PALADINO: LAS LENGUAS ROMANCES Y LOS DINOSAURIOS

FÉLIX PÉREZ-LORENTE (COORD.)

37 CIENCIAS DE LA TIERRA

IER
Instituto
de Estudios
Riojanos

PALADINO:
LAS LENGUAS ROMANCES Y LOS DINOSAURIOS

FÉLIX PÉREZ-LORENTE (COORD.)

PALADINO:
LAS LENGUAS ROMANCES Y LOS DINOSAURIOS

Gobierno de La Rioja
www.larioja.org

IER
Instituto
de Estudios
Riojanos

Logroño, 2026

Paladino: las Lenguas Romances y los Dinosaurios / Félix Pérez-Lorente (coordinador). – Logroño : Instituto de Estudios Riojanos, 2026. – 472 p. : il. col. ; 28 cm. – (Ciencias de la Tierra ; 37).-D.L. LR 581-2026. – ISBN 978-84-9960-205-9

1. Dinosaurios. 2. Dinosaurios–La Rioja. I. Pérez-Lorente, Félix. II. Instituto de Estudios Riojanos. II. Título. III. Serie.

56

568.19

Reservados todos los derechos. Ni la totalidad ni parte de esta publicación pueden reproducirse, registrarse o transmitirse, por un sistema de recuperación de información, en ninguna forma ni por ningún medio, sea electrónico, mecánico, fotoquímico, magnético o electroóptico, por fotocopia, grabación o cualquier otro, sin permiso previo por escrito de los titulares del copyright.

Primera edición: junio, 2026.

© Félix Pérez-Lorente (Coord.)

© Instituto de Estudios Riojanos, 2026

C/ Portales, 2 - 26001, Logroño, La Rioja

www.larioja.org/ier

© Imagen de cubierta: Imagen modificada a partir del diseño de Demandasaurus de Raúl Martín.

Depósito legal: LR 581-2026

ISBN:978-84-9960-205-9

https://doi.org/10.66737/ier-pub.1

Producción gráfica: Cross Business (Logroño)

Impreso en España. Printed in Spain.

Índice

PRÓLOGOS

9 José Luis Pérez Pastor
Consejero de Cultura, Turismo, Deporte y Juventud de La Rioja

11 Eduardo Fonseca Pedrero
Vicerrector de Política Científica de la Universidad de La Rioja

13 MANIFIESTO

29 Giuseppe Leonardi
Lingue franche, lingue dominanti, lingue per la scienza e la cultura. Da La Rioja, per il mondo
Linguae francae, dominant languages, languages for science and culture. From La Rioja, for the world

45 Ismar De Souza Carvalho, Jaime Joaquim Dias
Distribuição espacial e temporal das pegadas de dinosauria no Brasil: o contexto gondwânico
Spatial and temporal distribution of dinosauria footprints in Brazil: the gondwanic context

77 Dan Alexandru Grigorescu
Dinozaurii şi lumea lor – suport al dezvoltării comunităţilor din "Ţara Haţegului"– Transilvania, România
Dinosaurs and their world – supporting the development of communities in the "Land of Haţeg" – Transylvania, Romania

113 Félix Pérez-Lorente, Luis Otaño, Esperanza García-Ortiz
Evolución del conocimiento sobre huellas de dinosaurio en La Rioja.
Evolution of knowledge about dinosaur footprints in La Rioja

169 Leonardo Salgado
Dinosaurios gigantes de Patagonia
Giant dinosaurs from Patagonia

193 Fidel Torcida Fernández-Baldor, José Ignacio Canudo
Rebbachisauridae de Laurasia
Rebbachisauridae from Laurasia

217 Àngel Galobart
El projecte dinosaures dels Pirineus, un model de divulgació paleontològica d'aplicació més global?
Is the dinosaurs of the Pyrenees project a model of paleontology outreach with more global application?

229 **Luis Otaño, Esperanza García-Ortiz, Félix Pérez-Lorente**
Leyendas y explicaciones no científicas sobre huellas de dinosaurios en La Rioja
Legends and non-scientific explanations about dinosaur footprints in La Rioja

239 **Sandra Aparecida Simionato Tavares, Ismar De Souza Carvalho, Hellen Olympia Da Rocha Tavares. Murilo Da Silva. Renan Cesar Petrasso. Fabiano Vidoi Iori.**
Museu de paleontologia de Monte Alto: pesquisa, preservação e divulgação dos dinossauros da Bacia Bauru, Brasil
Monte Alto paleontology museum: research, preservation and dissemination of the dinosaurs from the Bauru Basin, Brazil

253 **Silvério Domingues Figueiredo, Ismar De Souza Carvalho, Xabier Pereda Suberbiola, Pedro Proença Cunha, Márcia Mendes, Zélia Pereira.** Registo osteológico de dinossauros ornitópodes da Formação De Papo Seco (Cretácico Inferior, Cabo Espichel): estudo preliminar de um novo espécime e o enquadramento micropaleontológico.
Osteological record of ornithopod dinosaurs from the papo seco formation (lower cretaceous, cabo espichel): Preliminary study of a new specimen and its micropaleontological context.

277 **Natanel Jiménez Corredor, Fidel Torcida Fernández-Baldor.** Nuevos restos de dinosaurios ornitópodos del Cretácico Inferior de la Sierra De La Demanda (Burgos), España.
New remains of ornithopod dinosaurs from the Lower Cretaceous of the Sierra De La Demanda (Burgos), Spain.

295 **Fidel Torcida Fernández-Baldor, M. Jáuregui Valmala, Xavier Pereda-Suberbiola, Pedro Huerta, José Ignacio Canudo, José Ignacio.** Nuevos datos sobre Demandasaurus darwini (Sauropoda, Rebbachisauridae).
New data on Demandasaurus darwini (Sauropoda, Rebbachisauridae).

311 **Adrián Páramo.** Estudio de la evolución de la extremidad posterior en titanosauriformes (Dinosauria, Sauropoda) mediante morfometría geométrica 3D.
Study of the evolution of the hind limb in titanosauriforms (Dinosauria, Sauropoda) using 3D geometric morphometrics.

355 **Giuseppe Leonardi.** Bacias fanerozóicas do Brasil e dinossauros cretáceos: esqueletos e rastos.
Fanerozoic basins of Brazil and cretaceous dinosaurs: skeletons and traces.

361 **Esperanza García-Ortiz, Nerea Jiménez Hernández, Pablo Navarro-Lorbés, Adrián Páramo, Félix Pérez-Lorente, Fidel Torcida Fernández-Baldor.** Icnitas ornitópodas muy pequeñas en el afloramiento 5PL de La Era Del Peladillo. La Rioja (España).
Very small ornithopod footprints in the 5PL outcrop of La Era Del Peladillo. La Rioja (Spain).

377 **Esperanza García-Ortiz, Félix Pérez-Lorente.** Caracteres distintivos de la marcha con impresión de cola de dinosaurios. Nuevas rastrilladas en el Cretácico Inferior de La Rioja (España).
Distinctive characteristics of the tail-impressed gait of dinosaurs. New trackways in the Lower Cretaceous of La Rioja (Spain).

395 **Shinobu Ishigaki, Moussa Masrour, Mohamed Boutakiout, Félix Pérez-Lorente.** Nouvelles données et interprétations du site d'Aït Blal (Haut Atlas Central, Maroc).
New data and interpretations from the Aït Blal site (Central High Atlas, Morocco).

431 **Carlos Pascual-Arribas, Moussa Masrour, Mustapha Elabouyi. Félix Pérez-Lorente, Hendrik Klein, Hafid Saber. Jens Nikolaus Lallensack, Gerard Dariusz Gierliński, Abdelouahed Lagnaoui, Mostafa Oukassou, Abdelkbir Hminna, Omar Zafaty,André Charrière.** Empreintes de ptérosaures dans le Crétacée de Mibladen (Midelt, Maroc): Nouvelles données paléoichnologiques.
Cretaceous pterosaur footprints from Mibladen (Midelt, Morocco): New paleoichnological data.

Prólogo

JOSÉ LUIS PÉREZ PASTOR

CONSEJERO DE CULTURA, TURISMO, DEPORTE Y JUVENTUD

GOBIERNO DE LA RIOJA

La Rioja es una tierra de orígenes.

En ella encontramos los orígenes de una lengua que acabaría articulando una parte esencial de la cultura occidental; orígenes de una tradición literaria que ha sabido dialogar con los siglos; y, también, orígenes mucho más antiguos, inscritos en la propia materia de la tierra, en sus estratos, en sus huellas fósiles y en las señales silenciosas que el tiempo dejó grabadas en el paisaje. Hay un gran libro de piedra que sigue esperando que –con método, rigor y precisión– completemos su lectura.

Nuestra Comunidad Autónoma posee una riqueza geológica excepcional Los conjuntos de icnitas de dinosaurios de nuestra comunidad están entre los más importantes del mundo, no solo por el número de muestras que presentan, sino por el extraordinario valor científico que aportan al conocimiento de la morfología e incluso la etiología y comportamiento de estos animales que poblaron la Tierra. En los últimos años, además, estos yacimientos se han visto enriquecidos con hallazgos de restos óseos de gran calidad, que refuerzan la posición de La Rioja como enclave privilegiado para la investigación paleontológica.

Pero La Rioja no es únicamente un territorio donde la ciencia se descubre; es también un lugar donde la ciencia se piensa, se escribe y se comparte. Nuestra comunidad ocupa un lugar singular en la historia reciente de la literatura científica en lengua española gracias a la Universidad de La Rioja, impulsora de Dialnet, el mayor repositorio de producción científica en castellano. Este proyecto ha contribuido de manera decisiva a fortalecer la visibilidad y distribución del conocimiento académico en nuestra lengua y se erige como una muestra de que el compromiso con la ciencia y con la innovación es una de las mejores maneras de proyectar nuestra tierra más allá de sus fronteras.

El volumen que el lector tiene ahora entre sus manos se inscribe plenamente en esa doble vocación: anclar el conocimiento en el territorio y proyectarlo al conjunto de la comunidad científica y cultural. Las lenguas romances y los dinosaurios no es solo una obra colectiva de alto nivel académico; es también el resultado tangible de un esfuerzo compartido por recuperar, actualizar y reivindicar una tradición bibliográfica que ha sido fundamental en la construcción del saber científico en Europa y en América.

Desde el Instituto de Estudios Riojanos, nos sentimos especialmente satisfechos de que este libro constituya la producción escrita de las magníficas jornadas científicas que acompañaron al congreso "Paladino". Aquel encuentro nació con una intención clara y ambiciosa: reflexionar sobre el papel del español y de las lenguas romances en el ámbito de la paleontología, no desde la nostalgia, sino desde la plena conciencia de su vigencia y capacidad expresiva en la ciencia contemporánea.

Los trabajos aquí reunidos abordan cuestiones centrales para la paleontología actual —desde el análisis de yacimientos y registros fósiles hasta la reflexión historiográfica y lingüística— demostrando que las lenguas romances poseen la precisión conceptual, la riqueza terminológica y la flexibilidad discursiva necesarias para seguir siendo vehículos de conocimiento científico riguroso.

Este libro constituye un ejemplo excelente de cómo la investigación de calidad puede ir de la mano de una defensa consciente de nuestro patrimonio lingüístico, sin renunciar a la proyección internacional ni al intercambio académico global.

Desde estas líneas quiero expresar mi más sincera felicitación a las personas que han hecho posible este volumen, así como al Instituto de Estudios Riojanos por su compromiso constante con la difusión del conocimiento. Obras como esta refuerzan la idea de que La Rioja es un espacio donde el pasado se estudia con rigor, el presente se vive con compromiso y el futuro se construye desde la ciencia y desde la cultura.

Prólogo

EDUARDO FONSECA PEDRERO

VICERRECTOR DE POLÍTICA CIENTÍFICA DE LA UNIVERSIDAD DE LA RIOJA

Considero un verdadero honor el encargo de prologar estas actas del congreso *Pala-dino: las lenguas romances y los dinosaurios*. Un congreso que reivindica, con rigor y valentía, la legitimidad científica de publicar en español, portugués, francés, italiano y rumano. Un congreso que demuestra que la paleontología y el español pueden maridar a la perfección, recordándonos que las huellas del pasado también pueden escribirse —y comprenderse— en román paladino.

Les adelanto que seré breve. Intentaré guiarme por el consejo que Alonso Quijano le ofreció al fiel Sancho: «Sé breve en tus razonamientos, que ninguno hay gustoso si es largo». Conozco bien, además, la modestia que exige todo prólogo pues no es más que aquello que se escribe después, se coloca antes y, posiblemente, no se lee ni antes ni después. Lo que sigue no pretende descubrir nada nuevo —pueden perfectamente saltarlo y pasar al texto —. Pero si, aun así, deciden recorrer este paraje, trataré únicamente de dejar asentadas, negro sobre blanco, algunas cuestiones esenciales que se desgranan de este congreso.

Hay quien afirma que la esperanza está en el saber. Y quizá tengan razón, pues la ciencia avanza a veces como un gran saurópodo: firme, paciente y con una memoria profunda del territorio que pisa. Otras veces, lo hace como un pequeño terópodo ágil, capaz de dejar marcas breves pero nítidas sobre un sedimento arcilloso justo antes de que el sol lo endurezca. En ambos casos, su paso queda registrado en forma de huellas: icnitas que, millones de años después, nos permiten reconstruir mundos extinguidos o desvelar comportamientos olvidados. Quizá la esperanza resida precisamente ahí: en saber leer esas marcas, en atrevernos a interpretarlas y, sobre todo, en reconocer que cada avance añade una pisada más al extenso corpus de conocimiento. El saber, luz en la incertidumbre; el saber, herramienta de progreso.

El conocimiento científico no existe sin lenguaje. Para que la ciencia avance son necesarias las lenguas. Y, entre ellas, el español adquiere hoy un valor particular, porque se ha convertido en uno de los principales bienes intangibles de nuestra comunidad, de nuestro país. No es solo un vehículo de comunicación, sino un recurso estratégico que articula saberes, conecta territorios y permite que millones de personas accedan al conocimiento. También las lenguas, al igual que los dinosaurios, dejan rastros: glosas, manuscritos, refranes y voces que sedimentan poco a poco hasta formar un estrato cultural. Las lenguas son, al fin y al cabo, las huellas que deja la humanidad cuando piensa. Sin lenguaje, sencillamente, no hay ciencia posible.

Y es justo aquí, en un rincón de La Rioja, en San Millán de la Cogolla, donde ambos mundos se tocan: allí donde las primeras palabras en romance quedaron anotadas al margen de un códice, muy cerca de donde hoy afloran las huellas de gigantes cretácicos. Un mismo territorio guarda, en estratos distintos, las marcas fósiles del pasado biológico y las improntas tempranas de nuestra lengua.

Digno de mención es que en La Rioja también se asienta Dialnet, el mayor espacio de información científica en español. Dialnet constituye un verdadero ecosistema de conocimiento que articula, preserva y conecta la producción científica en nuestra lengua común. El compromiso de Dialnet —Fundación pública de la Universidad de La Rioja— con la ciencia abierta hace posible que el saber llegue a todas las personas, recordándonos que la ciencia no es un territorio frío ni lejano, sino un espacio cálido y cercano. Ha mantenido —y mantiene— un firme compromiso con la divulgación y la comunicación científicas, fiel a su leitmotiv: el conocimiento solo transforma cuando se comparte. Con ello, se reafirma el valor de la ciencia como un bien común, cuya naturaleza exige que sea accesible, compartida y, ante todo, socialmente útil.

Así como las icnitas conservan la memoria de los dinosaurios, el español preserva la huella viva de nuestro pensamiento, y Dialnet la amplifica, reuniendo y proyectando ese legado científico para que siga avanzando. En cualquier caso, ya sean icnitas, códices o artículos científicos, late la misma vocación: cuidar y proyectar el patrimonio cultural y científico que identifica a nuestra región.

Y es precisamente por esa filosofía por lo que resulta tan necesario que esta magnífica recopilación de trabajos de investigación vea la luz en sus lenguas originales. No es casual. Es una declaración de principios en toda regla. Porque hacerlo no es un gesto meramente formal, sino una forma de fortalecer el acceso abierto al saber en algunas de las lenguas científicas más habladas del mundo; es contribuir a que el conocimiento generado en este congreso pueda ser consultado, citado y reutilizado por la inmensa comunidad de hablantes en lenguas romances. Reivindicar estas en la ciencia no es nostalgia; es defender la pluralidad de miradas con las que exploramos el pasado y afrontamos el futuro.

Sin duda alguna, la tarea futura que nos queda por delante es apasionante. Continuaremos dibujando horizontes de esperanza allí donde otros construyan muros, reconociendo que, si queremos que todo siga como está, es necesario que todo cambie.

Queda dicho.

Manifiesto

Paladino: las lenguas romances y los dinosaurios: una revolución en la ciencia

Durante los días 13 al 16 de mayo de 2025 se ha celebrado el congreso Pala-dino en San Millán de la Cogolla, cuna del idioma español o castellano, para reivindicar el papel de las lenguas romances en la investigación sobre los fósiles directos e indirectos de dinosaurios. Según las tendencias actuales, no es recomendable publicar trabajos de investigación en la diversidad de lenguas maternas. Esta tendencia que presentamos aquí, es general y se aplica no solo a los campos científicos sino también a los educativos y sociales.

Pala-dino es una expresión de nuestro rechazo al menosprecio, generalizado y defendido por parte de nuestros colegas, a las formas plurales de expresión, en este caso las lenguas romances, en la investigación relacionada con los dinosaurios. En consecuencia se castiga su uso, en favor del inglés. Partimos de que es recomendable que haya una lengua común en la que todo el mundo podamos comunicarnos, pero defendemos nuestras lenguas maternas y la posibilidad de que puedan seguir siendo vehículos de expresión en cualquier ámbito, no solo social sino también específicamente científico.

Las lenguas romances son un cauce de expresión cuya validez está demostrada por la cantidad y larga tradición de investigaciones publicadas. Los investigadores reunidos en este congreso queremos apoyar su mantenimiento y evitar su pérdida a favor del monopolio de un solo idioma. Los cauces de expresión romances no son monolíticos, de manera que sirven para expresar con exactitud conceptos y situaciones que la rigidez de un solo idioma los hace difíciles, si no imposibles. En todas las lenguas, sobre todo en las más simples, hay dificultades para expresar algunos matices, de manera que en ellas se acentúan las imprecisiones.

Los investigadores queremos apoyar y defender las lenguas romances como un cauce válido y de interés en la la ciencia porque cada investigador tiene a su alcance la forma de expresión más correcta y concreta con su propio idioma. Los congresistas reconocemos la importancia de su literatura científica, tanto en el pasado como en el presente y hacemos patente nuestra preocupación por la desaparición paulatina de medios de expresión de los estudios científicos en idiomas romances o latinos. En el congreso exponemos trabajos recientes relacionados con restos directos e indirectos de dinosaurios, historia de las aportaciones escritas y de la función de las publicaciones en el pasado y en el futuro y, resaltamos el papel de las lenguas latinas, en el lugar en el que se conservan los escritos más antiguos en lengua castellana (San Millán de la Cogolla).

El criterio establecido de valoración de la investigación y de los investigadores es el de los índices de impacto que se mide con publicaciones en inglés. Este idioma, que es útil como medio de comunicación universal, tiene limitaciones y establece condicionantes. Los escritores eliminamos la concreción y

expresividad de cada una de las lenguas romances con frases que se asemejan a las de los oráculos. Se rehúyen las afirmaciones a favor de las negaciones, se cambia el sentido de las palabras permitiendo la entrada perniciosa de interpretaciones falsas. La variabilidad de las expresiones, la sintaxis e incluso el significado de cada palabra, cambian de una lengua a otra, Las traducciones al inglés de escritos romances se ven con este problema y a la inversa. Indefectiblemente esto conduce a la perversión de las propias lenguas maternas a favor del supuesto lenguaje científico oficial.

Los beneficios científicos de la investigación no son el interés principal de las empresas editoriales. El concepto de calidad en la muestra de los resultados de la investigación, tal y como se emplea, está manejado por empresas que promueven la normalización tanto del proceder investigador como del comunicativo. Esto conduce al abandono de los apoyos al uso de nuestras lenguas por parte de gobiernos, de instituciones y de nosotros mismos.

Hoy, el campo de la investigación en lenguas romances no se considera en su valor. Los siglos en los que la investigación se ha expresado con ellas indica que son válidas en cualquier campo de estudio. Entendemos que es recomendable un idioma universal que sirva de comunicación entre los habitantes del planeta, pero defendemos la pluralidad, en este caso no como hecho patrimonial sino como beneficioso por sus aportaciones.

Se deprecian revistas tradicionales excelentes que dejan de publicarse o que cambian de propietario, título y lengua. Incluso los propios investigadores dejan, y en muchos casos apoyan, que languidezcan las revistas o se venda este patrimonio. Al perderse, no se busca en ellas la información primigenia y no se consideran a los primeros investigadores. El resultado de la investigación, que generalmente sale del dinero público y por lo tanto de acceso libre, pasa a ser objeto de mercado de forma que o se paga por su publicación o se paga por su consumo o por ambas cosas.

Los jurados encargados de la evaluación se evitan trabajo y responsabilidades recurriendo a los índices establecidos que favorecen la homogeneización y los criterios mercantiles, de manera que no es importante la investigación en sí, sino el número de publicaciones en las revistas de impacto. A partir de lo anterior se deduce que un algoritmo, incapaz de discernir entre grupos de investigadores que se auto citan exhaustivamente, sea el responsable de la selección de la calidad de los candidatos

Los firmantes de este documento, basados en nuestro convencimiento de la "*comunicación en román paladino*" consideramos:

- que un idioma universal es recomendable
- que la difusión del conocimiento debe ser lo más adecuada posible
- que los investigadores han de ser conscientes, y tienen que respetar y valorar las referencias sobre el tema de su trabajo en cualquier idioma.

También es nuestra intención sembrar esta propuesta para ver si germina y se recupera la pluralidad en un campo que nos es muy querido: la expresión de nuestros trabajos en lenguas romances con tradición científica y con matices diferentes.

Paladino: les llengües romàniques i els dinosaures: una revolució en la ciencia

Durant els dies 13 al 16 de maig de 2025 s'ha celebrat el congrés Pala-dino a San Millán de la Cogolla, bressol de l'idioma espanyol o castellà, per reivindicar el paper de les llengües romàniques en la investigació sobre els fòssils directes i indirectes de dinosaures. Segons les tendències actuals, no és recomanable publicar feines de recerca en la diversitat de llengües maternes. Aquesta tendència que presentem aquí és general i s'aplica no només als camps científics sinó també als educatius i socials.

Pala-dino és una expressió del nostre rebuig al menyspreu, generalitzat i defensat per part dels nostres col·legues, a les formes plurals d'expressió, en aquest cas les llengües romàniques, en la investigació relacionada amb els dinosaures. En conseqüència se'n castiga l'ús, a favor de l'anglès. Partim que és recomanable que hi hagi una llengua comuna on tothom puguem comunicar-nos, però defensem les nostres llengües maternes i la possibilitat que puguin continuar sent vehicles d'expressió en qualsevol àmbit, no només social sinó també específicament científic.

Les llengües romàniques són una llera d'expressió la validesa de la qual està demostrada per la quantitat i la llarga tradició d'investigacions publicades. Els investigadors reunits en aquest congrés volem donar suport al manteniment i evitar la pèrdua a favor del monopoli d'un sol idioma. Les vies d'expressió romanços no són monolítics, de manera que serveixen per expressar amb exactitud conceptes i situacions que la rigidesa d'un sol idioma els fa difícils, sinó impossibles. En totes les llengües, sobretot en les més simples, hi ha dificultats per expressar alguns matisos, de manera que s'hi accentuen les imprecisions.

Els investigadors volem donar suport i defensar les llengües romàniques com una llera vàlida i d'interès en la ciència perquè cada investigador té al seu abast la forma d'expressió més correcta i concreta amb el seu propi idioma. Els congressistes reconeixem la importància de la seva literatura científica, tant en el passat com en el present i fem palesa la nostra preocupació per la desaparició gradual de mitjans d'expressió dels estudis científics en idiomes romanços o llatins. En el congrés exposem treballs recents relacionats amb restes directes i indirectes de dinosaures, història de les llengües llatines, al lloc on es conserven els escrits més antics en llengua castellana (San Millán de la Cogolla).

El criteri establert de valoració de la investigació i dels investigadors és el dels índexs dimpacte que es mesura amb publicacions en anglès. Aquest idioma, que és útil com a mitjà de comunicació universal, té limitacions i estableix condicionants. Els escriptors eliminem la concreció i expressivitat de cadascuna de les llengües romàniques amb frases que s'assemblen a les dels oracles. Es defugen les afirmacions a favor de les negacions, es canvia el sentit de les paraules permetent l'entrada perniciosa d'interpretacions falses. La variabilitat de les expressions, la sintaxi i fins i tot el significat de cada paraula, canvien d'una llengua a una altra. Indefectiblement això condueix a la perversió de les pròpies llengües maternes a favor del

suposat llenguatge científic oficial.

Els beneficis científics de la investigació no són l'interès principal de les empreses editorials. El concepte de qualitat en la mostra dels resultats de la investigació, tal com es fa servir, està manejat per empreses que promouen la normalització tant del procedir investigador com del comunicatiu. Això condueix a l'abandó dels suports a l'ús de les nostres llengües per part de governs, institucions i nosaltres mateixos.

Avui, el camp de la investigació en llengües romàniques no es considera en el seu valor. Els segles en què la investigació s'hi ha expressat indica que són vàlides en qualsevol camp d'estudi. Entenem que és recomanable un idioma universal que serveixi de comunicació entre els habitants del planeta, però defensem la pluralitat, en aquest cas no com a fet patrimonial sinó com a beneficiós per les seves aportacions.

Es deprecien revistes tradicionals excel·lents que deixen de publicar-se o que canvien de propietari, títol i llengua. Fins i tot els mateixos investigadors deixen, i en molts casos recolzen, que llangueixin les revistes o es vengui aquest patrimoni. En perdre's, no s'hi busca la informació primigènia i no es consideren els primers investigadors. El resultat de la investigació, que generalment surt dels diners públics i per tant d'accés lliure, passa a ser objecte de mercat de manera que o es paga per la publicació o es paga pel consum o per les dues coses. Els jurats responsables de l'avaluació eviten el treball i les responsabilitats recorrent als índexs establerts que afavoreixen l'homogeneïtzació i els criteris comercials, de manera que la investigació en si no és important, sinó el nombre de publicacions en revistes d'impacte. A partir de les qüestions anteriors, es desprèn que un algorisme, incapaç de distingir entre grups d'investigadors que, per si mateixos, s'encarreguen de seleccionar la qualitat dels candidats

Els signants d'aquest document, basats en la nostra convicció de la "*comunicació a Román Paladino*", considerem ::

- que un llenguatge universal sigui rehrabable
- que la difusió del coneixement ha de ser el més adequada possible
- que els investigadors han de ser conscients i han de respectar i valorar les referències sobre el tema del seu treball en qualsevol idioma.

Expressem que es recomana un llenguatge universal

També és la nostra intenció de sembrar aquesta proposta de veure si germa i la pluralitat es recupera en un camp molt estimat per a nosaltres: l'expressió del nostre treball en llengües romàntiques amb tradició científica i amb matisos diferents.

Paladino: langues romanes et dinosaures: une révolution scientifique

Du 13 au 16 mai 2025, le congrès Pala-dino s'est tenu à San Millán de la Cogolla, berceau de la langue espagnole, afin de défendre le rôle des langues romanes dans la recherche sur les fossiles directs et indirects de dinosaures. Selon la tendance actuelle, il n'est pas conseillé de publier les articles de recherche dans la diversité des langues maternelles. Cette tendance, que nous présentons ici, est générale et s'applique non seulement aux domaines scientifiques, mais aussi aux domaines éducatifs et sociaux.

Pala-dino est l'expression de notre rejet du dédain largement répandu, et souvent défendu, par nos collègues à l'égard des formes d'expression plurielles, en l'occurrence les langues romanes, dans la recherche liée aux dinosaures. Par conséquent, leur utilisation est pénalisée au profit de l'anglais. Nous pensons qu'il est souhaitable de disposer d'une langue commune permettant à tous de communiquer, mais nous défendons également nos langues maternelles et leur capacité à continuer d'être des vecteurs d'expression dans tous les domaines, non seulement sociaux, mais aussi, et plus spécifiquement, scientifiques.

Les langues romanes constituent un canal d'expression dont la validité est attestée par la quantité et la longue tradition de recherches publiées. Les chercheurs réunis lors de cette conférence souhaitent soutenir leur maintien et prévenir leur disparition au profit du monopole d'une seule langue. Les langues romanes ne sont pas monolithiques ; elles permettent ainsi d'exprimer avec précision des concepts et des situations que la rigidité d'une langue unique rend difficiles, voire impossibles à formuler. Dans toutes les langues, en particulier dans les plus simplifiées, certaines nuances sont difficiles à exprimer, ce qui tend à accentuer les inexactitudes.

Nous, chercheurs, souhaitons soutenir et défendre les langues romanes comme des canaux valables et pertinents pour la science, car chaque chercheur a accès, dans sa propre langue, à la forme d'expression la plus juste et la plus précise. À cette fin, les participants à la conférence reconnaissent l'importance de leur littérature scientifique, passée comme présente, et expriment leur inquiétude face à la disparition progressive des moyens d'expression des études scientifiques en langues romanes ou latines. Dans le cadre du thème de la conférence, nous avons présenté des travaux récents portant sur les restes directs et indirects de dinosaures, l'histoire des contributions écrites, ainsi que le rôle des publications passées et futures. Nous avons également souligné le rôle des langues latines dans le lieu où sont conservées les plus anciennes œuvres écrites en espagnol, à San Millán de la Cogolla.

Le critère actuellement établi pour évaluer la recherche et les chercheurs est le facteur d'impact, mesuré principalement à partir de publications en anglais. Cette langue, utile comme moyen de communication universel, présente toutefois des limites et impose certaines contraintes. En tant qu'auteurs, nous tendons alors à éliminer le caractère concret et expressif de chacune des langues romanes au profit de formulations standardisées, parfois proches d'énoncés oraculaires. Les affirmations sont évitées au profit de négations,

le sens des mots se trouve modifié, favorisant l'introduction pernicieuse de fausses interprétations.La variabilité des expressions, de la syntaxe et même du sens des mots diffère d'une langue à l'autre. Les traductions en anglais de textes issus des langues romanes, et inversement, sont confrontées à ces difficultés. Cela conduit inévitablement à une altération, voire à une perversion, de la langue maternelle au profit d'une langue scientifique supposée officielle.

Les bénéfices scientifiques de la recherche ne constituent pas l'intérêt premier des maisons d'édition. Le concept de qualité appliqué aux résultats de la recherche, tel qu'il est actuellement défini, est géré par des entreprises qui favorisent la normalisation des procédures de recherche et de communication. Cette situation conduit à l'abandon progressif du soutien à l'usage de nos langues, tant par les gouvernements et les institutions que par nous-mêmes.

Aujourd'hui, la recherche menée en langues romanes n'est pas pleinement reconnue. Pourtant, des siècles de travaux démontrent que ces langues sont valables dans tous les domaines d'étude. Nous reconnaissons qu'une langue universelle servant de moyen de communication entre les habitants de la planète est souhaitable ; toutefois, nous défendons la pluralité linguistique, non comme un simple héritage, mais comme un véritable atout en raison de ses contributions.

Les revues traditionnelles de grande qualité sont dépréciées lorsqu'elles cessent d'être publiées ou lorsqu'elles changent de propriétaire, de titre ou de langue. Les chercheurs eux-mêmes les abandonnent et, dans de nombreux cas, soutiennent indirectement des revues qui dépérissent ou cèdent cet héritage. Lorsqu'elles disparaissent, on n'y recherche plus l'information originale et l'on ne tient pas compte des travaux des premiers chercheurs. Les résultats de la recherche, généralement issus de fonds publics et donc destinés à être librement accessibles, se retrouvent soumis aux logiques du marché : soit l'on paie pour leur publication, soit l'on paie pour leur consultation, soit les deux à la fois.

Les jurys d'évaluations scientifiques évitent souvent le travail et les responsabilités qu'elle implique en se reposant sur des indicateurs établis, lesquels favorisent l'homogénéisation et des critères commerciaux. Ainsi, ce n'est plus la recherche elle-même qui importe, mais le nombre de publications dans des revues à fort impact. Il en découle qu'un algorithme, incapable de distinguer des groupes de chercheurs qui s'auto-citent, se retrouve responsable de la sélection et de l'évaluation de la qualité des candidats.

Les signataires de ce document, fondant leur position sur la conviction de la «*communication dans Paladino roman*», considèrent :

- qu'une langue universelle est recommandée;
- que la diffusion des connaissances doit être aussi appropriée et fidèle que possible;
- que les chercheurs doivent être conscients de l'importance des références liées à leur sujet de recherche et doivent les respecter et les valoriser, quelle que soit la langue dans laquelle elles sont rédigées.

Nous avons également l'intention de semer cette proposition afin de voir si elle peut germer et permettre la reconquête de la pluralité dans un domaine qui nous est particulièrement cher : l'expression de notre travail dans des langues romanes dotées d'une tradition scientifique et riches de nuances diverses.

Paladino: lingue romanze e dinosauri: una rivoluzione nella scienza

Dal 13 al 16 maggio 2025 si è tenuta a San Millán de la Cogolla, culla della lingua spagnola, la conferenza Pala-dino, per rivendicare il ruolo delle lingue romanze nella ricerca sui fossili di dinosauro. Il Paladino è un'espressione del nostro rifiuto della diffusa tendenza a sminuire le forme di espressione plurali, in questo caso le lingue romanze, nella ricerca paleontologica sui dinosauri. Crediamo che sia consigliabile avere un linguaggio comune, in cui tutti possano comunicare, ma difendiamo le nostre lingue native e la possibilità che esse continuino a essere veicoli di espressione in qualsiasi campo, non solo sociale, ma anche scientifico.

Paladino esprime il nostro rifiuto della tendenza diffusa, sostenuta dai nostri colleghi, a denigrare le forme di espressione plurali, in questo caso le lingue romanze, nella ricerca paleontologica sui dinosauri. Questa tendenza penalizza l'uso di lingue native che tendono a venir adattate ai limiti della lingua inglese. Crediamo che sia auspicabile avere una lingua comune in cui tutti possano comunicare, ma difendiamo le nostre lingue native e la possibilità che possano continuare a essere veicoli di espressione in qualsiasi campo, non solo sociale ma anche specificamente scientifico.

Le lingue romanze sono un canale di espressione la cui validità è dimostrata dalla quantità, dalla qualità e dalla lunga tradizione delle ricerche pubblicate. I ricercatori riuniti in questa conferenza sostengono il loro utilizzo per prevenire la perdita di questo patrimonio culturale. Le lingue romanze non sono monolitiche, quindi servono ad esprimere in modo più accurato concetti e situazioni difficili, se non impossibili, in un'unica lingua. Tutte le lingue hanno difficoltà a esprimere le sfumature, quindi le imprecisioni sono accentuate.

I partecipanti sostengono e difendono le lingue romanze come un canale valido e interessante per la scienza, in quanto ogni ricercatore ha accesso alla forma di espressione più corretta e concreta nella propria lingua. I partecipanti al congresso riconoscono l'importanza della loro letteratura scientifica, sia passata che presente, ed esprimono la loro preoccupazione per la graduale scomparsa dei mezzi di espressione degli studi scientifici in lingua romanza o neolatina.

Attualmente, il criterio stabilito per valutare la ricerca e i ricercatori è l'impact factor, misurato principalmente dalle pubblicazioni in inglese. Questa lingua è molto utile come mezzo di comunicazione universale, ma elimina la concretezza e l'espressività di ciascuna delle lingue romanze. Le affermazioni vengono modificate a favore delle negazioni, il significato delle parole viene cambiato, permettendo l'ingresso pernicioso di false interpretazioni. Le traduzioni inglesi degli scritti in lingue romanze affrontano questo problema, e viceversa. Data la variabilità delle espressioni in qualsiasi lingua, il significato e la sintassi cambiano in modo tale da alterare i significati delle parole, così come il significato delle frasi. Immancabilmente questo porta alla perversione delle proprie lingue madri a favore della presunta lingua scientifica ufficiale.

Oggi, la ricerca redatta nelle lingue romanze non è considerata nella sua pienezza. I secoli di ricerca, in cui queste lingue sono state utilizzate, indicano che esse sono valide in qualsiasi campo di studio. Intendiamo che un unico linguaggio che funga da comunicazione globale sia auspicabile, ma difendiamo la pluralità, in questo caso non come un patrimonio, ma come un beneficio per i suoi contributi. I giurati revisori impegnati nella valutazione evitano lavoro e responsabilità ricorrenti negli indici di impatto stabiliti a favore dell'omogeneizzazione e del criterio mercantile, in modo che non sia importante l'indagine in sé, bensì il numero di pubblicazioni nelle riviste commerciali. Da quanto precede detto sopra, si deduce che un algoritmo incapace di discernere tra gruppi di ricercatori che si autocitano in modo esaustivo è responsabile della selezione della qualità dei candidati.

Ci sono ottime riviste tradizionali che smettono di pubblicare o cambiano proprietà, titolo e lingua, portando all'allontanamento dei ricercatori con la conseguente alienazione di questo patrimonio. Il risultato della ricerca, che di solito è pagato con denaro pubblico ed è quindi gratuito, diventa oggetto di mercato, in unaforma pagata con la sua pubblicazione o con il suo consumo, o con entrambi.

I firmatari di questo documento, in base al nostro convegno, dichiarano che:

- si raccomanda un linguaggio di uso scientifico universale;
- la diffusione della conoscenza deve essere la più ampia possibile;
- il ricercatore deve conoscere, rispettare e valorizzare i riferimenti bibliografici pregressi sull'argomento del proprio lavoro in qualsiasi lingua;
- Gli indici di impatto bibliometrici non possono essere considerati strettamente validi come criterio di qualità, poiché un algoritmo non è in grado di discernerli.

Paladino: línguas românicas e dinossauros: uma revolução na ciência

De 13 a 16 de maio de 2025 realizou-se a conferência Pala-dino em San Millán de la Cogolla, berço da língua espanhola, para reivindicar o papel das línguas românicas na investigação sobre os fósseis de dinossauros. De acordo com as tendências atuais, tal como acontece noutras línguas, os artigos de investigação não podem ser publicados na diversidade das línguas nativas da maioria dos investigadores. Esta tendência, apresentada por um grupo de investigadores de dinossauros, é geral e aplica-se não só aos campos científicos, mas também aos campos educativo e social.

Pala-dino é uma expressão da nossa rejeição da tendência generalizada em menosprezar as formas plurais de expressão, neste caso as línguas românicas, na investigação paleontológica sobre os dinossauros. Esta tendência penaliza o uso de línguas nativas ajustadas às limitações do idioma inglês. Acreditamos que é aconselhável ter um idioma comum, no qual todos possam se comunicar, mas defendemos as nossas línguas nativas e a possibilidade de continuarem a ser veículos de expressão em qualquer campo, não só social, mas também científico.

As línguas românicas são um canal de expressão cuja validade é demonstrada pela quantidade e longa tradição de investigação publicada . Os investigadores reunidos nesta conferência desejam apoiar su uso e evitar que se perca, em favor do monopólio de um só idioma. As línguas românicas não são monolíticas, pelo que servem para exprimir com maior precisão conceitos e situações que são difíceis, senão impossíveis, num só idioma. Todos os idiomas, especialmente os mais simples, têm dificuldade em expressar nuances, pelo que as imprecisões são acentuadas.

Os conferenciantes desejam apoiar e defender las línguas românicas como um canal válido e interessante para a ciência, pois cada investigador tem acesso à forma mais correta e concreta de expressão em seu próprio idioma. Os participantes do congresso reconhecem a importância da sua literatura científica, tanto passada como presente, e manifestam a sua preocupação com o desaparecimento gradual dos meios de expressão dos estudos científicos em línguas românicas ou latinas. No congresso, apresentaremos trabalhos recentes relacionados com os restosfósseis de dinossauros, a história das contribuições escritas e o papel das publicações no passado e no futuro. Destacaremos o papel das línguas latinas no local onde se conservam as obras escritas mais antigas em língua espanhola (San Millán de la Cogolla).

O critério estabelecido para avaliar a investigação e os investigadores é o fator de impacto, medido pelas publicações em língua inglesa. Este idioma, que é útil como meio universal de comunicação, tem limitações e restrições idiomáticas. Eliminamos a concretude e expressividade de cada uma das línguas românicas com frases semelhantes às dos oráculos, se modificam as afirmações a favor das negações, se muda o sentido das palavras permitindo a entrada perniciosa de falsas interpretações. As traduções para inglês de escritos românicos enfrentam este problema,

e vice-versa. Dada a variabilidade das expressões em qualquer língua, o significado das palavras e a sintaxe mudam de tal forma que a acepção das palavras são alteradas, assim como o significado das frases. Indefectivelmente isto conduz à perversão das próprias línguas maternas em favor da suposta língua científica oficial.

Los beneficios científicos de la investigación no son el interés principal de las empresas editoriales. O conceito de qualidade na amostragem de resultados de investigação, tal como é utilizado, é manipulado pelas empreesas que promueven la a uniformização das práticas de investigação e comunicação. Isto conduz ao abandono do apoio ao uso das nossas línguas maternas por parte dos governos, das instituições e de nós próprios.

Hoje, o campo da investigação em línguas românicas não é considerado na sua plenitude. Os séculos de investigação nestes idiomas indicam que são válidas em qualquer campo de estudo. Entendemos que é desejável uma língua universal que sirva de comunicação entre os habitantes do planeta, mas defendemos a pluralidade, neste caso não como patrimônio, mas como benefício pelos seus contributos.

São depreciadas revistas tradicionais excelentes que param de publicar ou mudar de propriedade, título e idioma. Até os próprios pesquisadores saem e, em muitos casos, apoiam, para definhar as revistas ou essa herança é vendida. Quando a informação primordial não é procurada neles e os primeiros pesquisadores não são considerados. O resultado da investigação, que geralmente é pago pelo dinheiro público e, portanto, de acesso gratuito, torna -se objeto do mercado de uma maneira paga por sua publicação ou é paga por seu consumo ou por ambos.

Os jurados encarregados da avaliação evitam trabalho e responsabilidades recorrentes aos índices de impacto definidos em favor da homogeneização e do critério mercantil, de maneira que não é importante a investigação em si, mas o número de publicações nas revistas comerciais. Do anterior deduz-se que um algoritmo incapaz de discernir entre grupos de investigadores que se autocita exaustivamente é responsável pela seleção da qualidade dos candidatos

Os signatários deste documento, com base em nossa convenção consideram que:

- um idioma de uso científico universal é recomendável;
- a difusão do conhecimento deve ser a mais ampla possível;
- o investigador tem de ser consciente, respeitar e valorizar as referências bibliográficas prévias sobre o tema do seu trabalho em qualquer idioma.

É também nossa intenção que através desta proposta germine e se recupere a pluralidade num campo que nos é muito querido: a expressão dos nossos trabalhos em línguas romances com tradição científica e com matizes distintos.

Paladino: limbi romane și dinozauri: o revoluție în știință

În zilele 13-16 mai 2025, Congresul Pala-Dino a avut loc la San Millán de la Cogolla, leagănul limbii spaniole sau spaniole, pentru a revendica rolul limbilor romanice în cercetarea privind fosilele directe și indirecte ale dinozaurilor. Conform tendințelor actuale, nu este recomandabil să se publice lucrări de cercetare în diversitatea limbilor materne. Această tendință pe care o prezentăm aici este generală și se aplică nu numai domeniilor științifice, ci și educației și sociale.

