Cuaternario; II.- Oligoceno; III.- Eoceno; IV.- Paleoceno; V.- Maastrichtiense; VI.- Campaniense; VII.- Santoniense; VIII.- Turoniense-Coniaciense. B) Aspecto del perfil occidental de la trinchera del ferrocarril en "Lo Hueco". C) Columna estratigráfica simplificada en el área del yacimiento. Leyenda: 1.- margas y lutitas marrones; 2 y 4.- margas y lutitas rojas; 3 y 5.- margas y lutitas grises; 6.-margas y lutitas verdes; 7.- área dolomitizada; 8.- estructura canaliforme.

distintas consideraciones (Pereda-Suberbiola & Sanz 1999).

Tradicionalmente se ha considerado que las fauna del tránsito campano-maastrichtiense, en las que son comunes los saurópodos titanosaurios, tienden a ser sustituidas durante el Maastrichtiense, por faunas dominadas por ornitópodos hadrosaurios (Bufettaut & Le Loeuff

1997). Sin embargo, en los últimos años, ha podido establecerse que, tanto los titanosaurios como los hadrosaurios están presentes en los yacimientos de la Península desde el Campaniense final hasta el final del Mesozoico, aunque varían las proporciones en las que se registran los representantes de cada grupo (Pereda-Suberbiola et al. 2004).

1.2 El yacimiento de “Lo Hueco” (Fuentes, Cuenca)

El yacimiento de “Lo Hueco” fue localizado en Mayo de 2007, durante un control arqueológico sistemático del desmonte de un pequeño cerro durante las obras del “Acceso Ferroviario de Alta Velocidad de Levante” en el tramo Arcas del Villar-Fuentes. En este sector, la línea férrea sigue una dirección, aproximadamente N160°E y, a su paso por la zona que responde al topónimo de “Lo Hueco”, en el extremo occidental del término municipal de Fuentes, debía instalarse un falso túnel para salvar un pequeño cerro.

Los niveles que afloran en este área están datados en el Terciario (fig. 1) y no se reconoce ningún elemento paleontológico de interés en superficie, por lo que nada hacía prever que, unos metros por debajo de la superficie, los sedimentos terciarios se disponían sobre materiales cretácicos en los que se acumulaba una gran concentración de restos fósiles de vertebrados, fundamentalmente peces, tortugas, cocodrilos y dinosaurios.

Se ha intentado localizar réplicas del afloramiento en las proximidades y, de hecho, se ha observado que, dentro del Sinclinal de Fuentes, entre los kilómetros 3,5 y 3,7 de la carretera Fuentes-N-320, y a ambos lados de la misma, afloran margas y lutitas grises y rojas aparentemente se correlacionan con los niveles equivalentes del yacimiento. No obstante, estos materiales muestran una proporción muy superior de cristales aciculares de yeso y no proporcionan macrofósiles.

Por el momento no se han identificado nuevos afloramientos en el área de Fuentes con características semejantes a

las de “Lo Hueco” por lo que se considerará la presencia del yacimiento como una situación singular en el contexto. Por otra parte, en el área del yacimiento, la extensión lateral de los niveles fosilíferos parece ser relativamente escasa (del orden de unos doscientos metros) y restringirse únicamente a los laterales de la plataforma de la línea de alta velocidad en las laderas occidental y oriental del cerro en el que se sitúa el yacimiento.

2. Contexto geológico

El yacimiento de “Lo Hueco” (fig. 1) se localiza en el flanco oriental del Sinclinal de Fuentes, cuyo núcleo se encuentra constituido por materiales del Cretácico y el Paleógeno, en el contexto de la rama suroccidental de la Cordillera Ibérica (Ramírez del Pozo et al. 1975).

Los niveles que contienen el yacimiento siguen una dirección N160°E y presentan un buzamiento de 10°O, aunque se horizontalizan progresivamente hacia el oeste llegando, incluso, a buzarse en sentido opuesto.

Estos niveles se asignan a la parte alta de la Formación Margas, Arcillas y Yesos de Villalba de la Sierra (Vilas et al. 1982), atribuida al final del Cretácico Superior (Segura et al. 2002; Gil et al. 2004).

