

Paleobiodiversidad de dinosaurios en Europa previa al límite K/T.

Paleobiodiversity of dinosaurs in Europe prior to the K / T boundary.



Trabajo de Fin de Grado

TESÂWIT DÍAZ MEDINA

Tutorizado por Penélope Cruzado Caballero y Carolina Castillo Ruiz. Grado en Biología. Julio 2019

ÍNDICE

Resumen	
Abstract	1
Introducción	2
Composición faunística en Europa	4
La extinción del Cretácico: límite K/Pg	8
Objetivos	10
Material y Métodos	11
Herramientas de búsqueda	11
Elección de los grupos de dinosaurios a estudiar	11
Características principales de las familias estudiadas	12
Resultados	15
Yacimientos para cada intervalo temporal.	15
Estudio de paleobiodiversidad en el Campaniense	15
Estudio de paleobiodiversidad en el Maastrichtiense	18
Discusión	22
Cambios observables entre ambos periodos.	22
Hipótesis más afín a los datos obtenidos	23
Conclusiones:	24
Conclusions:	24
Agradecimientos:	25
Bibliografía	26

Resumen

Hacia el final del Cretácico, Europa estaba conformada por un extenso archipiélago de islas, los dinosaurios que allí habitaron desarrollaron adaptaciones y características únicas al medio insular. El objetivo de este trabajo consiste es analizar la paleodiversidad de dinosaurios no avianos presentes en Europa entre los periodos Campaniense y Maastrichtiense, previos al límite Cretácico- Paleógeno (K/T o K/Pg). Para ello, se hizo una recopilación de los registros fósiles por islas cretácicas y familias de los diferentes dinosaurios que vivieron hacia el final del Cretácico. Así mismo se contrastan las dos principales hipótesis aceptadas para la extinción de este grupo de animales: la teoría catastrófica y la teoría gradualista, para ver cuál de las dos se ajustaría mejor a los datos del trabajo. Los resultados obtenidos demuestran que la paleodiversidad aumentó en Europa al final del Cretácico, lo que sería coincidente con la teoría catastrófica.

Palabras clave: Dinosauria, final del Cretácico, Maastrichtiense, Campaniense, extinción.

Abstract

Towards the end of the Cretaceous period, Europe was made up of an extensive archipelago of islands, the dinosaurs that inhabited this area developed adaptations and characteristics unique to the insular environment. The objective of this work is to analyze the paleodiversity of non-avian dinosaurs present in Europe between the Campanian and Maastrichtian periods, prior to the Cretaceous-Paleogene limit (K/T or K/Pg). To do this, a compilation of fossil records was made in the cretaceous islands and of families of the different dinosaurs that lived towards the end of the Cretaceous period. Likewise, the two main accepted hypotheses for the extinction of this group of animals are contrasted: the catastrophic theory and the gradualist theory, to see which of the two would fit better to the data of the work. The results obtained show that the palaeodiversity increased in Europe at the end of the Cretaceous period, which would coincide with the catastrophic theory.

Keywords: Dinosauria, Late Cretaceous, Maastrichtian, Campanian, extinction.

Introducción

Durante el Mesozoico los dinosaurios fueron la fauna predominante. Hacia el final de esta era, en el periodo Cretácico superior o tardío se produjeron importantes fluctuaciones climáticas, cambios en el nivel del mar de los océanos, cambios paleogeográficos y de las asociaciones faunísticas de dinosaurios, que caracterizaron a este periodo de tiempo. Estos cambios se produjeron antes de que el impacto del meteorito de Chicxulub (México) y eventos asociados pusieran fin a la era de los dinosaurios (Csiki-Sava et al., 2015).

En la era Mesozoica, los continentes estaban formando el super continente conocido como Pangea, el cual hacia el final del Cretácico se encontraba fragmentándose (McIntyre et al., 2017). En este periodo, los continentes aún estaban en movimiento, y el nivel del mar global aumentó hasta cotas nunca antes alcanzadas, llegando a haber mares poco profundos que separaron parte de los continentes (Haq, 2014; Fig. 1). En su punto máximo, solamente un 18% de la superficie de la Tierra estaba sobre el nivel del mar, comparándolo con la actualidad, donde la tierra emergida supone aproximadamente un 29% (Koch & Hansen, 2008). La proximidad de los continentes en el Cretácico inhibió la circulación oceánica (Rafferty, 2010).

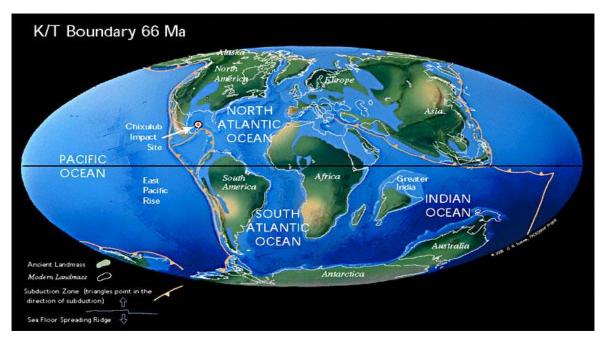


Figura 1. Reconstrucción paleogeográfica del mundo hacia el límite K/Pg. Tomada de: http://www.scotese.com/K/t.htm

Europa en aquella época estaba formada por un extenso archipiélago, y los dinosaurios que allí habitaron se adaptaron al medio insular, desarrollando adaptaciones y características

únicas, preponderancia de taxones primitivos y cambios en el tamaño corporal, destacando la abundancia de dinosaurios enanos (Csiki-Sava et al., 2015).

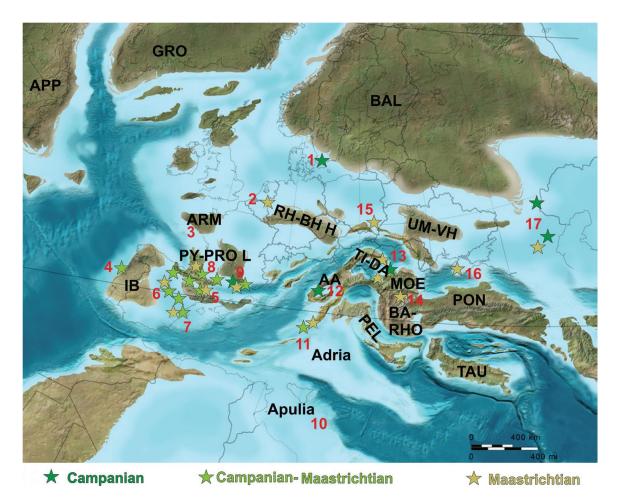


Figura 2. Reconstrucción del Archipiélago europeo hace 75 m.a. (Campaniense tardío) y la distribución orientativa de registros fósiles representativos para cada periodo. 1. Escania (sur de Suecia) 2. Bélgica-Países Bajo 3. Francia occidental 4. Iberia occidental (Portugal) 5. Región de Cantabria- Pirineos Sur (Norte de España) 6. Región central de Iberia (España central) 7. Región de Iberia oriental (Este de España) 8. Languedoc (Francia suroeste) 9. Provence (Sureste de Francia) 10. Apulia (Sur de Italia) 11. Plataforma Adriático-Dinárico (Este de Italia, Eslovenia) 12. Región Austroalpina (Este de Austria, Oeste de Hungría) 13. Transilvania (Noroeste de Rumanía) 14. Norte de Bulgaria 15. Sureste de Polonia 16. Crimea 17. Sur de Rusia. AA: Dominio Austroalpino; APP: Apalaches; ARM: Macizo Armoricano; BA-RHO: Orogenia Balcanes-Ródope (Bulgaria); BAL Región o Escudo Báltico (Países Bálticos: Noruega, Suecia y Finlandia); GRO: Groenlandia; IB: Península Ibérica; MOE: Plataforma Moésica; PEL: Dominio de Pelagonia (Macedonia); PON: Orogenia Pontides; PY-PRO L: Región Pirineos-Provence; RH-BH H: Islas Renina-Bohemia; TAU: Montes Taurus; TI-DA: Tisia-Dacia; UM-VH: Macizo Ucraniano-Voronezh. Imagen modificada de Csiki-Sava et al., 2015.