Pala-Dino este o expresie a respingerii noastre de dispreț, generalizată și apărată de colegii noștri, de formele de exprimare plural, în acest caz limbile romantice, în cercetarea legată de dinozauri. În consecință, utilizarea sa este pedepsită, în favoarea limbii engleze. Începem că este recomandat să existe un limbaj comun în care toată lumea poate comunica, dar ne apărăm limbile materne și posibilitatea ca aceștia să poată continua să fie vehicule de exprimare în orice domeniu, nu numai social, ci și în mod specific științific.

Limbile romantice sunt un canal de expresie a cărui validitate este demonstrată de cantitatea și tradiția îndelungată a cercetării publicate. Cercetătorii adunați în acest Congres vor să -și susțină întreținerea și să evite pierderea lor în favoarea monopolului limbii unice. Canalele de expresie romantică nu sunt monolitice, așa că servesc la exprimarea conceptelor și situațiilor conform cărora rigiditatea unui limbaj le face dificile, dacă nu chiar imposibile. În toate limbile, în special în cele mai simple, există dificultăți în exprimarea unor nuanțe, astfel încât inexactitățile sunt accentuate.

Cercetătorii doresc să sprijine și să apere limbajele romantice ca un valabil și un interes pentru știință, deoarece fiecare cercetător are la îndemână cea mai corectă și concretă formă de exprimare cu propriul limbaj. Congresmenii recunosc importanța literaturii lor științifice, atât în trecut, cât și în prezent și ne preocupă îngrijorarea cu privire la dispariția treptată a mijloacelor de exprimare a studiilor științifice în romanțe sau limbi latine. În Congresul expunem lucrări recente legate de resturile de dinozaur direct și indirect, istoria contribuțiilor scrise și funcția publicațiilor în trecut și în viitor și în viitor și în viitor. Latine, în locul în care cele mai vechi scrieri sunt păstrate în limba castiliană (San Millán de la Cogolla).

Criteriile stabilite pentru evaluarea cercetării și a cercetătorilor sunt cele ale indicilor de impact măsurați cu publicații în engleză. Acest limbaj, care este util ca mijloc de comunicare universală, are limitări și stabilește condiții. Scriitorii elimină concreția și expresivitatea fiecăreia dintre limbile romantice cu fraze care seamănă cu cele ale oracolelor. Revendicările în favoarea refuzurilor sunt timide, sensul cuvintelor este schimbat permițând intrarea pernicioasă a interpretărilor false. Variabilitatea expresiilor, sintaxa și chiar sensul fiecărui cuvânt schimbă de la o limbă la alta, traducerile în engleză ale scrierilor romantice sunt văzute cu această

problemă și invers. În mod inaptut, acest lucru duce la perversiunea limbilor materne în sine în favoarea presupusului limbaj științific oficial.

Beneficiile științifice ale cercetării nu sunt principalul interes al companiilor de publicare. Conceptul de calitate în eșantionul rezultatelor cercetării, așa cum este utilizat, este gestionat de companii care promovează normalizarea atât a cercetării, cât și a procedurii comunicative. Acest lucru duce la abandonarea sprijinului pentru utilizarea limbilor noastre de către guverne, instituții și noi înșine.

Astăzi, domeniul cercetării în limbile romantice nu este luat în considerare în valoarea sa. Secolele în care ancheta a fost exprimată cu acestea indică faptul că sunt valabile în orice domeniu de studiu. Înțelegem că este recomandat un limbaj universal care servește ca o comunicare între locuitorii planetei, dar apărăm pluralitatea, în acest caz nu ca un fapt patrimonial, ci la fel de benefic pentru contribuțiile sale.

Revistele tradiționale excelente sunt depreciate care încetează să publice sau să schimbe proprietatea, titlul și limba. Chiar și cercetătorii înșiși pleacă și, în multe cazuri, sprijin, pentru a lansa revistele sau această patrimoniu este vândută. Când informațiile primare nu sunt căutate în ele și primii cercetători nu sunt luați în considerare. Rezultatul anchetei, care, în general, iese din bani publici și, prin urmare, acces gratuit, devine obiectul pieței într -un mod care este plătit pentru publicarea sa sau este plătit pentru consumul său sau pentru ambele.

Jurații responsabili de evaluare evită munca și responsabilitățile prin recurgerea la indicii stabiliți care favorizează omogenizarea și criteriile comerciale, astfel încât cercetarea în sine nu este importantă, ci numărul de publicații în revistele de impact. Din cele de mai sus, rezultă că un algoritm, incapabil să discerne între grupuri de cercetători care se autodeclamă, este responsabil pentru selectarea calității candidaților

Semnatarii acestui document, bazați pe convingerea noastră despre „comunicarea în Román Paladino" pe care o considerăm:

- că un limbaj universal este re -respectiv și asta
- că diseminarea cunoașterii trebuie să fie cât mai adecvată
- Că cercetătorii trebuie să fie conștienți și trebuie să respecte și să valorizeze referințele pe tema muncii lor în orice limbă.

De asemenea, este intenția noastră să semănăm această propunere de a vedea dacă germinează și pluralitatea este recuperată într -un domeniu care ne este foarte drag: expresia lucrării noastre în limbi romantice cu tradiție științifică și cu nuanțe diferite.

Artículos

Lingue franche, lingue dominanti, lingue per la scienza e la cultura. da La Rioja, per il mondo

GIUSEPPE LEONARDI[1,2]

RIASSUNTO

Questa conferenza analizza l'importanza della lingua nella comunicazione scientifica e culturale e il ruolo delle lingue romanze o neolatine. Mostra il vantaggio di conoscere le lingue in cui ogni persona deve relazionarsi e tra queste spiccano le lingue franche per facilitare la comunicazione tra persone di madrelingua diversa. Viene analizzato il posto delle lingue romanze tra quelle attualmente utilizzate, le lingue artificiali, e la loro dipendenza dagli ambiti geografico, scientifico ed economico. Infine, il documento difende le lingue romanze dalla politica di esclusione inerente all'espansione di altre lingue.

Parole Chiave – *Lingue e scienza, lingue franche, comunicazione, lingua comune, lingue romanze o neolatine*

This lecture analyses the importance of language in scientific and cultural communication and the role of Romance languages. It highlights the advantage of knowing the languages in which each person must interact, particularly common languages, which facilitate communication between people with different mother tongues. It analyses the place of Romance languages among those currently in use, artificial languages, and their dependence on geographical, scientific and economic contexts. Finally, the document defends Romance languages against the policy of exclusion inherent in the expansion of other languages.

Key words – *Language and science, lingua franca, communication, common language, Romance or Neo-Latin languages*

[1] Istituto Cavanis, Dorsoduro 898, 30123, Venezia, VE, Italia. leonardigiuseppe879@gmail.com

[2] Universidade Federal do Rio de Janeiro, CCMN, Instituto de Geociências - Departamento de Geologia, Cidade Universitária, Ilha do Fundão, 21949-900 Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.1

1. INTRODUZIONE

Per viaggiare bene nel mondo, occorre conoscere le lingue: quante più lingue si conoscono meglio si comunica. Dato però che le lingue del mondo sono molte (si calcola che siano circa 7.000, più infiniti dialetti), occorrono lingue con le quali ci si possa intendere, capire. Per uno scienziato, soprattutto per uno che voglia essere, per esempio, come nel mio caso, un paleontologo esploratore, che lavora sul campo, dove altri non sono ancora arrivati, occorre la lingua opportuna per viaggiare, per lavorare con le persone del posto, e soprattutto per comunicare agli altri, colleghi e altri, le scoperte effettuate.

Io, italiano di Venezia, la lingua italiana l'ho imparata a scuola. A casa si parlava Veneziano, molto diverso: lingua romanza più che dialetto italiano. Al Pontificio Istituto Biblico, per la licenza e poi lo sperato dottorato in Sacra Scrittura, sono diventato esperto di una dozzina di lingue semitiche occidentali, antiche e attuali (Leonardi, 1968). Nella mia prima spedizione paleontologica sulle Ande (in Bolivia, nel 1980) ho imparato con sorpresa e delusione, dopo giorni di viaggio a piedi in montagna, che su quei monti, in zona allora priva di scuole o quasi (e anche di strade asfaltate e di ponti sui fiumi), non serviva lo spagnolo. Al ritorno dalla spedizione abortita, ho dovuto farmi un corso di sei mesi di lingua Quechua, e poi organizzare un'altra spedizione (e altre in seguito), per poter lavorare e vivere accampato a Toro-Toro sulle Ande (Leonardi, 1984; Leonardi e Peredo, 1985). Ricordo quando, seduto attorno al fuoco con i 35 uomini che avevo contrattato per ripulire il terreno e per i necessari scavi per diseppellire le superfici rocciose portatrici di splendide piste fossili, leggevo le mie poesie in Quechua, e un bambino della scuola primaria le traduceva in castigliano, perché io capissi che gli altri, purtroppo illetterati, le potevano intendere e apprezzare.

Ho vissuto in seguito, dopo 17 anni in Brasile, nove anni nella Repubblica Democratica del Congo, a Kinshasa. Parlavo bene francese, all'arrivo, e molto meglio alla partenza (con inflessioni belghe, naturalmente); ma per parlare veramente con la gente ho dovuto parlare Lingala e anche Kikongo.

2. LE LINGUE FRANCHE ANTICHE

Per viaggiare, lavorare, vivere all'estero, servono molto le lingue franche, ossia lingue artificiali, miste, costruite nella vita pratica per comprendersi tra popoli confinanti ma di lingua diversa. Il termine "[lingua] franca" deriva dall'etimo arabo "ifranǰ": questo termine descrive una lingua veicolare su base italiana, una 'lingua di mediazione' romanzo/araba e di emergenza nelle città portuali del mediterraneo e particolarmente del Nordafrica e Palestina, che si usava nel medio evo tra mercanti, soldati, prigionieri, nel caso anche diplomatici, per capirsi e trattare. Il termine "*ifranǰ*" poi voleva dire "Franco" o "Francese" ed era cominciato a esistere, nel senso più ampio di "Occidentale, europeo", dal tempo delle invasioni crociate degli europei in Palestina, Siria e in Africa del Nord. I francesi erano i più numerosi tra i crociati, e da questo venne la generalizzazione di chiamare i crociati "*ifranǰ*", cioè "i frengi", ossia i franchi o francesi (Minervini, 2006).

Anche il Quechua, che si parla sulle Ande dal sud dell'Ecuador fino al nord dell'Argentina e del Chile, non è una lingua naturale ma una lingua franca. Così in Congo il Lingala, che è una lingua a base Bangala, che si è sparsa dal nord per tutto il corso del fiume Congo e poi è divenuta la lingua della polizia fluviale e dell'esercito congolese, per poi divenire una delle lingue nazionali più parlate nella capitale e in parte notevole del paese.

Anche il mondo della scienza, in tutti i suoi campi, anche nella Paleontologia, ha bisogno di una "lingua franca" per scrivere, comunicare i risultati delle ricerche, per discuterne.

Le principali lingue franche e lingue internazionali del passato usate come tali, nel mondo attorno al Mediterraneo, sono state per esempio la lingua delle tavolette di terracotta dell'archivio egiziano scoperto tra le rovine dell'antica città di Akhenaton, capitale del regno, nel secolo XVIII chiamata erroneamente Amarna (o anche Tell el Amarna), situata nel medio corso del Nilo; il grande impero egizio, almeno nel secolo XIV a.C., al tempo del faraone Akhenaton (regnante dal ~1351 - ~1333 a.C.), si serviva per la corrispondenza diplomatica non della sua propria lingua e dei suoi geroglifici, ma di quella che era la lingua internazionale dell'epoca, cioè l'accadico (e particolarmente l'accadico nella forma babilonese; una lingua cuneiforme, non alfabetica).

Dopo le conquiste di Alessandro il Grande (vissuto negli anni 356-323 a.C.) e la creazione del suo effimero impero, si parlò greco per secoli, tutto attorno ai mari del Vicino Oriente e fino all'interno profondo dell'Asia; in quella forma semplificata e dolce che è detta la "Koiné", ossia la "[lingua] comune" prima e dopo di Cristo e fino al tempo dell'Impero d'Oriente, con capitale a Bisanzio, l'attuale Istanbul. In questa lingua popolare, facilitata, furono scritti anche i quattro Vangeli e gli altri libri del Nuovo Testamento.

Seguì, come lingua franca ma, in questo caso anche lingua dominante, imperiale, il latino, imposto gradualmente dall'Impero Romano, dal Portogallo alla Romania e dalla Scozia alle Oasi della Libia e al corso del Nilo. Questa lingua continuò anche dopo la caduta dell'Impero romano, sia pure semplificandosi e mescolandosi gradualmente con le lingue dette "barbare". Divenne, tra l'altro, latino ecclesiastico, in uso nella liturgia, cioè del culto cristiano occidentale per secoli, nella chiesa cattolica fino almeno al 1965, con l'applicazione delle norme del Concilio Ecumenico Vaticano II. La Bibbia, però, era già stata tradotta in italiano (per esempio, e nella forma antica dell'epoca naturalmente) fin almeno dal 1481 (Figura 1). E così, erano stati tradotti, anche prima, molti altri testi. Il latino, d'altra parte, continuò a essere anche la lingua ufficiale del mondo accademico nel Medio Evo e fino a tempi quasi moderni.

Il latino, nato nel Lazio e a Roma, fu poi la lingua madre di tutte le lingue dette appunto per questo romanze e di numerosi dialetti, che sono tema di questo prezioso convegno. Documenti antichissimi, anzi i più antichi, in lingua castigliana, per esempio, si trovano conservati proprio qui, in questo monastero di San Millán de la Cogolla (Le glosse emilianensi, datate intorno al 964 d.C.

3. IL LATINO OGGI

Come lingua madre, e lingua della cultura, il latino si studiava in tutte le scuole occidentali, dai 10-12 anni in su e fino alla fine del liceo, per chi poteva permetterselo, e dipendendo dai paesi. Rimase lingua della

Figura. 1. Incunabolo del 1481: La Bibbia tradotta in italiano da Nicolò Mallermi veneziano, e impresso nella tipografia di Ottaviano Scotto, a Venezia. Inizio del Genesi. Biblioteca dell'Istituto Cavanis di Venezia, di cui l'autore è bibliotecario

chiesa occidentale, in uso nella liturgia, cioè nel culto cristiano occidentale per secoli, nella chiesa cattolica fino almeno al 1965, dopo il Concilio Ecumenico Vaticano II (Cost. Conc. Sacrosanctum Concilium, 1963). Continua a essere lingua ufficiale per i documenti formali; ma nella pratica dei contatti interpersonali e nei documenti meno ufficiali della Santa Sede e della chiesa è stato gradualmente sostituito dall'italiano.

Anche nelle scuole si va perdendo lo studio della lingua latina, salvo in quelle specializzate, come il liceo classico in Italia, che però va perdendo continamente consensi, con il numero di allievi che si abbassa ad ogni anno. "Secondo gli ultimi dati, poco più del 5 per cento delle ragazze e dei ragazzi italiani scelgono questo tipo di scuola dopo le scuole secondarie inferiori, con punte minime al Nord (poco più del 3 per cento degli studenti in Lombardia) e massime al Centro-Sud (più dell'8 per cento in Lazio)." (Dionigi, 2025). Alcune scuole in Italia, con una bella iniziativa, favorita dal Ministero dell'Istruzione, hanno iniziato ad aprire alla sera le porte dei licei classici al pubblico e a promuovere, negli ambienti della scuola, spettacoli teatrali, mostre, concerti in lingua latina, o riguardanti questa lingua. In qualche caso, si organizzano anche degustazioni ispirate alla cucina e ai menù del mondo antico, con lo scopo di promuovere un ritorno agli studi classici (cf. Dionigi, 2025).

Nelle università del mondo occidentale, da quelle più antiche come quelle di Bologna, Italia (fondata nel 1088), Oxford, Inghilterra (1096) e Parigi, Francia (1150), il latino era stato la lingua normale per secoli, fino almeno al secolo XVIII. Nelle università ecclesiastiche (a quel tempo e fino al 1965 frequentate solo da preti, o anche da seminaristi) si parlava correntemente latino, spesso in forma semplificata, fino a poco dopo la metà del secolo XX. Chi scrive ha ascoltato tutte le lezioni di teologia e poi di biblica a livello specialistico, a Roma e a Gerusalemme, per 9 anni, in latino; e ha subito esami scritti e orali in latino fino al 1968 al Pontificio Istituto Biblico di Roma.

Il latino rimase lingua conosciuta e studiata da tutte le persone di cultura e di scienza in Europa almeno; non solo nel paesi di lingua romanza o neolatina, ma anche, almeno, in quelli di lingua tedesca e inglese. A volte gli studenti, appartenendo a vari popoli e nazioni, specie nelle università più famose, parlavano tra loro in latino, se non potevano comunicare in una lingua moderna.

In particolare, il latino era la lingua dei filosofi e degli scienziati: in questo ceto, nel XV-XVII secolo, sono numerosi coloro che mantevano il latino per le loro pubblicazioni culturali: in particolare per le opere

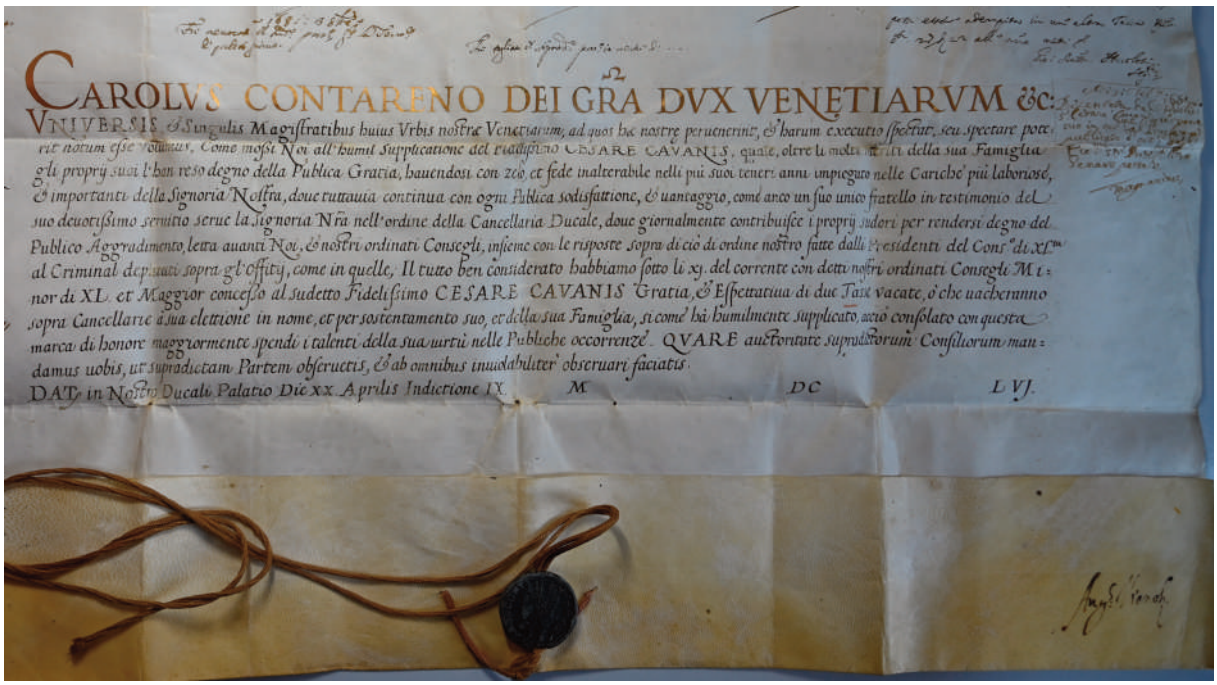

CAROLVS CONTARENO DEI GRA DVX VENETIARVM &c:
VNIVERSIS & Singulis Magistratibus huius Vrbis nostræ Venetiarum, ad quos hæ nostræ peruenerint, & harum executio spectabit, seu spectare poterit notum esse volumus. Come mossi Noi all'humil Supplicatione del fidelissimo CESARE CAVANIS, quale, oltre li molti meriti della sua Famiglia
gli proprij suoi l'han reso degno della Publica Gratia, hauendosi con zelo et fede inalterabile nelli più suoi teneri anni impiegato nelle Cariche più laboriose,
& importanti della Signoria Nostra, doue tuttauia continua con ogni Publica sodisfattione, & uantaggio, come anco un suo unico fratello in testimonio del
suo deuotissimo seruitio serue la Signoria Nra nell'ordine della Cancellaria Ducale, doue giornalmente contribuisce i proprij sudori per rendersi degno del
Publico Aggradimento, letta auanti Noi, & nostri ordinati Consegli, insieme con le risposte sopra di ciò di ordine nostro fatte dalli Presidenti del Cons.° di XL.ta
al Criminal deputati sopra gl'offitij, come in quelle, Il tutto ben considerato habbiamo sotto li xj. del corrente con detti nostri ordinati Consegli Mi-
nor di XL. et Maggior concesso al sudetto Fidelissimo CESARE CAVANIS Gratia, & Espettatiua di due Taze vacate, o che uacheranno
sopra Cancellarie à sua elettione in nome, et per sostentamento suo, et della sua Famiglia, si come hà humilmente supplicato, acciò consolato con questa
marca di honore maggiormente spenda i talenti della sua virtù nelle Publiche occorrenze. QVARE auctoritate supradictorum Consiliorum man-
damus uobis, ut supradictam Partem obseruetis, & ab omnibus inuiolabiliter obseruari faciatis.
DAT. in Nostro Ducali Palatio Die xx Aprilis Indictione IX. M DC LVJ.

Figura 2. Una pergamena dorata, scritta in latino e datata del 1656, dal doge Carlo Contarini, capo della Repubblica di Venezia, a un antenato dei Cavanis..

scientifiche, filosofiche e religiose. Autori come Erasmo da Rotterdam (1467-1536), Francesco Bacone (1561-1626), Galileo Galilei (1564-1642), Decartes (1596-1650), o Isaac Newton (1643-1727) continuavano a utilizzare il latino per pubblicare e per comunicare tra scienziati. Era il latino la lingua utilizzata, in questi stessi secoli, per la burocrazia, i documenti ufficiali, i decreti (Figura 2), i diplomi (Figura 3).

Anche più tardi si continuò a parlare occasionalmente in latino nel mondo della cultura. Può sembrare impossibile oggi, ma me ne ricordo personalmente.

Di passaggio, è rimasto chiaro, l'anno scorso (2024), che "gli studi classici rappresentano un'eccellenza internazionale – anche quest'anno la Sapienza [l'Univerità Roma 1] è risultata la migliore università del mondo in questo campo, battendo Oxford e Cambridge -, e in molti Paesi, soprattutto del mondo anglosassone, i laureati in queste discipline sono ricercatissimi, anche dai grandi studi legali e dalle società di consulenza." (Dionigi, 2025).

Il romanziere e saggista, chimico applicato e partigiano italiano Primo Levi (1919-1987), racconta, nel suo secondo romanzo autobiografico "La tregua" (Levi, 1963), un episodio relativo al lungo e doloroso viaggio di ritorno in patria, cioè verso l'Italia e particolarmente a Torino, sua città natale, alla fine della 2ª guerra mondiale. Dopo aver sopravvissuto a un paio di campi nazisti di sterminio e particolarmente a quello di Auschwitz, in qualità di ebreo e come partigiano anti-nazista, Primo si trovò a piedi sulla via del ritorno a casa, affamato e senza soldi, a Cracovia. Seppe che c'era un'organizzazione che offriva pasti gratuiti ai poveri, particolarmente ai rifugiati e migranti. Volle informarsi, ma non conosceva il polacco; adocchiò allora un prete per strada e, raccogliendo le reminiscenze del corso di latino della scuola secondaria (anche

se a scuola gli interessavano più le scienze che le lettere) disse in latino "*Pater optime, ubi est mensa pauperorum?*" (=Ottimo padre, dove si trova la mensa dei poveri?), c'era uno sbaglio di grammatica nella frase: *pauper* infatti è un sostantivo della 3ª e non della 2ª declinazione; quindi si doveva dire "*mensa pauperum*" e non "*mensa pauperorum*". Ma il latino fece il contatto, e il povero migrante esausto ottenne dal sacerdote una risposta in latino con le informazioni richieste; e in seguito, ottenne anche il pasto (o i pasti) di cui l'esule maltrattato aveva estremo bisogno. Ciò avveniva nell'autunno del 1945.

Del resto, 27 anni anni dopo, nel 1972, quando, ancora studente, stavo iniziando a studiare orme fossili in modo serio, con intenzione di pubblicare, volevo consultare l'icnologo di vertebrati, già allora famoso, Hartmut Haubold, tra i pochi che c'erano a quel tempo nel mondo, e ottenerne consigli. Hartmut aveva pubblicato da poco il suo importante "*Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium*" (Haubold, 1971); purtroppo la mia capacità di parlare o scrivere tedesco a quel tempo si riduceva a chiedere come fare per raggiungere un museo, o quale tram dovevo prendere per andare alla stazione. Decisi di tentare la sorte (dato anche il titolo latino della sua opera) e scrivergli le mie domande di assistenza in bel latino classico. E da Halle, la città dove abitava Haubold (allora nella Repubblica Democratica Tedesca (RDT; 1949-1990), di là della cosiddetta Cortina di Ferro), mi giunse la risposta dell'insigne scienziato in ottimo latino!

Più tardi Hartmut, tra gli altri, mi aiutò molto, come co-autore, per le colonne di termini in tedesco e in russo del mio Glossario (Leonardi, 1987), con qualche difficoltà pratica di comunicazione: la corrispondenza postale – tra me, che ero cittadino in un paese allora sotto dittatura militare di estrema destra, il Brasile, e lui che viveva in una paese dominato da una dittatura militare di sinistra, anche se di carattere già allora molto imperiale – era infatti controllata dalla censura da ambedue i lati, il che rallentava e rendeva problematici i risultati della corripondenza.

Parlando di glossario, per quello del 1987, di cui fui editor e principale autore, per la colonna di termini in russo mi feci aiutare anche da due addetti culturali dell'Ambasciata dell'URSS in Brasília, dove abitavo in quegli anni; per la colonna di termini in latino, chiesi l'aiuto di un professionista del latino, che doveva conoscere anche i neologismi. Nel caso, era un famoso latinista dall'Ufficio Centrale di Statistica della Santa Sede a Roma.

Il latino, in pratica, a volte non sembra utile come lingua scientifica, e quindi la colonna di termini latini del glossario del 1987 può sembrare superflua e probabilmente in pratica lo è. Nessuno se ne è servito, per quanto io sappia. D'altra parte bisogna considerare che il C.I.N.Z. (o piuttosto *International Code of Zoological Nomenclature*, nella 4ª ed. del 2005) ancora oggi prevede la lingua latina come lingua base per l'istituzione di nuovi taxa nel campo zoologico (e paleontologico):

"§ 11.2. Uso obbligatorio dell'alfabeto latino - Il nome scientifico deve, al momento della prima pubblicazione, essere stato scritto solo nelle 26 lettere del l'alfabeto latino (comprese le lettere j, k, w e y); la presenza in un nome, alla prima pubblicazione, di segni diacritici ed altri, apostrofi o legature, o un trattino, o un numerale in una specie-gruppo composto nome, non rende il nome non accettabile." Anche la grammatica latina vi è citata, perché necessaria per costruire i nomi validi dei taxa e per metterli in concordanza.

Bisogna chiarire che le otto colonne di termini di quel glossario, libro che mi dette molto lavoro (12 anni!), corrispondevano alle sette lingue allora raccomandate dal C.I.N.Z. per l'istituzione di nuovi taxa nella Zoologia. Si era aggiunto giustificatamente il Portoghese, dato che il libro (il Glossario) era stato scritto, elaborato, prodotto, finanziato da una ripartizione statale e pubblicato in Brasile.

Figura 3 – Pagine di un diploma pergamenaceo in latino, firmato a Zolkten in Polonia, il 12 novembre 1684, dal re della Grande Polonia Jan III Sobieski (Copia conforme pergamenacea del 1704, conservata nell'Archivio Storico dell'Istituto Cavanis a Venezia).

Nella confezione del glossario icnologico più recente (Lallensack, Leonardi e Falkingham, 2025), confesso che ci è invece sembrato più realistico, anche per un motivo pratico, limitarci alla sola lingua inglese. Del resto, per chi voglia imparare e/o comparare i termini nelle varie lingue, esiste sempre il glossario del 1987. D'altronde, quest'ultimo aveva il testo in inglese. Avevo spiegato nell'introduzione: "Fu scelto l'inglese come lingua per il testo, perché, purtroppo, non esiste una lingua neutra. L'inglese può essere compreso da tutti gli icnologi" (Leonardi, 1987, p. vii R).

Sullo stesso tema, quello della nomenclatura icnologica e tassonomica, in tempi in cui non esisteva ancora internet, dirò che durante i 17 anni da me trascorsi in Brasile, pare io fossi l'unico paleontologo ad avere buoni dizionari e grammatiche di latino e di greco; molti colleghi infatti mi consultavano quando intendevano istituire un nuovo taxon, e si trattava di dargli la forma ortografica e grammaticale latina, o di trovare un nome latino o greco conveniente. Dizionari di queste lingue dovrebbero invece essere contenuti nelle biblioteche universitarie e personali, e usati da tutti gli scienziati, anche dai paleontologi e icnologi.

4. I TENTATIVI DI LINGUE FRANCHE MODERNE ARTIFICIALI

I tentativi, a mio parere falliti, di produrre artificialmente lingue franche per la comunicazione internazionale hanno mostrato che lo sforzo non deve dirigersi in questo senso e, almeno per ora, nessuno o quasi se ne occupa più. L'Esperanto, lingua artificiale introdotta tra 1872 e il 1887 (Cf. anche Wikipedia, voce Esperanto), che pure ho studiato da giovane, è ora praticamente da considerarsi una lingua morta: non si trova tra le prime 100 lingue parlate (Istituto di Alti Studi SSML Carlo Bo, 2025); e il Volapük, lingua introdotta tra il 1879 e il 1880, è in pratica totalmente sparito (si stima infatti che solo da 25 a 30 persone possano parlarlo; ed è quasi universalmente considerata una lingua incomprensibile (cf. Pück, 2000; cf. anche Wikipedia, voce Volapük). Analogamente, anche altre lingue pianificate o ausiliarie o franche/artificiali non hanno avuto alcun successo. Ciò vale, a mio parere, anche per una recente lingua artificiale che tenta riunire in una le lingue romanze.

5. IL SUCCESSO (VARIO) DELLE LINGUE ROMANZE O NEOLATINE, E DI ALTRE

Il successo maggiore o minore dell'espansione delle lingue romanze è dipeso in genere dalla conquista di territori, dalla distruzione di buona parte delle popolazioni native, e dall'occupazione (a volte definitiva) di quelle regioni, sostituendo a forza la cultura, la lingua, molte volte la religione locali con quelle dei conquistatori. Non è un successo di cui ci si possa gloriare o vantare. Ma è questa, putroppo, la storia delle due Americhe; negli Stati Uniti (Brown, 1970) e Canada da parte di popoli soprattutto ma non esclusivamente di matrice inglese o meglio britannica; e quasi tutta l'America latina da parte delle nazioni iberiche, cioè Spagna e Portogallo; nonostante tentativi di occupazione da parte di inglesi, olandesi e francesi, in buona parte privi di grande successo e di durata. In tutta l'America Latina si parlano due delle lingue principali romanze nel mondo: lo spagnolo e il portoghese. La Francia è riuscita a conquistare la fascia occidentale del Canada e il paese è (teoricamente) bilingue. Francia, Spagna e Portogallo hanno conquistato ampie regioni dell'Africa, alcune regioni minori in Asia, e vi si parlano ancora le lingue romanze. Gli inglesi (e altri anglofoni) tuttavia hanno conquistano maggior dose di terreno in vari continenti (in America del Nord, in Africa e in Estremo Oriente; soprattutto, purtroppo, nel Viet-Nam, dopo i Francesi, ma anche nelle Filippine, dopo gli Spagnoli; e lo hanno tenuto fino a quando hanno potuto. Ciò ha contribuito molto alla maggior abbondanza di anglofonia nel mondo.

L'Italia e, per altro verso, la Romania, sono i paesi di lingua romanza che hanno occupato meno regioni nel mondo, o che, come nel caso dell'Italia, li hanno voluti e occupati di fatto, sia pur in misura minore, ma li hanno perduti poco dopo.

Negli ambienti culturali, hanno avuto qualche importanza internazionale l'italiano nei secoli della Rinascenza, e poi fino ai tempi nostri, nel mondo dell'arte, della musica lirica e altro, in ambienti e professioni legati soprattutto allo stile e alla bellezza: arte plastica, architettura, moda, il "dessin". Ricordo

l'egregio paleontologo paleoerpetologo Mário Barberena dell'Università Federale del Rio Grande do Sul, mio caro e prezioso mentore a Porto Alegre (e in genere nel Rio Grande do Sul) e negli scavi in Paraná, che parlava italiano con parole e frasi imparate dalla colta e amata frequentazione delle opere liriche italiane ottocentesche di Verdi o di Puccini o Mascagni! Era uno spasso.

Il francese è stata una lingua base per il mondo della scuola, della cultura e della diplomazia, e ha avuto molta più importanza nel passato anche recente, rispetto a oggi, nel mondo intero. In Italia al tempo della mia gioventù si studiava, da molto, il francese e non l'inglese come lingua straniera a scuola. A partire dal 1962, l'ordinamento della scuola secondaria di I° grado (11-14 anni) ha reso obbligatorio lo studio di una lingua straniera, in genere francese. Ma già nell'anno scolastico 1987-88, il Ministero della Pubblica Istruzione introdusse l'insegnamento di una seconda lingua straniera, ed entrò così l'inglese, che in seguito divenne la lingua straniera principale. Il tedesco ha avuto influenza qua e là, tra le due grandi guerre mondiali, soprattutto in campo scientifico-tecnico e negli studi Biblici di livello accademico. Si diceva, nell'ambiente, scherzosamente, che il tedesco era la quarta lingua biblica, dopo l'ebraico, l'aramaico e il greco.

Oggi l'inglese, specialmente nella forma Statunitense più che in quella Britannica, è la lingua dominante nel mondo del commercio, delle finanze, dei viaggi, e, più recentemente, della cultura. Perché l'inglese?

- L'inglese ha cominciato a dominare dopo la conclusione della 2ª guerra mondiale.
- Gli anglo-sassoni (e la Russia) hanno vinto la guerra. Ma la URSS si è chiusa nei suoi confini e si è diffusa (obbligatoriamente) solo nei paesi da lei dominati, dentro di quella che si è chiamata "la cortina di ferro". E così solo gli Stati Uniti hanno realmente cominciato a dominare il mondo.
- Noi tutti neolatini, comunque, abbiamo perso (o non vinto) la guerra anche dal punto di vista linguistico: tanto più chi è stato sconfitto, come l'Italia; ma anche chi è rimasto neutro o non belligerante. La Francia e altri paesi che hanno lottato fin dall'inizio contro i nazi-fascisti e in teoria hanno vinto la guerra, l'hanno fatto in stretta dipendenza economica e tecnica e di armamenti degli U.S.A. La Francia è stata ricuperata dall'Inghilerra e dagli Stati Uniti; ma dopo ha guerra ha perso gradualmente la sua influenza, e così il Regno Unito. La Spagna e il Portogallo sono rimasti neutrali, ma principalmente sulla linea di Franco (nazionalismo chiuso su se stesso; una dominazione di tipo quasi fascista) e di Salazar (situazione analoga alla precedente).
- I paesi poi dell'America Latina che in teoria hanno vinto la guerra, perché alleati (obbligati e obbligatori), lo hanno fatto in stretta dipendenza dagli U.S.A., con eserciti più che altro simbolici.
- Gli U.S.A. con la vittoria e poi, particolarmente, con la dottrina Truman (pubblicata nel 1947; senza parlare dell'ottocentesca e deprecata dottrina Monroe, pubblicata nel 1823) e con il piano Marshall (annunciato il 5 giugno 1947) hanno guadagnato non solo influenza politica, ma mercati immensi. Analogo fenomeno è accaduto in Estremo Oriente, anche dal punto di vista linguistico.

Non c'è dubbio che la lingua inglese in 80 anni, e ancor più negli ultimi 30-40, ha definitivamente – per ora – vinto la guerra linguistica e si è imposta.

Ciò è accaduto senza dubbio perché i paesi di lingua anglo-sassone hanno vinto la guerra e perché, dopo la guerra, gli U.S.A. hanno ampiamente contribuito a ricostruire l'Europa e il Giappone e altri paesi. Perché

gli U.S.A. sono il paese più ricco, per adesso. Anche se al momento è in corso una crisi internazionale, generata dagli Stati Uniti stessi, crisi che può interrompere questo dominio.

È successo anche perché i popoli di lingua inglese e quelli anglizzati hanno un sacrosanto disprezzo per tutte le altre lingue e per tutti gli altri paesi più poveri di loro. Gli statunitensi si illudono di essere il miglior popolo del mondo, ci credono fermamente, ne sono catechizzati fin da bambini. È una ideologia nazionale, che si riflette sul desiderio di molti di poter raggiungere il privilegio di abitarvi.

Si illudono di essere il popolo più democratico, anche se la loro democrazia è attualmente in pericolo (con Trump e con il Trumpismo) ed è comunque sempre stata una democrazia unidirezionale, perché negli ultimi 80 anni quel paese ha sempre appoggiato i dittatori altrove.

Anche perché essi sanno che parlando inglese, e spendendo in dollari, moneta pregiata e purtroppo dominante, trovano sempre qualcuno che parla la loro lingua.

6. L'EDITORIA SCIENTIFICA FAVORISCE LA LINGUA INGLESE

L'inglese si è imposto anche perché è una lingua molto semplice, senza coniugazioni e declinazioni. Anche perché gli U.S.A. sono un paese che spende più di noi in ricerca e innovazione. Senza dubbio e meritatamente, per il suo maggior coinvolgimento con l'informatica. Purtroppo l'inglese è anche una lingua secca, povera, incapace di buona letteratura artistica.

Nel campo scientifico poi, soprattutto nelle riviste tecniche di cui noi tanto ci serviamo, nell'inglese usato per la scienza, si stanno "proibendo" in qualche modo e inibendo l'ironia, l'umore, la narrazione, gli effetti e stili letterari: ne nasce una lingua scientifica costretta ad essere assolutamente arida.

Sì, l'inglese è realmente una lingua relativamente facile, per quanto riguarda la grammatica e la sintassi; è però anche una lingua difficile da pronunciare, almeno per chi non è anglofono come lingua madre. Anche se qui, le madri sono molte: c'è una differenza enorme nelle pronunce dei vari paesi anglofoni rispetto alla pronuncia dell'Inghilterra. Ma vale anche per la stessa lingua parlata in Gran Bretagna: cito in proposito la frase scherzosa sulla lingua inglese da un romanzo poliziesco di Cyril Hare (2017), per definire l'inglese come fa, ironicamente, proprio questo autore inglese:

«Inglese corrente», ripeté il dottor Bottwink. «So che cosa state pensando, lady Camilla. Si tratta di una lingua della quale non sarei autorizzato a parlare. La lingua di Shakespeare e di Johnson, ecco, forse questa sono riuscito a dominarla. Ma quello che voi chiamate inglese corrente, quella serie di grugniti e di variazioni su una singola indeterminata vocale che i nove decimi degli abitanti di quest'isola hanno scelto per comunicare fra loro...». (Hare, 2017, p. 180.) (E ora, aggiungo io, lo ha scelto anche il 90% degli abitanti del mondo?).

Ma c'è stata una chiara scelta in favore dell'inglese da parte delle editrici di riviste scientifiche. Non solo le statunitensi, ma anche quelle dei paesi neolatini. Senza dubbio è per il suo maggior coinvolgimento con l'informatica. Anche perché noi studiosi ci siamo finora arresi.

D'altra parte, è un fatto statistico controllabile facilmente, che ben pochi leggono le pubblicazioni scientifiche che non siano in inglese: basta fare i conti con base sui risultati (soprattutto il numero di letture) dell'esame dei social di ricerca come ResearchGate e altri. Raramente i lavori scritti in altre lingue sono letti e citati.

Scompaiono presto dalle liste di riferimenti bibliografici i ricercatori e studiosi classici di lingua non inglese. Mio padre per esempio, Piero Leonardi, geologo e paleontologo di notevole spessore, a quasi 30 anni dalla morte, è già completamente scomparso dalle bibliografie, anche in Italia. Ed è stato un grande (Dietz *et al.*, 2000; Leonardi e Sarjeant, 2000). Ma ha scritto quasi sempre le sue più di 500 pubblicazioni solo in italiano; e a volte in spagnolo e francese. Non parlava inglese.

Per capire perché l'inglese sia divenuto lingua internazionale, vale la pena di leggere il testo molto acuto e praticamente profetico dello scrittore inglese Jerome K. Jerome (1859-1927), nel romanzo "Tre uomini a zonzo" [*Three Men on the Bummel*] [*Tres hombres en Alemania*](Jerome, 1900).

"L'uomo che ha diffuso la conoscenza dell'Inglese dal Cabo San Vicente ai monti Urali è l'inglese che, incapace o recalcitrante a imparare una sola parola d'una lingua diversa dalla propria, col borsellino in mano, da un capo all'altro del continente. Si può essere scandalizzati della sua ignoranza, seccati della sua stupidità, adirati della sua presunzione. Ma rimane il fatto pratico: è lui che anglicizza l'Europa. (…) L'uomo che parla inglese sta ritto fra gli stranieri e fa tintinnare il suo oro: "Qui", egli grida, "è il compenso per quanti sanno parlare inglese". È lui il grande educatore. Teoricamente possiamo biasimarlo: praticamente dobbiamo fargli tanto di cappello. Il missionario della lingua inglese è lui."

In definitiva, si può dire, anche nel nostro campo delle pubblicazioni scientifiche, che è in corso "La dittatura dell'inglese nella scienza: il 95% dei nostri articoli si pubblica in codesta lingua e solo l'1% in spagnolo o portoghese" (Hernández, 2023). Con un termine meno polemico, si può parlare anche di egemonia di questa lingua (Ibidem).

Quid agendum? Direbbero i latini. Che cosa fare? In primo luogo, proponiamoci di studiare sempre la lingua del paese in cui si va a effettuare una spedizione, partecipare a un congresso, lanciare un libro. È una questione di rispetto ma anche un mezzo di raggiungere il contatto vero con la gente, ed entrare nel cuore della cultura locale; e, se il viaggio è di lavoro, di lavorare bene.

Tutto passa a questo mondo, l'Inglese non è eterno e gli Stati Uniti d'America mostrano forti segni di senilità e decadenza. Verrà il tempo di altre lingue. Tra l'altro bisogna ricordare che gli U.S.A. non sono "l'America", ma ne sono solo una parte: il ~23% come territorio; il 32,66% come popolazione (Calcoli realizzati a partire dai dati di: [worldatlas.com] 2010).

Speriamo solo che in seguito la lingua franca universale non sia l'arabo, cosa possibile per via dell'importanza economica e politica (e perfino diplomatica) sempre crescente dei paesi petroliferi): è lingua bellissima, ma di difficile lettura per gli occidentali, anche se usa, in modo svolazzante ed elegante, praticamente lo stesso nostro alfabeto. È comunque una lingua con base alfabetica. Oppure, in breve si potrebbe trattare del cinese mandarino, in sé una lingua graficamente primitiva, perché scritta in ideogrammi, che sono immagini stilizzate. Ma è lingua principale di un paese di sapienza antichissima e la cui potenza cresce continuamente, per il numero enorme di cinesi, in Cina e nel mondo, come pure per l'importanza economica e politica di quel grande paese.