El tramo estratigráfico considerado muestra facies de tipo “Garumniense”, en las que se diferencian, separados mediante tránsitos progresivos, niveles de margas y lutitas marrones, rojas, grises y verdes.

En el área del yacimiento se identifican una estructura estratigráfica canaliforme con una dirección aproximada de N120°E, que aflora en ambos flancos de

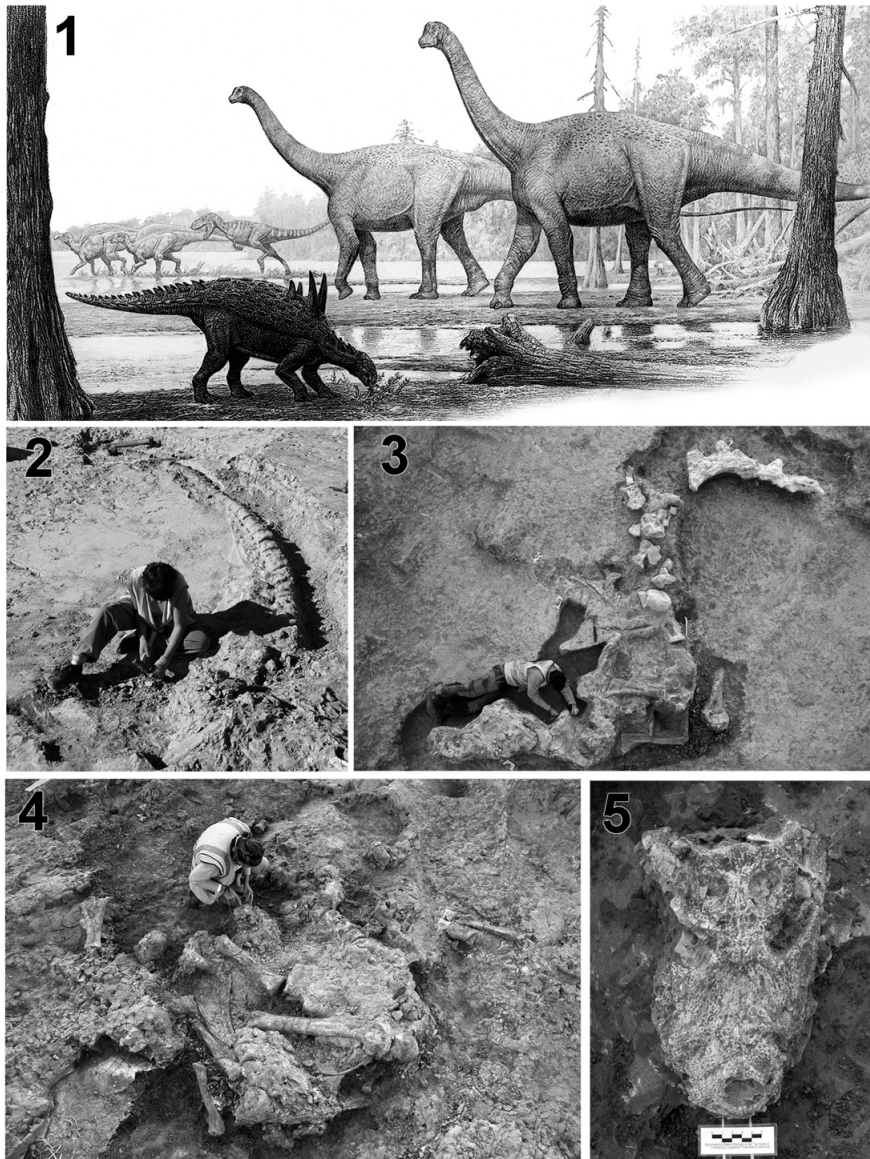


Figura 2. Reconstrucción de un ecosistema con titanosaurios del Cretácico Superior Ibérico (1) y distintas fases de la excavación vertebrados en "Lo Hueco": 2.- extracción de la serie caudal de un saurópodo titanosaurio (ejemplar CG1-B8-51); 3.- proceso de perfilado de elementos óseos en zona proximal de la serie de vértebras cervicales de un saurópodo titanosaurio (ejemplar G1C-922); 4.- excavación de elementos apendiculares asociados a una cintura pélvica de un saurópodo titanosaurio (ejemplar CG1-B17-1); 5.- cráneo del cocodrilo aligatoroideo *Musturzabalosuchus* (G1-N-49).