Del conjunto de islas que formaron el archipiélago europeo, la isla Ibero-Armoricana (Fig. 2 PY-PRO L, ARM), formada por la unión de la región noreste de Iberia y sur de Francia, junto con la isla de Hateg (Transilvania, Rumanía; Fig. 2. 13), es el lugar donde se encuentra el mayor número de yacimientos de asociaciones de dinosaurios del Campaniense-Maastrichtiense y con gran diversidad de Europa, siendo de los más importantes a escala global en cuanto al Cretácico terminal. En estas islas las faunas estaban compuestas por representantes de dinosaurios autóctonos (o endémicos) como los anquilosaurios nodosáuridos y por aquellos procedentes de oleadas de emigración desde los continentes americano y asiático, como rabdodóntidos o hadrosáuridos (Fondevilla, 2017; Fig. 3).



Figura 3. Reconstrucción de Cruzy (yacimiento de dinosaurios del Maastrichtiense, en el Sur de Francia), dónde se muestran titanosaurios (izquierda arriba), anquilosaurio (izquierda abajo), rabdodóntidos (centro abajo), y un par de terópodos variraptores (derecha abajo). Tomada de: https://news.cnrs.fr/articles/france-land-of-dinosaurs

Composición faunística en Europa.

El Cretácico, fue un periodo rico en diversidad, donde los dinosaurios alcanzaron una gran radiación adaptativa, siendo los animales dominantes (Keiron, 2014). El registro de dinosaurios del final del Cretácico en Europa, como ya se dijo anteriormente, es especialmente abundante en España, Francia y Rumanía (Fondevilla, 2017; Csiki-Sava et al., 2015).

La composición faunística de los dinosaurios europeos es diversa y tiene representantes de diferentes taxones; como ejemplos típicos de esta fauna son los dinosaurios carnívoros terópodos como dromeosáuridos, abelisáuridos o troodóntidos, o los herbívoros hadrosaurios,

rabdodóntidos, anquilosaurios o titanosaurios, entre otros. Cabe destacar que cada región europea poseía su propia fauna característica (Csiki-Sava et al., 2015).

Los dinosaurios más representativos de España y Portugal por ser los más abundantes en número de registros son los titanosaurios y hadrosáuridos, aunque los dromeosáuridos, rabdodóntidos y nodosaurios también estaban ampliamente representados. Algunas especies destacables son: *Blasisaurus canudoi*, *Arenysaurus ardevoli* (Fig. 4A-B), *Lirainosaurus astibiae* (Fig. 4C), *Richardoestesia sp, Pareisactus evrostos, Struthiosaurus sp* (Fig. 4D) (Csiki-Sava et al., 2015; Párraga & Prieto-Márquez, 2019). Mientras que, en Francia, los dinosaurios dominantes son los rabdodóntidos, hadrosáuridos, titanosaurios, aunque son relativamente comunes también los nodosaurios y los terópodos (abelisáuridos y dromeosáuridos). Algunos ejemplos pueden ser: *Rhabdodon priscus, Canardia garonnensis, Ampelosaurus atacis* (Fig. 4E), *Struthiosaurus languedocensis* y *Arcovenator escotae* (Allain & Suberbiola, 2003; Csiki-Sava et al., 2015).

Con respecto a Rumanía, los titanosaurios se encuentran entre los dinosaurios más comunes, los rabdodóntidos, hadrosáuridos y terópodos son abundantes y diversos, mientras que los nodosaurios son relativamente raros. Algunas especies son: *Magyarosaurus dacus, Zalmoxes robustus, Telmatosaurus transsylvanicus*, *Balaur bondoc* (Fig. 4F), *Struthiosaurus transylvanicus* (Csiki-Sava et al., 2015).

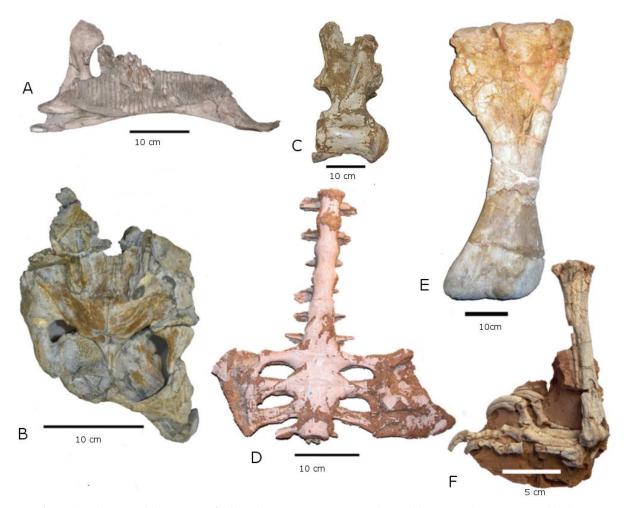


Figura 4. Algunos de los restos fósiles de taxones representativos del Campaniense- Maastrichtiense encontrados en yacimientos europeos. **A.** Mandíbula izquierda de *Arenysaurus ardevoli* (Ornithopoda, Lambeosaurinae) en vista medial, Formación Tremp, yacimiento Blasi 3, (Arén, España). **B.** Cráneo de *Arenysaurus ardevoli* (Ornithopoda, Lambeosaurinae) en vista dorsal, Formación Tremp, yacimiento Blasi 3, (Arén, España). **C.** Vértebra dorsal de *Lirainosaurus astibiae* (Titanosauria), Laño, (País Vasco, España). **D.** Sinsacro de *Struthiosaurus sp.* (Ankylosauria, Nodosauridae) en vista ventral, Laño, (Condado de Treviño, España). **E.** Húmero izquierdo de *Ampelosaurus atacis* (Titanosauria) en vista anterior, Bellevue, (Aude, Francia). **F.** Extremidad distal posterior izquierda articulada de *Balaur bondoc* (Theropoda, Dromaeosauridae) en vista lateral, Sebeş-Glod, (Transilvania, Rumanía). Modificada de Csiki-Sava et al., 2015.

La distribución de las principales familias de dinosaurios para el periodo Campaniense y Maastrichtiense respectivamente se puede observar en las Fig. 4 y Fig. 5. Varias familias se mantienen en los dos periodos Nodosauridae, Rhabdodontidae, Titanosauridae y Dromaeosauridae, mientras otras familias varían entre períodos, siendo dominantes en el Campaniense las familias Abelisauridae y Saltasauridae, mientras que en el Maastrichtiense pasan a ser más representativas las familias Hadrosauridae y Troodontidae.