7. L'IMPORTANZA DELLE LINGUE CHE HANNO BASE NELL'ALFABETO

Sembra importante mantenere comunque una lingua che abbia come base l'alfabeto, e lo afferma, indirettamente, anche il C.I.N.Z., come abbiamo visto sopra. L'alfabeto, si noti bene, non è cosa di origine europea o occidentale, ma è un'invenzione geniale assolutamente asiatica: proviene dal Medio Oriente; Sinai, terra di Cana'an, in parte Siria (Ugarit). Tutti i grandi alfabeti della storia circummediterranea: ebraico, greco, etrusco, punico, latino, paleo-veneto, celtico, retico e altri derivano dall'alfabeto protocananeo-sinaitico-siro. È quello che si chiama a torto alfabeto fenicio, ma i fenici ne sono stati soltanto gli esportatori dall'altro lato, settentrionale, del Mediterraneo, dato che erano naviganti e mercanti e, con la merce, hanno trasportato anche questo prezioso dono.

Insisto nel raccomandare l'utilità di imparare e parlare e scrivere correttamente più lingue, perché ciò apre l'intelligenza e raggiunge il cuore. Dal punto di vista pratico, conviene poter parlare più lingue, piuttosto di imparne perfettamente una sola, nella mia esperienza di vita e di campagna.

8. LA FUNZIONE DI QUESTO CONGRESSO INTERNAZIONALE "LE LINGUE ROMANZE E I DINOSAURI: UNA RIVOLUZIONE NELLA SCIENZA (12-16 MAGGIO 2025). PALA-DINO"

Questo congresso internazionale Pala-dino si è dato il compito di dibattere questo tema delle lingue e possibilmente quello di arrivare a una scelta collettiva.

Una prima alternativa è quella di scegliere una lingua romanza che divenga la portavoce di tutte le lingue romanze nelle riviste scientifiche dei nostri paesi. Nel caso, dovrebbe essere lo spagnolo, che ha il 4° posto tra le lingue parlate nel mondo (e chiaramente il 1° posto tra le lingue romanze), con circa 548 milioni di persone che lo parlano. Tra le altre principali lingue romanze, il francese è la 5ª lingua più parlata nel mondo; il portoghese la 8ª; l'italiano occupa la 29ª posizione; il rumeno la 48ª; il catalano la 105ª (Istituto di Alti Studi SSML Carlo Bo, 2025).

Una seconda alternativa sarebbe quella che in ogni paese o regione di lingua romanza si pubblicasse nella propria lingua. Se la scienza è di alto livello, chi vuol conoscere apprenderà le lingue altrui per poter conoscere le novità, le scoperte, le nuove idee. Ma si deve dire che, a mio giudizio e per esperienza, sono pochi gli studiosi (paleontologi per esempio) di madre lingua romanza che possono leggere facilmente anche alcune delle altre lingue romanze. Per esempio oggi molti italiani non capiscono il francese e il rumeno; e molti hanno difficoltà con il portoghese. Leggono meglio l'inglese. Credo che si possano dire cose analoghe, paese per paese.

Purtroppo, l'assenza da questo congresso di molti colleghi paleontologi di lingua madre romanza, che sono stati ripetutamente invitati, ma non sono venuti, o non hanno almeno inviato la loro adesione da

lontano, rende più difficile una scelta coraggiosa. Tra l'altro, sarebbe interessante calcolare quante riviste scientifiche di paesi di lingua romanza sono state rappresentate in questo congresso, oltre a Zubía.

Una terza alternativa, minimalista, sarebbe quella di impegnarci, pur scrivendo articoli in inglese, a pubblicare, insieme al testo, degli "*expanded abstracts*", ma veramente espansi, nella rispettiva lingua romanza.

Una quarta, forse più realistica, è quella di considerare che oggi, con il progresso continuo dei traduttori digitali, e tanto più con l'uso dell'IA, il problema delle lingue non è più realmente un problema, e lo sarà sempre meno. Si può scrivere in qualsiasi lingua, e si traduce il testo nella lingua desiderata, sia in entrata che in uscita, con una notevole facilità, velocità ed efficienza; un buon controllo della lingua altrui – e la capacità di controllo – è tuttavia sempre importante. Il vero problema, tuttavia, sarà sempre quello di convincere i lettori anglofoni a prendere sul serio le nostre pubblicazioni, le nostre riviste, e noi stessi come autori, ricercatori, scienziati neolatini. Molte volte non lo fanno, per pregiudizio, anche quando scriviamo in buon inglese.

Concludo, ricordando un episodio. Quando ci trovavamo con l'amico e collega Bill Sarjeant (William A.S. Sarjeant, Sheffield, 1935 – Saskatoon, 2002), in Canada, in Italia o in Brasile, a pranzo o a cena, dopo il lavoro sul campo e *"après la deuxième bouteille"*, come dicevamo, si parlava in francese. Per me questa lingua era più facile, per lui più difficile. E il nostro insigne e scomparso collega icnologo dichiarava: "Gli anglofoni non hanno i doni dello Spirito Santo: infatti con certezza, confessava, non hanno il dono delle Lingue". E si rideva insieme. Conoscere le lingue, purtroppo non è un dono: bisogna studiarle, sudare, impararle, amarle. Soprattutto quelle degli altri.

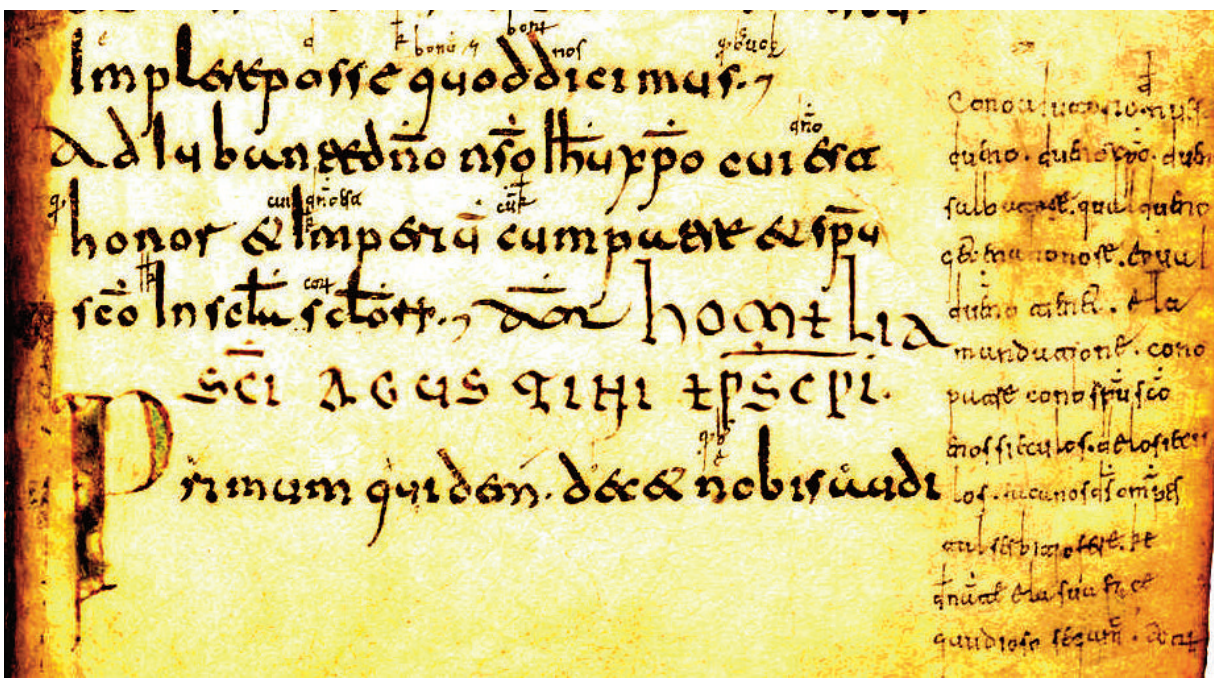


Figura 4.- Glossa principale delle glosse emiliane, sul doc. 60. Biblioteca Digital de la Biblioteca de la Real Academia de Historia (Madrid).

Qui, in questo congresso, vogliamo "evidenziare il ruolo delle lingue romanze o latine, e lo facciamo, nel luogo in cui sono conservati gli scritti più antichi in lingua castigliana", nel monastero di San Millán de la Cogolla.

Da La Rioja, per il mondo.

RIFERIMENTI BIBLIOGRAFICI

BROWN, D. (1970). *Bury my heart at Wounded Knee: an Indian history of the American West*. New York, Bantham Books.

Costituzione Conciliare sulla Sacra Liturgia Sacrosanctum Concilium (1963), sito della Santa Sede, https://www.vatican.va/archive/hist_councils/ii_vatican_council/documents/vat-ii_const_19631204_sacrosanctum-concilium_it.html

DIETZ, L.F., MITCHELL, T.A. e LEONARDI, G. (2000). *Bibliography of Piero Leonardi*. Ichnos, 7(1): 58-87.

DIONIGI, I. (2025). *Notte del liceo classico: perché con l'avvento dell'AI il latino e il greco diventano (quasi) indispensabili*. Corriere della Sera, Milano, 12 Aprile 2025.

HARE, C. (2017). *Un delitto inglese [An english murder]*. Palermo, Sellerio, 2017.

HAUBOLD, H. (1971). *Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum Fossilium. Handbuch der Paläoherpetologie*, pt. 18. Stuttgart, Germany and Portland, USA. Gustav Fischer, vii + 124 p.

HERNÁNDEZ, J.M. (2023). *La dictadura del inglés en la Ciencia: el 95% de los artículos se publica en esa lengua y solo el 1% en español o portugués*. El País, Madrid, 04/19/2023.

International Code of Zoological Nomenclature 4th Edition, adopted by International Union of Biological Sciences, 2005.

Istituto di Alti Studi SSML Carlo Bo (2025). https://www.ssmlcarlobo.it › non-categorizzato › lingue-piu-parlate-al-mondo/ (consultato il 21 aprile 2025).

JEROME, J.K. (1900). *Three Men on the Bummel*. White Press, 2015. 300 p.

LALLENSACK, J.N., LEONARDI, G. e FALKINGHAM, P.L. (2025). *Glossary of fossil tetrapod tracks*. Palaeontologia Electronica, 28(1): a8., 96 p., 17 plates, https://doi.org/10.26879/1389

LEONARDI, G. (1968). *Note su alcuni versetti del Salmo 104*. Biblica, 49(2): 238-242. Roma.

LEONARDI G. (1984). *Le impronte fossili di dinosauri*. pp.: 163-186, *In Sulle orme dei dinosauri*. (Bonaparte, J.F., COLBERT, E.H., CURRIE, P., DE RICQLES, A., KIELAN-JAWOROWSKA, Z., LEONARDI, G., MORELLO, N., TAQUET, P. (eds)). Erizzo, Venezia. 335 p.

LEONARDI, G. (ed). (1987). *Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology*. Brasília, Departamento Nacional de Produção Mineral. 117 p.

LEONARDI, G. e PEREDO, H.D. (1985), *Manadas de Dinosaurios Maastrichtienses en Toro Toro, Potosí, Bolivia*. Congresso Brasileiro de Paleontologia, 9, Fortaleza, 1985. Resumos, Sociedade brasileira de Paleontologia. Fortaleza, Ceará, Brasil.

LEONARDI, G. and SARJEANT, W.A.S. (2000). *Memorial. Piero Leonardi (1908-1998)*. Ichnos, 7: 53-57.

LEVI, P. (1963). *La tregua*. Torino, Einaudi, 1963. 240 p.

MINERVINI, L. (2006). *L'italiano nell'impero ottomano, In L'italiano e le "lingue esotiche". Rapporti e reciproci influssi. Atti del XXXIX congresso internazionale della Società Linguistica Italiana* (Milano, 22-24 settembre 2005) (Banfi, E. e G. Iannaccaro, Roma, Bulzoni), 49-66.

PÜK M. (2000). *Why I Learned a Universal Language No One Speaks.* Archiviato il 1 febbraio 2009 in Internet Archive. by Paul LaFarge. The Village Voice, August 2000.

Wikipedia (Italiano), voce Lingua Volapük, consultata il 15 Aprile 2025, https://it.wikipedia.org/wiki/Lingua_volap%C3%BCk

Wikipedia (Italiano), voce Lingua Volapük, consultata il 15 Aprile 2025. https://it.wikipedia.org/wiki/Esperanto

worldatlas.com (consultato il 19 aprile 2025).

APPENDICE:

Lista delle lingue più parlate al mondo nel 2022 (In parte ricavata da: Istituto di Alti Studi SSML Carlo Bo, 2025).

1. **Inglese**. Al primo posto tra le lingue più parlate nel mondo c'è l'inglese. (Se si considerano quelli che parlano inglese come lingua madre e quelli che lo conoscono e usano). Circa 1,5 miliardi di parlanti in 24 Paesi.
2. **Cinese Mandarino**. Circa 1,2 miliardi di persone lo parlano.
3. **Hindi.** Parlato da oltre 600 milioni di persone.
4. **Spagnolo.** 548 milioni (Prima posizione tra le lingue romanze. Seconda lingua più parlata negli USA, con circa 40 milioni di parlanti). Si era impegnato molto per impararlo, e lo parlava, anche Martin G. Lockley.
5. **Francese.** Lo parlano 274,1 milioni di persone.
6. **Arabo** standard. 274 milioni di parlanti.
7. **Russo**. Conta 258,2 milioni di parlanti. È l'idioma più parlato di Europa.
8. **Portoghese** 257,7 persone nel mondo parlano il portoghese.
9. **Bengalese**. 233 milioni di parlanti.
10. **Urdu** (India). È parlata da 231,3 milioni di persone.
11. **Giapponese**, con 128,2 milioni.
12. **Punjabi**, con 119 milioni.

…

29. **Italiano**, con circa 67,9 milioni.

…

48. **Rumeno**, con circa 24,1 milioni di persone

…

105. **Catalano** è parlato da circa 9 milioni di persone. (cf. Istituto di Alti Studi SSML Carlo Bo, 2025).

Ci sono poi lingue romanze o neolatine minori, come il Ladino o Romancio, lingua delle Alpi, dal Canton Ticino (Svizzera) al Friuli (Italia), attraverso le Alpi centro-orientali (Circa 900.000 persone); il Provenzale (Circa 400.000 persone); il Sardo (Circa 1.000.000-1.500.000 persone). Si possono considerare anche i dialetti italiani che sono in realtà, praticamente, lingue differenti (Veneziano, Romanesco, Napoletano ecc. Alcuni di questi dialetti italiani sono per me – italiano di nascita – assolutamente incomprensibili). Ma i dialetti, almeno in Italia, stanno sparendo rapidamente. Dialetti esistono anche in altri paesi di lingua romanza. La Tv, in particolare, tende però a far sparite le forme dialettali.

Distribuição espacial e temporal das pegadas de Dinosauria no Brasil: o contexto gondwânico

ISMAR DE SOUZA CARVALHO [1,2,*], JAIME JOAQUIM DIAS [1]

RESUMO

As bacias sedimentares do Brasil podem ser divididas em intracratônicas, como as bacias do Paraná, Parecis, Sanfranciscana, Parnaíba e Amazonas, e as de riftes mesozoicos, como as intracontinentais e de margem atlântica. Apesar do melhor registro de esqueletos dos Dinosauria ocorrer nos depósitos do Triássico Superior da Bacia do Paraná, os dados icnofossilíferos estão mais bem representados em várias sucessões sedimentares do território brasileiro. A partir do Jurássico Superior, a origem do Oceano Atlântico levou à grandes alterações nas configurações geográficas e climáticas, com uma influência direta em toda a biota, frente aos novos cenários tectônicos. As pegadas de dinossauros preservaram-se neste contexto, em bacias sedimentares cujos depósitos não são síncronos, mas que se relacionam com os diferentes eventos tectono-sedimentares de formação do Atlântico Sul. As pegadas ocorrem geralmente em depósitos com sedimentação cíclica, podendo ter algum tipo de interação com a atividade microbiana.

Palavras-chave: *pegadas fósseis, Dinosauria, Brasil*

The sedimentary basins of Brazil can be divided into intracratonic basins, such as the Paraná, Parecis, Sanfranciscana, Parnaíba, and Amazonas basins, and those classified as Mesozoic rifts, including both intracontinental and Atlantic margin basins. Although the best skeletal record of Dinosauria occurs in Upper Triassic deposits of the Paraná Basin, ichnofossil data are better represented in several sedimentary successions across Brazilian territory. From the Late Jurassic onward, the opening of the Atlantic Ocean led to major changes in geographic and climatic configurations, exerting a direct influence on the entire biota in response to the new tectonic settings. Dinosaur footprints were preserved in this context, within sedimentary basins whose deposits are not synchronous but are related to different tectono-sedimentary

[1] Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Geociências. Av. Athos da Silveira Ramos, 274. Cidade Universitária 21.910-200 Ilha do Fundão-Rio de Janeiro, Brasil. ismar@geologia.ufrj.br

[2] Universidade de Coimbra, Centro de Geociências, Rua Sílvio Lima, s/nº, 3030-790 Coimbra, Portugal

* Autor corresponsal

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.2

events associated with the formation of the South Atlantic. These footprints generally occur in deposits with cyclic sedimentation, which may show some degree of interaction with microbial activity.

Key words: *fossil footprints, Dinosauria, Brazil*

1. INTRODUÇÃO

As principais configurações paleogeográficas no final do Paleozoico, associadas à tectônica global, provocaram mudanças ambientais significativas, incluindo variações climáticas e redistribuição das áreas continentais e oceânicas. Essas transformações resultaram em extinções em massa que abriram espaço para a evolução dos dinossauros durante o Triássico, um processo que se estendeu por cerca de 57 milhões de anos após a extinção Permiano-Triássica (Simões *et al.*, 2022; Heath *et al.*, 2025). Inicialmente raros e geograficamente restritos, os dinossauros expandiram-se após a extinção de grupos contemporâneos como pseudossúquios e terapsídeos (Benton, 1983; Brusatte *et al.*, 2008; Langer *et al.*, 1999, 2010; Langer & Ferigolo, 2013; Gorscak & O'Connor, 2016; Pacheco *et al.*, 2019; Langer & Godoy, 2022; Dunne *et al.*, 2023; Mestriner *et al.*, 2023; Müller & Garcia, 2023). As mudanças climáticas globais desempenharam papel crucial na distribuição desses répteis, especialmente no Triássico e na transição para o Jurássico (Tucker & Benton, 1982; Whiteside *et al.*, 2015; Griffin *et al.*, 2022; Olsen *et al.*, 2022). Após o evento de extinção do final do Triássico, os dinossauros alcançaram maior distribuição e abundância, caracterizando uma expansão oportunista (Dunne *et al.*, 2023).

No Brasil, as bacias sedimentares mesozoicas, tanto intracratônicas quanto marginais, preservam importantes fósseis e icnofósseis (Fig. 1) que ajudam a reconstruir os ambientes terrestres e litorâneos nos quais viveram os dinossauros (Bittencourt & Langer, 2011; Bronzati *et al.*, 2015; Carvalho, 2024; Dunhill *et al.*, 2016; Müller *et al.* 2018). A fragmentação do Gondwana e a abertura do Atlântico Sul ocasionaram profundas alterações paleogeográficas e climáticas que impactaram a biota local (Petri, 1987; Arai, 2014a, b; Dunhill *et al.*, 2016; Chatterjee *et al.*, 2017; Luft-Souza *et al.*, 2022). No entanto, apesar da ampla distribuição dessas bacias, a gênese das rochas continentais e sua diversidade de registros fósseis ainda são pouco compreendidas.

As pegadas de dinossauros representam importantes registros para a reconstrução de ambientes terrestres e costeiros, contribuindo significativamente para interpretações paleoambientais e para o aprofundamento do conhecimento sobre a diversidade da biota. A análise das variações espaciais e temporais dos ambientes mesozoicos é essencial para compreender a evolução e a distribuição dos dinossauros, complementando as informações obtidas a partir dos fósseis corporais. Além de fornecerem informações comportamentais sobre a biologia do animal, as características do substrato e os fatores ambientais, as pegadas constituem uma ferramenta valiosa para a reconstrução dos ecossistemas terrestres do Mesozoico Gondwânico no território brasileiro (Carvalho, 1995; Leonardi, 1977; Carvalho & Pedrão, 1998).

2. CONTEXTO GEOLÓGICO

A preservação de pegadas fósseis depende principalmente dos processos tafonômicos, que incluem o tamanho dos grãos e o regime de sedimentação. Longos períodos de exposição subaérea sem sedimentação reduzem a chance de preservação, enquanto eventos rápidos de sedimentação favorecem a preservação, sendo mais comuns em ambientes de sedimentação cíclica (Lockley, 1991; Carvalho & Leonardi, 2021; Carvalho *et al.*, 2021a).

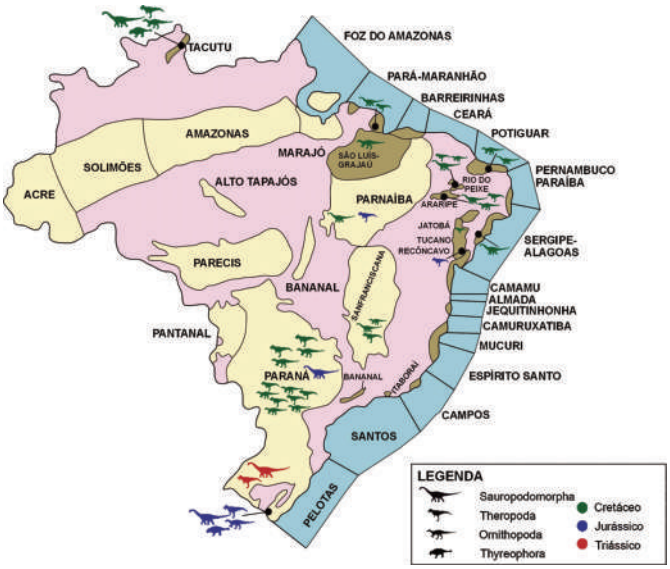


Figura 1. Bacias sedimentares brasileiras intracratônicas (sinéclises) e de rifte, com as respectivas indicações de ocorrências de pegadas de dinossauros. Adaptado de Lucchesi (1998) e Carvalho (2024).

Pegadas e pistas de dinossauros são encontradas em diversas bacias sedimentares durante o Mesozoico brasileiro. A classificação dessas áreas sedimentares no Brasil agrupa-se em dois grandes conjuntos: bacias intracratônicas (sinéclises) e bacias do tipo rifte. As principais bacias intracratônicas são as bacias do Paraná, Parecis, Sanfranciscana, Parnaíba e Amazônica, cuja história geológica se estende do Paleozoico ao Cenozoico, em um contexto tectônico de sinéclise, embora tenham se desenvolvido inicialmente sobre sistemas de rifteamento do Cambriano-Ordoviciano (Toczeck *et al.*, 2019). Até o momento não foram encontradas pegadas de dinossauros nos depósitos mesozoicos da Província Amazônica (bacias do Acre, Solimões, Alto Tapajós, Amazonas e Marajó). Apesar da existência de afloramentos jurássicos e cretáceos nas bacias do Amazonas e Acre, há poucos estudos geológicos nessa região e ainda não foram relatadas pegadas de dinossauros. Durante o Mesozoico, a abertura do Atlântico Sul criou novas bacias na atual margem atlântica e no interior dos cinturões proterozoicos, as quais são classificadas como bacias do tipo rifte.

2.1 BACIAS INTRACRATÔNICAS

2.1.1 BACIA DO PARANÁ

A Bacia do Paraná (Fig. 2) é uma grande bacia sedimentar do tipo sag que registra sedimentação contínua ao longo do Fanerozoico, cobrindo cerca de 1,4 milhão de km² (Milani, 1992; Milani & Ramos, 1998). Milani *et al.* (2007) dividiram sua história em seis supersequências, destacando-se as três últimas por apresentarem depósitos continentais: Gondwana II (Triássico), Gondwana III (Jurássico Superior–Berriasiano) e Bauru-Caiuá (Cretáceo Superior).

No Triássico, as formações Santa Maria (Grupo Rosário do Sul) e Caturrita registram pegadas atribuídas a terópodes e sauropodomorfos (Silva, 2024; Silva *et al.*, 2007, 2008, 2012). No Jurássico Superior, as formações Guará (RS) e Pirambóia (SP) possuem icnofósseis de dinossauros, preservados em depósitos

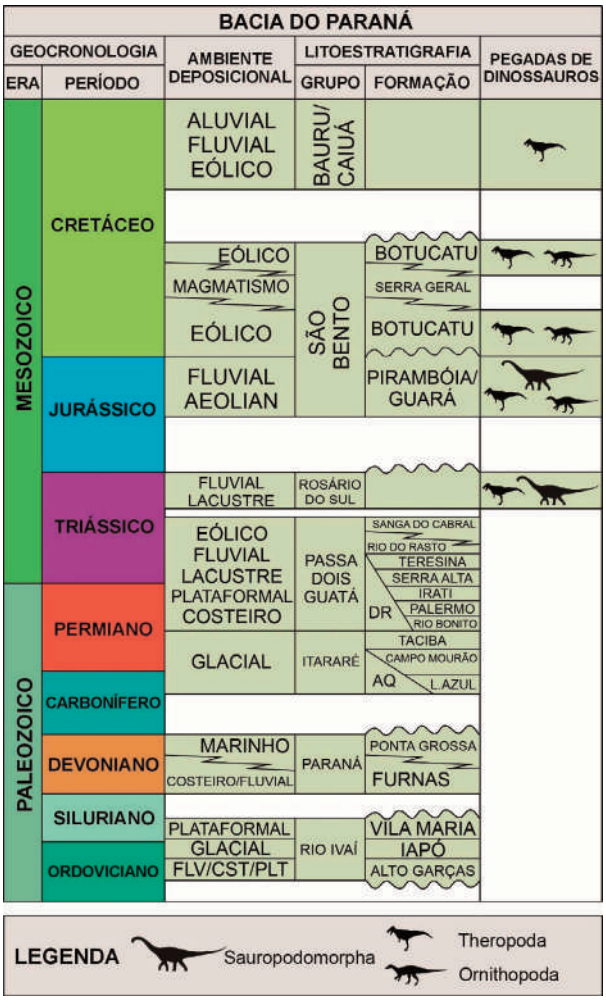


Figura 2. Carta estratigráfica simplificada da Bacia do Paraná incluindo as ocorrências de pegadas de dinossauro. Adaptado de Carvalho (2024).

fluviais e eólicos sob clima semiárido (Scherer & Lavina, 2005, 2006; Francischini *et al.*, 2015, 2024; Christofoletti *et al.*, 2021; Deiques *et al.*, 2025). Nos depósitos do Jurássico Superior da Formação Guará foram reconhecidos saurópodes, terópodes, ornitópodes e anquilossauros (Dentzien-Dias *et al.*, 2008; Francischini *et al.*, 2024). Os terópodes podem ser atribuídos aos icnogêneros *Jurabrontes* ou *Iberosauripus* e as pegadas de anquilossauros aos icnogêneros *Tetrapodosaurus* ou *Metatetrapous* (Deiques *et al.*, 2025). As pegadas da Formação Pirambóia restringem-se a estruturas observadas em seção transversal, as quais deformam as lâminas sedimentares (Christofoletti *et al.*, 2021).

Durante o final do Jurássico e início do Cretáceo, a Formação Botucatu (Fig. 3) registrou o maior campo de dunas do Mesozoico sul-americano, o Paleodeserto de Botucatu, com rastros fossilizados de dinossauros preservados em dunas eólicas e em regiões interdunas (Leonardi *et al.*, 2007; Fernandes & Carvalho, 2007; Fernandes *et al.*, 2024). Esses depósitos estão associados a rios efêmeros (Albino *et al.*, 2025) e aos eventos vulcânicos da Formação Serra Geral (Scherer *et al.*, 2002; Brückmann *et al.*, 2014).

Posteriormente, com a deposição do Grupo Bauru, desenvolveu-se a Bacia Bauru, formada por influência tectônica andina em ambiente semiárido (Menegazzo *et al.*, 2016; Batezelli, 2010, 2017) superposta parcialmente à Bacia do Paraná. Essa unidade cobre cerca de 379.000 km², com depósitos entre o Turoniano e o Maastrichtiano (Dias-Brito *et al.*, 2001). Nela, foram registradas pegadas isoladas e pistas preservadas nos grupos Bauru e Caiuá atribuídas a terópodes, ornitópodes e saurópodes (Riff *et al.*, 2018; Fernandes *et al.*, 2008; Leonardi, 1977; Navarro *et al.*, 2024; Oliveira *et al.*, 2024).

2.1.2 BACIA SANFRANCISCANA

A Bacia Sanfranciscana (Fig. 4), situada no centro-leste do Brasil, abrange cerca de 220.000 km² e é dividida em duas sub-bacias: Abaeté e Urucuia (Cabral *et al.*, 2021). Ela registra uma longa história sedimentar desde o Paleozoico, com sucessões pertencentes aos grupos Santa Fé (Carbonífero-Permiano), Areado

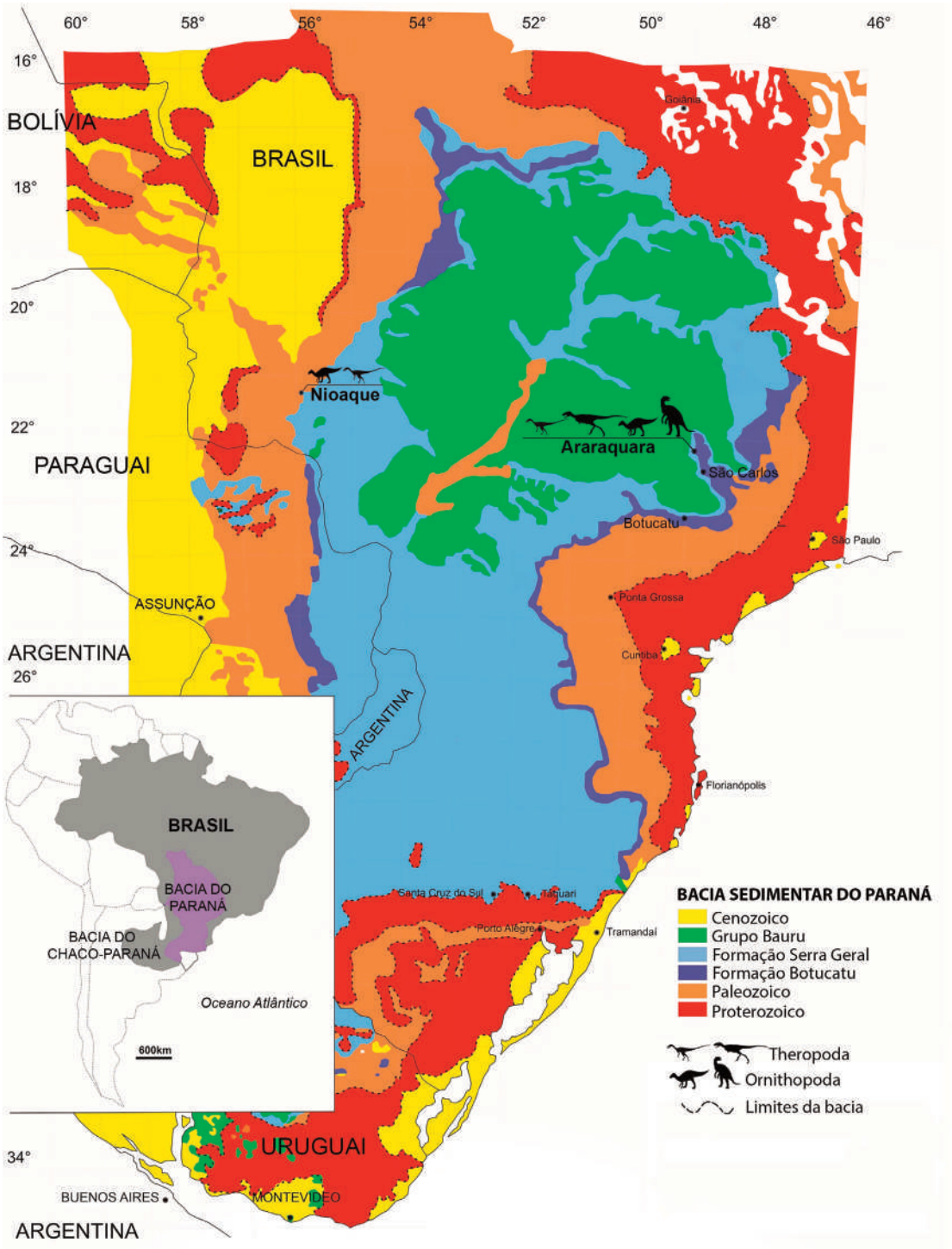


Figura 3. Mapa geológico da Bacia do Paraná e área de distribuição da Formação Botucatu, com as principais localidades onde as pegadas de dinossauro foram reconhecidas *in situ*. Adaptado de Almeida & Melo (1981), Leonardi *et al*. (2024a) e Fernandes *et al*. (2024).

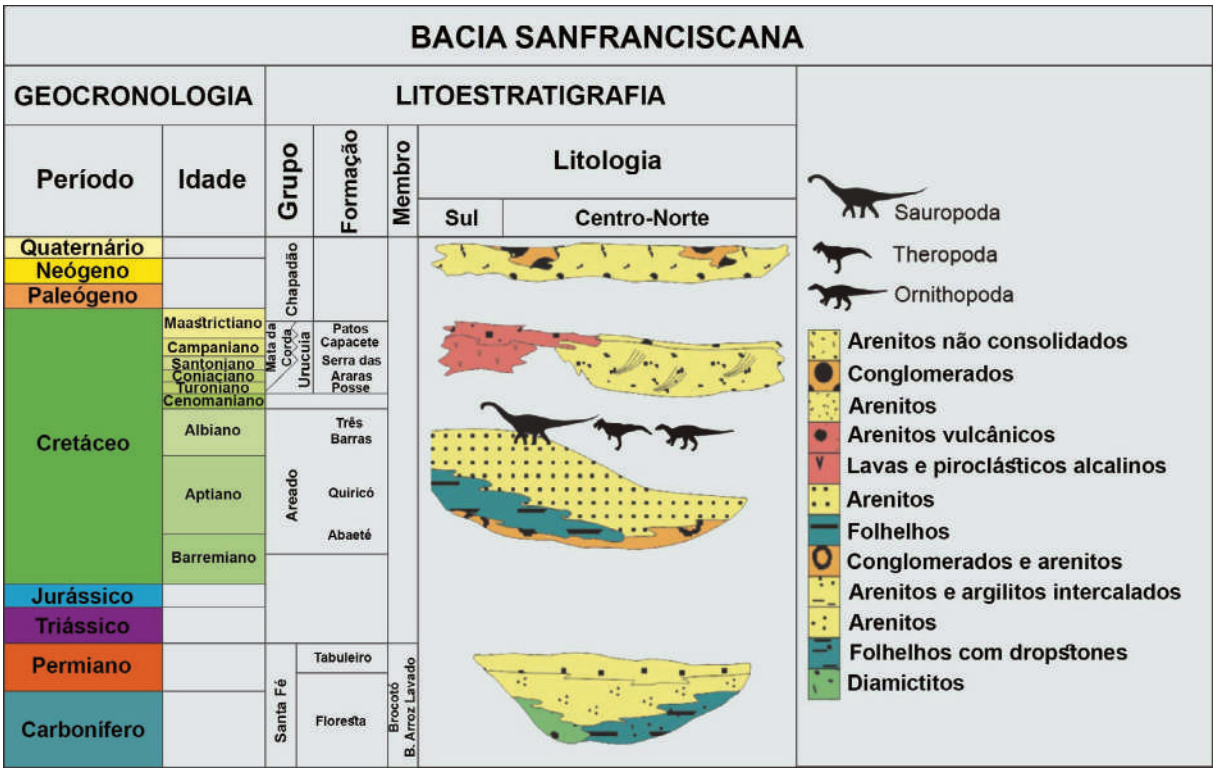


Figura 4. Carta estratigráfica da Bacia Sanfranciscana incluindo as ocorrências de pegadas de dinossauros. Adaptado de Carmo *et al.* (2004), Leite & Carmo (2021) e Carvalho (2024).

(Cretáceo Inferior), Mata da Corda e Urucuia (Cretáceo Superior) (Campos & Dardenne, 1997a, b; Sgarbi G, 2000; Sgarbi G *et al.*, 2001; Sgarbi P *et al.*, 2004).

O Grupo Santa Fé contém depósitos glaciogênicos, enquanto o Grupo Areado apresenta importantes registros continentais com ambientes aluviais, lacustres e fluviais, especialmente nas formações Abaeté, Quiricó e Três Barras (Campos & Dardenne, 1997a). A Formação Quiricó (Barremiano-Aptiano) registra paleolagos, por vezes com indícios de salinização, com rica biota fóssil de palinomorfos, impressões foliares de gimnospermas e angiospermas, anelídeos, insetos, ostracodes, spinicaudatas, elasmobrânquios, actinopterígios, celacantiformes e dinossauros (Barbosa, 1965; Duarte, 1968; Santos, 1971; Lima, 1979; Carvalho *et al.*, 1994a; Arai *et al.*, 1995; Duarte, 1997; Carvalho & Kattah, 1998, 2024; Delício *et al.*, 1998; Carmo *et al.*, 2004; Gallego & Martins-Neto, 2006; Carvalho & Maisey, 2008; Zaher *et al.*, 2011, 2020; Leite *et al.*, 2018; Fragoso *et al.*, 2019; Brito *et al.*, 2020; Bittencourt *et al.*, 2015, 2018; Ribeiro *et al.*, 2018; Coimbra, 2020; Carvalho & Santucci, 2021). A Formação Três Barras contém importantes evidências de desertificação no Cretáceo, com registros de pegadas de dinossauros preservadas na parte inferior da sucessão sedimentar, relacionada a condições mais úmidas (Mescolotti *et al.*, 2019, Nascimento *et al.*, 2022; Carvalho & Kattah, 2024).

O Grupo Mata da Corda inclui rochas vulcânicas alcalinas datadas em ~80 Ma (Sgarbi P *et al.*, 2004), enquanto o Grupo Urucuia é composto por arenitos eólicos e fluviais de sistemas secos (Mescolotti *et al.*, 2019; Spigolon & Alvarenga, 2002). A cobertura mais recente é o Grupo Chapadão, com depósitos

inconsolidados do Quaternário (Campos & Dardenne, 1997a).

De forma geral, a Bacia Sanfranciscana destaca-se como um importante registro paleoclimático e paleoecológico do Gondwana Sul-Americano, evidenciando uma transição entre ambientes áridos e úmidos e a preservação de pegadas que enriquecem o conhecimento sobre os ecossistemas cretáceos no Brasil.

2.1.3 BACIA DO PARNAÍBA

A Bacia do Parnaíba (Fig. 5), uma das mais extensas bacias sedimentares do Brasil, localiza-se na região Nordeste e cobre aproximadamente 600.000 km², abrangendo os estados do Tocantins, Piauí, Maranhão, Ceará e Pará (Cordani *et al.*, 1984). Caracteriza-se como uma bacia do tipo sag com espessura sedimentar de até 3,5 km, sobre um embasamento neoproterozoico complexo, resultante de eventos orogênicos Brasiliano–Pan-Africanos (Almeida *et al.*, 2000; Brito Neves & Fuck, 2013; Castro *et al.*, 2013; Porto *et al.*, 2022).

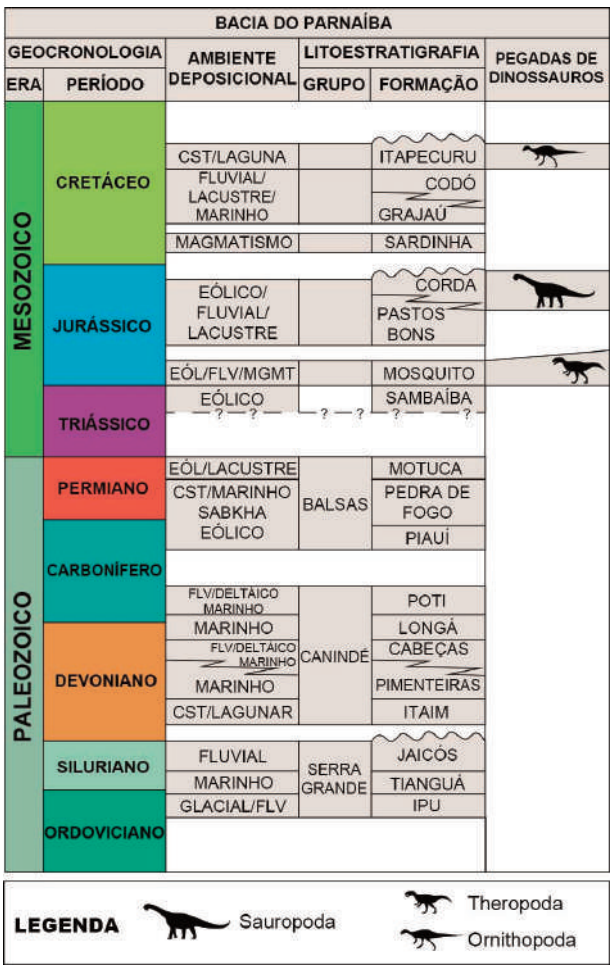


Figura 5. Carta estratigráfica da Bacia do Parnaíba incluindo as ocorrências de pegadas de dinossauros. Adaptado de Carvalho *et al.* (2025).

Góes (1995) propôs o termo "Província Parnaíba" (Fig. 6) para designar a região com múltiplos centros deposicionais: Parnaíba, Alpercatas, Grajaú e Espigão-Mestre (Góes & Feijó, 1994). A evolução sedimentar da bacia inclui depósitos do Ordoviciano ao Triássico Inferior, passando por fases marinhas, fluviais, lacustres e desérticas. O Grupo Jaibaras representa os sedimentos mais antigos (Cambriano–Ordoviciano), relacionados a estruturas de tipo rifte (Oliveira & Mohriak, 2003; Cerri *et al.*, 2020).

As supersequências paleozoicas são subdivididas em: Grupo Serra Grande (Siluriano), Grupo Canindé (Devoniano–Carbonífero) e Grupo Balsas (Carbonífero–Triássico), com deposição em ambientes glaciais, fluviais e marinhos (Pedreira da Silva *et al.*, 2003). No Mesozoico, a tectônica foi marcada por arcos estruturais (Xambioá e Ferrer–Urbano Santos) e intensa atividade magmática (formações Mosquito e Sardinha), relacionada à abertura do Atlântico Sul (Araújo, 2017).

A Bacia das Alpercatas, de idade jurássica a cretácea, contém rochas do Grupo Mearim (formações Pastos Bons e Corda), interpretadas como depósitos fluviais, lacustres e eólicos (Góes & Feijó, 1994). Já a Bacia de Grajaú, preenchida por arenitos, folhelhos e evaporitos das formações Codó, Grajaú e Itapecuru, registra ambientes fluviais, lagunares e deltaicos (Rossetti & Truckenbrodt, 1997; Rossetti, 2001; Guerra-Sommer *et al.*,

Figura 6. Unidades geotectônicas da "Província Parnaíba", que inclui áreas deposicionais distintas. As estrelas indicam os locais em que ocorrem pegadas de dinossauros. Adaptado de Pedreira da Silva *et al.* (2003) e Carvalho *et al.* (2025).