la trinchera de la línea férrea. Este depósito se compone de microconglomerados areniscosos, areniscas y lutitas areniscosas. Es en el contexto de esta estructura donde se ha registrado la presencia de numerosos restos fósiles de vertebrados.

La posición litoestratigráfica relativa de los niveles fosilíferos estudiados y su contenido paleontológico sugieren que preliminarmente pueden ser atribuidos al Campaniense superior-Maastrichtiense inferior, mientras que la interpretación de sus facies sedimentarias muestra una transición progresiva de un ambiente salobre a otro continental, dentro del entorno relativamente árido correspondiente a la regresión marina finicretácica (Frakes et al. 1992).

3. Registro fósil

La colección de fósiles recogidos en el yacimiento representa a macro y microrrestos vegetales (fundamentalmente restos de cutículas carbonosas y fragmentos vegetales asociados a óxidos de hierro) y restos muy abundantes de animales.

Los restos macroscópicos de invertebrados son relativamente escasos, aunque su proporción aumenta considerablemente en los muestreos de microfósiles. En una primera aproximación, se han identificado restos fragmentarios de moluscos gasterópodos y bivalvos.

Los restos de vertebrados son evidentemente más abundantes en los sedimentos que constituyen el cuerpo canaliforme del yacimiento y en sus proximidades, tanto en los muestreos de macro como de microfósiles.

El lavado de sedimento produce una

ingente cantidad de restos de peces entre los que predominan las escamas, vértebras y dientes que, de forma preliminar, podrían ser asignados a actinoptergios lepisostéidos, un grupo bien representado en otros yacimientos del Cretácico Superior de Europa (Sigé et al. 1997). Menos frecuentemente se identifican restos óseos aislados, como dientes de tipo “filodóntido” y elementos del esqueleto axial, que son atribuibles a peces teleosteos.

Los restos de tortugas son muy abundantes, presentándose tanto en forma de placas aisladas del dermatoesqueleto, como asociados en caparzones más o menos completos de individuos en distintos estadios ontogenéticos. La diversidad de tortugas es, sin embargo, escasa y la práctica totalidad de los restos que presentan caracteres para su determinación pueden ser asignados a un pleurodiro Bothremydidae.

Los restos inicialmente atribuidos a *Lepidosauomorpha* son, mayoritariamente por el momento, muy fragmentarios por lo que no puede facilitarse una determinación precisa y se identificarán, de forma preliminar, como *Squamata* indet, con la excepción de algunos restos vertebrales que pertenecen a miembros de *Pythonomorpha*.

Los restos de cocodrilos son también muy frecuentes en “Lo Hueco”, aunque, a la espera de los datos procedentes del lavado de sedimento, el registro resulta sorprendentemente monótono. El taxón más abundantemente representado es el aligatorioideo basal *Musturzabalsuchus* (Buscalioni et al. 1997), aunque se registran también algunos elementos que, de forma preliminar, pueden ser asignados al eusuquio basal *Allodaposuchus*. La

preservación y frecuencia de los restos de cocodrilos es, sin embargo, excepcional y se ha recuperado un gran número de cráneos de *Musturzabalsuchus* (fig. 2), representando distintos estadios ontogenéticos y morfotipos, que, en ocasiones, se encuentran asociados a elementos postcraneales. También han podido recuperarse agrupaciones de restos del esqueleto postcraneal de algunos individuos: series vertebrales, grupos apendiculares o asociaciones de elementos de la armadura dérmica.