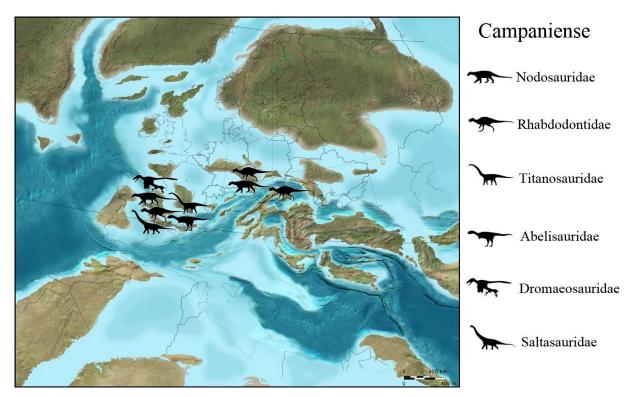


Figura 4. Distribución en el Campaniense de las principales familias de dinosaurios. Imágenes de dinosaurios tomadas de: http://phylopic.org/ Paleomapa tomado de: http://www.igeo.ucm-csic.es/igeo/noticias/585-entrevista-laura-domingo

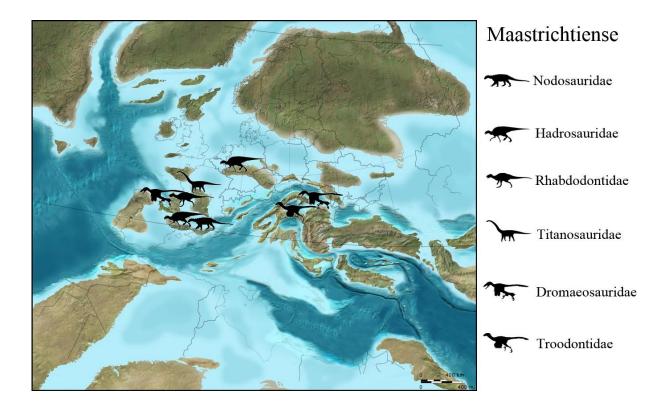


Figura 5. Distribución en el Maastrichtiense de las principales familias de dinosaurios. Imágenes de dinosaurios tomadas de: http://phylopic.org/ Paleomapa tomado de: http://www.igeo.ucm-csic.es/igeo/noticias/585-entrevista-laura-domingo

En resumen, se ha observado que en las composiciones y asociaciones faunísticas en el Maastrichtiense inferior (Cretácico superior) se produjo un posible reemplazamiento de las faunas de dinosaurios en al menos parte de Europa, especialmente en la isla Ibero-Armoricano, indicando que ocurrieron cambios faunísticos previos al límite K/T. Este reemplazamiento de faunas se ha asociado con la regresión marina del final del Cretácico (Canudo, 2010). Algunos autores sugieren que estaban disminuyendo en diversidad antes del límite K/Pg, proponiendo una extinción gradual en todo el continente (López-Martínez, 2003).

La extinción del Cretácico: límite K/Pg.

El límite K/Pg marca el final del Cretácico, así como el fin de la era de los dinosaurios no avianos. Este límite viene marcado por la presencia de iridio con una concentración 30 veces superior al normal, el cual es un elemento escaso en la corteza terrestre, y que sólo puede ser explicado mediante dos posibles orígenes: del manto terrestre por erupciones volcánicas o por meteoritos (Canudo, 2005, 2010).

La extinción masiva que se produjo en este momento erradicó el 76% de las especies en la Tierra (Lowery et al., 2018). En esta extinción no sólo desaparecieron los dinosaurios no avianos sino también reptiles voladores (pterosaurios), reptiles marinos (plesiosaurios, pliosaurios e ictiosaurios) y ammonites, entre otros organismos (Keiron, 2014). La escasez de registro fósil a nivel global al final del Cretácico dificulta dilucidar cuál de estos fenómenos: erupciones volcánicas o un meteorito fue verdaderamente el responsable de la extinción, pero sí se sabe que debió ser un proceso complejo (Canudo, 2010). Aunque se han propuesto numerosas hipótesis, existen dos teorías principales aceptadas:

• Teoría catastrófica instantánea.

Propuesta en 1980 por Walter y Luis Álvarez, en la que se explica que la extinción fue producida por el impacto de un meteorito, que formó el cráter de Chicxulub en la Península de Yucatán (México). Tras el choque, a corto plazo se produjo la muerte de los dinosaurios no avianos, así como muchos otros vertebrados, invertebrados y plantas. La prueba en la que se basa esta teoría es que en el límite K/Pg en varias partes del mundo presentan iridio y cuarzo

de choque y otras anomalías geoquímicas, producidos por la alta temperatura y presión del impacto (Canudo, 2005; Elewa & Joseph, 2009).

• Teoría gradualista o multicasualidad.

Propuesta en 2004 por Archibald y Fastovsky. Esta teoría integra un conjunto de eventos con efectos a largo plazo como causantes de la extinción del límite K/Pg: volcanismo, impacto del meteorito, cambios climáticos, y otros eventos (Weishampel et al., 2007). Aunque estos tres factores son los principales, hay también ligeras variaciones en esta teoría según diferentes autores que incluyen además otros factores adversos como otros posibles desencadenantes, algunos ejemplos son: meteoritos, erupciones volcánicas, cambio climático y eustático, que llevaron a la extinción probablemente unos miles de años después del impacto (Canudo, 2010); o eventos que incluyen a un meteorito, seguido de un calentamiento global, vulcanismo y terremotos, a los que le sucedieron tsunamis e incendios y, finalmente a un enfriamiento por el polvo atmosférico que llevó a un invierno generalizado, que hizo colapsar los ecosistemas (Brusatte, 2016).

Sin embargo, ninguna de estas dos teorías explica por qué una gran variedad de especies sobrevivieron al límite K/Pg, como aves, reptiles, anfibios, insectos y la mayoría de los mamíferos, que se diversificaron rápidamente, convirtiéndose en los animales dominantes, ocupando y reemplazando los nichos ecológicos vacíos tras la extinción (Elewa & Joseph., 2009). Lo que sí se sabe es que la extinción afectó más severamente a los taxones terrestres que a los acuáticos (Csiki-Sava et al., 2015), además de que la forma de alimentación pudo haber influido en las posibilidades de supervivencia (Twitchett, 2006).

Objetivos

El objetivo principal de este trabajo es investigar la paleodiversidad de dinosaurios no avianos presentes en Europa entre el Campaniense y el Maastrichtiense, previa al evento de extinción.

Objetivos específicos:

- 1. Recopilación y revisión bibliográfica sobre la fauna de dinosaurios durante el Campaniense en Europa.
- 2. Recopilación y revisión bibliográfica sobre la fauna de dinosaurios durante el Maastrichtiense en Europa.
- 3. Analizar la paleobiodiversidad de dinosaurios no avianos europeos para los periodos Campaniense y Maastrichtiense.
- 4. Contrastar los datos obtenidos para Europa con las dos principales hipótesis sobre la extinción de los dinosaurios.