2021b; Salgado-Campos *et al.*, 2022). A Bacia do Espigão-Mestre, por sua vez, contém arenitos eólicos correlacionáveis com o domínio Urucuia da Bacia Sanfranciscana (Pedreira da Silva *et al.*, 2003). O registro de pegadas de dinossauros, embora esparso, é significativo para a paleobiogeografia do Mesozoico brasileiro. Na Bacia do Parnaíba, Assis *et al.* (2010) descreveram pegadas de terópodes triássicas (Formação Sambaíba), as quais foram posteriormente atribuídas por Carvalho *et al.* (2025) a depósitos do Jurássico Inferior. Em uma ampla área de afloramentos na região do município de Fortaleza dos Nogueiras (Tangará Ecopark, Maranhão) ocorre uma diversificada icnofauna de terópodes numa sucessão sedimentar interpredada como de um contexto ambiental eólico-lacustre (Formação Mosquito, Membro Macapá). Trata-se da mais importante ocorrência de pegadas de dinossauros do Jurássico brasileiro, que possibilitam novas perspectivas para o entendimento da diversidade e distribuição ambiental dos dinossauros no Brasil. Na Bacia do Espigão-Mestre (Formação Corda, Barremiano), em Itaguatins (Estado do Tocantins), foram identificadas sete pistas de saurópodes (Leonardi, 1980, 1994; De Valais *et al.*, 2015; Lopes *et al.*, 2021). Na Bacia de Grajaú, uma pegada atribuída ao gênero *Caririchnium* foi registrada na Formação Itapecuru (Aptiano), próxima ao rio Itapecuru, Maranhão (Menezes *et al.*, 2019).

A Bacia do Parnaíba representa um relevante registro geológico e paleontológico do Fanerozoico no Brasil, reunindo múltiplas fases tectônicas, ambientes deposicionais variados e uma diversidade de registros icnofossilíferos ainda em prospecção. A continuidade de estudos estratigráficos, paleontológicos e sedimentológicos são essenciais para ampliar o entendimento sobre a evolução paleoambiental da região e sua conexão com a biota mesozoica de Gondwana (Carvalho & Leonardi, 2024).

2.2 BACIAS RIFTE

O registro de pegadas de dinossauros nas bacias rifte brasileiras representa um importante indicador paleoambiental e paleobiogeográfico relacionado à complexa história tectônica da fragmentação de Gondwana. Durante o Jurássico Final, a crosta terrestre foi intensamente deformada, levando à formação de pequenos semi-grabens (bacias assimétricas limitadas por falhas normais), nos quais se acumularam grandes espessuras de sedimentos continentais (Machado *et al.*, 1990). Esses ambientes, caracterizados por lagos isolados e redes de drenagem internas, criaram condições ideais para a formação e preservação de icnofósseis, como pegadas de dinossauros.

O processo de abertura do Atlântico Sul foi diacrônico, ocorrendo de forma diferenciada em três domínios tectono-sedimentares: austral, tropical e equatorial (Popoff, 1988). Essa característica influenciou diretamente a distribuição dos ambientes deposicionais e, consequentemente, dos icnossítios. No domínio tropical, localizado principalmente no Nordeste do Brasil, formaram-se diversas pequenas bacias interiores, muitas das quais preservam registros importantes da presença de dinossauros.

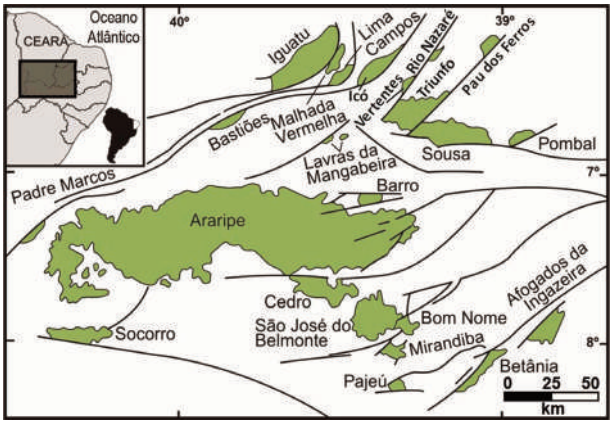


Figura 7. Mapa de localização das bacias interiores do Nordeste brasileiro. Adaptado de Carvalho *et al*. (2013a, b).

A maioria dos icnossítios brasileiros do Cretáceo Inferior encontra-se em bacias como Sousa e Triunfo (bacias do Rio do Peixe), Lima Campos, Malhada Vermelha e Araripe (Fig. 7). Esses locais revelam a diversidade de dinossauros que habitaram ambientes fluviais, lacustres e marginais. Já nas bacias atlânticas marginais, embora existam registros de pegadas, estes são esparsos e frequentemente limitados a ocorrências isoladas, muitas vezes em seções transversais que dificultam interpretações paleoicnológicas mais detalhadas.

A exceção para as bacias litorâneas é a Bacia de São Luís, na margem equatorial, onde foram documentados seis icnossítios contendo pegadas bem preservadas atribuídas a terópodes, saurópodes e ornitópodes, localizados nos municípios de São Luís e Alcântara, no estado do Maranhão. Essa concentração excepcional de vestígios fósseis permite inferências mais adequadas sobre a ecologia e a dinâmica dos ecossistemas mesozoicos da região durante o processo de rifteamento da margem equatorial.

A análise integrada desses dados contribui significativamente para a compreensão da relação entre tectônica, sedimentação e preservação dos icnofósseis no contexto da evolução do Gondwana e da abertura do Oceano Atlântico Sul. Além disso, evidencia a importância das bacias rifte brasileiras como valiosas para o entendimento da história geológica e biológica do Mesozoico Gondwânico.

2.2.1 BACIAS INTRACONTINENTAIS DO NORDESTE BRASILEIRO

Essas bacias são áreas intracratônicas (grabens e semi-grabens) nas quais a sedimentação foi controlada pela reativação de estruturas tectônicas do Pré-cambriano durante os primeiros estágios do afastamento entre América do Sul e África (Ponte, 1992; Mabesoone, 1994; Valença *et al*., 2003). A região do embasamento ((Meso- e Neoproterozoico), onde se localizam, é conhecida como Província Borborema.

A Província Borborema apresenta diversos eventos tectônicos, metamórficos e magmáticos que são interpretados como pertencentes a um paleocontinente maior do Pré-cambriano, que se estendia até a África (Trompette *et al*., 1993). Essa área foi periodicamente afetada pela formação de riftes intracontinentais (Matos, 1992; Córdoba *et al*., 2008), e os movimentos reativados de falhas dentro das antigas linhas de

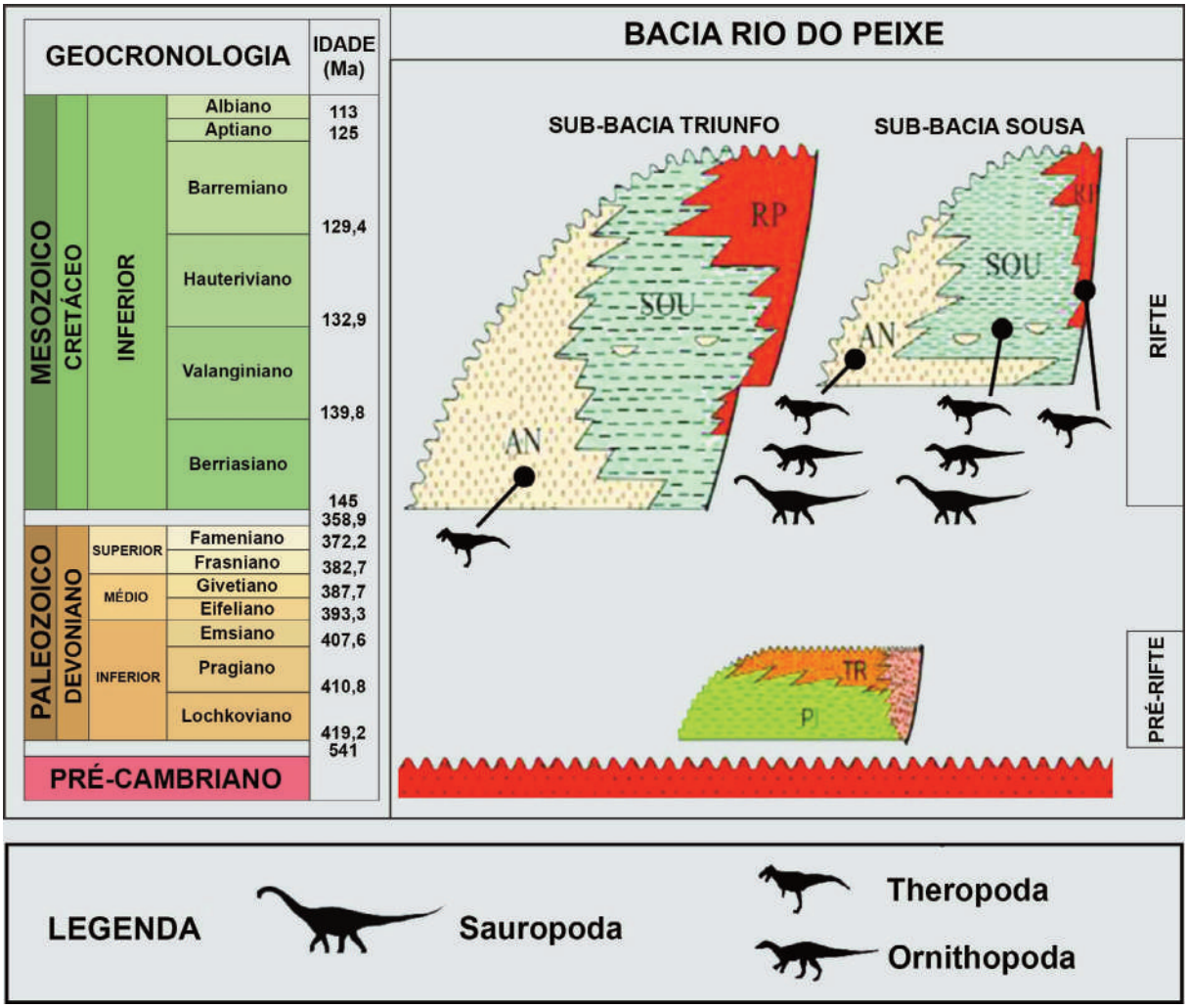


Figura 8. Carta estratigráfica da Bacia do Rio do Peixe. Grupo Santa Helena (PI- Formação Pilões; TR- Formação Triunfo), e Grupo Rio do Peixe (NA- Formação Antenor Navarro; SO- Formação Sousa; RP- Formação Rio Piranhas). Adaptado de Rapozo *et al.* (2021) e Carvalho (2024).

falha pré-cambrianas (orientadas E–O e SSO–NNE) deram origem a várias bacias sedimentares. Localizadas no interior da Região Nordeste do Brasil —abrangendo áreas dos estados da Paraíba, Rio Grande do Norte, Piauí, Pernambuco e sul do Ceará— destacam-se como importantes regiões de registro icnofossilífero do Mesozoico, especialmente do Cretáceo Inferior. Nesses contextos geológicos, observa-se uma expressiva diversidade de icnofósseis de vertebrados e invertebrados, com ênfase nas pegadas de dinossauros (Leonardi, 1979a, 1979b, 1989; Carvalho, 1996; Carvalho *et al.*, 1993, 1995, 2013a, 2013b; Carvalho & Leonardi, 2021, 2022; Leonardi & Carvalho, 2021; Guerra-Sommer *et al.*, 2021a).

Nas Bacias do Rio do Peixe (Fig. 8), os icnofósseis ocorrem no Grupo Rio do Peixe, cuja sedimentação se deu entre o Berriasiano e o Barremiano (Lima & Coelho, 1987), com três formações principais: Antenor Navarro,

Sousa e Rio Piranhas. As formações Antenor Navarro e Rio Piranhas são compostas por depósitos de leques aluviais e canais entrelaçados, enquanto a Formação Sousa é caracterizada por ambientes lacustres rasos e planícies de inundação (Srivastava & Carvalho, 2004; Rapozo *et al.*, 2021). A partir dessas formações, são descritas diversas pegadas atribuídas a terópodes, saurópodes e ornitópodes, muitas delas em excelente estado de preservação (Leonardi & Carvalho, 2024).

Na Bacia do Araripe (Fig. 9), os registros icnofossilíferos remontam ao ?Barremiano, Aptiano e Cenomaniano, abrangendo as formações Mauriti (ambiente fluvial), Rio da Batateira (deltaico/planície de inundação), Crato (lago alcalino) e Exu (ambiente fluvial a costeiro). No caso da Formação Mauriti, os afloramentos onde ocorrem as pegadas de dinossauros eram considerados como do Siluro-Devoniano. A descoberta de pegadas fósseis nestas rochas indica claramente uma deposição das mesmas durante o Mesozoico (Carvalho *et al.*, 1994b, 2024). A Formação Crato, em particular, destaca-se pela excepcional preservação de fósseis em ambientes lacustres alcalinos de baixa energia, contribuindo significativamente para o conhecimento da paleoecologia da região (Viana *et al.*, 1993; Carvalho, 2000a, 2000b, 2004; Carvalho *et al.*, 2021a, 2021b; Dias & Carvalho, 2020, 2022; Scaramuzza dos Santos *et al.*, 2020; Dias *et al.*, 2022, 2023, 2025).

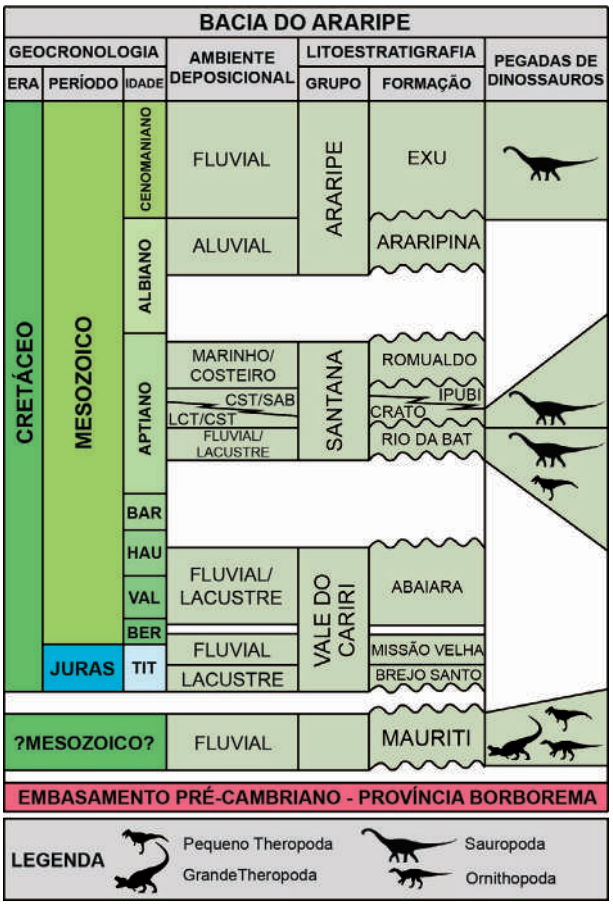


Figura 9. Carta estratigráfica da Bacia do Araripe e as unidades litoestratigráficas com ocorrências de pegadas de dinossauros. JURAS: Jurassico; TIT: Tithoniano; BER: Berriasiano; VAL: Valanginiano; HAU: Hauteriviano; BAR: Barremiano; CEN: Cenomaniano; LCT: Lacustre; CST: Costeiro; SAB: Sabhka; RIO DA BAT: Rio da Batateira. Adaptado de Carvalho *et al.* (2024).

O conjunto de evidências paleobiológicas dessas bacias fornece uma rica base para a reconstrução de paleoambientes e padrões de ocupação territorial por dinossauros durante o Cretáceo Inicial no nordeste do Gondwana. A associação entre os diferentes tipos de fácies deposicionais e os vestígios de atividades biológicas reforça a importância dessas bacias, as quais são referência no estudo da icnologia mesozoica brasileira.

2.2.2 BACIAS MARGINAIS ATLÂNTICAS

A fragmentação do Gondwana Ocidental iniciou-se no Jurássico Final, progredindo do sul ao norte da América do Sul e atingindo a margem equatorial no final do Aptiano ao início do Albiano (Dummann *et al.*, 2023). Esse processo gerou quatro megassequências sedimentares controladas por eventos rifte (Cainelli & Mohriak, 1999). Nas bacias de Pelotas, Santos, Campos e Espírito Santo não há afloramentos mesozoicos expostos, pois são bacias offshore.

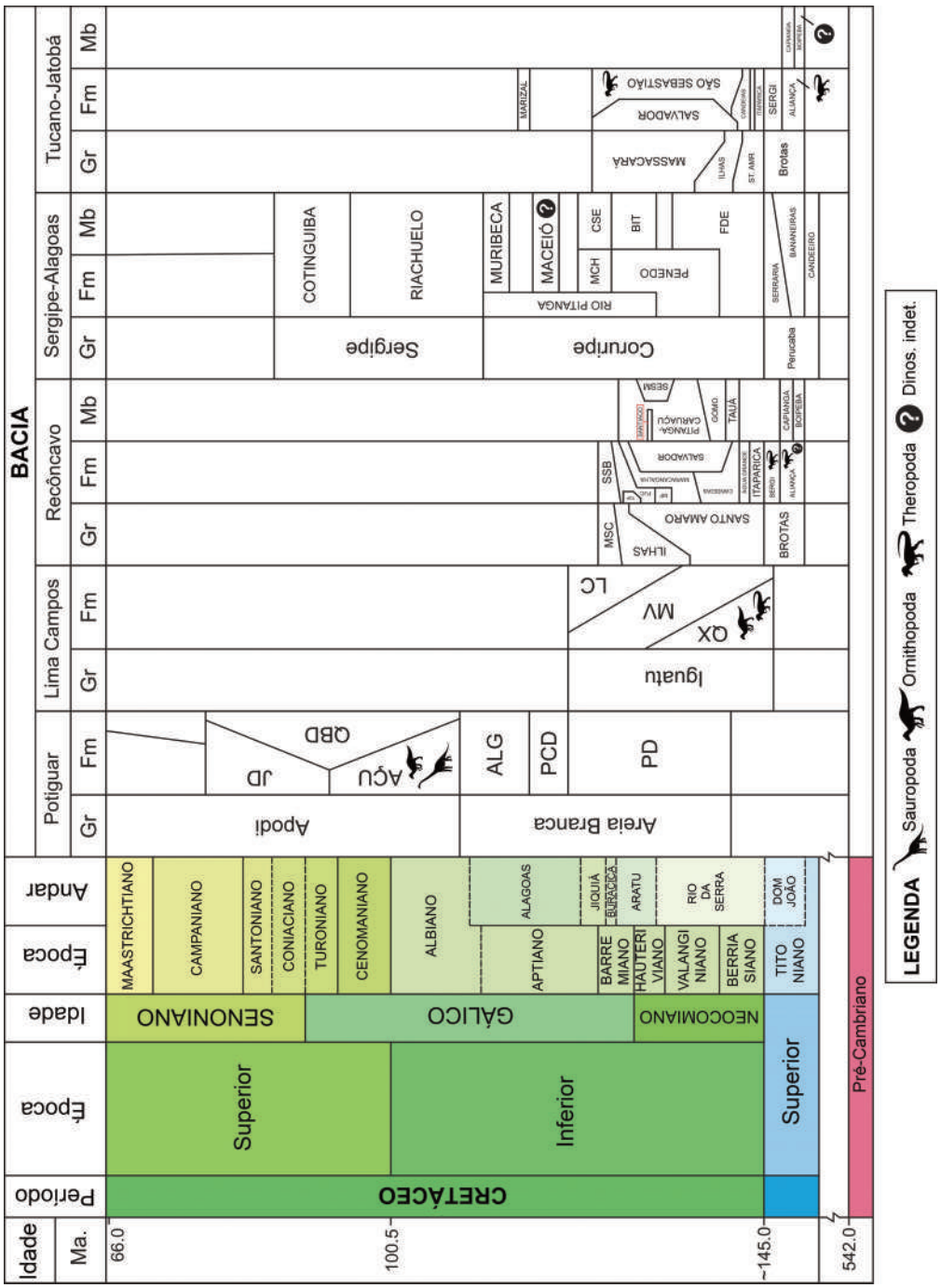


Figura 10. Seções estratigráficas simplificadas e as unidades litoestratigráficas em que ocorrem pegadas de dinossauros nas bacias Potiguar, Lima Campos, Recôncavo, Sergipe-Alagoas e Tucano-Jatobá. ALG: Formação Alagamar; BIT: Formação Barra de Itiúba; BRS: Formação Barreiras; CSE: Formação Coqueiro Seco; Fm: Formação (unidade litoestratigráfica); JD: Formação Jandaíra; LC: Formação Lima Campos; Ma: milhões de anos; Mb: Membro (unidade litoestratigráfica); MCH: Formação Morro do Chaves; MV: Formação Malhada Vermelha; PD: Formação Pendência; PCD: Formação Pescada; QBD: Formação Quebradas; QX: Formação Quixoá. Adaptado de Leonardi *et al.* (2024b).

O sistema rifte abortado Recôncavo–Tucano–Jatobá apresenta megassequências pré-rifte e continentais com registros icnológicos pontuais. Pegadas de dinossauros foram identificadas nas formações Aliança e Sergi, da Bacia do Recôncavo (Carvalho & Borghi, 2008), bem como pegadas tridáctilas isoladas na Formação São Sebastião, Bacia do Tucano (Dantas *et al.*, 2019) (Fig. 10).

Nas bacias marginais do Atlântico Sul ocorrem pegadas em estratos expostos da sucessão aptiana da Formação Maceió (Bacia de Sergipe-Alagoas) (Carvalho & Souza-Lima, 2008; Carvalho *et al.*, 2022) e na Formação Açu (Aptiano?-Cenomaniano) da Bacia Potiguar (Leonardi *et al.*, 2021) (Fig. 11).

Na margem equatorial, as pegadas da Formação Alcântara (Cenomaniano), na Bacia de São Luís (Figs. 12 e 13), ocorrem em arenitos quartzosos associados a um ambiente estuarino de clima seco e quente, revelando faunas de dinossauros bem definidas (Carvalho & Pedrão, 1998; Carvalho, 1995, 2001; Góes & Rossetti, 2001; Carvalho & Lindoso, 2024). Esses registros fornecem importantes dados sobre a paleoecologia e a dinâmica de ocupação dos ambientes costeiros durante o Cretáceo.

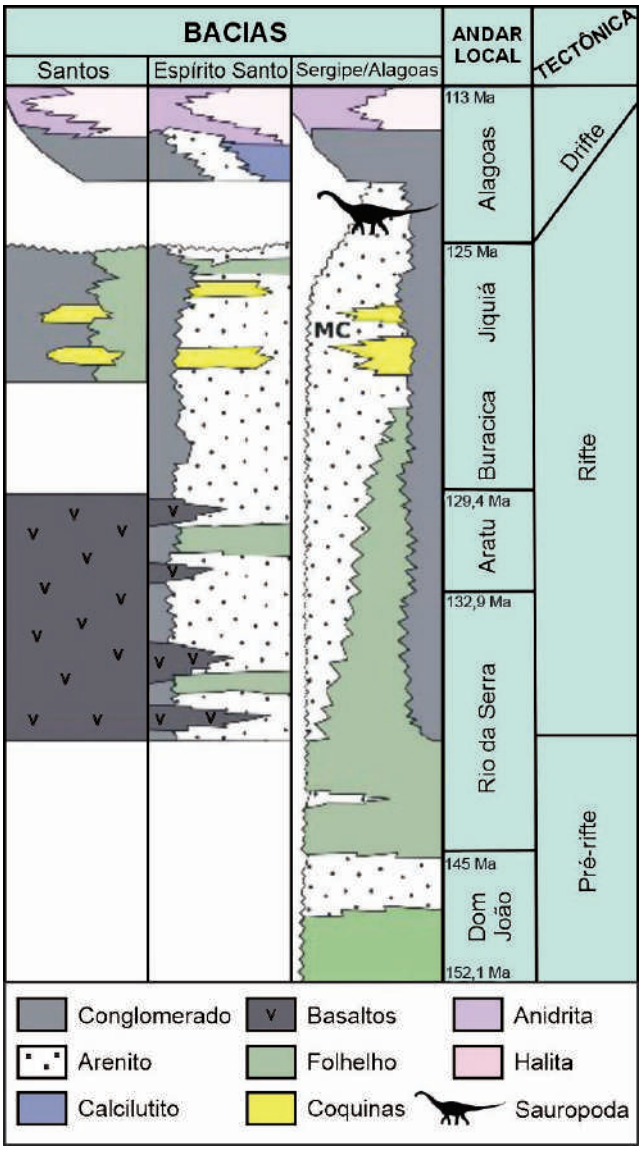


Figura 11. Colunas estratigráficas das bacias marginais mesozoicas do Brasil (Santos, Campos, Espírito Santo e Sergipe-Alagoas). Adaptado de Cainelli & Mohriak (1999), Menezes *et al.* (2016) e Carvalho (2024).

2.2.3 BACIA DE TACUTU

A Bacia do Tacutu, localizada na região amazônica, entre Brasil e Guiana, constitui um sistema de grabens assimétricos com orientação NE–SO, estendendo-se por cerca de 300 km e atingindo até 50 km de largura, totalizando uma área de aproximadamente 4.500 km². Sua evolução geológica reflete um histórico complexo associado à tectônica rifte, típico de bacias relacionadas à fragmentação de Gondwana (Pedreira da Silva *et al.*, 2003; Castro *et al.*, 2021).

A sucessão estratigráfica da bacia inicia-se com uma supersequência pré-rifte jurássica composta pelas formações Apoteri e Manari, caracterizadas por rochas vulcânicas e siltitos vermelhos, que indicam deposição em ambientes lacustres sob clima árido a semiárido (Eiras *et al.*, 1994; Marzolli *et al.*, 1999). Essa fase foi sucedida por depósitos típicos de sistemas rifte, com sedimentação fluvial, lacustre de tipo playa e deltaica, representadas pelas formações

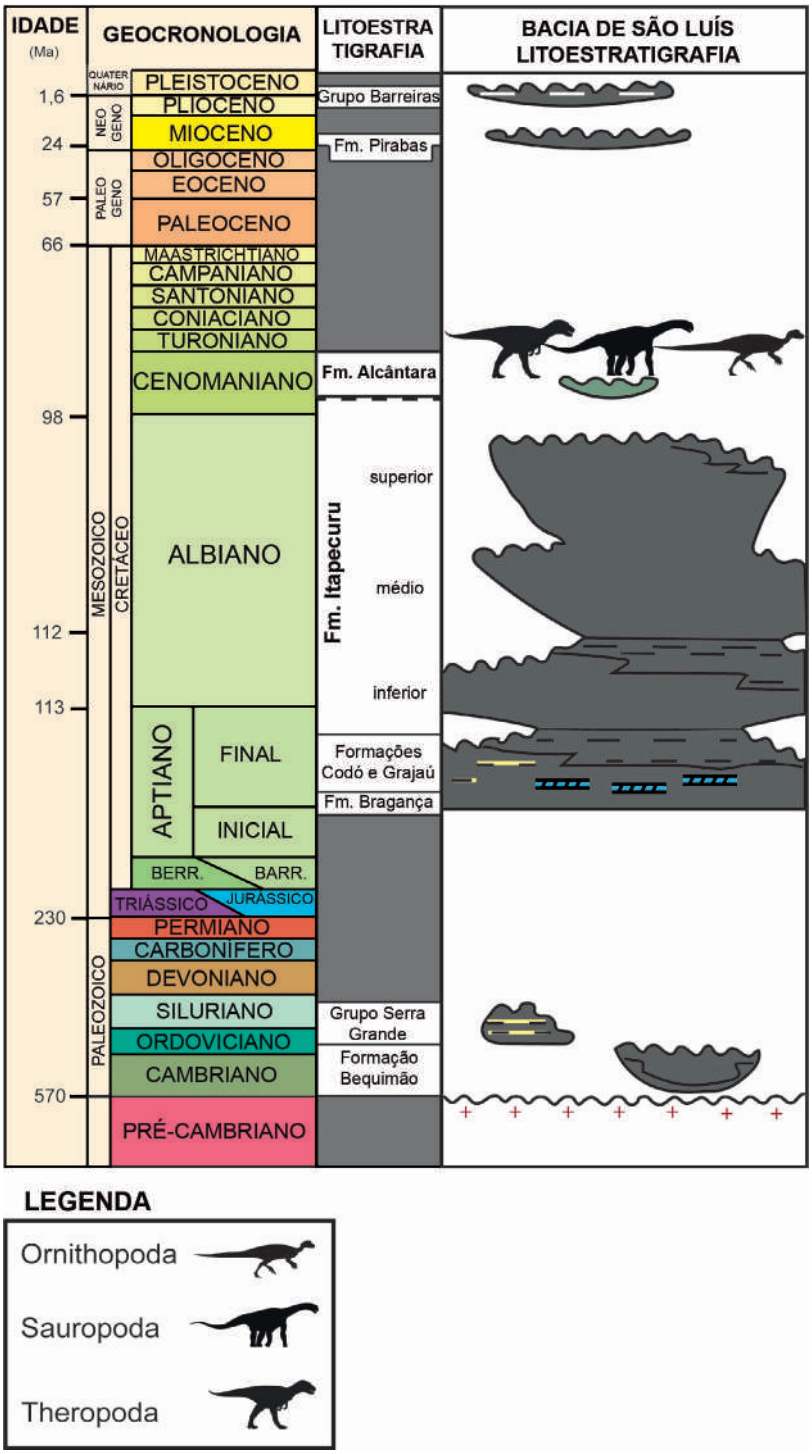


Figura 12. Carta estratigráfica da Bacia de São Luís, incluindo a ocorrência de pegadas de dinossauros. Adaptado de Carvalho & Lindoso (2024).

Rupununi e Pirara, compostas por evaporitos, folhelhos, arenitos e conglomerados.

Durante o Cretáceo, a sedimentação prosseguiu com as formações Tacutu e Serra do Tucano, ambas compostas por siltitos e arenitos. A Formação Serra do Tucano, atribuída ao intervalo Barremiano–Albiano, é particularmente importante do ponto de vista paleobiológico. Nessa unidade, Barros *et al.* (2022) registraram um conjunto significativo de pegadas de dinossauros, interpretadas como pertencentes a saurópodes, ornitópodes, terópodes e possivelmente tireóforos. As pegadas foram associadas a depósitos de planície de inundação, sugerindo um paleoambiente úmido intermitente e de baixa energia, favorável à preservação de icnofósseis.

Esses registros reforçam a importância da Bacia do Tacutu como um ponto estratégico para compreender a distribuição paleobiogeográfica dos dinossauros na região amazônica durante o Cretáceo, além de evidenciar a diversidade faunística presente nesse setor do Gondwana ocidental.

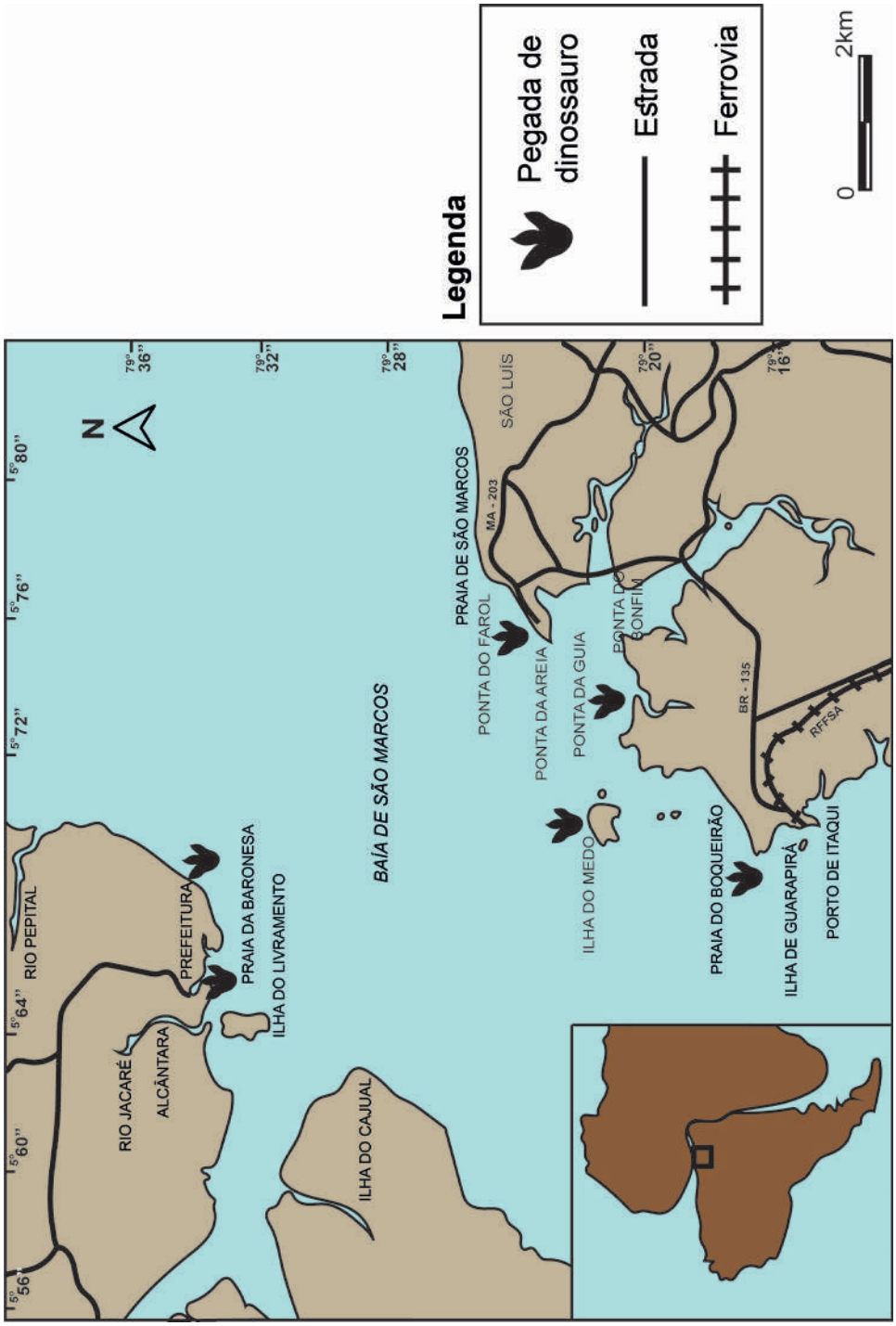


Figura 13. Mapa de localização dos seis icnossítios da Formação Alcântara, Bacia de São Luís: Ponta da Guia, Ponta do Farol, Praia do Boqueirão, Ilha do Medo, Praia da Baronesa e Praia Prefeitura de Alcântara. Na porção inferior esquerda tem-se a posição paleogeográfica dos icnossítios durante o Cenomanino. Adaptado de Carvalho & Lindoso (2024).

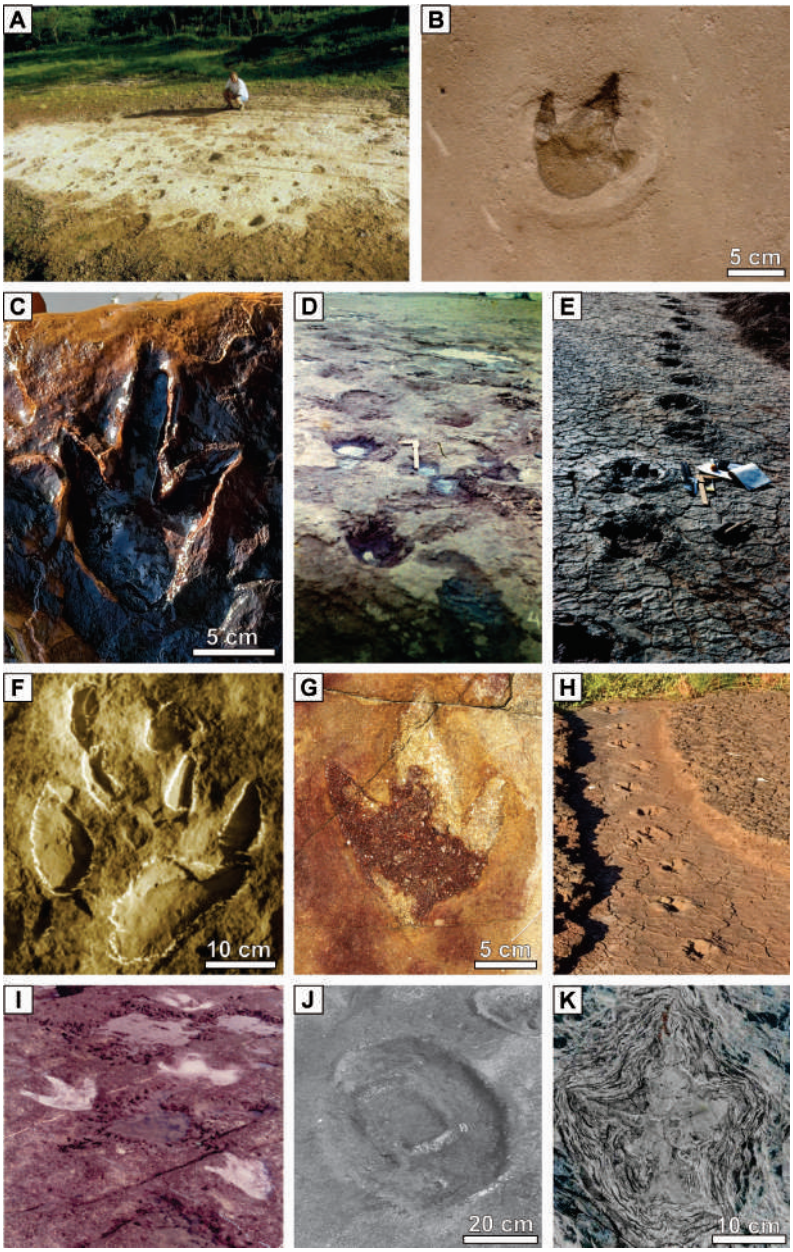


Figura 14. A. Superfície da Formação Caturrita (Triássico Superior, Bacia do Paraná) com pegadas atribuídas a sauropodomorfos; B. Pegada isolada de Theropoda da Formação Botucatu (Berriasiano-Barremiano, Bacia do Paraná); C. Pegada isolada de Theropoda da Formação Mosquito (Jurássico Inferior, Bacia do Parnaíba); D. Pegadas de Sauropoda do Jurássico Superior-Cretáceo Inferior da Formação Corda (Bacia do Espigão-Mestre); E. Pista de Ornithopoda iguanodontídeo (Sousaichnium pricei) da Formação Sousa (Berriasiano-Barremiano, Bacia de Sousa); F. Conjunto de superposição parcial de um pé sobre uma mão de um Ankylosauria do icnosítio Serrote do Pimenta (Berriasiano-Barremiano, Formação Antenor Navarro, Bacia de Sousa); G. Pegada de um Theropoda, com preenchimento por arenito de granulometria grossa. Formação Antenor Navarro, Bacia de Sousa; H. Pista de Theropoda (*Moraesichnium barberenae*) da Formação Sousa (Berriasiano-Barremiano, Bacia de Sousa); I. Pistas paralelas de Theropoda de grande porte do Cenomaniano da Bacia de São Luís (Formação Alcântara); J. Pegada de Sauropoda da Formação Alcântara (Cenomaniano, Bacia de São Luís) com feições concêntricas de deformação do substrato; K. Pegada de Theropoda com estruturas de fluidização circundando seus limites (Figuras D, E e F de Giuseppe Leonardi).

3. DISTRIBUIÇÃO PALEOGEOGRÁFICA E PALEOAMBIENTAL DAS PEGADAS DE DINOSSAUROS DO BRASIL

Figura 15. No Triássico Superior da Bacia do Paraná (Formação Caturrita), a presença de pegadas interpretadas como de sauropodomorfos ocorrem em depósitos de antigas barras fluviais (Ilustração: Ariel Milani Martine).

Durante o Mesozoico, o Brasil registrou expressivas transformações ambientais ligadas à fragmentação da Gondwana Ocidental e à abertura do Oceano Atlântico Sul, com variados registros de pegadas de dinossauros (Fig. 14). Na Bacia do Paraná, os depósitos triássicos do Grupo Rosário do Sul (Anisiano–Noriano) apresentam arenitos fluvio-lacustres avermelhados, com abundantes fósseis de troncos permineralizados, ossos de vertebrados e pegadas de dinossauros (Fig. 15) (Langer, 2003; Ferigolo & Langer, 2006; Silva *et al.*, 2007, 2008). O clima era predominantemente seco com umidade sazonal, sugerindo condições semiáridas (Scaramuzza dos Santos *et al.*, 2023). Condições semelhantes ocorreram durante o Jurássico Final (formações Guará e Pirambóia), com acúmulo de sedimentos em ambientes áridos a semiáridos (Francischini *et al.*, 2015; Christofoletti *et al.*, 2021; Scherer & Lavina, 2005, 2006).

A intensa aridização culminou no desenvolvimento do Paleodeserto Botucatu (Fig. 16), um deserto com mais de 1.300.000 km² no início do Cretáceo (Almeida, 1953; Bertolini *et al.*, 2021). Os arenitos da Formação Botucatu registram dunas eólicas com pegadas de dinossauros e mamíferos (Leonardi, 1977; Leonardi & Carvalho, 2002). Essa sequência se associa aos basaltos da Formação Serra Geral (Scherer, 2000, 2002; Brückmann *et al.*, 2014). Após o evento vulcânico, desenvolveu-se a Bacia do Bauru, representando uma nova fase de sedimentação continental (Fernandes *et al.*, 2008).

Na Bacia do Parnaíba, predominou a sedimentação lacustre e eólica em ambiente árido desde o Triássico (Formação Sambaíba). Um episódio marcante foi o vulcanismo do final do Triássico/início do Jurássico (Nogueira *et al.*, 2021). Durante o Cretáceo, ingressões marinhas foram associadas à abertura da margem equatorial brasileira.

O evento de formação do Atlântico Sul, ligado à ruptura da Gondwana, envolveu tectonismo, sedimentação e vulcanismo entre o Permiano e o Cretáceo. A separação continental se deu em três fases principais (~130 Ma, ~113 Ma, ~110 Ma), culminando com a formação contínua do fundo oceânico (Chang *et al.*, 1992; Matos, 1992; Matos *et al.*, 2021a, b). Esse processo reativou estruturas tectônicas, formou novas bacias (ex.: Bacia do Rio do

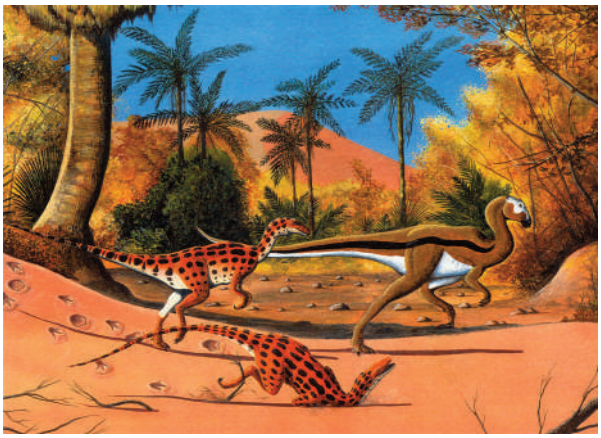


Figura 16. Reconstituição de ambiente interduna da Formação Botucatu (Berriasiano-Barremiano, Bacia do Paraná) com a presença de terópodes e ornitópodes (Ilustração: Ariel Milani Martine).