El registro más abundante de dinosaurios en "Lo Hueco" está compuesto por restos de saurópodos que, de forma preliminar, pueden ser asignados al grupo de los titanosaurios. Se han registrado centenares de restos óseos aislados que pueden atribuirse a, al menos, tres taxones distintos. Pero además, se han recogido esqueletos parciales de más de una veintena de individuos que representan partes distintas de la anatomía de distintos taxones (fig. 2). Entre estos esqueletos parciales son relativamente frecuentes los fragmentos de series caudales proximales o dorsales distales, asociadas o no a la cintura pélvica. El análisis de la distribución de los restos aislados en el yacimiento deberá permitir establecer su relación con los conjuntos en conexión anatómica, lo que probablemente permitirá completar el muestreo de alguno de los individuos representados. Por otra parte, entre los elementos aislados han podido reconocerse también restos craneales que, igualmente, parecen representar a diferentes taxones.

El registro de terópodos está compuesto por elementos aislados. El registro más abundante es el de dientes, aunque

se identifican también restos de esqueleto craneal, axial y apendicular. En este caso la diversidad representada es relativamente alta, y pueden reconocerse, al menos, tres tipos de terópodos dromeosaurios de tamaño pequeño-medio y claramente diferenciables por la morfología dentaria (Torices, com. pers.). Además, el registro de terópodos se completa con un taxón de tamaño medio-grande del que aún no puede aportarse una determinación.

Entre los ornitíscios, es evidente la presencia de un rabdodóntido, que se relaciona, a partir de la morfología dentaria, con el ornitópodo *Rhabdodon*. La presencia de *Rhabdodon* establece la diversidad mínima para el grupo, sin embargo, se ha recogido también abundante material postcraneal, incluso algunos conjuntos de restos articulados, que será necesario evaluar en profundidad ante de pronunciarse acerca de la presencia o ausencia de ornitópodos más derivados. En todo caso, estos, de estar presentes, lo estarían de forma testimonial si se compara su frecuencia con la de los restos de saurópodos.

Por último, a la espera de procesar el material extraído y preparar algunos restos, no es posible establecer por el momento la presencia de anquilosaurios nodosaurios en el yacimiento. De todas formas, tal y como ocurre en el caso de los ornitópodos más derivados, si se confirmase la presencia de macrorrestos de anquilosaurios en el yacimiento, su frecuencia sería muy baja.

4. Prospectiva científica

La relevancia científica de "Lo Hueco" reside en dos aspectos principales: la

enorme cantidad y diversidad de restos fósiles hallados y las excelentes condiciones de preservación de los materiales. Por supuesto, es evidente que el desarrollo de la investigación futura abrirá nuevas perspectivas que definirán y completarán de manera más conveniente los puntos aquí brevemente tratados y abrirán nuevas líneas de trabajo (fig. 3).

La biota identificada provisionalmente en “Lo Hueco” tiene una elevada riqueza en especies. De manera que, a falta de los necesarios análisis de rarefacción, puede suponerse que contiene una representación significativa de la flora y fauna de un ecosistema fluvial del Campaniense-Maastrichtiense. Dada la aparente riqueza en microrrestos florísticos, probablemente pueda realizarse una reconstrucción ajustada de la cubierta vegetal de la época. “Lo Hueco” contiene una abundante información sobre la asociación de grandes tetrápodos terrestres, especialmente dinosaurios, pero además, los ensayos previos permiten esperar una amplia representación de las faunas de pequeños tetrápodos terrestres, peces e invertebrados acuáticos.

Las características de la excavación de urgencia, asociada a las obras del “Acceso Ferroviario a Levante”, que se ha ejecutado no son adecuadas para un planteamiento metodológico pertinente a la obtención de información tafonómica de detalle. No obstante, se han realizado todas las acciones posibles encaminadas a un estudio tafonómico (in prep.) que, junto a los análisis del contenido florístico y faunístico, permitirán en el futuro una aproximación adecuada a la reconstrucción ecológica del paleoecosistema fluvial de “Lo Hueco”.