Material y Métodos

Herramientas de búsqueda.

Se ha realizado una exhaustiva búsqueda de artículos y libros en los siguientes repositorios web: **Punto** (http://puntoq.greendata.es/), Google académico Q (https://scholar.google.es/), Sci-hub (http://sci-hub.tw/), Library Génesis (http://gen.lib.rus.ec/), **NCBI** (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/), ResearchGate (https://www.researchgate.net/), ScienceDirect (https://www.sciencedirect.com/), revista Nature (https://www.nature.com/articles) y Archives of the Dinosaur Mailing List (http://dml.cmnh.org/index.html). También se ha consultado la base de datos Palaeos (http://palaeos.com/index.html).

Se ha usado principalmente la base de datos de la página web Paleobiology Database (https://paleobiodb.org/), para descargar los registros acerca del número de apariciones u ocurrencias que nos permite inferir la paleobiodiversidad de los dinosaurios europeos. Se hizo una selección de los datos de los dinosaurios no avianos para los periodos Campaniense y Maastrichtiense. Se realizó el recuento agrupándolos por países y familias, y el cálculo de porcentajes de las apariciones para cada uno. También se han usado 2 webs para descargar paleomapas: Deep Time Maps (http://deeptimemaps.com/) y PaleoMap Project (http://www.scotese.com/) de donde se descargó el mapa más aproximado a los intervalos temporales a estudiar.

Elección de los grupos de dinosaurios a estudiar.

El registro presenta muestreos irregulares, y el material en algunos casos es fragmentario o escaso, por lo que no se puede asignar a una especie o género determinado, razón por la que se asignan a un nivel taxonómico superior. Además, en el registro fósil de dinosaurios resulta difícil sino imposible encontrar una misma especie descrita en múltiples sitios a lo largo del mundo. Los registros provienen de islas por lo que añade restricciones adicionales, ya que muchas especies son endémicas o autóctonas de una región en particular, por ello se hacen agrupaciones en cuanto a la localización, realizándose por las islas cretácicas para que resulte más sencilla su comprensión y su análisis.

Para intervalo temporal Campaniense y Maastrichtiense, las familias europeas de dinosaurios no avianos son las siguientes: Nodosauridae y Ankylosauridae (Suborden Thyreophora); Hadrosauridae, Hypsilophodontidae, Iguanodontidae, Leptoceratopsidae, Rhabdodontidae. (Suborden Neornithischia); Nemegtosauridae, Saltasauridae, Titanosauridae

(Suborden Sauropodomorpha); Abelisauridae, Alvarezsauridae, Coeluridae, Dromaeosauridae, Megalosauridae, Troodontidae (Suborden Theropoda).

Por todo lo dicho anteriormente, se consideró agrupar por familias para realizar los análisis, debido a que el material en muchos casos, no puede asignarse más que a grandes grupos, y a niveles taxonómicos superiores a familias los análisis perderían detalle, además este rango taxonómico facilita el análisis de datos.

Características principales de las familias estudiadas.

<u>Suborden Tyreophora</u> (Fig. 6) formado por las familias Nodosauridae (Fig. 6A) y Anquilosauridae (Fig. 6B): son dinosaurios herbívoros cuadrúpedos que presentaban como protección una compleja armadura formada por placas óseas dérmicas, además de diversas espinas y nódulos. Los anquilosaurios, de unos 5-6 metros de longitud, poseían osteodermos caudales en forma de mazo. Mientras que los nodosaurios de aproximadamente 2,5 metros de longitud, presentaban espinas laterales y ausencia de mazo en la cola (Lucas, 2016; Paul, 2016).



Figura 6. Suborden: Tyreophora. Representación esquelética de una especie prototipo de cada familia: A. Struthiosaurus sp. (Nodosauridae) y B. Anquilosaurus sp. (Anquilosauridae). Imágenes de Scott Hartman.

Tomada de la página web del autor: http://skeletaldrawing.com/

<u>Suborden Neornithischia</u> (Fig. 7): grupo hermano de los tireóforos. Comprende las familias:

Hadrosauridae (Fig. 7A): dinosaurios herbívoros bípedos facultativos, aunque los adultos tendían a caminar sobre sus cuatro patas. Los representantes europeos medían entre 5 metros (*Telmatosaurus transsylvanicus*) y 7 metros de longitud (*Blasisaurus canudoi*) (Dilkes, 2001; Cruzado-Caballero et al; 2010; Dalla, 2009).

Leptoceratopsidae (Fig. 7B): dinosaurios de pequeño tamaño, herbívoros dotados de pico, poseían una prolongación ósea marginal en la parte posterior del cráneo, los representantes europeos de unos 2-4 metros de longitud eran posiblemente endémicos de Suecia (Escudo Báltico) (Lindgren et al., 2007)

Hypsilophodontidae (Fig. 7C): dinosaurios herbívoros u omnívoros, bípedos y de pequeño tamaño en representantes europeos (1-2 metros de longitud) y corredores rápidos (Weishampel et al., 2007).

Iguanodontidae (Fig. 7D): dinosaurios herbívoros, alternaban una locomoción bípeda y cuadrúpeda, de aproximadamente 4-6 metros de longitud en representantes europeos (Lucas, 2016; Weishampel et al., 2007).

Rabdodontidae (Fig. 7E): similares a hipsilofodóntidos, más grandes y robustos, eran dinosaurios herbívoros bípedos, corredores con una cabeza grande dotada de pico, con longitudes de 2-3 metros en representantes europeos (Ősi, 2012).

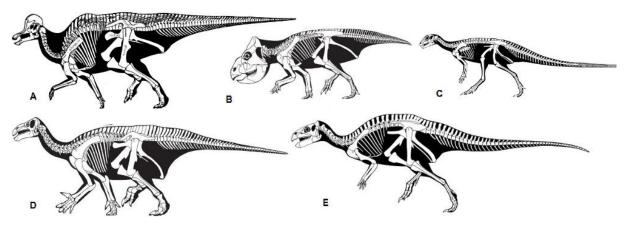


Figura 7. Suborden: Neornithischia. Representación esquelética de una especie prototipo de cada familia:

A. Hadrosauridea. B. Leptoceratopsidae. C. Hysilophodontidae. D. Iguanodontidae. E. Rhabdodontidae.

Imágenes de Scott Hartman. Tomada de la página web del autor: http://skeletaldrawing.com/

<u>Suborden Sauropodomorpha</u> (Fig. 8): Incluye las familias: Nemegtosauridae (Fig. 8A), Saltasauridae y Titanosauridae: todos son titanosaurianos, dinosaurios cuadrúpedos herbívoros de grandes tallas, con cuello especialmente largo, comportamiento gregario y con placas óseas a modo de armadura protectora. La familia Saltasauridae son de menor tamaño, entre 8-10 metros. Mientras que Nemegtosauridae presentan un tamaño intermedio de 15 metros y la familia Titanosauridae de mayor tamaño con hasta 15- 20 metros de longitud (*Lohuecotitan sp*) (Díaz et al., 2016; Paul, 2016; Senter, 2010; Company et al., 2009)

<u>Suborden Theropoda</u> (Fig. 8): son dinosaurios generalmente carnívoros bípedos, donde los más derivados poseían plumas. Los únicos supervivientes de este grupo son las aves modernas (Hendrickx et al., 2015). Incluye las siguientes familias:

Abelisauridae: poseían extremidades anteriores no funcionales y posteriores robustas, y una ornamentación craneana con surcos. Los representantes europeos tenían un tamaño de

entre 2 metros (*Betasuchus bredai*), y hasta 7-9 metros de longitud (*Tarascosaurus sp* de Francia) (Senter, 2010; Barrett & Sanz, 2007)

Megalosauridae (Fig. 8B): dinosaurios carnívoros bípedos, relativamente primitivo, de gran tamaño y hasta 9 metros aproximadamente de longitud (Allain, 2002).