Figura 17. Os lagos temporários e planície de inundação são ambientes em que uma grande diversidade de pegadas fósseis é encontrada nos depósitos da Formação Sousa, Sub-Bacia de Sousa (Ilustração: Ariel Milani Martine).

Peixe) e modulou a sedimentação marginal (Figs. 17 e 18) (Pedreira da Silva *et al.*, 2003; Chang & Kowsmann, 1987).

Durante a fase pré-rifte (Jurássico Superior), a Depressão Afro-Brasileira favoreceu a sedimentação continental e permitiu variações climáticas que influenciaram a fauna e flora (Golonka *et al.*, 1994; Da Rosa & Garcia, 2000). Posteriormente, no Cretáceo Inferior, domínios de rifte registraram sistemas de cones aluviais, lagos e planícies (Guardado *et al.*, 1989; Lima Filho *et al.*, 1999; Mabesoone *et al.*, 1979, 2000).

Os modelos paleogeográficos indicam que as primeiras ingressões marinhas vieram do Norte, relacionadas ao Mar da Tétis (Dias-Brito, 1987, 2000; Arai, 2009; Tucker & Dias-Brito, 2017; Fauth *et al.*, 2023). Apesar da abertura progressiva do oceano, conexões terrestres entre América do Sul e África persistiram até ~100 Ma (Calvo & Salgado, 1996), desaparecendo com o mar aberto do Turoniano (~90 Ma). Durante esse tempo, o clima quente dominava, mas com variações regionais de umidade e ciclos climáticos (Petri, 1983; Skelton, 2003; Souza-Lima & Silva, 2018; Degani-Schmidt *et al.*, 2023). Com a formação do Oceano Atlântico, houve transição climática para um cinturão equatorial úmido, especialmente após ~100 Ma (Carvalho *et al.*, 2022; Salgado-Campos *et al.*, 2021; Scaramuzza dos Santos, 2021, 2023).

Por fim, a distribuição das pegadas fósseis está fortemente condicionada pela evolução tectônica das bacias e pela existência de poucos afloramentos remanescentes destes eventos (Leonardi, 1977; Fernandes *et al.*, 2008; Francischini *et al.*, 2015). Ademais, a distribuição dos afloramentos nas bacias marginais representa um limite para um maior número de pegadas de dinossauros em intervalos temporais favoráveis à sua ocorrência.

4. CONCLUSÕES

A distribuição temporal e espacial das pegadas de dinossauros no Brasil abrange toda a Era Mesozoica, refletindo a complexa interação entre evolução biológica e transformações paleogeográficas. Desde o Triássico (Carniano),

registros icnológicos da Bacia do Paraná indicam a presença de dinossauros basais, como terópodes e sauropodomorfos, em ambientes fluviais e lacustres sob clima árido. A configuração geográfica da Pangeia, aliada ao baixo nível do mar e à circulação atmosférica global, impôs um regime climático predominantemente seco durante grande parte do Mesozoico.

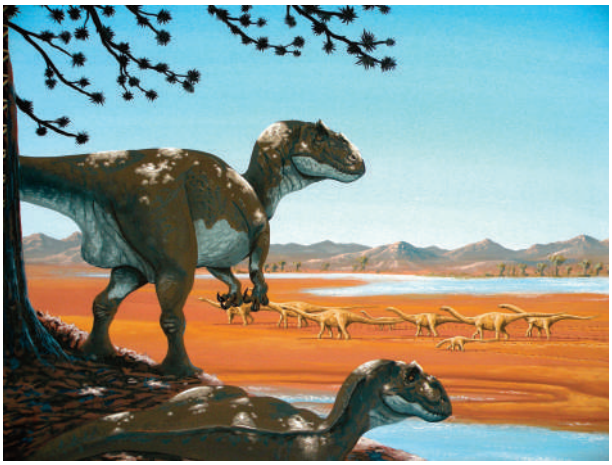


Figura 18. Ambientes de leques aluviais e rios temporários caracterizam os ambientes deposicionais da Formação Antenor Navarro, Sub-Bacia de Sousa. Nestes depósitos são comuns pegadas de Sauropoda e Theropoda, como os encontrados na localidade de Serrote do Letreiro (Ilustração: Ariel Milani Martine).

No Cretáceo Inicial, a aridez atingiu seu ápice com o desenvolvimento do Paleodeserto Botucatu, um dos maiores complexos eólicos do mundo (~1.300.000 km²), onde dunas e interdunas preservaram pegadas de dinossauros e pequenos mamíferos adaptados às condições hiperáridas. Esta mesma condição de grande aridez é também observada nas sucessões sedimentares do Cretáceo Inicial da Bacia Sanfranciscana e bacias interiores do Nordeste do Brasil. O fim do Paleodeserto Botucatu está relacionado à fragmentação do Gondwana Ocidental e à abertura progressiva do Oceano Atlântico Sul, que modificaram profundamente a circulação atmosférica, aumentando a umidade em regiões tropicais.

Com essas mudanças, novas oportunidades ecológicas surgiram nas áreas de rifte, como nas bacias do Recôncavo, Tucano e Jatobá, onde pegadas ocorrem nas formações Aliança, Sergi e São Sebastião. As bacias marginais atlânticas, como Sergipe-Alagoas, Potiguar e São Luís passaram a registrar pegadas em depósitos costeiros e estuarinos do Aptiano ao Cenomaniano, associadas aos estágios iniciais da abertura.

Assim, a distribuição das pegadas mesozoicas no Brasil reflete a evolução paleoambiental e tectônica do Gondwana, desde os primeiros registros de dinossauros em ambientes áridos até sua diversificação em ecossistemas costeiros tropicais criados pela abertura do Oceano Atlântico. Esses registros icnológicos são fundamentais para compreender a paleoecologia e paleoclimatologia do continente sul-americano durante o Mesozoico.

5 AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Félix Perez-Lorente pelo apoio na redação deste manuscrito e Rodrigo T. Müller pelas valiosas revisões. O apoio financeiro foi fornecido pela Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (Faperj E-26/200.998/2024) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq 304246/2024-7). Agradecimentos também são devidos à Ariel Milani Martine pela reconstrução ambiental dos cenários em que as pegadas de dinossauros ocorrem nas bacias sedimentares brasileiras.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALBINO, L.G.S., ALESSANDRETTI, L., WARREN, L., BERTOLINI, G. & CERRI, R.I. (2025). Sedimentary fluvial processes at the margin of an eolian sand sea: the example of the Botucatu Formation, Paraná Basin. *Brazilian Journal of Geology*, https://doi.org/10.1590/2317-488920240066.

ALMEIDA, F.F.M. & MELO, M.S. (1981). A Bacia do Paraná e o vulcanismo mesozóico. In: *Mapa Geológico do Estado de São Paulo. Escala: 1:500.000, volume 1*. Instituto de Pesquisas Tecnológicas do Estado de São Paulo S/A, São Paulo, pp 46-81.

ARAI, M. (2009). South Atlantic Aptian paleogeography: A new model based on recente Brazilian micropaleontological data. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, 17(2), 331-351.

ARAI, M. (2014a). Aptian/Albian (Early Cretaceous) paleogeography of the South Atlantic: a paleontological perspective. *Brazilian Journal of Geology*, 44(2), 339-350. https://doi.org/10.5327/Z2317-4889201400020012

ARAI, M. (2014b). Reconstituições paleo-oceanográfica e paleoclimática do Oceano Atlântico no Cretáceo, baseadas em dinoflagelados. In: Carvalho IS, Garcia MJ, Lana CC, Strohschoen Jr O (eds.) *Paleontologia: Cenários de Vida - Paleoclimas*. 1ed. Rio de Janeiro, Editora Interciência 5, 45-62.

ARAI, M. DINO, R. MILHOMEM, P.S. & SGARBI G, N.C. (1995). Micropaleontologia da Formação Areado, Cretáceo da Bacia Sanfranciscana: estudo dos ostracodes e palinologia. In: *14º Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Atas, Uberaba, Sociedade Brasileira de Paleontologia, p 1–2.

ARAÚJO, D.B. (2017). Bacia do Parnaíba. Sumário Geológico e Setores em Oferta. Agência Nacional do Petróleo. Superintendência de Definição de Blocos SDB, 19p.

BARBOSA, O. (1965). Geologia econômica e aplicada a uma parte do Planalto Central brasileiro. In: *19º Congresso Brasileiro de Geologia*, Anais, Rio de Janeiro, p. 1–11.

BARROS, L.S., VIEIRA, C.E.L., SOUZA, V. & PINHEIRO, F.L. (2022). Resultados preliminares da primeira ocorrência de icnofósseis de Dinosauria na porção Nordeste da Amazônia, Cretáceo Inferior da Bacia do Tacutu, Roraima. In: *12º Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, Sociedade Brasileira de Paleontologia*, Santa Maria: Boletim de Resumos, p. 28–29.

BATEZELLI, A. (2010). Arcabouço tectono-estratigráfico e evolução das Bacias Caiuá e Bauru no Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências*, 40, 265–285.

BATEZELLI, A. (2017). Continental systems tracts of the Brazilian Cretaceous Bauru Basin and their relationship with the tectonic and climatic evolution of South America. *Basin Research*, 29, 1–25.

BENTON, M.J. (1983). Dinosaur success in the Triassic: a noncompetitive ecological model. *Quarterly Review of Biology,* 58, 29–55.

BERTOLINI, G., MARQUES, J.C., HARTLEY, A.J., BASEI, M.A.S., FRANTZ, J.C. & SANTOS, P.R. (2021). Determing sediment provenance history in a Gondwanan erg: Botucatu Formation, Northern Paraná Basin, Brazil. *Sedimentary Geology*, https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2021.105883.

BITTENCOURT, J.S., KUCHENBECKER, M., VASCONCELOS, A.G. & MEYER, K.E.B. (2015). O registro fóssil das coberturas sedimentares do cráton do São Francisco em Minas Gerais. *Geonomos*, 23(2), 39–62.

BITTENCOURT, J.S., ROHN, R., GALLEGO, O.F., MONFERRA, M.D. & UHLEIN, A. (2018). The morphology and systematics of the clam shrimp *Platyestheria* gen. nov. *abaetensis* (Cardoso) (Crustacea, Spinicaudata) from the Lower Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, southeast Brazil. *Cretaceous Research* 91, 274-286.

BITTENCOURT, J.S. & LANGER, M.C. (2011). Mesozoic dinosaurs from Brazil and their biogeographic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83(1), 23–60.

BRITO, P.M., FIGUEIREDO, F.J. & LEAL, M.E.C. (2020). A revision of *Laeliichthys ancestralis* Santos, 1985 (Teleostei: Osteoglossomorpha) from the Lower Cretaceous of Brazil: Phylogenetic relationships and biogeographical implications. *PLoS ONE*, 15(10), e0241009. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0241009

BRITO NEVES, B.B. & FUCK, R.A. (2013). Neoproterozoic evolution of the basement of the South American Platform. *Journal of South American Earth Sciences*, 47, 72–89.

BRONZATI, M., MONTEFELTRO, F.C. & LANGER, M.C. (2015). Diversification events and the effects of mass extinctions on Crocodyliformes evolutionary history. *Royal Society Open Science*, 2, 140385. https://doi.org/10.1098/rsos.140385

BRÜCKMANN, M., HARTMANN, L.A., TASSINARI, C.C.G., SATO, K. & BAGGIO, S.B. (2014). The duration of magmatism in the Serra Geral Group, Paraná volcanic province. In: Hartmann, L.A., Sergio, B. & Baggio, B. (eds) *Metallogeny and Crustal Evolution of the Serra Geral Group*. Porto Alegre: Gráfica da UFRGS, p. 507–518.

BRUSATTE, S.L., BENTON, M.J., RUTA, M. & LLOYD, G.T. (2008). Superiority, competition, and opportunism in the evolutionary radiation of dinosaurs. *Science*, 321, 1485–1488. https://doi.org/10.1126/science.1161833

CABRAL, V.C., MESCOLOTTI, P.C. & VAREJÃO, F.G. (2021). Sedimentary facies and depositional model of the Lower Cretaceous Quiricó Formation (Sanfranciscana Basin, Brazil) and their implication for the occurrence of vertebrate fauna at the Coração de Jesus region. *Journal of South American Earth Sciences*, 112, 103632. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103632

CAINELLI, C. & MOHRIAK, W.U. (1999). Some remarks on the evolution of sedimentar basins along the Eastern Brazilian continental margin. *Episodes* 22(3), 206-216. https://doi.org/10.18814/epiiugs/1999/v22i3/008

CALVO, J.O. & SALGADO, L. (1996). A land bridge connection between South America and Africa during Albian-Cenomanian times based on sauropod dinosaur evidences. In: *39º Congresso Brasileiro de Geologia, Anais*, Salvador, Sociedade Brasileira de Geologia, v. 7, p. 392–393.

CAMPOS, J.E.G. & DARDENNE, M.A. (1997a). Estratigrafia e sedimentação da Bacia Sanfranciscana: uma revisão. *Revista Brasileira de Geologia*, 27(3), 269–282.

CAMPOS, J.E.G. & DARDENNE, M.A. (1997b). Origem e evolução tectônica da Bacia Sanfranciscana. *Revista Brasileira de Geociências*, 27, 283–294.

CARMO, D.A., TOMASSI, H.Z. & OLIVEIRA, S.B.S.G. (2004). Taxonomia e distribuição estratigráfica dos ostracodes da Formação Quiricó, Grupo Areado (Cretáceo Inferior), Bacia Sanfranciscana, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(2), 139–149.

CARVALHO, I.S. (1995). As pistas de dinossauros da Ponta da Guia (Bacia de São Luís, Cretácio Superior – Maranhão, Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 67(4), 413–431.

CARVALHO, I.S. (1996). As pegadas de dinossauros da Bacia de Uiraúna-Brejo das Freiras (Cretáceo Inferior, estado da Paraíba). In: *4º Simpósio Sobre o Cretáceo do Brasil, Boletim*, Rio Claro, UNESP, p. 115–121.

CARVALHO, I.S. (2000a). Geological environments of dinosaur footprints in the intracratonic basins from Northeast Brazil during South Atlantic opening (Early Cretaceous). *Cretaceous Research*, 21, 255–267. https://doi.org/10.1006/cres.1999.0194

CARVALHO, I.S. (2000b). Huellas de saurópodos Eocretácicas de la cuenca de Sousa (Serrote do Letreiro, Estado da Paraíba, Brasil). *Ameghiniana*, 37(3), 353–362.

CARVALHO, I.S. (2001). Pegadas de dinossauros em depósitos estuarinos (Cenomaniano) da Bacia de São Luís (MA), Brasil. In: Rossetti, D.F., Góes, A.M. & Truckenbrodt, W. (eds) *O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú*. Museu Paraense Emílio Goeldi, Coleção Friedrich Katzer, MPEG Editoração, p. 245–264.

CARVALHO, I.S. (2004). Dinosaur Footprints from Northeastern Brazil: Taphonomy and Environmental Setting. *Ichnos*, 11, 311–321.

CARVALHO, I.S. (2024). Dinosaur Footprints Throughout Mesozoic Basins in Brazil. In: Carvalho, I.S. & Leonardi, G. (eds) *Dinosaur Tracks of Mesozoic Basins in Brazil*. 1st ed. Switzerland: Springer Nature Switzerland, p. 1–35.

CARVALHO, I.S. & BORGHI, L. (2008). Estruturas de Dinoturbação na Bacia do Recôncavo: Implicações Paleoambientais. In: *44º Congresso Brasileiro de Geologia, Anais*, Curitiba, Paraná, Sociedade Brasileira de Geologia, v. 5, p. 815.

CARVALHO, I.S. & KATTAH, S.S. (1998). As pegadas fósseis do Paleodeserto da Bacia Sanfranciscana (Jurássico Superior-Cretáceo Inferior, Minas Gerais). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 70, 53–67.

CARVALHO, I.S. & KATTAH, S. (2024). The Dinosaur Footprints in the Cretaceous Aeolian Deposits of Sanfranciscana Basin. In: Carvalho, I.S. & Leonardi, G. (eds) *Dinosaur Tracks of Mesozoic Basins in Brazil*. 1st ed. Switzerland: Springer Nature Switzerland, p. 123–145.

CARVALHO, I.S. & PEDRÃO, E. (1998). Brazilian Theropods from the Equatorial Atlantic margin: behavior and environmental setting. *Gaia*, 15, 369–378.

CARVALHO, I.S. & SOUZA-LIMA, W. (2008). Processos de Dinoformação na Formação Maceió (Cretáceo Inferior), Bacia de Sergipe-Alagoas. In: *7º Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, Boletim de Resumos*, Paleontologia em Destaque, Edição Especial, p. 61–62.

CARVALHO, I.S. & LEONARDI, G. (2021). Fossil footprints as biosedimentary structures for paleoenvironmental interpretation: Examples from Gondwana. *Journal of South American Earth Sciences*, 106, 102936. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102936

CARVALHO, I.S. & LEONARDI, G. (2022). Dinosaur tracks from the Sítio Pereiros ichnosite, Triunfo Basin (Lower Cretaceous) and the dinosaur diversity in the Rio do Peixe basins, Northeastern Brazil. *Cretaceous Research*, 144, 105446. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2022.105446

CARVALHO, I.S. & LEONARDI, G. (2024). New Steps and New Challenges to the Brazilian Dinosaur Track Researches. In: Carvalho, I.S. & Leonardi, G. (eds) *Dinosaur Tracks of Mesozoic Basins in Brazil*. 1st ed. Switzerland: Springer Nature Switzerland, p. 263–272.

CARVALHO, I.S. & LINDOSO, R.M. (2024). Equatorial Dinosaurs During the Opening of Atlantic Ocean: The São Luís Basin Footprints. In: Carvalho, I.S. & Leonardi, G. (eds) *Dinosaur Tracks of Mesozoic Basins in Brazil*. 1st ed. Switzerland: Springer Nature Switzerland, p. 233–262.

CARVALHO, I.S., VIANA, M.S.S. & LIMA FILHO, M.F. (1993). Bacia de Cedro: a icnofauna cretácica de vertebrados. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 65, 459–460.

CARVALHO, I.S., BERTOLINO, L.C., BORGHI, L.F., DUARTE, L., CARVALHO, M.S.S. & CASSAB, R.C.T. (1994a). Range charts of the fossils of the Cretaceous interior basins - The São Francisco Basin. In: Beurlen, G., Campos, D.A. & Viviers, M.C. (eds) *Stratigraphic range of Cretaceous mega- and microfossils of Brazil*. UFRJ, Rio de Janeiro, p. 333–352.

CARVALHO, I.S., VIANA, M.S.S. & LIMA FILHO, M.F. (1994b). Dinossauros do Siluriano: um anacronismo crono-geológico nas bacias interiores do Nordeste? In: *38º Congresso Brasileiro de Geologia, Boletim de Resumos Expandidos*, Camboriú, Santa Catarina, SBG, v. 3, p. 213–214.

CARVALHO, I.S., VIANA, M.S.S. & LIMA FILHO, M.F. (1995). Os icnofósseis de dinossauros da Bacia do Araripe (Cretáceo Inferior, Ceará – Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 67(4), 433–442.

CARVALHO, I.S., BORGHI, L. & LEONARDI, G. (2013a). Preservation of Dinosaur Tracks Induced by Microbial Mats in the Sousa Basin (Lower Cretaceous), Brazil. *Cretaceous Research*, 44, 112–121.

CARVALHO, I.S., MENDES, J.C. & COSTA, T. (2013b). The Role of Fracturing and Mineralogical Alteration of Basement Gneiss in the Oil Exhsudation in the Sousa Basin (Lower Cretaceous), Northeastern Brasil. *Journal of South American Earth Sciences*, 47, 47–54.

CARVALHO, I.S., LEONARDI, G., RIOS-NETTO, A.M., BORGHI, L., PAULA FREITAS, A., ANDRADE, J.A. & FREITAS, F.I. (2021a). Dinosaur trampling from the Aptian of Araripe Basin, NE Brazil, as tools for paleoenvironmental interpretation. *Cretaceous Research*, 117, 104626. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104626

CARVALHO, I.S., LEONARDI, G., ANDRADE, J.A.F.G., FREITAS, F.I., BORGHI, L., RIOS-NETTO, A.M., FIGUEIREDO, S.M.D. & CUNHA, P.P. (2021b). Dinoturbation in the Exu Formation (Cenomanian, Upper Cretaceous) from the Araripe Basin, Brazil. In: *3rd Virtual Paleontological Congress, Book of Abstracts*, p. 193.

CARVALHO, I.S., LEONARDI, G. & DIAS, J.J. (2024). The Cretaceous Araripe Basin Dinosaur Tracks and Their Paleoenvironmental Meaning. In: Carvalho, I.S. & Leonardi, G. (eds) *Dinosaur Tracks of Mesozoic Basins in Brazil*. 1st ed. Switzerland: Springer Nature Switzerland, p. 147–177.

CARVALHO, I.S., MEDEIROS, M.A., SARGES, R.R., MENDES, D.C.S., MICHEL, R.D.L., SCHERER, C.M.S., PEIXOTO, B.C.P.M., FRANCISCHINI, H.R.D., GHILARDI, R.P., VASCONCELOS MARQUES, R., MAIA FILHO, J.M.R. & LEVY, H.S. (2025). Jurassic dinosaurs from Brazil: the footprints from Parnaíba Province, Mosquito Formation. *Italian Journal of Geosciences*, 144(2), 198–208. https://doi.org/10.3301/IJG.2025.12.

CARVALHO, J.C. & SANTUCCI, R.M. (2021). New fish remains from the Quiricó Formation (Lower Cretaceous, Sanfranciscana Basin), Minas Gerais, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 111, 103430. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103430

CARVALHO, M.A., LANA, C.C., SÁ, N.P., SANTIAGO, G., GIANNERINI, M.C.S. & BENGTSON, P. (2022). Influence of the intertropical convergence zone on Early Cretaceous plant distribution in the South Atlantic. *Scientific Reports*, 12, 12600. https://doi.org/10.1038/s41598-022-16580-x

CARVALHO, M.S.S. & MAISEY, J.G. (2008). New occurrence of Mawsonia (Sarcopterygii: Actinistia) from the Early Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, Minas Gerais, southeastern Brazil. *Geological Society Special Publication*, 295, 109–144.

CASTRO, D.L., FUCK, R.A., PHILLIPS, J.D., VIDOTTI, R.M., BEZERRA, F.H.R. & DANTAS, E.L. (2013). Crustal structure beneath the Paleozoic Parnaíba Basin revealed by airborne gravity and magnetic data, Brazil. *Tectonophysics*, 614, 128–145. http://dx.doi.org/10.1016/j.tecto.2013.12.009

CASTRO, R., GIORGIONI, M., SOUZA, V., RAMOS, M., FEITOZA, L.M., DINO, R. & ANTONIOLI, L. (2021). Facies analysis, petrography, and palynology of the Pirara Formation (Upper Jurassic–Lower Cretaceous) – Tacutu Basin (Roraima, Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*, 112, 103574. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103574

CERRI, R.I., WARREN, L.V., VAREJÃO, F.G., MARCONATO, A., LUZIVOTTO, G.L. & ASSINE, M.L. (2020). Unraveling the origin of the Parnaíba Basin: Testing the rift to sag hypothesis using a multi-proxy provenance analysis. *Journal of South American Earth Sciences*, 101, 102625. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102625

CHANG, H.K. & KOWSMANN, R.O. (1987). Interpretação genética das sequências estratigráficas das bacias da margem continental brasileira. *Revista Brasileira de Geociências*, 17(2), 74–80.

CHANG, H.K., KOWSMANN, R.O., FIGUEIREDO, A.M.F. & BENDER, A. (1992). Tectonics and stratigraphy of the East Brazil Rift System: an overview. *Tectonophysics*, 213, 97–138.

CHATTERJEE, S., SCOTESE, C.R. & BAJPAI, S. (2017). The restless Indian plate and its epic voyage from Gondwana to Asia: its tectonic, paleoclimatic, and paleobiogeographic evolution. *Special Paper of the Geological Society of America*, 529, 1–147.

CHRISTOFOLETTI, B., PEIXOTO, B.C.P.M., WARREN, L.V., INGLEZ, L., FERNANDES, M.A., ALESSANDRETTI, L., PERINOTTO, J.A.J., SIMÕES, M.G. & ASSINE, M.L. (2021). Dinos among the dunes: Dinoturbation in the Pirambóia Formation (Paraná Basin), São Paulo State and comments on cross-section tracks. *Journal of South American Earth Sciences*, 109, 103252. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103252

COIMBRA, J.C. (2020). The genus Cypridea (Crustacea, Ostracoda) and the age of the Quiricó Formation, SE Brazil: a critical review. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 23(2), 90–96. https://doi.org/10.4072/rbp.2020.2.02

CORDANI, U.G., BRITO NEVES, B.B., FUCK, R.A., PORTO, R., THOMAZ FILHO, A. & CUNHA, F.M.B. (1984). Estudo preliminar de integração do Pré-Cambriano com os eventos tectônicos das bacias sedimentares brasileiras. *Ciência Técnica Petróleo, Seção Exploração de Petróleo*, 15, 70 p.

CÓRDOBA, V.C., ANTUNES, A.F., JARDIM DE SÁ, E.F., SILVA, A.N., SOUSA, D.C. & LINS, F.A.P.L. (2008). Análise estratigráfica e estrutural da Bacia do Rio do Peixe, Nordeste do Brasil: integração a partir do levantamento sísmico pioneiro 0295_RIO_DO_PEIXE_2D. *Boletim de Geociências da Petrobras*, 16, 53–68.

DA ROSA, A.A.S. & GARCIA, A.J.V. (2000). Palaeobiogeographic aspects of northeast Brazilian basins during the Berriasian before the break-up of Gondwana. *Cretaceous Research*, 21, 221–239.

DANTAS, M.A.T., TEIXEIRA, F.A.P., SANTOS, D.B., MACEDO, L.A.L., AURELIANO, T. & GHILARDI, A.M. (2019). Dinosaur footprints from the Lower Cretaceous (Aptian, Tucano Basin) of Canindé de São Francisco, Sergipe, Brazil. In: *26º Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Uberlândia, Sociedade Brasileira de Paleontologia, Paleontologia em Destaque, p. 270–271.

DEGANI-SCHMIDT, I., GUERRA-SOMMER, M. & CARVALHO, I.S. (2023). Stomatal numbers of Pseudofrenelopsis capillata (Cheirolepidiaceae, Coniferales) in the peri-equatorial late Aptian Crato Formation (Santana Group, Araripe Basin, Brazil) and their paleoclimatic and paleoenvironmental significance. *Journal of South American Earth Sciences*, 126, 104331.

DEIQUES, D., BARCELOS-SILVEIRA, A., DENTZIEN-DIAS, P. & FRANCISCHINI, H. (2025). Dinosaur tracks from the Guará Formation (Brazil) shed light on the biodiversity of a South American Late Jurassic humid desert. *Journal of South American Earth Sciences*, 105364. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2025.105364

DELÍCIO, M.P., BARBOSA, E.M., COIMBRA, J.C. & VILELLA, R.A. (1998). Ocorrência de conchostraceos e ostracodes em sedimentos pós-paleozóicos da Bacia do Alto Sanfranciscana, Olhos d'Água, noroeste de Minas Gerais, Brasil. *Acta Geológica Leopoldensia*, 46/47, 13–20.

DENTZIEN-DIAS, P., SCHULTZ, C.L. & BERTONI-MACHADO, C. (2008). Taphonomy and paleoecology inferences of vertebrate ichnofossils from Guará Formation (Upper Jurassic), southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 25, 196–202. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2007.08.008

DE VALAIS, S., CANDEIRO, C.R., TAVARES, L.F., ALVES, Y.M. & CRUVINEL, C. (2015). Current situation of the ichnological locality of São Domingos from the Corda Formation (Lower Cretaceous), northern Tocantins State, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 61, 142–146. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2014.09.023

DIAS-BRITO, D. (1987). A Bacia de Campos no Mesocretáceo: uma contribuição à paleoceanografia do Atlântico Sul primitivo. *Revista Brasileira de Geociências*, 17(2), 162–167.

DIAS-BRITO, D. (2000). Global stratigraphy, palaeobiogeography and palaeoecology of Albian–Maastrichtian pithonellid calcispheres: impact on Tethys configuration. *Cretaceous Research*, 21, 315–349.

DIAS-BRITO, D., MUSACCHIO, E.A., CASTRO, J.C., MARANHÃO, M.S.A.S., SUÁREZ, J.M. & RODRIGUES, R. (2001). Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo do Brasil e concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. *Revue de Paléobiologie*, 20(1), 245–304.

DIAS, J.J. & CARVALHO, I.S. (2020). Remarkable fossil crickets' preservation from Crato Formation (Aptian, Araripe Basin), a Lagerstätten from Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 98, 102443. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102443

DIAS, J.J. & CARVALHO, I.S. (2022). The role of microbial mats in the exquisite preservation of Aptian insect fossils from the Crato Lagerstätte, Brazil. *Cretaceous Research*, 130, 105068. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.105068

DIAS, J.J., BATISTA, D.L., CORECCO, L. & CARVALHO, I.S. (2022). Bacia do Araripe: Biotas do Cretáceo do Gondwana. In: Corecco, L. (ed.) *Paleontologia do Brasil: Paleoecologia e Paleoambientes*. Interciência, Rio de Janeiro, 129-190.

DIAS. J.J., CARVALHO, I.S., BUSCALIONI, Á.D., UMAMAHESWARAN, R., LÓPEZ-ARCHILLA, A.I., PRADO, G. & ANDRADE, J.A.F.G. (2023). Mayfly larvae preservation from the Early Cretaceous of Brazilian Gondwana: analogies with modern mats and Other Lagerstätten. *Gondwana Research*, 124, 188-205. https://doi.org/10.1016/j.gr.2023.07.007

DIAS, J.J., CARVALHO, I.S., SOUZA-DIAS, P.G.B., ZEFA, E., BARROS, C.L., PRADO, G., OSÉS, G.L. (2025). Reproductive organs of a Grylloidea fossil from the Cretaceous Araripe Basin, Brazil. *Journal of the Geological Society*, 182. https://doi.org/10.1144/jgs2024-211

DUARTE, L. (1968). Restos vegetais fósseis da Formação Areado. In: *22º Congresso Brasileiro de Geologia, Anais*, Belo Horizonte, Sociedade Brasileira de Geologia, p. 68.

DUARTE, L. (1997). Vegetais do Cretáceo Inferior (Aptiano) da Formação Areado, município de Presidente Olegário, Estado de Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 69, 495–503.

DUMMANN, W., HOFMANN, P., HERRLE, J.O., FRANK, M. & WAGNER, T. (2023). The early opening of the Equatorial Atlantic gateway and the evolution of Cretaceous peak warming. *Geology*, 51(5), 476–480. https://doi.org/10.1130/G50842.1

DUNNE, E.M., FARNSWORTH, A., BENSON, R.B.J., GODOY, P.L., GREENE, S.E., VALDES, P.J., LUNT, D.J. & BUTLER, R.J. (2023). Climatic controls on the ecological ascendancy of dinosaurs. *Current Biology*, 33, 1–9. https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.11.064

DUNHILL, A.M., BESTWICK, J., NAREY, H. & SCIBERRAS, J. (2016). Dinosaur biogeographical structure and Mesozoic continental fragmentation: a network-based approach. *Journal of Biogeography*, 43(9), 1691–1704. https://doi.org/10.1111/jbi.12766

EIRAS, J.F., KINOSHITA, E.M. & FEIJÓ, F.J. (1994). Bacia do Tacutu. *Boletim de Geociências da Petrobras*, 8(1), 83–89.

FAUTH, G., KERN, H.P., VILLEGAS-MARTÍN, J., MOTA, M.A.L. *et al.* (2023). Early Aptian marine incursions in the interior of northeastern Brazil following the Gondwana breakup. *Scientific Reports*, 13, 6728. https://doi.org/10.1038/s41598-023-32967-w

FERIGOLO, J. & LANGER, M.C. (2006). A Late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predentary bone. Historical Biology, 19, 1–11.

FERNANDES, L.A., SEDOR, F.A., SILVA, R.C., SILVA, L.R., AZEVEDO, A.A. & SIQUEIRA, A.G. (2008). Ichnofossils of the Porto Primavera Power Plant, State of São Paulo – Dinosaur and mammal footprints in rocks from the Caiuá Neocretaceous desert. In: Winge, M., Schobbenhaus, C., Souza, C.R.G., Fernandes, A.C.S., Berbert-Born, M. & Queiroz, E.T. (eds.) *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. Disponível em: http://www.unb.br/ig/sigep/sitio013/sitio013english.pdf

FERNANDES, M.A. & CARVALHO, I.S. (2007). Pegadas fósseis da Formação Botucatu (Jurássico Superior–Cretáceo Inferior): o registro de um grande dinossauro Ornithopoda na Bacia do Paraná. In: Carvalho, I.S., Cassab, R.C.T., Schwanke, C., Carvalho, M.A., Fernandes, A.C.S., Rodrigues, M.A.C., Carvalho, M.S.S., Arai, M. & Oliveira, M.E.Q. (eds.) *Paleontologia: Cenários de Vida*. Rio de Janeiro: Interciência, 1, 425–432.

FERNANDES, M.A., FERNANDES, L.B.R. & SCHUTZER, J. (2024). Desert Cretaceous dinosaurs: The Botucatu paleodesert and the footprints across the dunes. In: Carvalho, I.S. & Leonardi, G. (eds.) *Dinosaur Tracks of Mesozoic Basins in Brazil*. 1st ed. Switzerland: Springer Nature, p. 93–121.

FRAGOSO, L.G.C., BITTENCOURT, J.S., MATEUS, A.L.D., COZZUOL, M.A. & RICHTER, M. (2019). Shark (Chondrichthyes) microremains from the Lower Cretaceous Quiricó Formation, Sanfranciscana Basin, Southeast Brazil. *Historical Biology*. https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1692830

FRANCISCHINI, H., DENTZIEN-DIAS, P.C., FERNANDES, M.A. & SCHULTZ, C.L. (2015). Dinosaur ichnofauna of the Upper Jurassic/Lower Cretaceous of the Paraná Basin (Brazil and Uruguay). *Journal of South American Earth Sciences*, 63, 180–190.

FRANCISCHINI, H., CARDOSO, D.D. & DENTZIEN-DIAS, P. (2024). Dinosaur tracks and trackways from the Upper Jurassic Guará Formation, Paraná Basin, Brazil. In: Carvalho, I.S. & Leonardi, G. (eds.) *Dinosaur Tracks of Mesozoic Basins in Brazil*. 1st ed. Switzerland: Springer Nature, p. 63–91.

GALLEGO, O.F. & MARTINS-NETO, R.G. (2006). The Brazilian Mesozoic conchostracan faunas: its geological history as an alternative tool for stratigraphic correlations. *Geociências*, 25, 231–239.

GÓES, A.M. (1995). A Formação Poti (Carbonífero Superior) da Bacia do Parnaíba. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, 171 p.

GÓES, A.M. & ROSSETTI, D.F. (2001). Gênese da Bacia de São Luís–Grajaú, Meio-Norte do Brasil. In: Rossetti, D.F., Góes, A.M. & Truckenbrodt, W. (eds.) *O Cretáceo na Bacia de São Luís–Grajaú*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, p. 15–29.

GÓES, A.M.O. & FEIJÓ, F.J. (1994). Bacia do Parnaíba. *Boletim de Geociências da Petrobras*, 8, 57–67.

GOLONKA, J., ROSS, M.I. & SCOTESE, C.R. (1994). Phanerozoic palaeogeographic and palaeoclimatic modeling maps. In: Embry, A.F., Beauchamp, B. & Glass, D.J. (eds.) *Pangea: Global Environments and Resources*. Memoir of Canadian Society of Petroleum Geology, 17, 1–47.

GOMES, J.M.P., RIOS-NETTO, A.M., BORGHI, L., CARVALHO, I.S., FILHO, J.G.M., SABARAENSE, L.D. & ARAÚJO, B.C. (2021). Cyclostratigraphic analysis of the early Cretaceous laminated limestones of the Araripe Basin, NE Brazil: Estimating sedimentary depositional rates. *Journal of South American Earth Sciences*, 112, 103563.

GRIFFIN, C.T., WYIND, B.M., MUNYIKWA, D., BROKERICK, T.J., ZONDO, M., TOLAN, S., LANGER, M.C., NESBITT, S.J. & TARUVINGA, H.R. (2022). Africa's oldest dinosaurs reveal early suppression of dinosaur distribution. *Nature*, 609, 313-319.

GUERRA-SOMMER, M., SIEGLOCH, A.M., DEGANI-SCHMIDT, I., SANTOS, A.C.S., CARVALHO, I.S., ANDRADE, J.A.F.G. & FREITAS, F.I. (2021a). Climate change during the deposition of the Aptian Santana Formation (Araripe Basin, Brazil): Preliminary data based on wood signatures. *Journal of South American Earth Science*s, 111, 103462.

GUERRA-SOMMER, M., DEGANI-SCHMIDT, I., MENDONÇA, J., MENDONÇA FILHO, J.G., LOPES, F.D., SALGADO-CAMPOS, V.M.J., ARAÚJO, B. & CARVALHO, I.S. (2021b). Multidisciplinary approach as a key for paleoenvironmental interpretation in a Weichselia-dominant interval from the late Aptian Codó Formation (Parnaíba Basin, Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*, 111, 103490. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103490

GUARDADO, L.R., GAMBOA, L.A.P. & LUCHESI, C.F. (1989). Petroleum geology of the Campos Basin, a model for a producing Atlantic-type basin. In: Edwards, J.D. & Santogrossi, P.A. (eds.) *Divergent/Passive Margin Basins*. AAPG Memoir, 48, 3–79.

GORSCAK, E. & O'CONNOR, P.M. (2016). Time-calibrated models support congruency between Cretaceous continental rifting and titanosaurian evolutionary history. *Biology Letters*, 12, 20151047. https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.1047

HEATH, J.A., COOPER, N., UPCHURCH, P. & MANNION, P.D. (2025). Accounting for sampling heterogeneity suggests a low paleolatitude origin for dinosaurs. *Current Biology*. https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.12.053

LANGER, M.C. (2003). The pelvic and hind limb anatomy of the stem sauropodomorph Saturnalia tupiniquim (Late Triassic, Brazil). *PaleoBios*, 23, 1–30.

LANGER, M.C. & FERIGOLO, J. (2013). The Late Triassic dinosauromorph Sacisaurus agudoensis (Caturrita Formation; Rio Grande do Sul, Brazil): anatomy and affinities. *Geological Society, London, Special Publication*s, 379(1), 353–392. https://doi.org/10.1144/SP379.16

LANGER, M.C. & GODOY, P.L. (2022). So volcanoes created the dinosaurs? A quantitative characterization of the early evolution of terrestrial pan-aves. *Frontiers in Earth Science*, 10. https://doi.org/10.3389/feart.2022.899562

LANGER, M.C., ABDALA, F., RICHTER, M. & BENTON, M. (1999). A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences*, 329, 511–517.

LANGER, M.C., EZCURRA, M.D., BITTENCOURT, J.S. & NOVAS, F.E. (2010). The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 85, 55–110. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00094.x

LEITE, A.M. & CARMO, D.A. (2021). Description of the stratotype section and proposal of hypostratotype section of the Lower Cretaceous Quiricó Formation, São Francisco Basin, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 93 (Suppl. 2): e20201296. DOI: 10.1590/0001-3765202120201296

LEITE, A.M., CARMO, D.A., RESS, C.B., PESSOA, M., CAIXETA, G.M., DENEZINE, M., ADORNO, R.R. & ANTONIETTO, L.S. (2018). Taxonomy of limnic Ostracoda (Crustacea) from the Quiricó Formation, Lower Cretaceous, São Francisco Basin, Minas Gerais State, Southeast Brazil. *Journal of Paleontology*, 1–20. https://doi.org/10.1017/jpa.2018.1

LEONARDI, G. (1977). Two new ichnofaunas (Vertebrates and Invertebrates) in the eolian Cretaceous sandstones of the Caiuá Formation in Northwest Paraná. In: *1º Simpósio Geologia Regional*, Sociedade Brasileira de Geologia, Núcleo São Paulo, Atas, p. 112–128.

LEONARDI, G. (1979a). Nota preliminar sobre seis pistas de dinossauros Ornithischia da Bacia do Rio do Peixe (Cretáceo Inferior) em Sousa, Paraíba, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 51(3), 501–516.

LEONARDI, G. (1979b). New archosaurian trackways from the Rio do Peixe Basin, Paraíba, Brasil. *Annali dell'Università di Ferrara*, N.S., S. IX, 5(14), 239–249.

LEONARDI, G. (1980). Ornithischian trackways of the Corda Formation (Jurassic) Goiás, Brazil. In: *1st Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Buenos Aires, Argentina, Abstract 1, 215–222.

LEONARDI, G. (1989). Inventory and statistics of the South American dinosaurian ichnofauna and its paleobiological interpretation. In: Gillette, D.D. & Lockley, M.G. (eds.) *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 165–178.

LEONARDI, G. (1994). Annotated atlas of South America tetrapod footprints (Devonian to Holocene). Brasília: CPRM.

LEONARDI, G. & CARVALHO, I.S. (2002). Jazigo icnofossilífero do Ouro, Araraquara, SP: ricas pistas de tetrápodes do Jurássico. In: Schobbenhaus, C., Campos, D.A., Queiroz, E.T., Winge, M. & Berbert-Born, M.L.C. (eds.) 1ª ed. Brasília: DNPM/CPRM. *Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos* (SIGEP), 1, 39–48.

LEONARDI, G. & CARVALHO, I.S. (2021). *Dinosaur tracks from Brazil: a lost world of Gondwana*. Bloomington: Indiana University Press, 445 p.

LEONARDI, G. & CARVALHO, I.S. (2024). Walking in the Gondwanic floodplains of Rio do Peixe basins. In: Carvalho, I.S. & Leonardi, G. (eds.) *Dinosaur Tracks of Mesozoic Basins in Brazil*. 1st ed. Switzerland: Springer Nature Switzerland, p. 179–214.

LEONARDI, G., CARVALHO, I.S. & FERNANDES, M.A. (2007). The desert ichnofauna from Botucatu Formation (Upper Jurassic–Lower Cretaceous), Brazil. In: Carvalho, I.S., Cassab, R.C.T., Schwanke, C., Carvalho, M.A., Fernandes, A.C.S., Rodrigues, M.A.C., Carvalho, M.S.S., Arai, M. & Oliveira, M.E.Q. (eds.) *Paleontologia: Cenários de Vida*. Rio de Janeiro: Interciência, 1, 379–391.

LEONARDI, G., SANTOS, M.F.C.F. & BARBOSA, F.H.S. (2021). First dinosaur tracks from the Açu Formation, Potiguar Basin (mid-Cretaceous of Brazil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 93(Suppl. 2), e20210635. https://doi.org/10.1590/0001-3765202120210635

LEONARDI, G., FERNANDES, M.A., CARVALHO, I.S., SCHUTZER, J.B. & SILVA, R.C. (2024a). Farlowichnus rapidus new ichnogen., new ichnosp.: A speedy and small theropod in the Early Cretaceous Botucatu paleodesert (Paraná Basin), Brazil. *Cretaceous Research*, 153, 105720. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105720

LEONARDI, G., SANTOS, M.F.C.F. & BARBOSA, F.H.S. (2024b). Tracking dinosaurs during the Equatorial and South Atlantic opening. In: Carvalho, I.S. & Leonardi, G. (eds.) *Dinosaur Tracks of Mesozoic Basins in Brazil*. 1st ed. Switzerland: Springer Nature Switzerland, p. 284–306.