Las condiciones de preservación de los restos fósiles de “Lo Hueco” contienen diversas singularidades de las que, al menos dos, resultan especialmente relevantes. Primero, la aparición de grandes tetrápodos terrestres con esqueletos en conexión anatómica, o dispersión mínima de restos. Además, la estructura histológica de multitud de fósiles, lo que permitirá, sin duda, la realización de estudios ontogenéticos en diversos linajes de reptiles, especialmente dinosaurios saurópodos titanosaurios, cocodrilos aliatoroideos del género *Musturzabalsuchus* y de pleurodiros botremídidos. Estos estudios están dirigidos a la contrastación de hipótesis relativas al crecimiento y la estructura poblacional, y han sido particularmente potenciados, en los últimos años, en saurópodos. De esta forma, sabemos que determinados géneros de estos dinosaurios, como *Apatosaurus*, crecían rápidamente, en tasas comparables a las de los tetrápodos endotérmicos. Este saurópodo diplodocoideo podía alcanzar los 20.000 kg a los 10 años de edad, en una tasa de crecimiento máxima de más de 5.000 kg al año (Curry-Rogers & Erickson 2005). Por otra parte, sabemos que muchos dinosaurios eran gregarios. Los estudios sobre estructura de poblaciones son muy escasos. No obstante, formas primitivas, como *Patagosaurus*, presentan un determinado fraccionamiento en las clases de edad de los grupos, con mezcla de jóvenes y adultos (Coria 1994). Los restos de saurópodos en “Lo Hueco” son suficientemente abundantes y bien preservados como para permitir, en alguna de las especies de titanosaurios representadas, la contrastación de alguna de estas hipótesis.

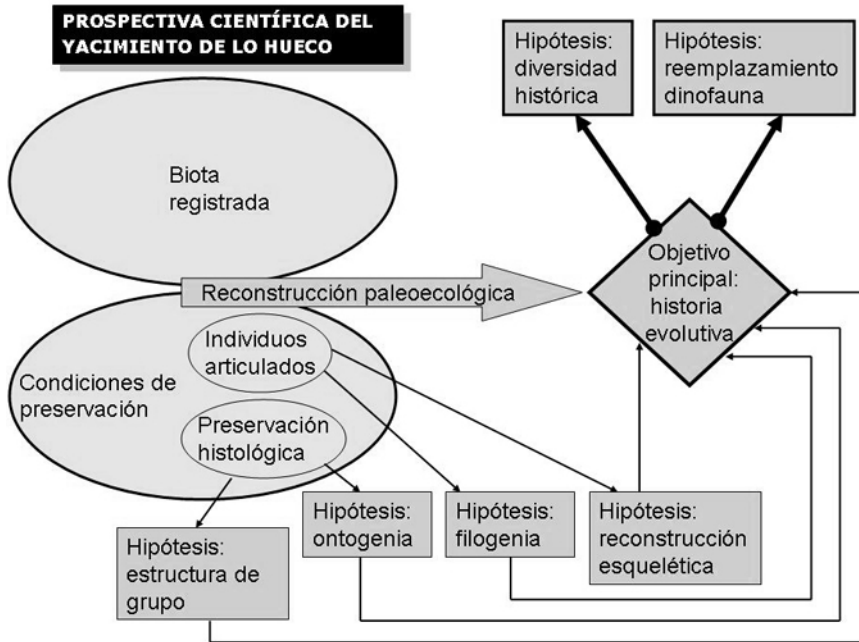


Figura 3. Esquema simplificado de los elementos de prospectiva científica en "Lo Huevo" a Diciembre de 2007.

Una de las sorpresas más discutidas en el estudio de los dinosaurios saurópodos fue el descubrimiento de que algunos titanosaurios presentaban un exoesqueleto constituido por placas dérmicas, en ocasiones muy desarrollado. El primer paleontólogo que sugirió esta hipótesis fue el francés Charles Depéret, propuesta inmediatamente rechazada por la ortodoxia de la época. Durante la segunda mitad del siglo XX fue encontrada evidencia que apoyaba esta hipótesis en el Cretácico argentino, y pocos años después se encontró en España (Sanz & Buscalioni 1987) y más tarde en Francia. Los restos encontrados en "Lo Huevo" constituyen la evidencia definitiva para saber

que algunos titanosaurios estaban incluso fuertemente acorazados. Pero los documentos fósiles hallados en el yacimiento conque también permitirán la contrastación de hipótesis de reconstrucción esquelética de otros reptiles, como el caso del cocodrilo *Musturzabalsuchus*. Este aligatarioideo había sido reconstruido con escasa evidencia esquelética (Buscalioni et al. 1997). La gran cantidad de restos hallados en "Lo Huevo" generará una reconstrucción esquelética mucho más adecuada para este cocodrilo.