Alvarezsauridae (Fig. 8C): dinosaurios pequeños, insectívoros, bípedos, de aproximadamente 0,5-2,5 metros de longitud. Algunos presentaban plumas (Keiron, 2014).

Coeluridae: dinosaurios bípedos carnívoros predadores de pequeño porte, de unos 2 metros de longitud (Lucas, 2016).

Caenagnathidae: dinosaurios bípedos, de unos 2 metros en longitud, cubiertos de plumas, presentaban pico sin dientes y cuello largo (Farlow & Brett-Surman, 1999; Weishampel et al, 2007; Funston et al., 2015).

Tyrannosauridae: dinosaurios bípedos carnívoros, de 9 metros de longitud aproximadamente, presentaban brazos reducidos y cubiertos de plumas (Bell et al., 2017; Brusatte et al., 2010)

Dromeosauridae (Fig 8D): dinosaurios totalmente cubiertos de plumas, relacionados con las aves. Poseían ojos dirigidos hacia delante. Los representantes europeos eran de unos 1,6 metros (*Pyroraptor sp*), y 2 metros de largo (*Variraptor mechinorum* y *Balaur bondoc*) (Csiki et al., 2010; Weishampel et al., 2006; Paul, 2016; Chiappe & Vargas, 2003).

Troodontidae (Fig. 8E): dinosaurios bípedos predadores, ojos grandes dirigidos hacia delante y poseían cerebros inusualmente grandes. Algunas especies pudieron ser omnívoras o herbívoras. Los troodóntidos poseían extremidades más ágiles y débiles, en comparación con los dromeosáuridos que eran más lentos y fuertes (Fowler et al., 2011; Currie, 1985; Weishampel et al., 2006; Chiappe & Vargas, 2003).

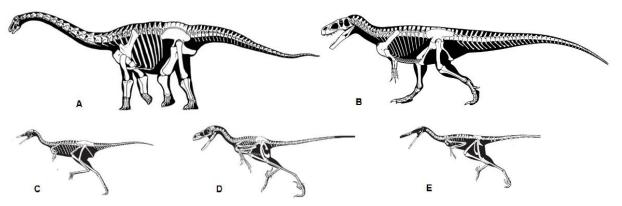


Figura 8. Representación del esqueleto de una especie prototipo representativa de cada familia: Suborden: Sauropodomorpha: A. Nemegtosauridae. Suborden: Theropoda: B. Megalosauridae. C. Alvarezsauridae. D. Dromeosauridae. E. Troodontidae. Imágenes de Scott Hartman. Tomada de la página web del autor: http://skeletaldrawing.com

Resultados

Se han realizado dos tablas resumen del contenido de registros totales por familias y agrupándose su distribución por islas para los periodos: Campaniense (Tabla 1) y Maastrichtiense (Tabla 2). Para ello, se tuvo en cuenta el porcentaje del número de ocurrencias, es decir, el porcentaje de veces que aparece un registro fósil.

La distribución de dinosaurios no avianos europeos se agrupan en las siguientes islas y regiones:

- Isla Ibero-Armoricana: abarca parte de Iberia y de Francia.
- Isla Renina- Bohemia: comprende Bélgica, Países Bajos y norte de Alemania.
- Isla Austroalpina: constituida por Austria y Hungría.
- Isla Adriático- Dinárica: formada por Eslovenia y noreste de Italia.
- Escudo Ucraniano: representada por Ucrania, parte de Polonia y Rumanía, incluida la Cuenca de Transilvania.
- Escudo Fenoescandinavo o Báltico: Finlandia, Suecia y Noruega y Rusia europea.

Yacimientos para cada intervalo temporal.

En el Maastrichtiense, hay un mayor número de registros fósiles y de yacimientos, y al estar mejor documentado, las conclusiones obtenidas son de mayor fiabilidad. En la tabla 1 se muestra la proporción de registros fósiles para cada periodo en los principales países.

Periodos	Oc	Oc%	Oc% Ibero- Armoricana	Oc% Escudo Ucraniano
Campaniense (y datados como Cretácico tardío)	105	19,81%	77,15%	3,81%
Maastrichtiense	425	80,19%	83,53%	11,06%
Total	530	_	-	

Tabla 1. Representa el número de ocurrencias de yacimientos entre diferentes países. Oc: Ocurrencias.

Oc%: porcentaje de ocurrencias.

Estudio de paleobiodiversidad en el Campaniense.

Como se observa en la tabla 2, hay un total de 16 familias para el Campaniense. Los dinosaurios del clado Ornithischia son herbívoros y representan un 46,52% de las ocurrencias,

donde la familia dominante es Rhabdodontidae, con aproximadamente un 26% del total. Los dinosaurios del clado Saurischia compuesto por herbívoros y carnívoros, representan un 53,48% de las ocurrencias por lo que son los dominantes en esta asociación faunística, la familia más numerosa es la Dromaeosauridae con un 19% del total. La fauna global está conformada por un 65,24% de herbívoros y un 34,76% de carnívoros.

CAMPANIENSE

Orden: Ornithischia						
Familias	Islas	O%	Ecología			
Ankylosauridae	Isla Ibero-Armoricana	1,07%	Herbívoro			
Nodosauridae	Isla Ibero-Armoricana, Isla Austroalpina y Escudo Ucraniano	15,51%	Herbívoro			
Hadrosauridae	Isla Ibero-Armoricana	2,14%	Herbívoro			
Hypsilophodontidae	Isla Ibero-Armoricana	0,53%	Herbívoro			
Iguanodontidae	Isla Adriatico- Dinárica	0,53%	Herbívoro			
Leptoceratopsidae	Escudo Fenoescandinavo	1,07%	Herbívoro			
Rhabdodontidae	Isla Austroalpina y Escudo Ucraniano	25,67%	Herbívoro			
Orden: Saurischia						
Familias	Islas	O%	Ecología			
Nemegtosauridae	Isla Ibero-Armoricana	2,67%	Herbívoro			
Saltasauridae	Isla Ibero-Armoricana	7,49%	Herbívoro			
Titanosauridae	Isla Ibero-Armoricana	8,56%	Herbívoro			
Abelisauridae	Isla Ibero-Armoricana	9,09%	Carnívoro			
Alvarezsauridae	Escudo Ucraniano	0,53%	Carnívoro			
Coeluridae	Isla Ibero-Armoricana	1,07%	Carnívoro			
Dromaeosauridae	Isla Ibero-Armoricana, Isla Adriático- Dinárica.	18,72%	Carnívoro			
Megalosauridae	Isla Ibero-Armoricana	0,53%	Carnívoro			

Troodontidae	Isla Ibero-Armoricana, Escudo	4,81%	Carnívoro
	Ucraniano, Isla Adriático- Dinárica.		
		-	

Total

Tabla 2. Familias y su distribución por islas europeas para el Campaniense. O%: porcentaje de número de ocurrencias por familia.