LIMA, M.R. (1979). Palinologia dos calcários laminados da Formação Areado, Cretáceo de Minas Gerais. In: *2º Simpósio Regional de Geologia*, Atas, Rio Claro, Sociedade Brasileira de Geologia, p. 203–216.

LIMA, M.R. & COELHO, M.P.C.A. (1987). Estudo palinológico da sondagem estratigráfica de Lagoa do Forno, Bacia do Rio do Peixe, Cretáceo do Nordeste do Brasil. *Boletim do Instituto de Geociências–USP, Série Científica*, 18, 67–83. B. Rio do Peixe (idade)

LIMA FILHO, M.F., MABESOONE, J.M. & VIANA, M.S.S. (1999). Late Mesozoic history of sedimentary basins in NE Brasilian Borborema Province before the final separation of South America and Africa 1: Tectonic-sedimentary evolution. In: *5º Simpósio Sobre o Cretáceo do Brasil*, UNESP Rio Claro, Brazil, Boletim, p. 605–611.

LOPES, R.F., LIMA, C.V. & CANDEIRO, C.R.A. (2021). The Paleontological Heritage of Northern Tocantins State and Southwest Maranhão State, Brazil: a Preliminary Synthesis. *Terr@Plural, Ponta Grossa*, 15, 1-13, e2117157.

LUCCHESI, C.F. (1998). Petróleo. Estudos Avançados, 12(33), 17-40.

LOCKLEY, M.G. (1991). *Tracking Dinosaurs: A New Look at an Ancient World*. Cambridge, MA: Cambridge University Press, 238 p.

LUFT-SOUZA, F., FAUTH, G., BRUNO, M.D.R., MOTA, M.A.L., VÁZQUEZ-GARCÍA, B., SANTOS FILHO, M.A.B. & TERRA, G.J.S. (2022). Sergipe-Alagoas Basin, Northeast Brazil: A reference basin for studies on the early history of the South Atlantic Ocean. *Earth-Science Reviews*, 229, 104034. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2022.104034

MABESOONE, J.M. (1994). Sedimentary Basins of Northeast Brasil. Federal University Pernambuco, Geology Department, Special Publication 2.

MABESOONE, J.M., LIMA, P.J. & FERREIRA, E.M.D. (1979). Depósitos de cones aluviais antigos, ilustrados pelas formações Quixoá e Antenor Navarro (Nordeste do Brasil). In: *9º Simpósio de Geologia do Nordeste*, Recife, Sociedade Brasileira de Geologia/Núcleo Nordeste, Brazil, Anais, 7, 225–235.

MABESOONE, J.M., VIANA, M.S.S. & NEUMANN, V.H. (2000). Late Jurassic to Mid-Cretaceous Lacustrine Sequences in the Araripe-Potiguar Depression of Northeastern Brasil. In: Gierlowski-Kordesch, E.H. & Kelts, K.R. (eds) *Lake Basins through Space and Time*, AAPG Studies in Geology, 46, 197–208.

MACHADO, D.L., DEHIRA, L.K., CARNEIRO, C.D.R. & ALMEIDA, F.F.M. (1990). Reconstruções paleoambientais do Juro-Cretáceo no Nordeste Oriental Brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências*, 19, 470–485.

MARZOLLI, A., RENNE, P.R., PICIRILLO, E.M., ERNESTO, M., BELLIENI, G. & MIN, A. (1999). Extensive 200-Million-year-old continental flood basalts of the Central Atlantic Magmatic Province. *Science*, 284, 616-618.

MATOS, R.M.D. (1992). The Northeast Brazilian Rift System. *Tectonics*, 11, 766–791.

MATOS, R.M.D., KRUEGER, A., NORTON, I. & CASEY, K. (2021a). The fundamental role of the Borborema and Benin–Nigeria provinces of NE Brazil and NW Africa during the development of the South Atlantic Cretaceous Rift System. *Marine and Petroleum Geology*, 127, 104872.

MATOS, R.M.D., MEDEIROS, W.E., ALMEIDA, C.B., JARDIM DE SÁ, E.J. & CÓRDOBA, V.C. (2021b). A solution to the Albian fit challenge between the South American and African plates based on key magmatic and sedimentary events late in the rifting phase in the Pernambuco and Paraíba basins. *Marine and Petroleum Geology*, 128, 105038.

MENEGAZZO, M.C., CATUNEANU, O. & CHANG, H.K. (2016). The South American retroarc foreland system: The development of the Bauru Basin in the back-bulge province. *Marine and Petroleum Geology*, 73, 131-156. http://dx.doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2016.02.027

MENEZES, P.T.L., TRAVASSOS, J.M., MEDEIROS, M.A.M. & YAKAYAMA, P. (2016). High-resolution facies modeling of presalt lacustrine carbonates reservoir analog: Morro do Chaves Formation example, Sergipe-Alagoas Basin, Brazil. *Interpretation* 2, 1-12. http://dx.doi.org/10.1190/INT-2014-0213.1

MENEZES, M.N., ARAÚJO-JÚNIOR, H.I., DAL'BÓ, P.F. & MEDEIROS, M.A. (2019). Integrating ichnology and paleopedology in the analysis of Albian alluvial plains of the Parnaíba Basin, Brazil. *Cretaceous Research*, 96, 210-226. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.12.013

MESCOLOTTI, P.C., VAREJÃO, F.G., WARREN, L.V., LADEIRA, F.S.B., GIANNINI, P.C.F. & ASSINE, M.L. (2019). The sedimentary record of wet and dry eolian systems in the Cretaceous of Southeast Brazil. *Brazilian Journal of Geology*, 49(3). https://doi.org/10.1590/2317-4889201920190057

MESTRINER, G., MARSOLA, J.C.A., NESBITT, S.J., DA-ROSA, A.A.S. & LANGER, M. (2023). Anatomy and phylogenetic affinities of a new silesaurid assemblage from the Carnian beds of south Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*. DOI: 10.1080/02724634.2023.2232426

MILANI, E.J. (1992). Intraplate tectonics and the evolution of the Paraná Basin, Southern Brazil. In: De Wit, M.J. & Ransome, I.D. (eds) *Inversion tectonics of the Cape Fold Belt, Karoo and Cretaceous basins of Southern Africa*. A.A. Balkema, Rotterdam, p. 101-108.

MILANI, E.J. & RAMOS, V.A. (1998). Orogenias paleozóicas no domínio sul-ocidental do Gondwana e os ciclos de subsidência da Bacia do Paraná. *Brazilian Journal of Geology*, 28(4), 473-484.

MILANI, E.J., MELO, J.H.G., SOUZA, P.A., FERNANDES, L.A. & FRANÇA, A.B. (2007). Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobrás,* 15(2), 265-287.

MÜLLER, R.T. & GARCIA, M.S. (2023). A new silesaurid from Carnian beds of Brazil fills a gap in the radiation of avian line archosaurs. *Scientific Reports*, 13, 4981. https://doi.org/10.1038/s41598-023-32057-x

MÜLLER, R.T., LANGER, M.C., BRONZATI, M., PACHECO, C.P., CABREIRA, S.F. & DIAS-DA-SILVA, S. (2018). Early evolution of sauropodomorphs: anatomy and phylogenetic relationships of a remarkably well-preserved dinosaur from the Upper Triassic of southern Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 184, 1187–1248. https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zly009

NAVARRO, B.A., GIARETTA, A.A., FERNANDES, M.A., CARVALHO, A.B. & ZAHER, H. (2024). First dinosaur ichnofauna from the Bauru Group indicates Cenomanian–Turonian events led to an 'Ornithischian Hiatus' in the Upper Cretaceous of Southeast Brazil. *Cretaceous Research*. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2024.106075

NASCIMENTO, D.L., MARTINEZ, P., BATEZELLI, A., LADEIRA, F. & CORRÊA, L. (2022). *From the micromorphology of paleoweathering fronts to paleoenvironmental analysis: A case study of the Cretaceous dune fields of Sanfranciscana Basin*, Brazil. Catena, 211, 106008.

NOGUEIRA, A.C.R., RABELO, C.E.N., GÓES, A.M., CARDOSO, A.R., BANDEIRA, J., REZENDE, G.L., SANTOS, R.F. & TRUCKENBRODT, W. (2021). Evolution of Jurassic intertrap deposits in the Parnaíba Basin, northern Brazil: The last sediment-lava interaction linked to the CAMP in West Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 572, 110370. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110370

OLIVEIRA, D.C. & MOHRIAK, W.U. (2003). Jaibaras Trough: an important element in the early tectonic evolution of the Parnaíba interior sag Basin, Northeastern Brazil. *Marine and Petroleum Geology*, 20, 351–383.

OLIVEIRA, E.F., DE VALAIS, S., BATEZELLI, A. & CANDEIRO, C.R. (2024). Upper Cretaceous Sauropod Dinosaur Tracks, Palaeosols, and Sedimentary Deposits - Bauru Group, Southeastern Brazil. *Cretaceous Research*. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2024.106017

OLSEN, P., SHA, J., FANG, Y., CHANG, C., WHITESIDE, J.H., KINNEY, S., SUES, H.-D., KENT, D., SCHALLER, M. & VAJDA, V. (2022). Arctic ice and the ecological rise of the dinosaurs. *Science Advances*, 8, eabo6342. https://doi.org/10.1126/sciadv.abo6342

PACHECO, C., MÜLLER, R.T., LANGER, M., PRETTO, F.A., KERBER, L. & SILVA, S.D. (2019). Gnathovorax cabreirai: A new early dinosaur and the origin and initial radiation of predatory dinosaurs. *PeerJ,* 7, e7963. https://doi.org/10.7717/peerj.7963

PEDREIRA DA SILVA, A.J., LOPES, R.C., VASCONCELOS, A.M. & BAHIA, R.B.C. (2003). Bacias Sedimentares Paleozóicas e Meso-Cenozóicas Interiores. In: Bizzi, L.A., Schobbenhaus, C., Vidotti, R.M. & Gonçalves, J.H. (eds) *Geologia, Tectônica e Recursos Minerais do Brasil*. Brasília: CPRM, p. 55-85.

PETRI, S. (1983). Brazilian Cretaceous Paleoclimates: Evidence from Clay-Minerals, Sedimentary Structures and Palynomorphs. *Revista Brasileira de Geociências*, 13(4), 215–222.

PETRI, S. (1987). Cretaceous Paleogeographic Maps of Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 59, 117-168.

PONTE, F.C. (1992). Origem e evolução das pequenas bacias cretácicas do interior do Nordeste do Brasil. In: *2º Simpósio sobre as Bacias Cretácicas Brasileiras*, Rio Claro, São Paulo, Universidade Estadual Paulista, Resumos expandidos, p. 55-58.

POPOFF, M. (1988). Du Gondwana à l'Atlantique sud: les connexions du fossé de la Bénoué avec bassins du Nord-Est brésilien jusqu'à l'ouverture du golfe de Guinée au Crétacé inférieur. *Journal of African Earth Sciences*, 7, 409–431.

PORTO, A., CARVALHO, C., LIMA, C., HEILBRON, M., CAXITO, F., LA TERRA, E. & FONTES, S.L. (2022). The Neoproterozoic basement of the Parnaíba Basin (NE Brazil) from combined geophysical-geological analysis: A missing piece of the western Gondwana puzzle. *Precambrian Research*, 379, 106784. https://doi.org/10.1016/j.precamres.2022.106784

RAPOZO, B.F., CÓRDOBA, V.C. & ANTUNES, A.F. (2021). Tectono-stratigraphic evolution of a cretaceous intracontinental rift: Example from Rio do Peixe Basin, north-eastern Brazil. *Marine and Petroleum Geology*, 126, 104899. https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2021.104899

RIBEIRO, A.C., POYATO-ARIZA, F.J., BOCKMANN, F.A. & CARVALHO, M.R. (2018). Phylogenetic relationships of Chanidae (Teleostei: Gonorynchiformes) as impacted by Dastilbe moraesi, from the Sanfranciscana basin, Early Cretaceous of Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 16(3), e180059. https://doi.org/10.1590/1982-0224-20180059

RIFF, D., SOUZA, R.G. & CARVALHO, I.S. (2018). Primeiro Registro Icnológico de Dinosauria na Bacia Bauru. In: *11º Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrado*s, Teresina, Sociedade Brasileira de Paleontologia, Boletim de Resumos, p. 91.

ROSSETTI, D.F. (2001). Arquitetura Deposicional da Bacia de São Luís–Grajaú. In: Rossetti, D.F., Góes, A.M. & Truckenbrodt, W. (eds) *O Cretáceo na Bacia de São Luís–Grajaú*. Belém, Museu Paraense Emílio Goeldi, p. 31-46.

ROSSETTI, D.F. & TRUCKENBRODT, W. (1997). Revisão estratigráfica para os depósitos do Albiano-Terciário Inferior (?) na Bacia de São Luís, Maranhão. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi – Série Ciências da Terra*, 9, 29-41.

ROSSETTI, L., LIMA, E.F., WAICHEL, B.L., HOLE, M.J., SIMÕES, M.S. & SCHERER, C.M. (2018). Lithostratigraphy and volcanology of the Serra Geral Group, Paraná-Etendeka Igneous Province in southern Brazil: Towards a formal stratigraphical framework. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 355, 98-114. https://doi.org/10.1016/j.jvolgeores.2017.05.008

SANTOS, E.J. & BRITO NEVES, B.B. (1984). Província Borborema. In: Almeida, F.F.M. & Hasui, Y. (eds.) *O Pré-Cambriano no Brasil*. São Paulo: Editora Edgard Blücher, p. 123–186.

SALGADO-CAMPOS, V.M.C., CARVALHO, I.S., BERTOLINO, L.C., DUARTE, T.A., ARAÚJO, B.C. & BORGHI, L. (2021). Clay mineralogy and lithogeochemistry of lutites from the Lower Cretaceous Crato Member, Araripe Basin, NE Brazil: Implications for paleoenvironmental, paleoclimatic and provenance reconstructions. *Journal of South American Earth Sciences*, 110, 103329.

SALGADO-CAMPOS, V.M.C., CARVALHO, I.S., BERTOLINO, L.C., BORGHI, L., RIOS-NETTO, A.M., ARAÚJO, B.C., SOUZA, D.S., FERREIRA, L.O. & BOBCO, F.E.R. (2022). Unraveling an alkaline lake and a climate change in Northeastern Brazil during the Late Aptian. *Sedimentary Geology*, 442, 106290.

SANTOS, M.E.C.M. (1971). Um novo artrópodo da Formação Areado, Estado de Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 43, 415–420.

SANTOS, M.E.C.M. & CARVALHO, M.S.S. (2009). *Paleontologia das bacias do Parnaíba, Grajaú e São Luís*. Serviço Geológico do Brasil, CPRM, Ministério das Minas e Energia, 215 p.

SCARAMUZZA DOS SANTOS, A.C., GUERRA-SOMMER, M., DEGANI-SCHMIDT, I., SIELOCH, A.M., CARVALHO, I.S., MENDONÇA FILHO, J.G. & MENDONÇA, J.O. (2020). Fungus-plant interactions in Aptian Tropical Equatorial Hot arid belt: White rot in araucarian wood from Crato fossil Lagerstätte (Araripe Basin, Brazil). *Cretaceous Research*, 114, 104525

SCARAMUZZA DOS SANTOS, A.C., SIELOCH, A.M., GUERRA-SOMMER, M., DEGANI-SCHMIDT, I. & CARVALHO, I. (2021). Agathoxylon santanensis sp. nov. from the Aptian Crato fossil Lagerstätte, Santana Formation, Araripe Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 112, 103633.

SCARAMUZZA DOS SANTOS, A.C., GUERRA-SOMMER, M., BARBOZA, E.G., DEGANI-SCHMIDT, I., SIEGLOCH, A.M., VIEIRA, C.E.L., VIEIRA, D.T., BARDOLA, T.P. & SCHULTZ, C.L. (2023). Stressing environmental conditions in the "petrified forest" from the Mata sequence in the Triassic context of the Paraná Basin. *Journal of South American Earth Sciences*. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104415

SCHERER, C.M.S. (2000). Eolian dunes of the Botucatu formation (Cretaceous) in Southern-most Brazil: morphology and origin. *Sedimentary Geology*, 137, 63-84.

SCHERER, C.M.S. (2002). Preservation of aeolian genetic units by lava flows in the Lower Cretaceous of the Paraná Basin, Southern Brazil. *Sedimentology*, 49(1), 97-116.

SCHERER, C.M.S. & LAVINA, E.L. (2005). Sedimentary cycles and facies architecture of aeolian-fluvial strata of the Upper Jurassic Guará Formation, Southern Brazil. *Sedimentology,* 52, 1323-1341.

SCHERER, C.M.S. & LAVINA, E.L. (2006). Stratigraphic evolution of a fluvial-eolian succession: The example of the Upper Jurassic-Lower Cretaceous Guará and Botucatu formations, Paraná Basin, Southernmost Brazil. *Gondwana Research,* 9, 475-484.

SCHERER, C.M.S., FACCINI, U.F. & LAVINA, E.L. (2002). Arcabouço estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná. In: Holz, M. & De Ros, L.F. (eds) *Geologia do Rio Grande do Sul*. Instituto de Geociências/CIGO, p. 335-354.

SGARBI, G.N.C. (2000). The Cretaceous Sanfranciscan Basin, eastern plateau of Brazil. *Revista Brasileira de Geociências*, 30(3), 450-452.

SGARBI, G.N.C., SGARBI, P.B.A., CAMPOS, J.E.G., DARDENNE, M.A. & PENHA, U.C. (2001). Bacia Sanfranciscana: o registro Fanerozóico da Bacia do São Francisco. In: Pinto, C.P. & Martins-Neto, M.A. (eds) *Bacia do São Francisco: Geologia e Recursos Naturais*. SBG, Belo Horizonte, p. 93–138.

SGARBI, P.C.B., HEAMAN, L.M. & GASPAR, J.C. (2004). U–Pb perovskite ages for Brazilian kamafugitic rocks: further support for a temporal link to a mantle plume hotspot track. *Journal of South American Earth Sciences*, 16(8), 715-724. http://dx.doi.org/10.1016/j.jsames.2003.12.005

SILVA, R.C. (2024). Triassic Tracks from Paraná Basin: The First Data on the Origin of Dinosauria. In: Carvalho, I.S. & Leonardi, G. (eds) *Dinosaur Tracks of Mesozoic Basins in Brazil*. 1st ed. Switzerland: Springer Nature Switzerland, p. 37-61.

SILVA, R.C., CARVALHO, I.S. & SCHWANKE, C. (2007). Vertebrate dinoturbation from the Caturrita Formation (Late Triassic, Paraná Basin), Rio Grande do Sul State, Brazil. *Gondwana Research,* 11, 303–310.

SILVA, R.C., CARVALHO, I.S. & FERNANDES, A.C.S. (2008). Pegadas de Dinossauros do Triássico (Formação Santa Maria) do Brasil. *Ameghiniana*, 45(4), 783-790.

SILVA, R.C., BARBONI, R., DUTRA, T., GODOY, M.M. & BINOTTO, R.B. (2012). Footprints of large theropod dinosaurs and implications on the age of Triassic biotas from Southern Bazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 39, 16-23.

SIMÕES, T.R., KAMMERER, C.F., CALDWELL, M.W. & PIERCE, S.E. (2022). Successive climate crises in the deep past drove the early evolution and radiation of reptiles. *Science Advances*, 8(33), eabq1898. https://doi.org/10.1126/sciadv.abq1898

SKELTON, P. (2003). *The Cretaceous World*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 360 p. ISBN: 978-0521831123

SPIGOLON, A.L.D. & ALVARENGA, C.J.S. (2002). Fácies e elementos arquiteturais resultantes de mudanças climáticas em um ambiente desértico: Grupo Urucuia (Neocretáceo), Bacia Sanfranciscana. *Revista Brasileira de Geociências*, 32(4), 579-586.

SOUZA-LIMA, W. & SILVA, R.O. (2018). Aptian–Albian paleophytogeography and paleoclimatology from Northeastern Brazil sedimentary basins. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 258, 163–189. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.08.003

SRIVASTAVA, N.K. & CARVALHO, I.S. (2004). *Bacias do Rio do Peixe*. Fundação Paleontológica Phoenix, 71, 1–4.

TOCZECK, A., SCHMITT, R.S., BRAGA, M.A.S. & MIRANDA, F.P. (2019). Tectonic evolution of the Paleozoic Alto Tapajós intracratonic basin - A case study of a fossil rift in the Amazon Craton. *Journal of South American Earth Sciences*, 94, 102225. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102225

TROMPETTE, R., EGYDIO-SILVA, M., TOMMASI, A., VAUCHEZ, A. & UHLEIN, A. (1993). Amalgamação do Gondwana Ocidental no Panafricano-Brasiliano e o papel da geometria do Cráton do São Francisco na arquitetura da Faixa Ribeira. *Revista Brasileira de Geociências*, 23, 187–193.

TUCKER, M.E. & BENTON, M.J. (1982). Triassic environments, climates and reptile evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 40, 361–379. https://doi.org/10.1016/0031-0182(82)90034-7

TUCKER, M. & DIAS-BRITO, D. (2017). *Petrologia Sedimentar Carbonática: iniciação com base no registro geológico do Brasil*. Rio Claro: IGCE/UNESP, 208 p.

VALENÇA, L.M.M., NEUMANN, V.H. & MABESOONE, J.M. (2003). An overview on Callovian-Cenomanian intracratonic basins of Northeast Brazil: onshore stratigraphic record of the opening of the Southern Atlantic. *Geologica Acta*, 1(3), 261-275. https://doi.org/10.1244/105.000001614

VIANA, M.S.S., LIMA FILHO, M.F. & CARVALHO, I.S. (1993). Borborema Megatracksite: uma base para correlação dos "arenitos inferiores" das bacias intracontinentais do Nordeste do Brasil. In: *Simpósio de Geologia do Nordeste*, Sociedade Brasileira de Geologia/Núcleo Nordeste, Boletim, 13, 23-25.

WHITESIDE, J.H., LINDSTRÖM, S., IRMIS, R.B., GLASSPOOL, I.J., SCHALLER, M.F., DUNLAVEY, M., NESBITT, S.J., SMITH, N.D. & TURNER, A.H. (2015). Extreme ecosystem instability suppressed tropical dinosaur dominance for 30 million years. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 112, 7909–7913. https://doi.org/10.1073/pnas.1505252112

ZAHER, H., POL, D., CARVALHO, A.B., NASCIMENTO, P.M., RICCOMINI, C., LARSON, P., JUAREZ-VALIERI, R., PIRES-DOMINGUES, R., SILVA JR., N.J.D. & CAMPOS, D.A. (2011). A complete skull of an Early Cretaceous sauropod and the evolution of advanced titanosaurians. *PLoS ONE*, 6, 1–10.

ZAHER, H., POL, D., NAVARRO, B.A., DELCOURT, R. & CARVALHO, A.B. (2020). An Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil sheds light on the cranial evolution of the Abelisauridae. *Comptes Rendus Palevol*, 19(6), 101-115. https://doi.org/10.5852/cr-palevol2020v19a6

Dinozaurii şi lumea lor –suport al dezvoltării comunităţilor din „Ţara Haţegului"–Transilvania, România

DAN ALEXANDRU GRIGORESCU [1]

REZUMAT

Articolul prezintă în prima sa parte cadrul geologic şi stratigrafic al depozitelor continentale maastrichtiene din Bazinul Haţeg şi ansamblul lor paleontologic cunoscut sub numele de „fauna dinozaurilor pitici din Transilvania". Caracteristicile paleobiologice ale faunei sunt prezentate în raport cu mediul insular în care aceasta a evoluat, comparativ cu faunele Cretacicului târziu din alte regiuni europene . Articolul prezintă istoricul cercetărilor, de la primele descoperiri ale lui Franz Nopcsa de la sfârșitul secolului XIX continuate timp de 30 de ani ,la îndelungata întrerupere a cercetărilor şi reluarea acestora după o jumătate de secol. Noile cercetări desfășurate de autorul articolului împreună cu studenți ai Universității din Bucureşti timp de peste 30 de ani au condus la confirmarea Bazinului Haţeg drept un punct nodal în evoluția faunelor cu dinozauri din Europa ,fapt care a fundamentat înscrierea regiunii între primele geoparcuri UNESCO ,comunitatea locală beneficiind astfel de importanța științifică a regiunii.

Cuvinte cheie: *dinozauri, Maastrichtian , Bazinul Haţeg, Geoparc, dezvoltarea regiunilor*

The article presents in its first part the geological and stratigraphic framework of the Maastrichtian continental deposits in the Haţeg Basin and their paleontological content known as "the dwarf dinosaurs' fauna of Transylvania". The paleobiological characteristics of the fauna are presented in relation to the island environment in which it evolved, compared to other Late Cretaceous European faunas. The article presents the history of researches, from the first discoveries of Franz Nopcsa at the end of the nineteenth century which continued for 30 years, to the long research interruption and its resumption after half a century. The new researches carried out by the author of the article together with students of the University of Bucharest for over 30 years have led to the confirmation of the Haţeg Basin as a nodal point in the evolution of dinosaur faunas in Europe, which led to the recognition of the region among the first UNESCO geoparks, the local community thus benefiting from the scientific importance of the region.

Key-words: dinosaurs, Maastrichtian, Haţeg Basin, Geopark, development of regions

[1] Institutul de Studii Avansate pentru Cultura şi Civilizația Levantului, Blvd. Constantin Prezan nr. 2A, Bucureşti, România. danalgrigorescu@gmail.com

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.3

1. INTRODUCERE

În sens geologic, „Ţara Haţegului" este un bazin intramontan de scufundare tectonică format la sfârșitul Cretacicului în vestul Carpaților Meridionali, în urma orogenezei laramice. În sens istoric „Ţara Haţegului" este locul de început al formării poporului român urmând războaielor daco-romane din secolele I şi II d.Cr. Constituirea în urma acestor războaie a provinciei romane Dacia se află la originea numelui țării – *România* și al locuitorilor săi – *români*, derivate din latinescul *romanus* ("roman") (Rosetti, 1986).

„Ţara Hațegului" are un loc aparte și în mitologia românească, fiind cunoscută drept „ținutul uriașilor", care trăiau pe culmile muntelui Retezat ce străjuiește Țara Hațegului, de unde coborau pentru a lua vitele și recoltele sătenilor. Legenda spune că pentru a-i pedepsi pe lacomii uriași, un voinic al satului a urcat în munte unde l-a biruit în luptă pe „uriașul cel mare", tăindu-i capul, iar uriașul s-a transformat în munte cu vârful retezat de paloșul voinicului, de unde şi numele Retezat al muntelui ce străjuiește la sud ținutul hațegan. În spiritul legendei, oasele mari întâlnite de săteni pe râpele dealurilor din lungul văii Sibișelului erau privite drept urme ale uriașilor învinși. Adevărul avea să-l stabilească tot un locuitor al ținutului hațegan, Franz Nopcsa, devenit unul dintre marii dinosaurologi ai lumii, descoperitor al „dinozaurilor pitici", un fenomen paleobiologic încă neînțeles pe de-a întregul.

Articolul prezintă în prima sa parte cadrul geologic și stratigrafia depozitelor continentale ale Cretacicului terminal (Maastrichtian) din Bazinul Haţeg şi conținutul faunei de vertebrate, dominat de cei 20 de taxoni de dinozauri; un subcapitol al acestei părți prezintă caracteristicile faunei, în lumina cercetărilor din ultimele decenii care au dezbătut concluziile lui Nopcsa asupra *endemismului, caracterului primitiv, taliei mici și diversității reduse* a dinozaurilor hațegani. În partea a doua, articolul prezintă istoricul cercetărilor asupra faunei de vertebrate extinsă pe durata a circa cinci milioane ani, în care sunt distincte două perioade: „perioada Nopcsa" și „perioada întreruperii şi reluării cercetărilor". În partea a treia, articolul prezintă dinozaurii ca valoare patrimonială a Țării Hațegului şi modul prin care această calitate a fost folosită pentru a susține dezvoltarea regiunii, prin înființarea unui geoparc UNESCO, tipul de structură care promovează abordarea holistică a valorilor patrimoniale, naturale şi culturale, a cărui eficiență este demonstrată prin cele peste 200 de geoparcuri din întreaga lume. Concluzia pe care o degajă articolul este că cercetarea științifică asupra regiunilor care dețin un patrimoniu natural valoros trebuie continuată prin acțiuni de protecție și conservare, pentru consolidarea rezultatelor cercetării şi valorificarea acestora în beneficiul acelei regiuni și a locuitorilor săi. Proiecte, având în centrul lor depozitele cu dinozauri, au fost dezvoltate mai întâi în Europa, în Spania (2001) și în România (2004).

2. CADRUL GEOLOGIC ȘI LITOSTRATIGRAFIC AL DEPOZITELOR CRETACICULUI TERMINAL DIN BAZINUL HAŢEG

Bazinul Haţeg este un bazin intramontan, situat în partea central vestică a Carpaților Meridionali, în extremitatea sud-vestică a Transilvaniei. Bazinul are o lungime est-vest de 48 km şi o lărgime nord-sud de 18 km. Bazinul s-a format în urma tectogenezei laramice în etapele pre- şi postorogenică, care au determinat întreruperea sedimentării marine și a configurat structura în pânze de șariaj a Carpaților Meridionali (Figura 1).

Figura 1. Poziția geografică a Bazinului Haţeg. A. România pe harta Europei; B. România cu poziția Bazinului Haţeg (BT); C. Bazinul Haţeg cu locația celor mai importante geosituri fosilifere (Google Map).

Eroziunea tinerelor catene ridicate şi regimul accentuat de subsidenţă a substratului bazinului au determinat grosimi de peste 2500 m ale depozitelor continentale, în diferite sectoare ale bazinului, calculate pe baza înclinării stratelor şi a datelor de foraj (Stancu *et al.*, 1980, Ciulavu, 1999). În cea mai mare parte a lor, depozitele continentale sunt rezultatul sedimentării în cadrul unor sisteme fluviatile, în zonele de canal şi de luncă, bine sau slab drenată, de asemenea în medii lacustre și palustre, în anumite etape cu aporturi de material vulcanogen.

Depozitele sunt divizate în două unități litostratigrafice majore: *Formațiunea de Sânpetru şi Formațiunea de Densuș-Ciula*, cu dezvoltări spațiale și conținut litologic, în parte diferit (Grigorescu și Anastasiu, 1990; Grigorescu, 1992).

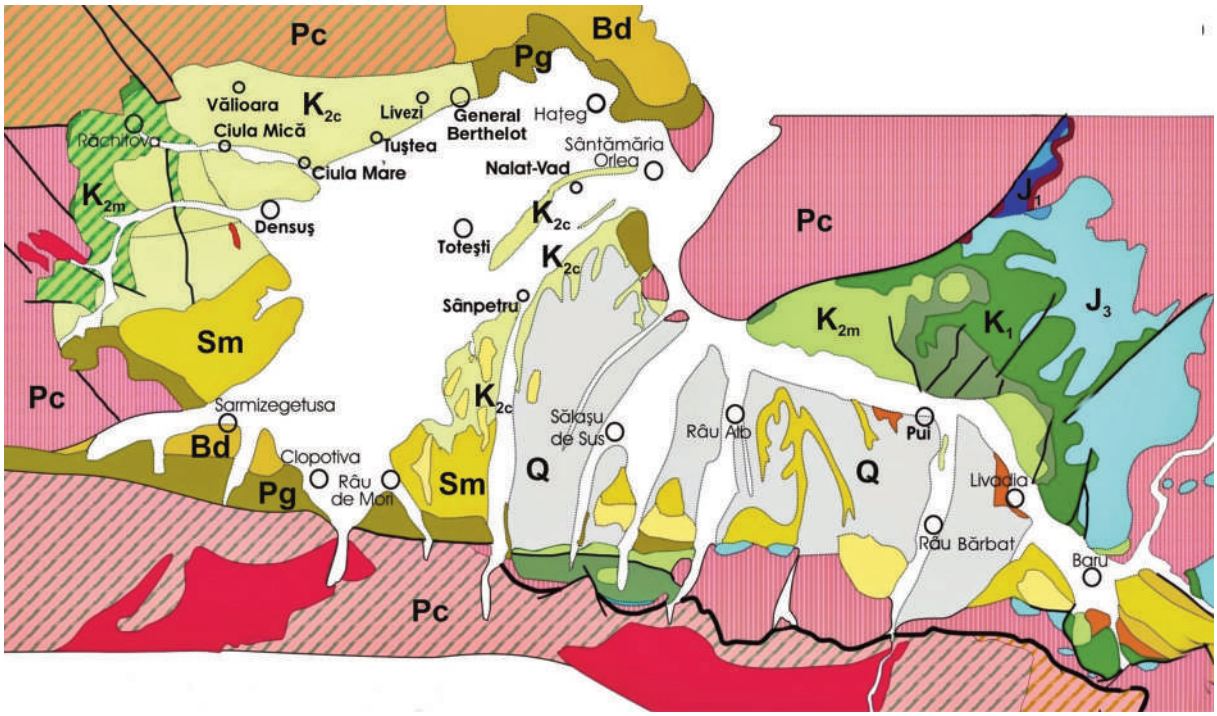


Figura 2. Harta geologică simplificată a Bazinului Hațeg. Abrevieri: Bd – Badenian; J1 – Jurasic inferior și mediu; J3 – Jurasic superior; K1 – Cretacic inferior; K2m – Cretacic superior marin; K2c – Cretacic superior continental; Pc – Fundament cristalin precambrian și proterozoic. Pg – Paleogen; Q – Cuaternar; Sm – Sarmațian (după Grigorescu și Csiki, 2008, cu modificări).

Formațiunea de Sânpetru, din care provin majoritatea resturilor de dinozauri descrise de Nopcsa, este deschisă în partea centrală a bazinului şi este lipsită de elemente vulcanoclastice grosiere în timp ce în *Formațiunea de Densuș-Ciula,* care aflorează în partea nord-vestică a bazinului, materialul vulcanogen este bine reprezentat, în cea mai mare parte a formațiunii (Figura 2).

Deși cercetările de după anul 2004 au relevat o serie de particularități sedimentologice și litostratigrafice în componența depozitelor din extremitatea estică a bazinului şi din cea centrală, fapt care ar impune o revizuire a structurii litostratigrafice, schema litostratigrafică bipartită este folosită și în prezent (Csiki *et al.*, 2016; Vornicu *et al.*, 2023).

2.1. FORMAȚIUNEA DE SÂNPETRU

Formațiunea este bine deschisă în lungul văii Sibişel, amonte și aval de satul Sânpetru. Calitatea bună a deschiderilor din această regiune și caracterul fosilifer l-au determinat pe Nopcsa să considere aceste depozite drept reprezentative pentru întreg arealul în care ele apar, în Bazinul Hațeg și în afara sa, desemnând depozitele continentale ale Cretacicului terminal din Transilvania cu numele de *Szentpéterfalva sandstein* („Gresia de Sânpetru") (Nopcsa, 1905). Formațiunea este constituită din secvențe repetitive, cu grosimi variabile, de depozite siliciclastice de origine fluviatilă, care cuprind în bază conglomerate şi gresii

grosiere cu stratificație încrucișată sau gresii medii fără stratificație, cu urme de eroziune şi supraîncărcare, reprezentând depozite de canal formate în regim torențial sau de curgere normală, urmate în succesiunea secvențelor de straturi de gresii fine, caracteristice depunerilor în ramificațiile canalului central, silturi şi argile marnoase cenușiu-negricioase cu fragmente cărbunoase, marne siltice roșietice cu mici concrețiuni calcaroase (*caliche*) caracteristice sedimentării în zonele luncii inundabile, cu formare de calcisoluri (Grigorescu, 1984; Bojar *et al.*, 2005; Therrien, 2006). Grosimea și granulometria depozitelor de canal crește spre partea superioară a formațiunii, în paralel cu dispariția marnelor roșietice semnificând activarea ariilor sursă şi modificări climatice de la un regim sezonier relativ arid la unul cu precipitații sezoniere abundente (Grigorescu, 1983, 1992, Therrien *et al.*, 2009).

Caracteristicile sedimentologice ale Formațiunii de Sânpetru relevă un sistem fluviatil ramificat, cu luncă inundabilă moderat sau bine drenată (Bojar *et al.*, 2005; Therrien, 2006; Therrien *et al.*, 2009).

2.2. FORMAȚIUNEA DE DENSUȘ-CIULA

În cadrul formațiunii, materialul epiclastic și vulcanoclastic este asociat în proporții diferite în cadrul subunităților litostratigrafice. Pe baza proporției relative dintre cele două componente au fost separate trei subdiviziuni, denumite informal *membrul inferior, mediu* și *superior* (Grigorescu, 1992). Anterior, membrul inferior fusese desemnat drept *Formațiunea de Densuș,* iar membrul median și cel superior incluși în *Formațiunea de Ciula* (Antonescu *et al.*, 1983). Datorită caracterului fragmentat al aflorimentelor şi arealului acoperit în cea mai mare parte de vegetație, nu a putut fi desemnat un stratotip al acestei formațiuni.

Membrul inferior este bine deschis în lungul văii Densuș, între localitățile Știei şi Densuș și în valea Răchitova, în dreptul localității cu același nume. Membrul este format în prima sa parte din curgeri de lave, tufuri și tufite cu intercalații de conglomerate aluviale, urmate în partea superioară de gresii fine, silturi şi marne cu resturi de plante de origine lacustră. Laufer (1925) a separat în cadrul acestor depozite un „facies tufaceu" dispus discordant peste ultimele depozite marine și urmat în raport de conformitate de un „facies fluvial-lacustru". ***Membrul median*** este deschis într-un areal mai mare comparativ cu *membrul inferior*, la nord de Densuș, cuprinzând localitățile Ciula Mare, Ciula Mică, Vălioara și Boiţa – pe marginea fundamentului precambrian al bazinului. Aflorimentele cuprind roci de origine fluviatilă: conglomerate cu matrice excedentară clastelor și gresii grosiere, reprezentând depuneri de canal, marne siltice cenușii şi roșii cu *caliche* caracteristice luncii inundabile, slab sau bine drenată, strate de cărbune de origine lacustră și palustră. Sursa vulcanică este bine reprezentată prin vulcanoclaste cu dimensiuni de până la 25 cm, în general bine rulate, tufuri și tufite. Marnele siltice roșii devin preponderente în partea superioară a unității, marcând schimbări în aria sursă, regimul de transport şi condițiile climatice. ***Membrul superior*** este deschis sporadic în dealurile puternic împădurite dintre Tuştea și Haţeg, cu cele mai bune aflorimente în regiunea satului Crăguiş. Conglomeratele grosiere slab sortate caracteristice conurilor aluviale, conglomeratele cu matrice dezvoltată şi stratificație oblică de canal dau nota caracteristică litologiei acestui membru. Gresii medii şi fine depuse în ramificațiile sistemului aluvial, marne siltice cenușii formate în arie de luncă inundabilă slab drenată, apar sub formă de intercalații. Absența resturilor de dinozauri şi ale altor vertebrate împreună cu frecvența scăzută a materialului vulcanoclastic grosier au reprezentat criterii în delimitarea

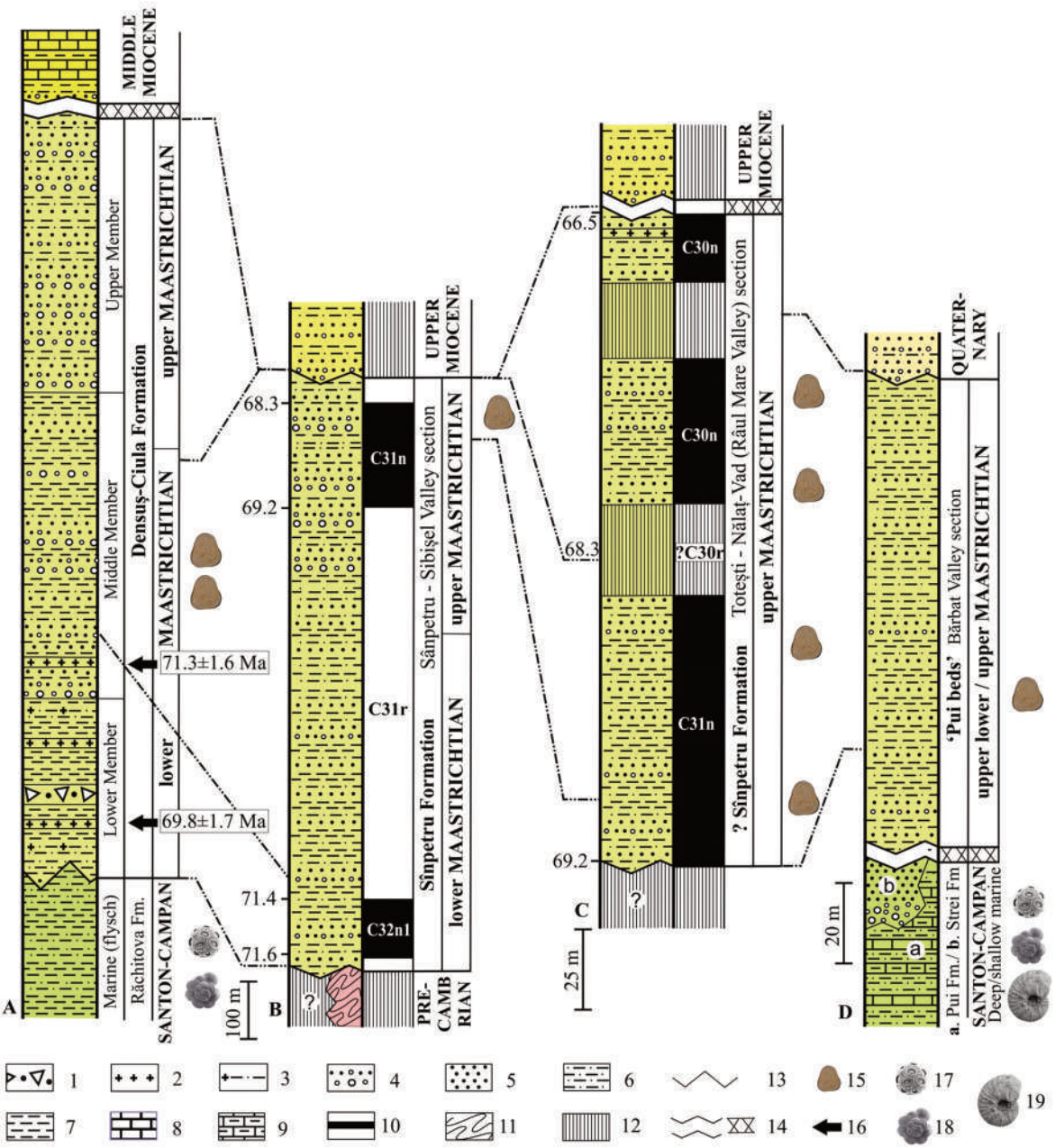


Figura 3. Coloane stratigrafice sintetice ale principalelor succesiuni de depozite continentale ale Cretacicul terminal din Bazinul Haţeg, cu detalii asupra relaţiilor stratigrafice şi indicatorii de vârstă. A. Formaţiunea Densuş-Ciula; B. Formaţiunea Sânpetru – stratotipul de pe valea Sibişel; C. Succesiunea Văii Râului Mare; D. „Stratele de Pui" – valea Râului Bărbat. Legendă: 1. Roci vulcanogen-sedimentare; 2. Tufuri vulcanice; 3. Tufite; 4. Conglomerate; 5. Gresii; 6. Silturi; 7. Marne siltice; 8. Calcare; 9. Marne, calcare marnoase; 10. Cărbune; 11. Roci metamorfice; 12. Lacună; 13. Discordanţă paralelă; 14. Contact necunoscut; 15. Date palinologice; 16. Vârste radiometrice; 17. Nanoplancton; 18. Foraminifere; 19. Amoniţi.

față de membrul median al formațiunii şi de atribuire unei posibile vârste Paleogen inferior acestui membru (Laufer, 1925; Grigorescu și Anastasiu, 1990). Pe baza acestor criterii limita dintre membrul median și cel superior a fost trasată la est de comuna General Berthelot (Vasile *et al*., 2011).