Entre los problemas más evidentes del análisis filogenético en paleontología se encuentra la falta de información de determinados taxones por una represen-

tación parcial de sus estructuras esqueléticas. De nuevo, la gran abundancia de restos de titanosaurios y otros taxones en “Lo Hueco” va a permitir una revisión en profundidad de las hipótesis filogenéticas sobre estos saurópodos. Esta predicción se puede extender, naturalmente, a otros reptiles, incluidos terópodos, ornitópodos, anquilosaurios, cocodrilos y tortugas.

Todas estas líneas de investigación, y otras a desarrollar en el futuro, convergen en el objetivo principal del proyecto de “Lo Hueco”: el conocimiento de la historia evolutiva de las comunidades de dinosaurios y ecosistemas terrestres del Cretácico Superior. Dentro de este objetivo principal pueden destacarse dos aspectos fundamentales: la variación histórica de la diversidad dinosauriana en los últimos millones de años del Mesozoico y el reemplazamiento de faunas que se produce en Europa Occidental durante esta época. Con respecto al primero existen dos hipótesis enfrentadas: diversos autores creen que los dinosaurios fueron disminuyendo en diversidad en el Cretácico Superior, mientras otros proponen todo lo contrario, que el número de géneros aumenta durante el Campaniense-Maastrichtiense (Fastovsky et al. 2004). Recientemente, se ha comprobado que el Maastrichtiense es una de las épocas de mayor diversidad genérica para los saurópodos (Taylor 2006). El registro sauropodiano de “Lo Hueco” es congruente con las dos últimas hipótesis, siendo especialmente relevante a la hora de verificar una probable radiación adaptativa de los saurópodos en los últimos millones de años de la “Era de los dinosaurios”.

Finalmente, ha existido un cierto de-

bate en lo que se refiere a un posible reemplazamiento finicretácico de las faunas de dinosaurios en Europa (Ortega et al. 2006). A finales de los años 1990 autores franceses sugirieron que las asociaciones del Campaniense-Maastrichtiense, dominadas en la fracción de grandes fitófagos por los saurópodos, eran reemplazadas en el transcurso del Maastrichtiense por hadrosaurios (Bufettaut y Le Loeuff 1997). No obstante, posteriormente se comprobó que titanosaurios y hadrosaurios habían sido sincrónicos y simpátricos desde el Campaniense (López-Martínez et al. 2001). El registro de “Lo Hueco” obviamente no refuta esta segunda hipótesis, pero plantea algunos interrogantes. De hecho, la presencia de hadrosaurios, de haberlos, sería puramente testimonial en un registro ampliamente dominado por saurópodos. Parece probable que las dinofaunas no fueran drásticamente reemplazadas, pero el porcentaje de nichos de fitófagos probablemente cambió en un par de millones de años. El proyecto de investigación en “Lo Hueco” puede ayudar a contrastar este modelo, e incluso plantear algún tipo de proceso explicativo.

Concluyendo, de forma preliminar, y a la espera de que avancen los trabajos sobre las primeras campañas de excavación, se considera que el registro paleontológico de “Lo Hueco”, sobre todo sus dinosaurios, y la reconstrucción del ecosistema existente en el área de Fuentes durante la parte final del Cretácico Superior contiene los elementos necesarios para convertirse en un importante referente, tanto en el entorno científico como en el ámbito de la cultura popular.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la compañía ADIF (Administrador de Infraestructuras Ferroviarias) la financiación de las campañas de prospección y excavación desarrolladas en el yacimiento a lo largo de 2007 y las facilidades proporcionadas durante el desarrollo de la actuación paleontológica en el campo. Durante el desarrollo de las actividades en el yacimiento, la dirección de excavación ha recibido apoyo de distintos estamentos del Gobierno de la Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha (Presidencia, Consejería de Cultura, Consejería de Medio Ambiente, Delegación de la Junta en Cuenca) y, particularmente, del Ayuntamiento de Fuentes.