En la tabla 3 se muestran los porcentajes respecto al número de registros fósiles, la mayor proporción es para la Isla Ibero-Armoricana, le sigue Escudo Ucraniano, y en menor medida Isla Autroalpina, Isla Adriático- Dinárica y Escudo Fenoescandinavo.

Porcentaje	Isla Ibero-	Escudo	Isla	Isla Adriático-	Escudo
	armoricana	Ucraniano	Austroalpina	Dinárica	Fenoescandinavo
Ocurrencias	83,42%	7,49%	6,42%	1,60%	1,07%

Tabla 3. Porcentaje por países del conjunto faunístico total representado para cada uno.

A continuación, se representa un diagrama de quesos que nos permite visualizar mejor cómo estaban compuestas las asociaciones faunísticas teniendo en cuenta los porcentajes relativos entre familias (Fig. 9) y un diagrama con las proporciones representadas en países (Fig. 10).

PORCENTAJES POR FAMILIAS

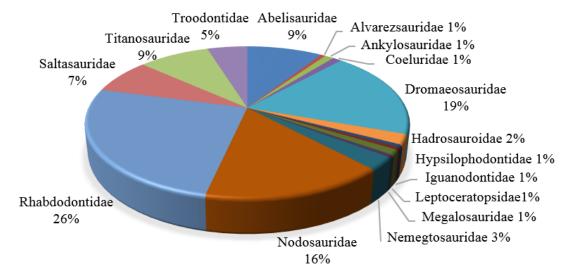


Figura 9. Representación del porcentaje de familias para el Campaniense.

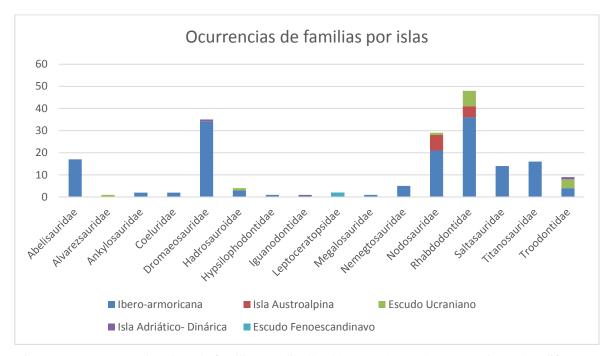


Figura 10. Representación de cada familia y su distribución por número de ocurrencias en los diferentes países para el periodo Campaniense.

Estudio de paleobiodiversidad en el Maastrichtiense.

Como se observa en la tabla 4, hay un total de 18 familias en el Maastrichtiense. Los dinosaurios del clado Ornitischia representan un 53,70% de las ocurrencias, donde la familia dominante es la Rhabdodontidae con aproximadamente un 24% del total. Los dinosaurios del clado Saurischia se corresponden con un 46,30% del total poblacional, y la mayor frecuencia se corresponde con la familia Titanosauridae representado por un 16% del total. Las poblaciones totales representativas de dicho registro fósil estarían compuestas por un 74,07% de herbívoros y un 25,93% de carnívoros.

MAAS		ENSE

Orden: Ornithischia			
Familias	Islas	O%	Ecología
Ankylosauridae	Isla Ibero-Armoricana	1,23%	Herbívoro
Nodosauridae	Isla Ibero-Armoricana, Isla Austroalpina, Escudo Ucraniano	10,49%	Herbívoro

Hadrosauroidae	Isla Ibero-Armoricana, Escudo Ucraniano, Isla de Renina- Bohemia	16,67%	Herbívoro
Hypsilophodontidae	Isla Ibero-Armoricana y Escudo Ucraniano	0,62%	Herbívoro
Iguanodontidae	Isla Ibero-Armoricana e Isla Adriático- Dinárica	0,62%	Herbívoro
Leptoceratopsidae	Escudo Fenoescandinavo	0,62%	Herbívoro
Rhabdodontidae	Isla Ibero-Armoricana, Austroalpina, Escudo Ucraniano	23,46%	Herbívoro
Orden: Saurischia			
Familias	Islas	O%	Ecología
Nemegtosauridae	Isla Ibero-Armoricana y Escudo Ucraniano.	1,85%	Herbívoro
Saltasauridae	Isla Ibero-Armoricana	2,78%	Herbívoro
Titanosauridae	Isla Ibero-Armoricana y Escudo Ucraniano.	15,74%	Herbívoro
Abelisauridae	Isla Ibero-Armoricana	2,47%	Carnívoro
Alvarezsauridae	Escudo Ucraniano	0,62%	Carnívoro
Caenagnathidae	Escudo Ucraniano	0,31%	Carnívoro
Coeluridae	Isla Ibero-Armoricana	1,54%	Carnívoro
Dromaeosauridae	Isla Ibero-Armoricana, Escudo Ucraniano, Isla Adriático- Dinárica.	14,51%	Carnívoro
Megalosauridae	Isla Ibero-Armoricana	0,62%	Carnívoro
Troodontidae	Isla Ibero-Armoricana, Escudo Ucraniano, Isla Adriático- Dinárica.	5,56%	Carnívoro
Tyrannosauridae	Escudo Fenoescandinavo	0,31%	Carnívoro

Total

Tabla 4. Familias y su distribución por islas europeas para el Maastrichtiense. O%: porcentaje de número de ocurrencias por familia.

En la tabla 5 se representa el porcentaje referente al número de registros fósiles, la mayor proporción es para la isla Ibero-Armoricana, le sigue el Escudo Ucraniano, Isla Renina-Bohemia e Isla Austroalpina.

Porcentaje	Isla Ibero- Armoricana	Escudo Ucraniano	Isla Renina-Bohemia	Isla Austroalpina
Ocurrencias	67,29%	22,84%	4,01%	3,70%

Tabla 5. Porcentaje por islas del conjunto faunístico total representado para cada uno.

A continuación, se representa un diagrama de quesos que nos permite visualizar mejor cómo estaban compuestas las asociaciones faunísticas teniendo en cuenta los porcentajes relativos entre familias (Fig. 11) y un diagrama con las proporciones representadas en países (Fig. 12).

PORCENTAJES POR FAMILIA

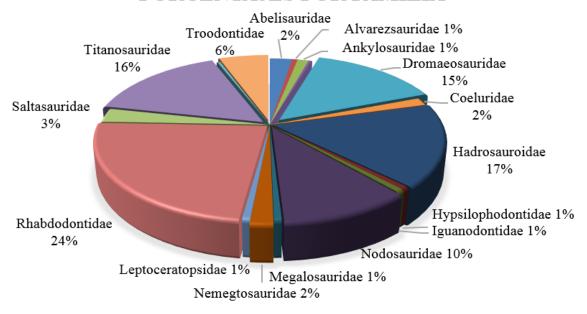


Figura 11. Representación del porcentaje de familias para el Maastrichtiense.