Așa cum arătam mai sus, în Bazinul Haţeg sunt două regiuni care pun probleme de încadrare în schema litostratigrafică bipartită prezentată mai sus, ambele incluse până acum în aria *Formațiunii de Sânpetru*. Prima dintre aceste regiuni cuprinde marginea estică a bazinului, între Pui şi Râu Bărbat, cu bune aflorimente în lungul văii Râu Bărbat, în amonte de comuna Pui. Deschiderile cuprind depozite fine, argilo-siltice roșii în stadii avansate de pedogeneză, cu intercalații de conglomerate medii în straturi subțiri şi marne siltice cenușiu-verzui. Depozitele au fost atribuite părții inferioare a Formațiunii de Sânpetru, pe baza frecvenței depozitelor roșii (Grigorescu, 1992), dar caracteristicile fizice și geochimice ale paleosolurilor sugerează unele deosebiri sedimentologice care au condus la propunerea unei noi unități litostratigrafice, cu numele de „Formațiunea de Bărbat" (Therrien, 2005), referită şi sub numele de „Straturile de Pui" (Csiki *et al*., 2016; Csiki *et al*., 2022).

Cea de a doua regiune este situată la nord şi nord-vest de Sânpetru, cu deschideri sporadice în lungul Râului Mare, între Toteşti şi Nălaţ-Vad. Depozitele sunt puternic cutate, aproape la verticală, alcătuite predominant din marne siltice și fin arenitice, cenușiu-negricioase, caracteristice ariilor de luncă inundabilă slab drenată, mai rar din marne roșii cu concrețiuni calcaroase (caliche), cu secvențe formate din conglomerate şi gresii grosiere, caracteristice depozitelor de canal (Van Itterbeeck *et al*., 2004; Săsăran *et al*., 2011). Depozitele au fost corelate părții superioare a Formațiunii de Sânpetru, datorită cvasi absenței marnelor roșii şi creșterii ponderii depozitelor de canal, dar frecvența paleosolurilor de tip vertisol, atipice în Formațiunea de Sânpetru, face problematică această corespondență (Csiki *et al*., 2016) (Figura 3).

3. CADRUL CRONOSTRATIGRAFIC AL DEPOZITELOR CONTINENTALE

Vârsta depozitelor continentale cu resturi de dinozauri din Bazinul Haţeg a fost stabilită pe baza raporturilor geometrice cu formațiunile marine subiacente, a datelor palinologice, magnetostratigrafice și radiometrice.

Franz Nopcsa a datat aceste depozite drept Danian (*sensu* Cretacic terminal) în urma cartării depozitelor pe un areal extins la est și vest de Haţeg, legat de elaborarea tezei de doctorat (Nopcsa, 1905). Vârsta a fost confirmată prin cercetările ulterioare (Laufer, 1925; Mamulea, 1953a,1953b). După corectarea poziției Danianului, devenit după anul 1970 prim etaj al Paleogenului, depozitele au fost atribuite Maastrichtianului, pe baza raporturilor cu formațiunile marine subiacente, datate micropaleontologic (Dincă și Tocorjescu, 1972). Cercetările palinologice au confirmat vârsta Maastrichtian, cu posibilă prezență și a Paleocenului în partea superioară (Antonescu *et al*., 1983). Cercetările biostratigrafice din partea estică a ariei depozitelor continentale cu resturi de dinozauri din Transilvania au indicat vârsta Campanian târziu (Vremir *et al*., 2014), sugerând retragerea mai timpurie a mării în aceasta regiune.

Cercetările magnetostratigrafice asupra succesiunii depozitelor din aria stratotipică a Formațiunii de Sânpetru au indicat o vârstă cuprinsă între Maastrichtian inferior și Maastrichtian superior, corespunzător perioadei cuprinsă între începutul intervalului de polaritate normală C32n1 și sfârșitul C31n (Panaiotu și Panaiotu, 2010).

Datările radiometrice prin metoda K-Ar asupra a două straturi de tuf din cadrul Formațiunii Densuș-Ciula au indicat valori de 69.8±1.3 Ma şi respectiv 71.3±1.6 Ma, ceea ce confirmă vârsta Maastrichtian inferior, dar surprind prin vârsta mai veche a depozitului aparent mai nou în succesiunea stratigrafică (Bojar *et al.*, 2011). Un studiu radiometric recent prin metoda U-Pb a trei vulcanoclaste din andezite şi dacite din regiunea Densuș, în cadrul membrului inferior al Formațiunii Densuș-Ciula au indicat vârste de 80.44 ± 0.14 Ma, 80.22 ± 0.25 Ma și 81.88 ± 0.17 Ma, corespunzător intervalului Campanian inferior-Campanian superior timpuriu (Vornicu *et al.*, 2023), vârste care corespund ultimelor depozite marine din cadrul bazinului („Formațiunea de Răchitova", Grigorescu și Melinte, 2001). Noile datări radiometrice sugerează că erupțiile subaeriene au început în timpul sedimentării marine sau că depozitele din regiunea Densuș-Răchitova aparțin unei alte unități litostratigrafice, diferită de membrul inferior al Formatiunii Densuș-Ciula (Vornicu et al, 2023).

4. FAUNA MAASTRICHTIANĂ DIN BAZINUL HAŢEG

Fauna de vertebrate din Bazinul Haţeg este deosebit de bogată, atât ca număr de taxoni reprezentați, cât și în privința diversității sistematice, cu toate categoriile majore, de la pești la mamifere reprezentate. Vestigiile dinozaurilor cuprind oase şi fragmente de oase, coji de ouă și ouă izolate sau în cuiburi, pui eclozați. Resturile scheletice ale dinozaurilor şi ale altor vertebrate se cunosc pe întreaga succesiune stratigrafică a depozitelor maastrichtiene, pe o durată cuprinsă între 5.5 și 6.5 Ma, încheiat cu cca. 0.5 Ma înaintea dispariției totale a dinozaurilor (Csiki *et al.*, 2016).

Bazinul Haţeg reprezintă regiunea Transilvaniei din care provine cel mai mare număr de resturi de dinozauri din România, totodată regiunea cea mai mult cercetată, atât paleontologic și stratigrafic, cât și sedimentologic, tafonomic, paleoclimatic și paleogeografic. Alte regiuni care au furnizat resturi de dinozauri din Cretacicul terminal sunt Bazinul Rusca-Montană la vest de Bazinul Haţeg şi mai multe localități din partea sudică, centrală și nord-vestică a Transilvaniei, majoritatea în regiunea dintre Sebeș și Alba Iulia (Codrea *et al.*, 2010).

4.1. CONȚINUTUL SISTEMATIC AL FAUNEI DIN BAZINUL HAŢEG

Primul dinozaur descoperit pe moșia familiei sale din Ţara Haţegului, pe care Nopcsa l-a descris în anul 1900, când avea 23 ani – *Lymnosaurus transsylvanicus* (numele genului corectat ulterior în *Telmatosaurus*) avea să fie urmat de un alt ornithopod *Mochlodon* (corectat *Zalmoxes*, Weishampel *et al.*, 2003), de sauropodul *Titanosaurus* (*Magyarosaurus*, Huene, 1932) și ankylozaurul *Struthiosaurus transylvanicus* (Nopcsa 1900, 1902, 1904, 1915, 1929). Nopcsa a menționat în anul 1915 și un mare carnivor – *Megalosaurus*, redeterminat ulterior drept sauropod (Csiki și Grigorescu, 1998). În materialul încredințat de Nopcsa Muzeului de Istorie Naturală din Londra, cercetătorii britanici au descris trei specii atribuite unor pasări: *Elopteryx nopcsai* (Andrews, 1913), considerat drept pelecaniform şi două specii atribuite unor bufnițe uriașe: *Bradycneme draculae şi Heptasteornis andrewsi* (Harrison și Walker, 1975), toate atribuite

ulterior unor teropozi non aviari (Csiki și Grigorescu, 1998). Nopcsa a descris şi specii ale altor reptile în cadrul faunei din Haţeg: chelonianul *Kallokibotion*, crocodiliformul *Allodaposuchus* şi pterozaurul *Ornithodesmus* (Nopcsa 1915, 1923a, 1923b, 1928).

Cercetările de după anul 1978 au înzecit aproape numărul taxonilor de dinozauri şi ai altor vertebrate în fauna Cretacicului terminal din Bazinul Haţeg. Față de cele șase specii validate descrise de Nopcsa, cu corecturile ulterioare: *Telmatosaurus transsylvanicus, Zalmoxes robustus, Magyarosaurus dacus, Struthiosaurus transylvanicus, Kallokibotion bajazidi și Allodaposuchus precedens* (resturile de *Ornithodesmus* par a fi fost pierdute) se cunosc în prezent 50 de taxoni, pești, amfibieni, reptile, păsări și mamifere, dintre care 38 la nivel de gen și 25 la nivel de specie (Augustin, 2023), dar numărul acestora crește pe măsura noilor cercetări. În ultimii ani au fost descoperite specii şi chiar genuri noi (Augustin *et al*., 2022; Diez, Diaz *et al*., 2024). Mai mult de jumătate din acești taxoni (28 – reprezentând pești, amfibieni, crocodilieni, teropode şi mamifere) au fost recunoscuți în urma introducerii după anul 1980 a metodei micropaleontologice în cercetarea depozitelor din Bazinul Haţeg.

Categoriile sistematice reprezentate în cadrul faunei din Haţeg sunt următoarele:

1) Pești – Fragmente microscopice, rar întâlnite; acestea cuprind *Acipenseriformes indet*., **holostei**: *Lepisosteus* sp., *Atractosteus* sp., **teleostei**: *Characidae* indet. (Grigorescu *et al*., 1985; Grigorescu *et al*., 1999; Csiki *et al*., 2008; Vasile și Csiki, 2010).

2) Amfibieni – Spre deosebire de pești resturile scheletice (maxilare, vertebre, membre, centuri) sunt relativ frecvente în preparatele micropaleontologice (Grigorescu *et al*., 1999; Codrea *et al*., 2002; Smith *et al*., 2002; Folie şi Codrea, 2005; Vasile și Csiki, 2010, 2011). Dintre amfibieni **anurele** sunt reprezentate prin *Discoglossidae: Paralatonia transylvanica, Hatzegobatrachus grigorescui* (Venczel & Csiki, 2003), iar ***albanerpetontidele*** prin *Albanerpeton sp.*

3) Chelonieni – Sunt frecvent întâlniți, în special sub formă de fragmente ale carapacei şi plastronului. Principalul reprezentant este *Kallokibotion bajazidi* descris de Nopcsa în anul 1923, mult timp considerat drept unicul taxon al chelonienilor în fauna din Haţeg, fapt infirmat prin prezența mai multor genuri în alte formațiuni din Transilvania, echivalente celor din Haţeg (Vremir, 2004). Recent o nouă specie a chelonienilor pleurodiri – *Dortoka vremiri nov. sp.* a fost descrisă în cadrul Formațiunii de Sânpetru (Augustin *et al*., 2021).

4) Squamate – Grupul este bine reprezentat, în special prin șopârle, recunoscute în majoritatea preparatelor micropaleontologice (Grigorescu *et al*., 1999; Codrea *et al*., 2002; Smith *et al*., 2002; Folie și Codrea, 2005; Csiki *et al*., 2008). Șerpii au drept singur reprezentant cert pe *Nidophis insularis* (Vasile *et al*., 2013).

5) Crocodilieni – Reprezintă un grup comun în cadrul faunei, cunoscut în special prin dinți. *Allodaposuchus precedens* – primul crocodiliform descris (Nopcsa, 1915, 1928) considerat a aparține eusuchienilor primitivi (Buscalioni *et al*., 2011) a fost confirmat prin cercetările ulterioare. Dinți ai unui alt eusuchian – *Acynodon* și ale unui ziphosuchian – *Doraton* au fost menționați ulterior (Grigorescu *et al*., 1999; Martin *et al*., 2006). A fost de asemenea recunoscut un supraviețuitor al atoposaurizilor din Jurasic târziu-Cretacic timpuriu – *Theriosuchus sympiestodon* (Martin *et al*., 2010). În ansamblu, crocodiliformii din Haţeg susțin caracterul endemic al unora dintre componenții faunei.

6) Dinozauri – ***Ornitopodele*** reprezentate prin hadrosauroidul *Telmatosaurus transsylvanicus* şi rhabdodontidul *Mochlodon robustus* au fost primii dinozauri descriși în Bazinul Haţeg (Nopcsa, 1900, 1902, 1904). Primul își păstrează și în prezent statutul taxonomic, în timp ce statutul celui de al doilea a fost revizuit în baza altor descoperiri, rezultând noul gen *Zalmoxes* cu două specii: *Z. robustus*, care corespunde speciei lui Nopcsa şi *Z. shqiperorum* (Weishampel *et al.*, 2003). Zalmoxes este dinozaurul cel mai frecvent întâlnit în depozitele din Haţeg, iar Z. shqiperorum – unul dintre cei mai bine cunoscuți, în urma descoperirii la Nălaţ-Vad a unui exemplar cu o bună parte a scheletului conservată (Godefroit *et al.*, 2009). Cercetările din ultimii ani au relevat o mai mare diversitate a ornitopodelor rabdodontide în cadrul faunei din Haţeg. Un nou gen – *Transylvanosaurus transylvanicus*, având caractere craniene care îl disting clar față de *Zalmoxes* a fost descoperit la Pui (Augustin *et al.*, 2022), iar cercetări în cadrul sitului redescoperit de la Vălioara, din care Otto Kadić în intervalul 1914-1915 a colectat un bogat material, sugerează prezența unui alt rabdodontid, diferit atât față de *Zalmoxes* cât și de *Transylvanosaurus*, noi cercetări fiind necesare (Magyar et al, 2024). Hadrosauroidul *Telmatosaurus*, deși mai rar întâlnit în fauna din Haţeg, este dinozaurul transilvan a cărui ontogenie este cel mai bine cunoscută, graţie resturilor de pui întâlniți în situl de incubație de la Tuştea (Grigorescu și Csiki, 2006).

Sauropodele reprezintă al doilea ordin al dinozaurilor în raport cu numărul specimenelor descoperite în Bazinul Haţeg, urmând ornitopodelor. Lui *Titanosaurus dacus* (Nopcsa, 1915), redefinit drept *Magyarosaurus dacus* (Huene, 1932) i s-a alăturat în urma cercetărilor unei echipe româno-belgiene un nou titanosaurid – *Paludititan nalatzensis* (Csiki *et al.*, 2010). Acestui gen se presupune că îi aparțin ouăle descoperite pe valea Râului Mare (Codrea *et al.*, 2002; Grellet-Tinner *et al.*, 2012). Presupunerile anterioare ale lui Huene (1932), iar mai recent ale lui Csiki-Sava *et al.* (2016) că diversitatea titanosaurizilor în Bazinul Haţeg a fost mai mare, fiind chiar sugerată existența unei forme de talie mare, s-au confirmat recent prin anunțarea a două noi genuri: *Petrustitan hungaricus* și *Uriash kadici*, cel de al doilea considerat drept unul dintre cei mai mari sauropozi din Arhipelagul mediteraneean în Cretacicul târziu (Diez, Diaz *et al.*, 2024). Articolul, care cuprinde o exhaustivă prezentare a siturilor care au furnizat resturi de sauropode în Bazinul Haţeg, susține originea Gondwaniană a titanozaurilor europeni şi repune în discuție problema nanismului insular în Bazinul Haţeg şi în alte regiuni ale Transilvaniei.

Teropodele – Dinozaurii carnivori constituie un capitol aparte în istoria descoperirilor dinozaurilor din Bazinul Haţeg. *Megalosaurus sp.* descris de Nopcsa drept teropod s-a dovedit a fi sauropod titanosaurid (Nopcsa, 1915; Csiki și Grigorescu, 1998). În schimb, resturile atribuite unor păsări, descrise pe baza materialului din Haţeg aflat în custodia Muzeului din Londra – *Elopteryx nopcsai* (Andrews, 1913), *Bradycneme draculae* și *Heptasternornis draculae* (Harrison și Walker, 1975) – au fost reinterpretate drept teropode (Csiki și Grigorescu, 1998; Csiki *et al.*, 2010). Primele teropode certe, reprezentate prin dinți de celurozauri, au fost semnalate în preparate micropaleontologice (Grigorescu, 1984; Grigorescu *et al.*, 1985). Pe măsura extinderii cercetărilor micropaleontologice, au fost identificați dinți ai mai multor genuri de teropode, dintre aceștia dromeozaurii sunt cei mai numeroși (Weishampel și Jianu, 1996; Csiki și Grigorescu, 1998; Codrea *et al.*, 2002; Codrea *et al.*, 2010, 2012; Csiki *et al.*, 2008; Vasile *et al.*, 2012). O spectaculoasă descoperire din anul 2009, în apropiere de Sebeș, la est de Bazinul Haţeg, a unei părți a scheletului articulat al unui dromeozaurid, denumit cu nume român *Balaur bondoc* (Csiki *et al.*, 2010) a incitat lumea științifică,

reprezentând cel mai complet specimen de teropod non aviar din Cretacicul târziu al Europei. Ulterior fragmente ale membrelor au fost semnalate şi în Bazinul Haţeg (Brussate *et al*., 2013).

Ankilozauri – Deși au trecut 90 de ani de la menționarea ankilozaurului nodosaurid (Nopcsa 1915, 1929), cu excepția unui singur dinte semnalat în situl de la Toteşti (Codrea *et al*., 2002) nici un al indiciu al ankilozaurilor nu a fost semnalat în Haţeg, fragmente scheletice fiind semnalate în alte regiuni ale Transilvaniei (Codrea *et al*., 2010; Vremir, 2010).

Pterozauri – În lista lui Nopcsa a faunei din Haţeg este menționat și genul *Ornithodesmus* reprezentat prin mai multe fragmente scheletice, însă majoritatea acestora s-au pierdut, singurul păstrat, un sacrum, fiind redeterminat drept teropod maniraptor (Ősi şi Főzy, 2007). Fragmente de notarium și femur descoperite la Sânpetru au fost atribuite unui dsungaripteroid de talie mică, a cărui anvergură nu depășea 75 cm (Weishampel și Jianu, 2011). De aproximativ 15 ori mai mare era anvergura giganticului azhdarchid *Hatzegopteryx thambema* (Buffetaut *et al*., 2002, 2003), considerat de unii autori drept cel mai mare zburător din toate timpurile.

7) Păsări – După ce validitatea celor trei presupuse specii de păsări din materialul de la Muzeul din Londra (*Elopteryx nopcsai, Bradycneme draculae* și *Heptasternornis draculae*) a fost respinsă, resturi de *enantiornithine*, constând din oase și fragmente ale membrelor au fost menționate atât în cadrul Formațiunii de Sânpetru la Nălaţ-Vad (Wang *et al*., 2011a) cât și în Formațiunea Densuș-Ciula la Fântânele, lângă Vălioara (Wang *et al*., 2011b).

8) Mamifere – Până la începutul anilor 1980 mamiferele mezozoice nu erau cunoscute în România, dar după prima semnalare a unui fragment dentar în Formațiunea de Sânpetru, atribuit multituberculatelor (Grigorescu, 1984; Grigorescu și Hahn, 1987), au urmat alte semnalări (Rădulescu și Sampson, 1986, 1996; Csiki şi Grigorescu, 2000; Codrea *et al*., 2002; Smith *et al*., 2002; Csiki *et al*., 2005; Vasile, 2008; Vasile *et al*., 2010). Toate semnalările cuprind exclusiv multituberculate din familia endemică *Kogaionidae* cu genurile *Kogaionon, Barbatodon, Litovoi*, ce provin din 22 de localități din Bazinul Haţeg și alte șapte din alte regiuni ale Transilvaniei (Csiki *et al*., 2022) (Figura 4, Figura 5).

Ouă și cuiburi cu ouă de dinozaur. La fel ca și în cazul mamiferelor, ouăle de dinozaur nu au fost cunoscute în România înainte de anul 1980. Cercetările micropaleontologice au evidențiat prezența cojilor de ouă în majoritatea siturilor din Bazinul Haţeg. În anul 1988 au fost găsite primele ouă la Tuştea, în Formațiunea Densuș-Ciula, din partea nord-vestică a bazinului (Grigorescu *et al*., 1990; Weishampel *et al*., 1991; Grigorescu *et al*., 1994), doisprezece ani mai târziu și în cadrul Formațiunii de Sânpetru din partea centrală a bazinului, atât la Toteşti (Codrea *et al*., 2002) cât şi la Nălaţ-Vad (Smith *et al*., 2002). Ulterior, au fost descoperite noi situri conținând cuiburi în Formațiunea Densuș-Ciula la Livezi (Grigorescu și Csiki, 2008) şi la Boiţa (Csiki *et al*., 2018). Majoritatea acestor situri par a reprezenta adevărate locuri de incubație folosite mai mulți ani, sub rezerva celor două situri de pe valea Râului Mare, unde situația tectonică nu permite cunoașterea relației spațiale dintre grupările de ouă. Ouăle sunt în marea lor majoritate fragmentate prin eclozare, toate subsferice cu diametru între 12 și 16 cm, cu grosimea medie a cojii de 2.3-2.4 mm, încadrate în tipul *megaloolithid*, considerat în mod tradițional caracteristic sauropodelor. Situl de la Tuştea contrazice însă această părere pe baza unui argument concludent: în cadrul unora dintre cuiburi au fost

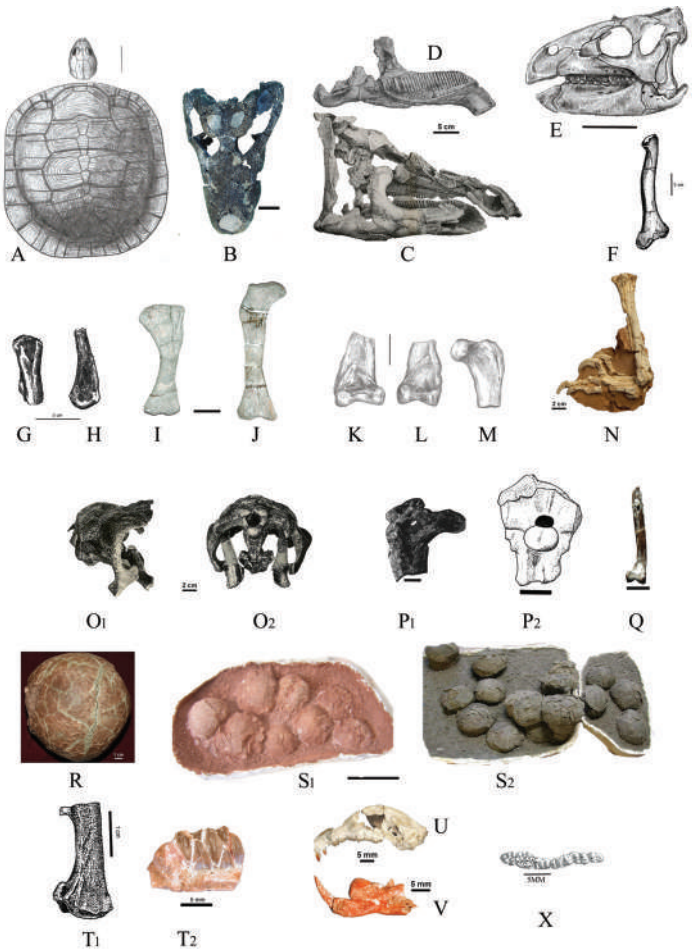


Figura 4. Taxoni reprezentativi în cadrul faunei Cretacicului terminal din Bazinul Haţeg. A. *Kallokbotion bajazidi* (Nopcsa). Reconstituirea carapacei şi a craniului, scara 5 cm (din Weishampel şi Jianu, 2011); B. *Allodaposuchus precedens* (Nopcsa). Craniu (PSMUBB V.438) vedere dorsală, în Formațiunea Șard, Oarda de Jos, scara 5 cm (din Csiki-Sava *et al*., 2015); *Telmatosaurus transsylvanicus* (Nopcsa): C. Craniu – vedere laterală; D. Dentar – vedere medială (din Augustin, 2023); *Zalmoxes robustus* (Nopcsa): E. Reconstituirea craniului, scara 10 cm (din Weishampel şi Jianu, 2011); F. Tibie dreaptă, vedere anterioară, scara 5 cm (din Weishampel *et al*., 2003); *Zalmoxes shquiperorum* (Weishampel *et al*., 2003): G. Femur drept, fragment distal (FGGUB R.1088), vedere laterală; H. Ischium – parte distală (FGGUN R.1094), vedere medială, scara 5 cm; *Magyarosaurus dacus* (Nopcsa): I. Humerus stâng (FGGUB R.1047), vedere anterioară; J. Femur stâng (FGGUB R.1046), vedere posterioară, scara 10 cm; Teropode descrise inițial drept păsări: K. *Elopteryx nopcsai* (Andrews, 1913). Femur, fragment proximal; L. *Bradycneme draculae* (Harrison & Walker, 1975). Tibia, fragment distal; M. *Heptasteornis andrewsi* (Harrison & Walker, 1975). Tibia, fragment distal, scara 2 cm (din Weishampel şi Jianu, 2011); N. *Balaur bondoc* (Csiki *et al*., 2010). Fragment distal piciorul stâng (EME PV.313), vedere laterală în Formațiunea Șard, Sebeș, scara 5 cm (din Csiki-Sava *et al*., 2015); O. *Struthiosaurus transylvanicus (Nopcsa)*. Craniu în vedere laterală (O_1) şi posterioară (O_2), scara 2 cm (din Augustin, 2023); P. *Hatzegopteryx thambema* (Buffetaut *et al*., 2002, 2003). Humerus stâng, parte proximală (FGGUB R.1083), vedere ventrală, scara 5 cm, (P_1); Craniu partea occipitală (P_2); scara 5 cm; Q. Pasăre – *Ornithurae indet*., tibiotars stâng (FGGUB R.1902), vedere anterioară, scara 2 cm; Ouă de dinozaur descoperite după anul 1988. R. Ou întreg, ne eclozat (FGGUB R.2141), diametru 16.5 cm; S. Cuiburi cu ouă: situl Tuştea(S_1); situl Toteşti (S_2), scara 20 cm; T. Oase de pui: femur drept, fragment distal (FGGUB R 248), vedere laterală; scara 1cm (T_1); fragment dentar (FGGUB R.1850) (T_2), scara 5 mm; Mamifere kogaionide. U. *Litovoi tholocephalos*. Craniu (FGGUB M.1700), vedere laterală, scara 5 mm. V. *Barbatodon transsylvanicus* (FGGUB M.1635), dentar, vedere medială, scara 5mm (Augustin, 2023); X. *Kogaionon ungureanui*, dentiția maxilarului, vedere ocluzală, scara 5 mm (din Rădulescu şi Samson, 1996).

Abrevieri: EME PV. Muzeul Transilvaniei, Cluj-Napoca; FGGUB M. Facultatea de Geologie şi Geofizică, Universitatea Bucureşti, Mamifere; FGGUB R. Facultatea de Geologie şi Geofizică, Universitatea Bucureşti, Reptile; PSMUBB V. Muzeul de Paleontologie şi Stratigrafie, Universitatea Babeș-Bolyai, Vertebrate.

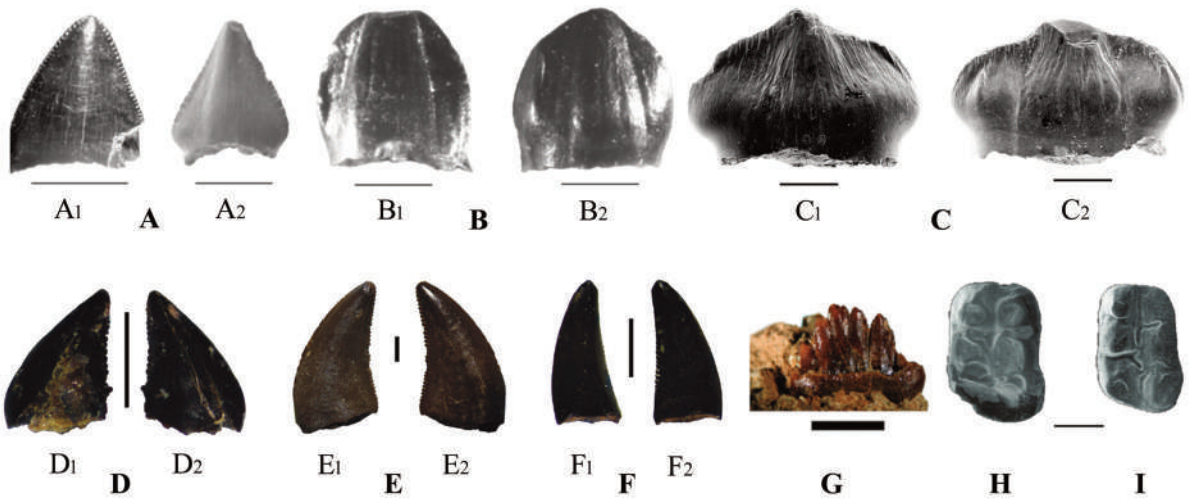


Figura 5. Dinți de crocodilieni, teropode și mamifere identificate în preparate microscopice.

A-C. Dinți izolați de crocodilieni. *Doratodon sp.* (FGGUB R.1937) vedere labială (A_1); (FGGUB R.1991), vedere lingual (A_2); cf. *Acynodon*. (FGGUB R.1936) vedere lingual (B_1); (FGGUB R.1935), vedere labială (B_2) (din Martin *et al.*, 2006). *Theriosuchus sympiestodon*. (FGGUB v.663) vedere labială (C_1); (FGGUB v.688) vedere lingual (C_2), scara 1mm (din Martin *et al.*, 2014).

D-F. Dinți izolați de teropode. *Troodontid?* (FGGUB R.2286), vedere lingual (D_1), vedere labială (D_2); *Dromeozaurid indet*. (FGGUB R.2289), vedere lingual (E_1),vedere labială (E_2); *?Richardoestesia* (FGGUB R.2287) vedere lingual (F_1), vedere labială (F_2), scara 1 mm (din Csiki-Sava *et al.*, 2015).

G. Dinte de nodosaurid (*?Struthiosaurus transylvanicus*) (FGGUB R.2182), vedere medială; scara 5 mm (din Csiki-Sava *et al.*, 2015).

H-I. Dinți izolați de mamifere multituberculate: *Barbatodon transylvanicus*, m_1 drept (FGGUB M.1635) (H); *Kogaionid sp.* m_1 drept (FGGUB M.1613) (I), scara 1 mm (din Csiki-Sava *et al.*, 2022).

Abrevieri: FGGUB R. Facultatea de Geologie şi Geofizică, Universitatea Bucureşti, Reptile; FGGUB M. Facultatea de Geologie şi Geofizică, Universitatea Bucureşti, Mamifere; FGGUB v. Facultatea de Geologie şi Geofizică, Universitatea Bucureşti, Vertebrate

descoperite oase ale puilor eclozați, iar acestea provin în mod cert de la hadrosauroidul *Telmatosaurus transsylvanicus* (v. Figura 4), punând astfel problema homoplaziei ouălor de dinozaur, în general (Grigorescu, 2006; Grigorescu, 2017; Grigorescu *et al.*, 2010).

9) Nevertebrate – Gastropodele și ostracodele de apă dulce sunt componenți comuni în cadrul depozitelor lacustre și aluviale din cadrul ambelor formațiuni. Dintre acestea au fost studiate doar gastropodele (Antonescu *et al.*, 1983; Grigorescu *et al.*, 1985; Pană *et al.*, 2002). Genurile recunoscute în aceste articole sunt: *Bauxia, Gastrobullimus, Paludinopsis, Planorbis, Helix, Anastomopsis, Cyclophorus, Lychnus, Paludinopsis, Bulimus, Rognacia, Lymnaea* etc.

Spre deosebire de vertebrate și nevertebrate, **plantele** sunt rar întâlnite în cadrul depozitelor continentale din Bazinul Haţeg, situație determinată de prevalența în cadrul formațiunilor a condițiilor oxidice improprii fosilizării resturilor vegetale. Cunoașterea compoziției florei din Cretacicului terminal în Bazinul Haţeg este facilitată de cercetările palinologice (Antonescu *et al.*, 1983; Van Itterbeek *et al.*, 2005) care au evidențiat o floră de climat cald, subtropical cu alternanțe între perioadele cu climat arid şi cele cu precipitații bogate. Singurele mențiuni de macrofloră sunt palmierul *Sabal major* (Laufer, 1925) și o asociație floristică de tip subtropical cu ferigi (*Asplenium foersteri, Phylites sp.*), palmieri (*Palmophyllum longirachis*) şi angiosperme

dicotiledonate (*Myrica primigenius, Proteophyllum decorum*) din depozitele cu tufite de la Densuș (Mărgărit & Mărgărit, 1967). Numeroase plante mezofosile (fructificații și semințe) de angiosperme au fost semnalate în preparatele micropaleontologice de la Budurone aproape de Vălioara (Lindfors *et al*., 2010).

4.2. CARACTERISTICILE FAUNEI DE VERTEBRATE DIN CRETACICUL TERMINAL AL BAZINULUI HAŢEG

Fauna Cretacicului terminal din bazinul Haţeg este cunoscută drept „fauna dinozaurilor pitici ai Transilvaniei". Nopcsa a fost primul care a susținut talia mică a dinozaurilor din Haţeg, comparativ cu corespondenți ai lor din alte regiuni. A prezentat aceasta într-o conferință ținută la Societatea de Zoologie și Botanică din Viena în anul 1912, publicată ulterior, în anul 1914 (Benton, 2010). Nopcsa lega această caracteristică de mediul insular în care speciile au trăit o lungă perioadă de timp, „insula Haţeg" – cum avea să fie numit mai târziu teritoriul Transilvaniei la sfârșitul Cretacicului. Mediul insular a determinat și alte caracteristici ale faunei: *primitivitatea formelor, endemismul pronunțat și diversitatea scăzută* (Nopcsa, 1915, 1923, 1934; Csiki și Grigorescu, 2007). În susținerea mediului insular drept cauză a acestor caracteristici, Nopcsa a fost influențat de observațiile asupra nanismului elefanților și altor mamifere pliocene și pleistocene din unele insule ale Mediteranei (Major, 1902; Bate, 1903), dar și de ipoteza „derivei continentelor" (Wegener, 1912), aflată în dezbatere în acea perioadă. Alți doi factori au influențat concluziile lui Nopcsa: numărul mic al speciilor pe care le-a cunoscut în Haţeg (șase specii de dinozauri și câte una de crocodilieni, chelonieni și pterozauri) și raritatea materialului comparativ din alte regiuni, la vremea respectivă doar câteva genuri de dinozauri erau cunoscute în Austria (Bunzel, 1871; Seeley, 1881) și sudul Franței (Matheron, 1869). Cercetările ulterioare au pus în discuție concluziile lui Nopcsa. În cea mai mare parte acestea au fost confirmate, nuanțate și completate, una singură – diversitatea redusă a faunei fiind contrazisă.

Cercetările de după anul 1980 asupra depozitelor din Bazinul Haţeg au relevat o faună de vertebrate cu peste 55 de taxoni aparținând tuturor categoriilor majore de vertebrate: pești, amfibieni, reptile, păsări și mamifere, faună în care reptilele sunt cele mai numeroase, cu peste 40 de forme. Dinozaurii sunt cei mai numeroși, în prezent cunoscându-se douăzeci de taxoni, dintre care zece specii și trei genuri, fiind urmați de mamiferele multituberculate, cu cinci specii și un alt gen. Prin conținutul taxonomic fauna din Haţeg se înscrie drept una dintre cele mai bogate din Europa, comparabilă în diversitate cu faune de vârstă similară din Canada, SUA și Mongolia (Csiki și Grigorescu, 2007; Csiki *et al*., 2016). O caracteristică a paleofaunei este lipsa „prădătorului de vârf" din cadrul lanțului trofic, rolul acestuia fiind preluat de micii teropozi, care sunt bine reprezentați în ansamblul faunei (Csiki și Grigorescu, 2007).

Prezentăm în continuare o scurtă analiză a celorlalte caractere susținute de Nopcsa: primitivitatea, endemismul și nanismul în lumina cercetărilor din ultimele decenii.

4.2.1. CARACTERUL PRIMITIV AL FAUNEI DIN HAŢEG

A fost susținut de Nopcsa, nu atât prin comparație cu faunele Cretacicului târziu din Europa, puțin cunoscute la vremea sa, ci cu forme din Jurasic târziu și Cretacic timpuriu din Muzeele din Londra, Bruxelles

şi Paris. Prin comparație cu aceste forme, corespondenții din Haţeg apăreau primitivi, apropiați de formele de origine şi nu de cele evoluate, așa cum ar fi fost de așteptat prin poziția lor cronostratigrafică, la sfârșitul Cretacicului. Ornitopodul hadrozaurid *„Orthomerus" (Telmatosaurus) transsylvanicus* era considerat de Nopcsa apropiat de *trochodontidele* primitive, iar pe celălalt ornitopod Rhabdodon apropiat de grupul ancestral al *„kallodontidelor"* din Jurasic târziu (Csiki și Grigorescu, 2007). Filiația cu forme de la originea ramurilor filogenetice era susținută de Nopcsa și în cazul lui *„Titanosaurus" (Magyarosaurus) dacus*, a lui *Struthiosaurus transylvanicus*, a chelonianului *Kallokibotion*, a crocodilului *Allodaposuchus* şi a pterozaurului *„Ornithodesmus"* (Csiki și Grigorescu, 2007). Analizele cladistice din ultimii ani au confirmat caracterul primitiv al acestor forme: *Telmatosaurus* (Weishampel *et al*., 1993), *„Rhabdodon"* (Zalmoxes) (Weishampel *et al*., 2003; Norman, 2004), *Struthiosaurus* (Pereda-Suberbiola şi Galton, 2001), *Kallokibotion* (Gaffney şi Meylan, 1992), *Allodaposuchus* (Buscalioni *et al*., 2001). Caracterul bazal a fost documentat și în cazul unora dintre formele de amfibieni, squamate și crocodilieni (Csiki *et al*., 2016).

4.2.2. CARACTERUL ENDEMIC

Cercetările asupra faunei din Haţeg şi din alte regiuni ale Transilvaniei au confirmat pe deplin endemismul formelor cercetate de Nopcsa, aducând în plus numeroase exemple din categorii sistematice necunoscute în fauna lui Nopcsa: amfibieni, squamate, mamifere. Sub rezerva că o serie de taxoni din fauna cunoscută în prezent, nu au putut fi determinați decât la niveluri supra gen, se estimează că între 30% și 50% dintre taxoni sunt endemici, iar o mai bună cunoaștere taxonomică ar putea ridica la peste 90% gradul de endemism al faunei (Csiki și Grigorescu, 2007). Endemismul pregnant al faunei din Haţeg este demonstrat şi prin faptul că din întreg ansamblul formelor descrise de Nopcsa, doar *Allodaposuchus precedens* este cunoscut în afara Bazinului Haţeg, în Franța și Spania (Buscalioni *et al*., 2010). Cercetările au arătat că endemismul reprezintă o caracteristică principală şi în cadrul faunelor Cretacicului târziu din celelalte insule ale arhipelagului mediteraneean.

4.2.3. NANISMUL DINOZAURILOR

Formele din arealul Haţeg descrise de Nopcsa au dimensiuni mult mai mici decât cele ale corespondentelor din alte regiuni ale Europei: *„Rhabdodon" (Zalmoxes)* – doar jumătate din talia genului descris din Franța, *Telmatosaurus* – doar o treime sau chiar mai puțin față de alți hadrozauri, iar *„Titanosaurus" (Magyarosaurus)* ilustrează exemplul cel mai tranșant, dimensiunile sale fiind de aproximativ patru ori mai mici decât ale sauropozilor din Jurasicul superior din America de nord, între cei mai cunoscuți dinozauri la acea vreme, prin articolele lui Cope şi Marsh din ultimele decenii ale secolului al XIX-lea. Dacă nanismul formelor din Haţeg, discutat mai târziu și în cazul altor taxoni de vertebrate era evident, în schimb cauza acestui fenomen biologic a fost şi este încă discutată. Dacă la începutul secolului al XX-lea semnalările de elefanți și hipopotami pitici din Cipru (Forsyth Major, 1902; Bate, 1903, 1906), extinse apoi și asupra altor mamifere și insule, reprezentau o explicație logică și singulară, în ultimele decenii au fost avansate noi interpretări ale nanismului unora dintre dinozaurii hațegani (*Telmatosaurus transsylvanicus, Magyarosaurus dacus, Zalmoxes robustus*). Astfel, nanismul poate fi determinat de caracterul autapomorfic (nanism propriu

speciei respective, neîntâlnit la alți reprezentanți ai grupului filetic) (Weishampel *et al*., 1993; Weishampel *et al*., 2003), de răspunsul adaptativ al unora dintre specii la insuficiența resurselor nutritive ale mediului insular pentru întreținerea unor largi populații de dinozauri, sau de istoria evoluției paleobiogeografice a respectivelor forme (Csiki și Grigorescu, 2007).

Cercetările din ultimii ani au evidențiat un fapt care afectează supranumele colectiv dat dinozaurilor din Bazinul Haţeg, acela de „dinozauri (exclusiv) pitici", fiind descoperite specii de talie obișnuită sau chiar mai mare față de reprezentanți din alte regiuni ale arhipelagului mediteraneean. Prima dintre aceste specii a fost *Zalmoxes shqiperorum* descris în urma studiului cladistic al materialului de rabdodontide din Haţeg, aflat în diferite colecții din Europa (Weishampel *et al*., 2003). În urma acestui studiu a rezultat noul gen *Zalmoxes* cu două specii – *Z. robustus*, care corespunde speciei descrise de Nopcsa, de talie mai mică față de taxonul conspecific din Franța și *Z. shqiperorum* de talie asemănătoare cu acesta. Cea mai spectaculoasă dintre descoperiri este de dată foarte recentă și atestă prezența în fauna Cretacicului terminal din Haţeg a unui „uriaș" între dinozaurii hațegani. Autorii, consecvenți sensului românesc al noțiuni, au numit noul gen *Uriash kadici* (numele speciei dedicat geologului maghiar Otto Kadić, care între anii 1914-1915 a făcut importante descoperiri în regiunea Vălioara) (Diez, Diaz V. *et al*., 2025). Dimensiunile noului sauropod, estimate prin formule de calcul moderne, sunt 5-8 tone greutate, 8.83-11.87 m lungime, impresionante prin comparație cu *Magyarosaurus dacus* ale cărui valori, calculate în acest studiu sunt: 753-972 kg – greutate, respectiv, 2.16-2.82 m lungime. Dimensiuni apropiate aveau şi alte două specii ale sauropozilor din Haţeg: *Paludititan nalatzensis* şi *Petrustitan hungaricus*. *Uriash kadici* este unul dintre cei mai mari sauropozi europeni, întrecut doar de *Abditosaurus kuehnei* din Maastrichtianul din Catalonia: 14 tone greutate, 17.5 m lungime (Diez, Diaz V. *et al*., 2025).