Como parte del desarrollo de este manuscrito se agradecen los comentarios sobre algunos de los grupos representados en el yacimiento de Fabian Knoll (MNCN, Madrid); Nieves López (UCM), Xabier Murelaga (UPV) Adán Pérez García (UAM), Manuel Segura (UAH) y Angélica Torices (UCM).

La reconstrucción paisajística utilizada en la figura 2 es obra de Raúl Martín.

La intervención paleontológica a la que se refiere este escrito se realizó conforme a la autorización emitida por la Dirección General de Patrimonio y Museos de la Junta de Comunidades de Castilla-la Mancha con número de expediente 04.0392-P11. Los autores desean agradecer su participación a los más de cien técnicos superiores y auxiliares que contribuyeron al desarrollo de la campaña de campo.

Bibliografía

Antunes, M.T. & Mateus O. 2003. Dinosaurs of Portugal. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Sér. Palevol.)*, 2: 77-95.

Astibia, H.; Buffetaut, E.; Buscalioni, A.D.; Cappelletta, 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, J.; Powell, J.E.; Rage, J.C.; Rodríguez-Lázaro, J.; Sanz, J.L. & Tong, H. 1990. The fossil vertebrates of Laño (Basque country, Spain): new evidence on the composition and affinities of the Late Cretaceous continental faunas of Europe-Terra Nova 2: 460-466

Buffetaut, E. & Le Loeuff, J. 1997. Late Cretaceous dinosaurs from the foothills of the Pyrenees. *Geology Today*, March-April: 60-68.

Buscalioni, A. D.; Ortega, F. & Vasse, D. 1997. New Crocodyles (Eusuchia: Alligatoroidea) from the Upper Cretaceous of Southern Europe. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*. 325: 525-530.

Buscalioni, A. D.; Ortega, F.; Weishampel, D. B. & Jianu, C. M. 2001. A revision of the Crocodyliform *Allodaposuchus* precedens from the Upper Cretaceous of Hateg Basin, Romania. Its relevance in the Phylogeny of Eusuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21: 74-86.

Buscalioni, A. D. & Martínez Salanova, J. 1990. Los vertebrados fósiles del yacimiento de Arnuña (Prov. Segovia, España). *Comunicaciones Reunión de*

Tafonomía y Fosilización, Madrid: 51-57.

Company, J. 2004. Vertebrados continentales del Cretácico superior (Campaniense-Maastrichtiense) de Valencia. Tesis Doctoral de la Universidad de Valencia: 410 pp.

Coria, R.A. 1994. On a Monospecific Assemblage of Sauropod Dinosaurs from Patagonia: Implications for Gregarious Behaviour. *Gaia*. 10: 209-213.

Corral Hernández E.; Sanz, J.L.; Ortega, F. & Escaso, F. 2007. Restos de dinosaurios del Cretácico Superior de Armuña (Segovia): 133-142. In: *Cantera Paleontológica*, O. Cambra-Moo et al. (eds.) Diputación Provincial de Cuenca, Cuenca: 398 pp.

Curry-Rogers, K. & Erickson, G. M. 2005. Sauropod Histology: Microscopic Views on the Lives of Giants. Sauropod growth patterns: 303-326, In: K.A. Curry Rogers & Wilson, J. (eds.) *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. Academic Press.

Fastovsky, D.E.; Huang, Y.; Hsu, J.; Martin McNaughton, J.; Sheehan, P. M. & Weishampel, D. B. 2004. Shape of Mesozoic dinosaur richness. *Geology*, 32: 877-880.

Frakes, L.A.; Francis, J.E. & Syktus, J.I. 1992. *Climate Models of the Phanerozoic*. Cambridge University Press, Cambridge, 274 pp.