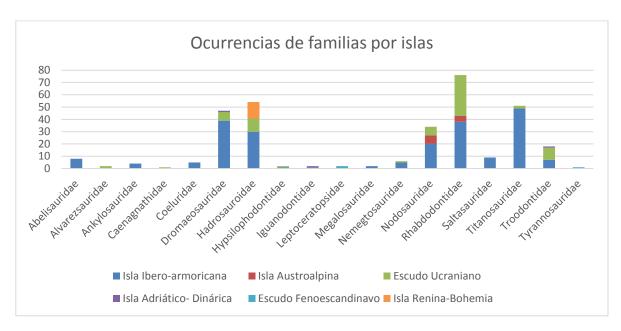


Figura 12. Representación de cada familia y su distribución por número de ocurrencias en las diferentes islas para el periodo Maastrichtiense.

Discusión

Cambios observables entre ambos periodos.

Según la teoría catastrófica la biodiversidad de dinosaurios debió de experimentar un descenso súbito hasta llegar a la extinción en el límite K/Pg, mientras que en la teoría gradualista o multicasual la biodiversidad se va reduciendo de forma progresiva durante un largo periodo de tiempo, por lo tanto, se observaría una reducción en la biodiversidad y el número de registros a medida que nos aproximamos al final del Cretácico.

Con respecto a los datos analizados, los cambios fundamentales, que se han observado son los siguientes:

Hay una mayor proporción de saurisquios que de ornitisquios en el Campaniense, mientras que en el Maastrichtiense estas proporciones se invierten. Estos cambios faunísticos pueden ser debidos a fluctuaciones en el nivel del mar, que durante las regresiones marinas y por periodos limitados pudieron permitir la entrada de nuevas oleadas de dinosaurios, por medio de conexiones de tierra que quedaban emergidas, posibilitando un cambio en las asociaciones faunísticas.

Hay 16 familias en el Campaniense, y 18 familias en el Maastrichtiense, estas 2 nuevas familias: Caenagnathidae y Tyrannosauridae, producen un aumento en la biodiversidad.

En cuanto al Campaniense, en el orden Ornithischia, la familia Rhabdodontidae representa un 26%, siendo este el grupo dominante en este periodo. El principal cambio es un menor registro del 15% en la familia Hadrosauridae, representado por tan sólo un 2%. Nodosauridae está bien representado con un 16%. Mientras que los cambios más importantes en el orden Saurischia son: el menor registro en Titanosauridae, quedando representado por un 9%, mientras que las otras familias están representadas por un mayor registro, con un 19% en Dromaeosauridae, 9% en Abelisauridae, y del 8% en Saltasauridae.

Para el Maastrichtiense, en el orden Ornithischia, Rhabdodontidae queda representado por un 24%, siendo el grupo dominante de este periodo, a pesar de que desciende un 2% respecto al Campaniense. La familia Hadrosauridae está bien representada con un 17% del total de la asociación faunística, y se corresponde con el segundo grupo más numeroso, que aumentó en un 15% respecto al Campaniense, siendo el principal cambio producido entre ambos periodos. Mientras que Nodosauridae disminuye un 5% y conforma el 11% del total. En el orden Saurischia, la familia Titanosauridae aumentó un 7% respecto al Campaniense, quedando

representada por un 16% y Dromaeosauridae disminuuye un 4% respecto al Campaniense conformando el 15% del total. Mientras que Abelisauridae y Saltasauridae se reducen un 6% y un 5% respectivamente, quedando conformados por sólo un 3% de la asociación. Mientras que para el resto de las familias las variaciones son mínimas de menos de un 1%.

En resumen, en los análisis para Europa podemos ver qué en el Campaniense hay una menor proporción de familias las cuales aumentan en número durante el Maastrichtiense lo que significa, lo que significa que no hubo una reducción gradual en el número de familias entre ambos periodos, sino que la diversidad crece hacia el final del Cretácico.

Hipótesis más afín a los datos obtenidos.

Los resultados obtenidos sugieren que la diversidad de los dinosaurios no experimentó ningún descenso gradual notable al final del Cretácico en Europa. Las 16 familias principales de dinosaurios se mantienen relativamente bien representadas para ambos periodos Campaniense y Maastrichtiense, incluso aumentando la biodiversidad en el Maastrichtiense con la inclusión de 2 nuevas familias. Por tanto, el registro fósil parece coincidir con una extinción repentina en el límite K/Pg. Considerando así la Teoría Catastrófica instantánea como la causa más probable de la extinción.

Conclusiones:

- 1. Europa al final del Cretácico estaba conformado por un archipiélago de islas donde la isla Ibero-Armoricana (conformada por parte de España y Francia) y Escudo Ucraniano (Ucrania, parte de Polonia y Rumanía) presentan los mejores registros para Campaniense y Maastrichtiense.
- 2. En el Maastrichtiense hay un mayor número de registros fósiles frente al Campaniense. Estos nos brindan una mejor comprensión de los dinosaurios en este período.
- 3. Hubieron ligeros cambios en la dominancia de las diferentes familias entre los diferentes periodos estudiados. Se observa que los rabdodóntidos serían el grupo dominante, con una mayor proporción para ambos periodos.
- 4. La paleodiversidad no sufrió descenso previo a la extinción del límite K/Pg, y parece mantenerse constante y bien representada durante el Maastrichtiense. Con los datos actuales se sabe que los dinosaurios estuvieron representados hasta unos 400.000 años antes del límite, hasta que los eventos asociados a la extinción, los hiciera desaparecer.
- 5. Según los datos obtenidos en los análisis de este trabajo, se observa un aumento de la diversidad en el Maastrichtiense, por tanto, la teoría catastrófica parece ser la causa más probable de esta extinción en masa.

Conclusions:

- Europe at the end of the Cretaceous period was made up of an archipelago of islands where the Ibero-Armorican island (made up of part of Spain and France) and the Ukrainian Shield (Ukraine, part of Poland and Romania) have the best records for Campanian and Maastrichtian records.
- 2. In the Maastrichtian period there are a greater number of fossil records compared to the Campanian period. These give us a better understanding of the dinosaurs in this period.

- 3. There were slight changes in the dominance of the different families between the different periods studied. It is observed that the rhabdodontids would be the dominant group, with a higher proportion for both periods.
- 4. The paleodiversity did not suffer a decline prior to the extinction of the K / Pg limit, and it seems to remain constant and well represented during the Maastrichtian period. With the current data it is known that dinosaurs were represented until about 400,000 years before the limit, until the events associated with the extinction made them disappear.
- 5. According to the data obtained in the analyses of this work, an increase in diversity is observed in the Maastrichtian period, therefore, the catastrophic theory seems to be the most probable cause of this mass extinction.

Agradecimientos:

Quisiera dar las gracias a mis tutoras: la doctora Penélope Cruzado Caballero y la doctora Carolina Castillo Ruiz por la disposición y ayuda prestada en el trabajo realizado.