Gil, J.; Carenas, B.; Segura, M.; García-Hidalgo, J.F. & García, A. 2004. Revisión y correlación de las unidades litoestratigráficas del Cretácico Superior en la región central y oriental de España. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 17 (3-4): 249-266.

Lapparent de Broin, F. & Murelaga, X.

1999. Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, 14 (Número Especial 1): 135-211.

López-Martínez, N.; Canudo, J.I.; Ardévol, L.; Pereda-Suberbiola, 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.

Norman, D. B. 2004. Basal Iguanodontia. In: *The Dinosauria*, D.B. Weishampel; P. Dodson & H. Osmólska (eds.). 2nd edition. Univ. California Press, Berkeley: 413-437.

Ortega, F.; Escaso, F.; Gasulla, J.M.; Dantas, P. & Sanz, J.L. 2006. Dinosaurios de la Península Ibérica. *Estudios Geológicos*. 62 (1): 219-240.

Pereda-Superbiola, X. & Sanz, J.L. 1999. The ornithomimid dinosaur *Rhabdodon* from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*. 14 (Número Especial 1): 257-272.

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 (3-4): 247-275.

Pereda-Suberbiola, X., Company, J. & Ruiz-Omeñaca, J.I. 2004. Dinosaurios y otros vertebrados continentales del Cretácico final (Campaniense-Maastrichtiense) de la Península Ibérica: composición y sucesiones faunísticas. *Geo-Temas*. 6 (5): 54-58.

- Pereda-Suberbiola, X.; Torices, A.; Company, J.; Ruiz-Omeñaca, J.I & Canudo, J.I. 2006. Latest Cretaceous Iberian Dinosaurs: an Update. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 26(3): 109A-110A.
- Ramírez del Pozo, J.; Portero, J.M. & Olivé, A. 1975. Fuentes, 635 (24-25). Mapa Geológico de España 1:50.000. Segunda Serie. Instituto Geológico y Minero de España.
- Sanz, J.L. 1986. Osteoderms atribuibles a Titanosaurios (Dinosauria, Sauropoda), en el Cretácico Superior de Armuña (Segovia, España). In: Resúmenes de las Comunicaciones de las II Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. J.V. Santafé Llopis & M.L. Casanovas Cladellas (eds).
- Sanz, J. L. & Buscalioni, A. D. 1987. New evidence of armoured dinosaurs in the Upper Cretaceous of Spain. In: P.M. Currie & E.H. Koster (eds.). 4th Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems. Short Papers. Tyrrell Museum Palaeontology, Drumheller, Alberta: 199-204.
- Sanz, J.L.; Powell, J.E.; Le Loeuff, J.; Martínez, R. & Pereda-Suberbiola, X. 1999. Sauropod remains from the Upper Cretaceous of Laño (Northcentral Spain). Titanosaur phylogenetic relationships. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*. 14 (Número Especial 1): 235-255.
- Segura, M.; García, A.; Carenas, B.; García-Hidalgo, J.F. & Gil, J. 2002. Upper Cretaceous of the Iberian Basin. In: *The Geology of Spain*. (Eds. W. Gibbons & T. Moreno). The Geological Society, London: 288-292.
- Sigé, B.; Buscalioni, A. D.; Duffaud, S.; Gayet, M.; Orth, B.; Rage, J.C. & Sanz, J.L. 1997. État des données sur le gisement crétacé supérieur continental de Champ-Garimond (Gard, Sud de la France). *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*. 34: 111-130.
- Taylor, M.P. 2006. Dinosaur diversity analysed by clade, age, place and year of description: 134-138. In: P.M. Barrett (ed.). *Ninth International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*, Manchester, UK. Cambridge Publications, Cambridge: 187 pp.
- Vilas, L.; Mas, R.; García, A.; Alonso, A.; Meléndez, N. & Rincón, R. 1982. Ibérica Suroccidental. In A. García (ed.). *El Cretácico de España*. Universidad Complutense de Madrid, Madrid: 457-508.