Bibliografía

- **Allain, R.** 2002. Discovery of megalosaur (Dinosauria, Theropoda) in the Middle Bathonian of Normandy (France) and its implications for the phylogeny of basal Tetanurae. Journal of Vertebrate Paleontology, 22(3), 548-563.
- Allain, R., & Suberbiola, X. P. 2003. Dinosaurs of France. Comptes Rendus Palevol, 2(1), 27-44.
- Barrett, P., & Sanz, J. L. 2007. Larousse de los dinosaurios: del inicio a la extinción. Larousse.
- Bell, P. R., Campione, N. E., Persons IV, W. S., Currie, P. J., Larson, P. L., Tanke, D. H., & Bakker, R. T. 2017. Tyrannosauroid integument reveals conflicting patterns of gigantism and feather evolution. Biology letters, 13(6), 20170092.
- Brusatte, S. L., Norell, M. A., Carr, T. D., Erickson, G. M., Hutchinson, J. R., Balanoff, A. M., ... & Xu, X. 2010. Tyrannosaur paleobiology: new research on ancient exemplar organisms. Science, 329(5998), 1481-1485.
- **Brusatte, S. L.** 2016. Evolution: How Some Birds Survived When All Other Dinosaurs Died. Current Biology, 26(10), R415-R417.
- **Canudo, J. I.** 2005. Bucardos y meteoritos: la extinción de los dinosaurios. Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza, 7, 183-217.
- Canudo, J. I., Barco, J. L., Caballero, P. C., Bescós, G. C., Omeñaca, J. I. R., & Torres, R. R. 2005. Evidencias de predación de dinosaurios terópodos en el Maastrichtiense superior, Cretácico superior de Arén (Huesca). Lucas Mallada. Revista de Ciencias, (12), 29-58.
- **Canudo, J. I.** 2010. Qué nos enseña la extinción de los dinosaurios sobre la historia de la vida y de la Tierra. Enseñanza de las Ciencias de la Tierra, 18(1), 74-84.
- **Chiappe, L. M., & Vargas, A.** 2003. Emplumando dinosaurios: la transición evolutiva de terópodos a aves. Hornero, 18(1), 1-11.
- Company, J., Pereda Suberbiola, X., & Ruiz-Omeñaca, J. I. 2009. Nuevos restos fósiles del dinosaurio Lirainosaurus (Sauropoda, Titanosauria) en el Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano) de la Península Ibérica. Ameghiniana, 46, 391-405.
- Cruzado-Caballero, P., Pereda Suberbiola, X., Ruiz-Omeñaca, J.I. 2010. Blasisaurus canudoi gen. et sp. nov., a new lambeosaurine dinosaur (Hadrosauridae) from the latest Cretaceous of Arén (Huesca, Spain). Canadian Journal of Earth Sciences, 47, 12, 1507-1517.
- Csiki-Sava, Z., Buffetaut, E., Ősi, 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.
- **Currie, P. J.** 1985. Cranial anatomy of Stenonychosaurus inequalis (Saurischia, Theropoda) and its bearing on the origin of birds. Canadian Journal of Earth Sciences, 22(11), 1643-1658.
- **Dalla Vecchia, F. M.** 2009. Telmatosaurus and the other hadrosauroids of the cretaceous european archipelago. An update. Natura Nascosta, 39, 1-18.
- Díaz, V. D., Mocho, P., Páramo, A., Escaso, F., Marcos-Fernández, F., Sanz, J. L., & Ortega, F. 2016. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Lo Hueco (Cuenca, Spain). Cretaceous Research, 68, 49-60.
- **Dilkes, D. W.** 2001. An ontogenetic perspective on locomotion in the Late Cretaceous dinosaur Maiasaura peeblesorum (Ornithischia: Hadrosauridae). Canadian Journal of Earth Sciences, 38(8), 1205-1227.
- **Elewa, A. M., & Joseph, R.** 2009. The history, origins, and causes of mass extinctions. Journal of Cosmology, 2, 201-220.
- Farlow, J. O., & Brett-Surman, M. K. (Eds.). 1999. The complete dinosaur. Indiana University Press.
- **Fondevilla Moreu, V.** 2017. Registre geològic, paleoambients i successió dels darrers dinosaures del sud-oest europeu.
- **Fowler, D. W., Freedman, E. A., Scannella, J. B., & Kambic, R. E**. 2011. The predatory ecology of Deinonychus and the origin of flapping in birds. PLoS One, 6(12), e28964.
- Funston, G. F., Persons IV, W. S., Bradley, G. J., & Currie, P. J. 2015. New material of the large-bodied caenagnathid Caenagnathus collinsi from the Dinosaur Park Formation of Alberta, Canada. Cretaceous Research, 54, 179-187.
- Haq, B. U. 2014. Cretaceous eustasy revisited. Global and Planetary change, 113, 44-58
- **Hendrickx, C., Hartman, S. A., & Mateus, O.** 2015. An overview of non-avian theropod discoveries and classification. PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology, 12(1).
- **Keiron Pim.** 2014. Dinosaurs: The grand tour. Great Britain as The Bumper Book of Dinosaurs by Square Peg/Random House. The Experiment, LLC.
- **Koch, Carl Fred & Hansen, Thor Arthur.** 2008. Cretaceous Period. Encyclopædia Britannica Online. 23 July 2008 (http://www.britannica.com/EBchecked/topic/142729/Cretaceous-Period).

- **Le Loeuff, J. 2012.** Paleobiogeography and biodiversity of Late Maastrichtian dinosaurs: how many dinosaur species went extinct at the Cretaceous-Tertiary boundary?. Bulletin de la Sociéte Géologique de France, 183(6), 547-559.
- Lindgren, J., Currie, P. J., Siverson, M., Rees, J., CEDERSTRÖM, P., & Lindgren, F. 2007. The first neoceratopsian dinosaur remains from Europe. Palaeontology, 50(4), 929-937.
- **López-Martínez, N.** 2003. La extinción de los dinosaurios y su registro en los Pirineos meridionales. II Jornadas de Paleontología de Dinosaurios y su Entorno., 71-98.
- Lowery, C. M., Bralower, T. J., Owens, J. D., Rodríguez-Tovar, F. J., Jones, H., Smit, J., ... & Morgan, J. V. 2018. Rapid recovery of life at ground zero of the end-Cretaceous mass extinction. Nature, 558(7709), 288.
- Lucas, S. G. 2016. Dinosaurs: the textbook. Columbia University Press.
- McIntyre, S. R., Lineweaver, C. H., Groves, C. P., & Chopra, A. 2017. Global biogeography since Pangaea. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 284(1856), 20170716.
- **Ösi, A., Prondvai, E., Butler, 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.
- **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.
- Paul, G. S. 2016. The Princeton field guide to dinosaurs (Vol. 110). Princeton University Press.
- **Rafferty, J. P.** (Ed.). 2010. The Mesozoic Era: Age of dinosaurs: The geologic history of the earth. Britannica Educational Publishing.
- Senter, P. 2010. Vestigial skeletal structures in dinosaurs. Journal of Zoology, 280(1), 60-71.
- **Twitchett, R. J.** 2006. The palaeoclimatology, palaeoecology and palaeoenvironmental analysis of mass extinction events. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 232(2-4), 190-213.
- Vila B, Galobart A, Canudo JI, Le Loeuff J, Dinares-Turell J, Riera V, Oms O, Tortosa T, Gaete R. 2012. The diversity of sauropod dinosaurs and their first taxonomic succession from the latest Cretaceous of southwestern Europe: clues to demise and extinction. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 350–352: 19–38.
- Weishampel, D. B., Dodson, P., & Osmólska, H. (Eds.). 2007. The dinosauria. University of California Press.