4.2.4. CONDIȚIILE DE INSULARITATE

Caracteristicile faunei din Bazinul Haţeg: *endemism, primitivitate, talie mică, diversitate redusă* au fost explicate de Nopcsa prin caracterul insular al unei regiuni, extinsă în urma cercetărilor sale de teren pentru elaborarea lucrării de doctorat (Nopcsa, 1905) la vest şi la est de Bazinul Haţeg, regiune pe care a denumit-o „insula Haţeg" (Nopcsa, 1914). „Insula" a fost confirmată prin studiile de tectonică ca fiind parte a unui arhipelag din sudul Europei (Dercourt *et al*., 1993, 2000; Csontos şi Vőrős, 2004), poziționată prin cercetările magnetostratigrafice la 22.6±5.9 °N (Panaiotu și Panaiotu, 2010) şi completată în urma descoperirii unor noi locuri fosilifere (Codrea *et al*., 2010).

Conform cercetărilor geotectonice, „insula Haţeg" era cuprinsă în timpul Cretacicului terminal în blocul Tisia-Dacia care reunea platforma Panonică, Carpații Apuseni şi Bazinul Transilvaniei, situat într-un climat subtropical cu alternanțe sezoniere între perioade secetoase cu formare de calcisoluri şi perioade umede, cu formare de vertisoluri (Bojar *et al*., 2005).

Ideea existenței unei foste insule într-un teritoriu mult depărtat de mare, așa cum este în prezent Transilvania, era inovativă, într-un context geologic – ideatic dominat la începutul secolului al XX-lea de stabilitatea crustei. Însuși profesorul de Geologie al lui Nopcsa de la Viena, Eduard Suess (autor al noțiunilor de Tethys şi Gondwana) credea că ridicarea munților şi schimbările de relief au drept cauză forțele

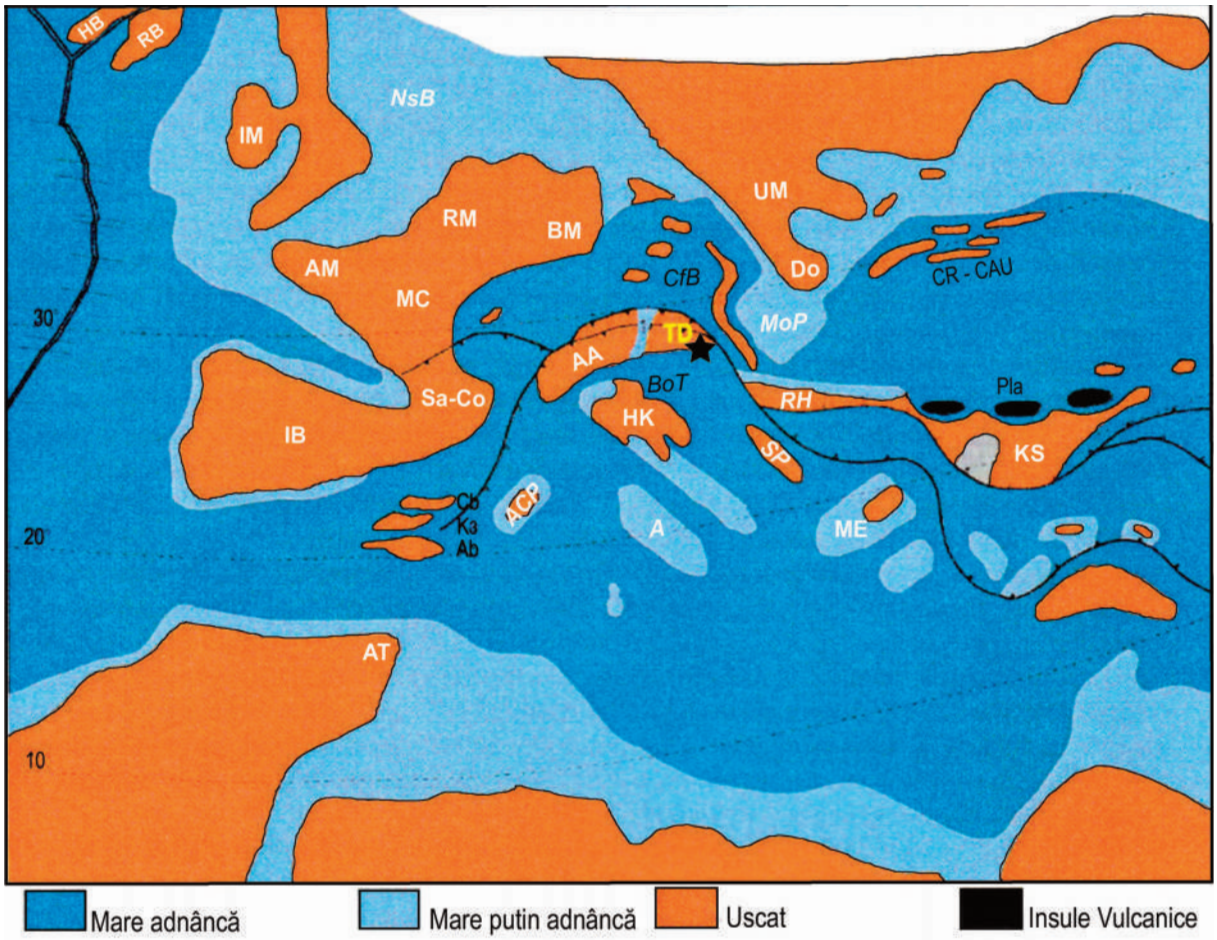


Figura 6. Harta paleogeografică a Tethysului mediteraneean în timpul Maastrichtianului (din Benton *et al.*, 2010).

Abrevieri: A. Apulia; AA. Domeniul Austro-Alpin; ACP. Platforma carbonatată a Apeninilor; AM. Masivul armorican; AT. Atlas; BM. Masivul Boem; BoT. Canalul bosniac; Cb. Blocul Calabriei; CfB. Bazinul flișului carpatic; CR-CAU. Crimeea-Caucaz; Do. Dobrogea; HK. Carstul înalt (Platforma carbonatată dinarică); IB. Iberia; IM. Masivul irlandez; Ka. Kabylia; KS. Kirshehir; MC. Masivul Central; ME. Menderes; MoP. Platforma Moesică; NsB. Bazinul Mării Nordului; PIa. Arcul insulelor Pontide; RB. Bancul Rockall; RH. Masivul Rodopi; RM. Masivul Renan; Sa-Co. Blocul Sardo-Corsican; SP. Masivul Sârbo-Pelagonian; TD. Blocul Tisia-Dacia (poziția „insulei Haţeg" marcată cu stea); UM. Masivul Ucrainian.

transversale generate de contracția scoarței în urma răcirii sale continuă. Nopcsa a fost în schimb adept al concepției „mobiliste" susținută de Alfred Wegener (1912) în ipoteza „derivei continentelor", argumentată în anii 1920 de Arthur Holmes prin mecanismul „curenților de convecție" şi confirmată pe deplin după anul 1970 în teoria „tectonicii globale". Modelul insular a fost preluat în explicarea caracteristicilor faunelor fosile de mai mulți autori, între care Molnar și Wiffen, 1994; Sander *et al.*, 2006 (Figura 6).

Dacă existența „insulei Haţeg" în Cretacicul târziu este pe deplin confirmată, ipoteza că ea ar fi reprezentat o prelungire a ariei continentale (Jianu și Boekschoten, 1999) este infirmată prin rezultatele celorlalte cercetări (Benton *et al.*, 2010), rolul pe care „insula" l-a avut în evoluția faunei fiind un subiect aflat în plină dezbatere (Csiki *et al.*, 2016). Considerată mult timp după Nopcsa drept refugiu al unei faune relicte, formată

din precursori ai formelor evoluate (Csiki și Grigorescu, 2007) „insula Haţeg" se dovedește pe măsura avansării studiilor, drept un loc de întâlnire al imigranților din provincii biogeografice diferite: euro-americană, asiatică, gondwaniană (Csiki *et al*., 2016).

4.3. COMPARAȚIA FAUNEI DIN BAZINUL HAȚEG CU FAUNELE CRETACICULUI TÂRZIU DIN ALTE PROVINCII ALE ARHIPELAGULUI MEDITERANEEAN

Faune continentale de vertebrate cu compoziție asemănătoare celei din Bazinul Haţeg se cunosc în vestul Ungariei (de vârstă Santonian), în estul Austriei (Campanian timpuriu), sudul Franței (Campanian timpuriu-Maastrichtian târziu), nordul, nord-estul, centrul și estul Spaniei (Campanian târziu-Maastrichtian târziu), centrul Portugaliei (Campanian târziu-Maastrichtian) (Csiki-Sava *et al*., 2015). Arealul extinderii acestor faune este de peste 2000 km, iar durata existenței faunei de 15 Ma.

Cele mai multe locuri fosilifere sunt cuprinse în insula Ibero-Armoricană, cea mai mare din arhipelag. O amplă analiză a caracteristicilor acestor faune a fost elaborată de Zoltán Csiki-Sava, Eric Buffetaut, Attila Ősi, Xabier Pereda-Suberbiola și Stephen L. Brusatte (Csiki-Sava *et al*., 2015). Conform acestui studiu, o caracteristică principală a faunelor Cretacicului târziu din Europa o reprezintă endemismul la nivel generic şi suprageneric al taxonilor, iar la nivelul speciilor endemismul reprezintă regula (op. cit.). Exemple de grupuri unice pentru Europa sunt broaștele paleobatrahide, chelonienii (*Kallokibotion*, dortokide), crocodilienii alodaposuchizi, dinozaurii rabdontoizi și struthiozaurini, mamiferele kogaionide și lainodontide. Nu sunt în schimb prezenți în aceste faune unii dintre taxonii reprezentativi pentru alte provincii paleobiogeografice contemporane, așa cum sunt teropozii tiranozaurizi, oviraptorii, terizinozaurii și troodontizii. Cauzele endemismului sunt datorate probabil atât condiției de insularitate, opusă răspândirii, cât şi ușorului heterocronism al taxonilor. În ansamblu, fauna Bazinului Haţeg apare mai asemănătoare faunelor din vestul Ungariei și estul Austriei decât cu cele din sudul Franței și Spania. Cu toate acestea, există și unii taxoni comuni în insula Ibero-Armoricană și în insula Haţeg, dar absenți în insula Austroalpină, cum ar fi, de exemplu, hadrosaurizii (Csiki-Sava *et al*., 2015).

4.4. CARACTERISTICI TAFONOMICE ALE FAUNEI DE VERTEBRATE DIN BAZINUL HAȚEG

O caracteristică tafonomică importantă a resturilor de dinozauri din Bazinul Haţeg o reprezintă gruparea acestora în „pungi fosilifere" în care apar împreună fragmente ale mai multor specii şi indivizi de vârste diferite. Această caracteristică a fost menționată de Nopcsa (1902, 1914) şi interpretată ca fiind datorată crocodilienilor voraci. Ipoteza a fost contrazisă prin modalitatea mecanică de transport al oaselor, după ce cadavrele din câmpul aluvial au fost distruse şi scheletele dezarticulate, au fost transportate și fragmentate în timpul unor puternice inundații, concentrate şi insedimentate în zone periferice ale canalului, atunci când viteza curentului a scăzut (Grigorescu, 1983, Csiki *et al*., 2010). Resturile de dinozauri se cunosc în toate tipurile litologice din Bazinul Haţeg: conglomerate, gresii, silturi, marne siltice, având caracteristici ale modalităților de conservare în fiecare dintre aceste tipuri. Cercetările au relevat o gamă largă de procese tafonomice caracteristice unui sistem fluviatil înalt și un spectru larg al modurilor tafonomice, de la oase

izolate la oase articulate, la concentrații stratiforme sau lentiliforme de oase de macro- și microvertebrate (Csiki *et al.*, 2010).

5. ISTORICUL CERCETĂRILOR ASUPRA CRETACICULUI TERMINAL DIN BAZINUL HAŢEG

Două perioade sunt distincte în istoria acestor cercetări: „perioada Franz Nopcsa", care cuprinde două etape de intense cercetări în teren urmate de publicații, între anii 1897-1906 şi anii 1912-1915 şi o alta după anul 1920 până la sfârșitul vieții în anul 1933, de sinteze și comparații într-un cadru problematic și geografic extins în afara Bazinului Haţeg, respectiv perioada de după anul 1978, când cercetările în teren au fost reluate, după aproape 60 de ani de la întreruperea lor. În continuare sunt prezentate cele două perioade.

5.1. PERIOADA FRANZ NOPCSA

Primele mențiuni ale dinozaurilor în Bazinul Haţeg sunt datorate geologului Gyula Halaváts și studentului începător Franz Nopcsa, care în același an (1897) semnalau prezența resturilor de dinozauri (Halaváts, 1897; Nopcsa, 1897). Dacă pentru Halaváts semnalarea urma activităților sale de teren pe care le desfășura pentru cartografierea geologică a regiunii, pentru tânărul Nopcsa aceasta urma unei întâmplări care avea să-i determine parcursul vieții: sora sa mai mică găsise în plimbarea pe valea Sibișelului câteva oase, care s-au dovedit a fi de dinozaur. Franz, aflat în vacanță de la colegiul din Viena, a cercetat zona, iar oasele descoperite le-a arătat unor profesori de la Universitatea din Viena, cu speranța că aceștia îl vor îndruma. Deși între aceștia erau reputați geologi și paleontologi (Eduard Suess, Gustav Arthaber), nici unul nu l-a putut ajuta, erau atunci puțini cunoscători ai dinozaurilor în Europa, l-au încurajat însă să continue singur cercetările. Ceea ce Nopcsa a şi făcut, iar în primul an de studenție a prezentat o notă asupra oaselor descoperite aproape de satul Sânpetru, care avea să devină localitatea stratotipică a depozitelor cu resturi de dinozauri de la sfârșitul Cretacicului (Nopcsa, 1905).

Continuând cercetările cu asiduitate în biblioteci şi muzee, trei ani mai târziu, Nopcsa a publicat în Memoriile Academiei de Științe din Viena un studiu amplu asupra dinozaurului hadrozaurid *Lymnosaurus*, denumire pe care avea s-o corecteze ulterior în *Telmatosaurus* (Nopcsa, 1900, 1903). Articolul din anul 1900 este primul dintr-o serie de cinci studii monografice asupra dinozaurilor din Haţeg, publicate sub genericul *Dinosaurreste aus Siebenbürgen* („Resturi de dinozauri din Transilvania").

Lista taxonilor descriși de Nopcsa, validați și cu denumiri actualizate, cuprinde șase genuri de dinozauri: sauropodul *Magyarosaurus*, ornitopodele *Telmatosaurus* și *Zalmoxes*, ankylozaurul *Struthiosaurus*, teropodul *Elopteryx* (descris inițial de Andrews în anul 1913 drept pasăre), chelonianul *Kallokibotion* și crocodiliformul *Allodaposuchus*. În unele dintre articole, Nopcsa remarcă o serie de caracteristici ale faunei de la sfârșitul Cretacicului din Bazinul Haţeg: endemismul formelor, caracterul primitiv, talia mică a speciilor, diversitatea redusă (Nopcsa, 1914a, 1915, 1923) și explică aceste caractere prin condițiile de izolare ale faunei într-un mediu insular, pe care îl numește „insula Haţeg" (Nopcsa, 1914b).

Nopcsa a elaborat numeroase alte articole, atât asupra dinozaurilor şi altor reptile, din Transilvania, cât și din alte regiuni ale Europei. În aceste articole, toate publicate ca singur autor, aspectele taxonomice și sistematice se împletesc cu cele de anatomie a sistemului nervos cranial și al musculaturii, cu aspecte legate de evoluția și extincția dinozaurilor.

Prin contribuțiile sale în reconstituirea caracterelor anatomice și fiziologice ale dinozaurilor în relație cu condițiile de mediu, Nopcsa se înscrie în galeria întemeietorilor Paleobiologiei, alături de Othenio Abel (1875-1946), asistent al lui Eduard Suess în perioada studenției sale la Universitatea din Viena. Cercetările de Paleobiologie ale lui Nopcsa s-au extins şi asupra altor reptile din Europa şi America, precum și asupra unor aspecte fundamentale ale evoluției vertebratelor, așa cum este originea zborului pasărilor, Nopcsa fiind susținător fervent al ipotezei „zborului prin alergare" (Nopcsa, 1923c).

Pe lângă impresionanta sa activitate în domeniile Paleontologiei și Paleobiologiei, care îl plasează în galeria marilor personalități ale științei, Franz Nopcsa este recunoscut drept unul dintre cei mai importanți cercetători ai Albaniei de nord, pe care a cercetat-o sub diverse aspecte: geologice, geografice, istorice, sociale, etnologice, activitate concretizată în peste 40 de articole. Interesul său pentru Albania a început încă din timpul studiilor la Viena, când a efectuat prima vizită în aceasta țară (1899), devenind după absolvire (1904) un domeniu de cercetare, dar și de implicare în viața socială și politică, desfășurat în paralel cu cercetările asupra dinozaurilor transilvani.

5.2. ÎNTRERUPEREA ŞI RELUAREA CERCETĂRILOR

După Nopcsa, timp de aproape 60 de ani depozitele fosilifere cu dinozauri din Bazinul Hațeg nu au mai fost cercetate în perspectiva unor noi descoperiri. După Primul Război Mondial și intrarea Transilvaniei în granițele României, Nopcsa a întrerupt cercetările în teren, iar comunismul instaurat în România după anul 1947 a îngrădit cercetările științifice fără aplicabilitate practică, așa cum sunt și cele din domeniul Paleontologiei vertebratelor, în plus corespondența cu cercetători din vest era supusă controlului securității. Puținele resturi de dinozauri descoperite în această perioadă au fost rezultatul cercetărilor de teren ale geologilor din Institutul Geologic al României în cadrul activităților de prospecțiuni pe care le desfășurau pentru substanțe minerale (Mamulea, 1953) sau al unor articole științifice asupra stratigrafiei depozitelor Cretacicului terminal din Bazinul Haţeg (Dincă *et al.*, 1972).

În acest context, deși în lume, după anul 1950, cercetările asupra dinozaurilor au cunoscut un deosebit avânt, în România nimeni nu era interesat de dinozauri. Conștient de greutățile care vor urma, am decis în anul 1977 să încep activitățile legate de reluarea cercetărilor în Hațeg. Nu aveam nicio pregătire în osteologia dinozaurilor, cercetasem până atunci peștii şi mamiferele marine, aveam însă o puternică dorință de a repune aceste depozite în circuitul științific internațional. Din anul 1978 până în anul 2012, când m-am pensionat, am organizat an de an, în timpul vacanțelor de vară tabere de cercetări pentru studenți voluntari, până în anul 1991 la Sânpetru, apoi în comuna General Berthelot.

De un mare ajutor în perioada cercetărilor de la Sânpetru, regiunea din care provine cea mai mare parte a colecției lui Nopcsa, a fost un localnic – Doenel Vulc, care cunoștea bine locurile din care primăvara, după

topirea zăpezii, se iveau resturi de oase. În primii ani la săpături a participat geograful Ion Groza de la Muzeul de Științe Naturale din Deva, care dorea sa realizeze o colecție de oase de dinozauri pentru acest muzeu.

Vestea despre reluarea cercetărilor s-a răspândit curând între specialiștii în dinozauri din Europa și America. Prima dintre vizitele, care aveau să se succeadă în anii următori, a fost cea din anul 1980 a delegației poloneze condusă de Zofia Jaworowska. Au urmat apoi vizite ale unor cercetători din Franța, Anglia, SUA, între care Eric Buffetaut, David Norman, Philip Currie, David Weishampel. În urma contactelor astfel stabilite am intrat în grupul cercetătorilor interesați în „ecosistemele mezozoice continentale" – titlu sub care începând din anul 1978 se organizau periodic simpozioane. Am prezentat primele comunicări în cadrul simpozioanelor de la Jadwisin, în Polonia (1981) și Tübingen (1984), apoi în cadrul programului UNESCO de corelare a Cretacicului în facies continental din lume (IGCP 245 *Correlation of the non-marine Cretaceous of the World*, 1986-1990) în care am fost coordonator pentru Europa de Est.

Principalele rezultate ale primilor ani de după reluarea cercetărilor cuprind, pe lângă crearea unei atmosfere de emulație în rândul tinerilor, atrași de un subiect de larg interes și de șansa redescoperirii unui „tezaur pierdut" (nimic din importantele colecții ale lui Nopcsa nu au rămas în România), o serie de descoperiri paleontologice, necunoscute lui Nopcsa: micii teropozi celurozauri, a pterozaurilor uriași (*Hatzegopteryx*), a mamiferelor și a ouălor de dinozauri. Aplicarea metodei micropaleontologice a condus la dublarea numărului de taxoni cunoscuți, adăugând pe lângă noi dinozauri, pești, amfibieni, squamate, crocodilieni şi mamifere. Stabilirea cadrului litostratigrafic al acestor depozite, inițierea și dezvoltarea cercetărilor sedimentologice, tafonomice și paleoecologice sunt alte realizări importante ale acestei perioade, într-un context de colaborare internațională. În luna iulie 1990, la șapte luni de la Revoluția română, am organizat la București în cadrul programului IGCP 245 o conferință internațională, care a cuprins vizitarea principalelor locuri fosilifere cu resturi de dinozauri din Bazinul Hațeg. La conferință au participat pe lângă cercetători străini un mare număr de cercetători români, care au prezentat aspecte diferite: paleontologice, stratigrafice, tectonice legate de depozitele cu dinozauri din Hațeg și din alte regiuni din Transilvania. Această conferință a consfințit constituirea unui grup de specialiști români interesați de studiul depozitelor cu dinozauri – obiectiv central al demersului pe care l-am urmărit prin reluarea cercetărilor în anul 1978.

Congresul internațional din anul 1990 a dat un puternic impuls cercetărilor asupra Cretacicului final din Bazinul Hațeg. Pe parcursul anilor care au urmat, cercetările s-au extins atât tematic cât și spațial, incluzând regiuni mai puțin cercetate în cadrul Bazinului Haţeg, dar și în bazinul învecinat Rusca Montană și în alte regiuni din Transilvania. Peste 300 de articole, cu contribuția a circa 90 de autori, au fost publicate în prestigioase reviste științifice din lume, în domeniul paleobotanicii şi palinologiei, micropaleontologiei, paleontologiei vertebratelor, tafonomiei, evoluției și cladisticii dinozaurilor şi altor grupe din fauna cretacică a Bazinului Hațeg, litostratigrafiei și cronostratigrafiei, sedimentologiei şi reconstituirii paleomediilor, tectonicii și vulcanologiei. O imagine asupra diversității temelor abordate o oferă volumul special dedicat „insulei Hațeg" publicat de Elsevier – *Palaeo* 3 în anul 2010, care cuprinde 14 articole pe teme diverse asupra Cretacicului din Bazinul Hațeg. Relevant pentru interesul tinerilor cercetători din țară şi din străinătate asupra faunelor cu dinozauri din Transilvania este numărul mare al lucrărilor de masterat și al tezelor de doctorat elaborate în ultimii ani asupra Bazinului Haţeg.

Răspunzând acestui interes, în anul 2002 a fost organizat la Sibiu cel de al șaptelea simpozion european de Paleontologia vertebratelor, prilej cu care s-a stabilit organizarea *Asociației Europene de Paleontologie a vertebratelor*, a cărei primă reuniune a avut loc în anul 2003 la Basel.

Un capitol nou în istoria paleontologică a Bazinului Hațeg s-a deschis cu puțin înaintea simpozionului internațional de la Sibiu – folosirea rezultatelor cercetării științifice pentru dezvoltarea culturală şi social-economică a regiunilor. Imboldul în acest nou tip de demers l-a dat lansarea în anul 1998 a conceptului UNESCO de geoparc, drept nou tip de arie de protecție și de valorificare a patrimoniului unei regiuni (Patzak și Eder, 1998). Urmând acest concept și metodologia recomandată, numeroase geoparcuri au fost constituite în lume, 213 în prezent (aprilie 2025). Între primele 20 dintre acestea a fost „Geoparcul dinozaurilor Țara Hațegului", admis în anul 2005 în Rețeaua UNESCO a geoparcurilor europene. Capitolul următor detaliază etapele construcției acestui geoparc şi susține importanța valorificării patrimoniului geologic și paleontologic în beneficiul comunităților locale (Grigorescu, 2020).

6. DINOZAURII – PARTE A PATRIMONIULUI NATURAL AL ŢĂRII HAŢEGULUI – SURSĂ A DEZVOLTĂRII CULTURALE ŞI SOCIAL-ECONOMICE

Din studenția petrecută cu multe decenii în urmă am învățat că modul cel mai direct de a înțelege Geologia, cu numeroasele sale întrebări pentru un începător, este în teren, cu un profesor aproape. În fiecare primăvară se organizau excursii de 5 zile, în diferite regiuni ale țării, de la an la an cu structuri tectonice tot mai complexe, pe măsura avansării cunoștințelor geologice ale studentului. În toate aceste excursii eram atras în special de locurile fosilifere, unde asistentul sau profesorul făceau legătura dintre natura biologică a fosilelor și importanța lor geologică. Eram impresionat de tot ce aflam, dar și de starea precară a acestor locuri, lăsate la voia întâmplării, fără vreo măsură de protecție, dând cale libera „vânătorilor de fosile".

În anii care au urmat studenției, ca asistent şi lector în facultate, am inclus în traseele excursiilor pe care le organizam locuri cu semnificație paleontologică şi stratigrafică deosebită, cât mai relevante pentru ce predam la curs și observam cu bucurie că, la fel ca mine în trecut, și noii studenți erau interesați. În mod special erau atrași de aceste locuri, unde fenomenele erau mai ușor de înțeles. După anii în care mi-am pregătit doctoratul și un drum în cercetarea științifică, am revenit la preocuparea pentru locurile valoroase ale Paleontologiei și Geologiei în general, de data aceasta cu un plan pentru cunoașterea mai bună a acestor locuri și de inițiere a unor măsuri de protecție şi de stabilire a unor responsabilități pe plan local în acest scop. Cu sprijinul câtorva studenți am înființat „Cercul studențesc de protecția mediului geologic" la a cărui ședință inaugurală, în ziua de duminică 4 decembrie 1977 (în comunism se învăța și sâmbăta, iar singura zi în care se puteau întâlni studenți cu programe orare diferite era duminica) au participat mulți studenți geologi, dar și geografi și biologi, aflați la acea vreme într-o facultate comună. Alături de ei au fost profesori mai tineri și mai vârstnici care susțineau aceasta inițiativă. Cu unii dintre studenții participanți la această întâlnire am început în vara anului următor săpăturile în locurile de pe valea Sibișel unde, cu 80 de ani în urmă, Franz Nopcsa descoperise primii dinozauri din Bazinul Hațeg. În aceeași vară, alte opt grupuri s-au constituit sub îndrumarea unor asistenți și lectori, alegând alte locuri din țară cu semnificație paleontologică,

stratigrafică sau mineralogică, activități care s-au perpetuat în următorii opt ani. Obiectele colectate în teren erau studiate în laborator, după începerea cursurilor, iar rezultatele prezentate în ședințele de cerc și apoi publicate în volumele speciale ale Universității Bucureşti. Un factor important în continuitatea acestor activități a fost finanțarea deplasărilor studenților voluntari de către Asociația Națională a Studenților. Din anul 1978 până în anul 2013, timp de 35 de ani, am organizat în fiecare vară, cu excepția celor din anii 1991 și 1996, când am fost în SUA și Canada, tabere de cercetare de 10-12 zile pentru studenții voluntari, până în anul 1992 la Sânpetru, cu cazare în corturi sau în cadrul școlii din apropiere. În primele luni după Revoluția română din 16-25 decembrie 1989; cercul studențesc a fost recunoscut drept una dintre primele organizații non guvernamentale din România cu titlul *Asociația pentru protecția mediului geologic*. ONG-ul a dat un impuls protecției geologice în România, alături de studenți și profesori, unii geologi profesioniști aderând la mișcarea care se forma. Ecourile internaționale au fost prompte, în vara anului 1991 am fost invitat la „Primul simpozion internațional pentru conservarea patrimoniului geologic", care a avut loc în Franța, la Digne-les-Bains între 11-16 iunie 1991, prilej cu care a fost lansată „Declarația drepturilor pentru Memoria Pământului". Simpozionul de la Digne-les-Bains a consolidat „Asociația europeană pentru protecție geologică" – *ProGEO*, înființată într-un cadru restrâns în anul 1988 – şi a deschis calea unor măsuri pentru protecția și valorificarea patrimoniului geologic. Cea mai rezonantă și cu urmări benefice pentru comunitățile locale a fost *Geoparcul* – preluat în organizare de către UNESCO (Patzac şi Eder, 1998). Simpozionul de la Digne, în care am întâlnit geologi şi alți naturaliști interesați de protecția și valorificarea geodiversității, care au expus modalități diverse și acțiuni concrete în acest scop, a fost pentru mine un imbold de a întreprinde, în paralel cu activitățile de cercetare științifică, acțiuni de protecție a celor mai importante situri fosilifere. Primele acțiuni au fost întocmirea documentației pentru declararea siturilor de la Sânpetru și a celui de la Tuştea – cu ouă de dinozaur – drept arii de protecție. Ambele au fost validate de Ministerul Mediului, primul cu statut de *Monument al naturii* (categoria III IUCN), cel de al doilea cu statut de *Rezervație științifică* (categoria IV IUCN).

În anul 1998, când am aflat condițiile UNESCO pentru constituirea unui *geoparc* (conceput drept un nou tip de arie de protecție a naturii, asemănătoare *Parcului natural*, dar cu mai puține restricții) am fost surprins să văd că toate condițiile naturale și culturale sunt perfect împlinite în Bazinul Hațeg.

Față în față, aceste condiții sunt:

1. *Cerință: Un teritoriu bine definit geografic, de o dimensiune suficientă pentru a permite activități legate de dezvoltarea economică*. Realitate: Există un teritoriu de 1020 km², înconjurat din toate direcțiile de lanțuri muntoase, ceea ce conferă regiunii o individualitate clară (de unde denumirea de „țară" care se atribuie regiunii).

2. *Cerință: Existența unor situri geologice cu o valoare științifică și estetică deosebită*. Realitate: Pe lângă numeroasele situri paleontologice cu resturi de dinozauri în depozitele continentale ale Cretacicului terminal, există peste 30 de alte geosituri în depozite de alte vârste.

3. *Cerință: Existența unor situri reprezentative pentru fauna și flora locală, precum și pentru istoria regiunii, pe lângă situri de importanță geologică.* Realitate: Există numeroase specii de plante și animale rare și endemice și de asemenea situri arheologice din perioada romană târzie, biserici medievale de piatră, aflate

sub protecția UNESCO. Țara Hațegului este cunoscută prin flora și fauna cu multe specii rare şi endemice, dar mai ales prin valorile istorice și culturale unice în România, între care vestigiile vechii capitale romane (Sarmizegetusa, după cucerirea Daciei), numeroasele biserici din piatră din perioada medievală, multe castele şi conace din perioada modernă.

Alte două prevederi, complementare condițiilor UNESCO, aveau deja create premisele pentru o deplină realizare:

1. „Un geoparc reprezintă un cadru special de promovare a educației elevilor în Științele Pământului (*geoeducație*) şi de promovare a turismului orientat spre obiective geologice (*geoturism*)".

2. „Un geoparc reprezintă un cadru special de promovare a cercetării științifice în domeniile geoştiințelor și științelor vieții".

În cei 20 de ani care trecuseră de când reluasem cercetările în Hațeg şi organizam în fiecare vară tabere de cercetare pentru studenți, regiunea căpătase, prin jurnaliștii din presa locală care se interesau de cercetările noastre în teren, reputația unui loc în care dinozaurii sunt „scoși la suprafață", după o jumătate de secol de la descoperirile „Baronului", numele sub care a rămas Franz Nopcsa în memoria hațeganilor. Elevii din școlile apropiate, aflați în vacanța de vară, veneau să asiste la săpături, iar profesorii lor ne întrebau, când ne întâlneam prin sat sau în Hațeg, despre mersul cercetărilor. De acestea se interesau și studenții geologi de la Universitatea din Petroșani, aflată la 50 km de Hațeg, specializată în formarea inginerilor minieri. Timp de câțiva ani mici grupuri de studenții de la Petroșani, conduși de profesorii lor, au participat la taberele noastre de vară (Figura 7).

După difuzarea în anul 1998 de către UNESCO a conceptului de geoparc, crearea unui geoparc în Țara Hațegului a devenit o preocupare principală în planurile mele. Estimam factorii favorabili, dar şi greutățile care se întrevedeau. „Greutățile" erau legate de prevederea fundamentală în crearea unui geoparc UNESCO, aceea că noua structură este destinată „dezvoltării durabile a unei regiuni, în baza unui plan concret, susținut de comunitățile locale". Era clar că primul pas care trebuia făcut era conștientizarea primarilor şi prin ei a comunităților celor 13 localități (un oraș și 12 comune) care compun Țara Hațegului, despre oportunitățile de dezvoltare pe care noul program UNESCO le deschide regiunii. Primarii erau divizați în mai multe partide, care se creaseră exploziv după „Revoluția din decembrie" și erau reticenți la propunerile venite din afara propriilor partide. Pentru a contracara aceasta, am constituit un „grup de inițiativă" în care au intrat președintele Consiliului județean Hunedoara, primarul orașului Hațeg, directorul celei mai mari întreprinderi din județ – *Hidroelectrica Râul Mare, Retezat* – rectorii Universităților din Bucureşti şi Petroșani, alți profesori de la cele două universități, reprezentanți ai Muzeului de Istorie şi Științele Naturii din Deva. Cu toți aceștia discutasem prevederile proiectului și importanța sa pentru dezvoltarea Țării Hațegului, îi convinsesem și am început acțiunile de „apropiere" a primarilor de acest proiect. Am organizat pentru aceasta expoziții de prezentare a patrimoniului natural şi cultural al regiunii, la Deva şi în Hațeg, iar la vernisajul acestora am invitat profesori și cercetători din domeniul istoriei şi științelor naturale, pentru a vorbi despre patrimoniul regiunii. Cu primarii, care erau mai greu de convins, mă întâlneam separat, în primăriile lor şi în grup cu toți primarii la primăria din Hațeg, ajungând în final la consensul așteptat. Pentru a formaliza aceasta înțelegere, fără de care nici un plan de dezvoltare nu putea fi aplicat, a fost constituită

Figura 7. Monumente istorice şi culturale din Ţara Haţegului. A. Amfiteatrul roman din Sarmizegetusa Ulpia Traiana (sec. al II-lea d.Cr.); B. Templul lui Nemesis (sec. al II-lea d.Cr.); C. Biserica din Densuș (sec. XII-XIII); D. Biserica din Sântă Maria-Orlea (sec. al XIII-lea); E. Turnul de observație din Răchitova (sec. al XIV-lea); F. „Conacul Generalului Henri Berthelot" devenit „Centru de dezvoltare al Țării Haţegului".

Asociația intercomunală Ţara Haţegului din care făceau parte primarii celor 13 localități și reprezentanți ai Universităților din Bucureşti şi Petroșani, act autentificat la Tribunalul din Haţeg în luna ianuarie 2004.

Prin statutul Asociației s-a stabilit contribuția financiară a fiecărei primării, plătită anual pentru funcționarea Centrului din Haţeg al Asociației intercomunale, dar înființarea geoparcului necesita o structură de administrație permanentă, cu posturi plătite pentru funcțiile de cercetare şi comunicare ale geoparcului. În situația instabilității pozițiilor politice la nivel județean, cu schimbări la fiecare nouă rundă de alegeri, rolul de administrator al geoparcului l-a preluat Universitatea din Bucureşti, începând din anul 2004 când Geoparcul dinozaurilor Ţara Haţegului a dobândit recunoaștere națională, rol pe care îl exercită și în prezent. Dosarul de candidatură a fost admis, *Geoparcul din Ţara Haţegului* devenind în luna martie 2005 al 18-lea membru al *Rețelei europene a geoparcurilor UNESCO*, totodată primul geoparc înființat într-o țară europeană cu fost regim comunist. Deschid aici o scurtă paranteză. Deosebirea cea mai importantă între țările vestice și cele estice ale Europei, care s-a vădit cu prilejul constituirii geoparcurilor, a fost că în timp ce în vest inițiativele au pornit de la comunitățile locale, conștiente de capacitatea lor și de valorile patrimoniale pe care le dețin, în țările estice spiritul de inițiativă și cunoașterea acestor valori erau deficitare, îngrădite în trecut de comunism, iar acum forțele locale se dovedeau nepregătite pentru a prelua responsabilitățile implicate de un proiect major de dezvoltare sustenabilă a regiunii. Închid aici paranteza.

Problema de fond a proiectului era însă inițierea unor activităţi care ar putea să producă într-adevăr schimbări benefice în regiune. Desigur, mă bazam pe reputația dinozaurilor de aici, un subiect totdeauna atractiv, mai ales pentru tineri, dar și pentru adulți, atunci când pot vedea mai mult decât reconstituirile din muzee, anume oase „in situ" şi faptele geologiei „în direct". Punerea în valoare a dinozaurilor era punctul principal în planul pe care îl dezbăteam alături de colegi. Planul cuprindea: amenajarea siturilor fosilifere, în zonele cu largă deschidere pentru a permite accesul mașinilor, panouri informative, organizarea de trasee turistice cu panouri indicatoare și un muzeu în Haţeg care să prezinte istoria cercetărilor începând cu epoca lui Nopcsa, cu informații asupra geologiei regiunii, cu descrierea dinozaurilor și a celorlalte vertebrate asociate, cu eșantioane de oase și ouă de dinozaur expuse. Realizarea acestui plan ar fi înviorat turismul în regiune, până atunci legat mai ales de ruinele castrului roman de la Sarmizegetusa Ulpia Traiana și de bisericile medievale din piatră, pe care turiștii le vizitau în trecere spre Munții Retezat. Localnicii n-ar fi beneficiat prea mult din acest „turism al dinozaurilor", poate doar pensiunile și restaurantele, dar nu și cei mai mulți dintre locuitori. Mă simțeam într-un fel dator față de acești oameni, care mă ajutaseră în cercetări ori de câte ori am avut nevoie și alături de care, după peste 20 de ani de lucru în teren, mă simțeam ca un membru al familiei hațegane. Pentru acești oameni trebuia făcut ceva mai consistent, ceva care să le influențeze viața de zi cu zi. Iar acest „ceva" au fost cursurile care au fost predate gratuit locuitorilor de către membrii unui parteneriat universitar pe care l-am constituit pentru susținerea dezvoltării geoparcului, care cuprindea Universitățile din Bucureşti şi Petroșani şi Universitatea de Științe Agricole și Medicină Veterinară din Timișoara (USAMVT). Aceasta din urmă, aflată relativ aproape de Haţeg (la cca. 100 km) a avut impactul cel mai important asupra regiunii. Timp de doi ani, profesori de la această universitate au prezentat localnicilor module de curs cu aplicații practice, de câte șase luni, pe probleme de agricultură, zootehnie şi dezvoltare rurală. Erau domeniile cele mai importante pentru această regiune agricolă, în care, după Revoluție, începuse dezvoltarea unei noi agriculturi cu ferme private, după cei 50 de ani de agricultură

colectivistă, care dezbinase şi sărăcise sătenii. La sfârșitul modulelor, cursanții primeau certificate de absolvire care le permiteau dezvoltarea de proiecte proprii. Importanţa acestor cursuri s-a relevat și prin faptul că agricultorii au putut de aici înainte să comunice direct cu universitarii pentru a primi îndrumările de care aveau nevoie. Universitatea din Timișoara a beneficiat la rândul său de legătura pe care prin aceste cursuri au stabilit-o cu regiunea. „ţara haţegului" este şi acum regiunea în care USAMVT desfășoară activități cu studenții și cercetătorii științifici în cadrul fermelor la a căror constituire au contribuit. Cursurile pe care universitarii le ofereau sătenilor erau susținute financiar, în cea mare parte, prin programele Tempus și Erasmus ale Comisiei Uniunii Europene de care România şi celelalte țări din centrul și estul Europei au beneficiat în procesul de aderare la Uniunea Europeană. Şi celelalte două universităţi au organizat cursuri şi demonstraţii practice pentru locuitorii regiunii: Universitatea Bucureşti pe probleme de economia afacerilor și informatică, iar Universitatea Petroșani pe probleme de asistenţă socială, dar nu cu regularitatea și efectul pe care l-au avut activitățile celor de la USAMVT.

Experiența celor doi ani în care profesori de la cele trei universități au fost în contact direct cu localnicii a generat un alt proiect, pe care l-am desfășurat împreună cu Academia Română. Între numeroasele clădiri şi terenuri pe care Academia le deține prin donații de la foști academicieni, la 5 km de orașul Haţeg se află un ansamblu de construcții pe care Regele Ferdinand şi Regina Maria l-a dăruit Generalului francez Henri Berthelot, în semn de recunoaștere a contribuției armatei franceze condusă de către acesta la înfrângerea trupelor germane în Primul Război Mondial, în urma căruia România şi-a întregit teritoriul. Generalul Berthelot a lăsat Academiei Române prin testament clădirile și cele peste 70 de hectare de tern agricol, livezi și păduri care însoțeau proprietatea, cu o serie de clauze, între care şi aceea de a oferi burse celor mai merituoși studenți militari români pentru a se pregăti la Școala militară superioară de la Saint-Cyr. În anii comunismului, clădirile folosite drept sediu al unei întreprinderi agricole de stat şi depozit de îngrășăminte chimice pentru agricultură s-au degradat până la ruinare. În ideea că această clădire degradată, dar cu importanță istorică, ar trebui refăcută şi folosită drept centru al comunicării dintre localnicii hațegani şi universitari, pe probleme agricole, dar și din alte domenii de interes pentru regiune, am elaborat împreună cu academicianul Păun Otiman de la USAMVT proiectul *„Conservarea biodiversității și geodiversității drept suport al dezvoltării durabile și creșterii economice și sociale în zona Hațeg-Retezat"*, pe care Academia Română, în calitate de beneficiar, l-a depus în competiția de proiecte europene pentru dezvoltarea regiunilor. Proiectul a fost inclus în lista câștigătorilor, fiind finanțat cu peste un milion şi jumătate de euro, din fondurile Spațiului Economic European şi cofinanțat de Academia Română în parteneriat cu Universitatea București și Asociația Intercomunală Ţara Hațegului, pentru prima oară participantă într-un proiect european alături de cele mai prestigioase instituții academice din România. Complexul a fost restaurat și amenajat cu săli de conferințe, bibliotecă și laboratoare de cercetare microscopică în domeniul științelor biologice și geologice. Edificiul pe al cărui frontispiciu stă scris *Centrul de dezvoltare durabilă Ţara Hațegului-Retezat* a fost inaugurat în ziua de 12 octombrie 2010 în prezența unor personalități academice, a conducerii județului Hunedoara, a primarilor celor 13 localități din Ţara Hațegului şi a altor invitați. Din păcate, după câțiva ani de bună funcționare a centrului, în care dialogul productiv dintre localnici şi oamenii de știință s-a realizat așa cum s-a dorit, centrul a intrat într-o stare de apatie, nu pentru că problemele de comunicare s-ar fi epuizat, ci pentru că entuziasmul de la început a scăzut în fața numeroaselor probleme pe care le pune dezvoltarea unei regiuni. La 10 ani după pensionare am încetat

activitatea de director al geoparcului, iar noua conducere a schimbat prioritățile strategiei de dezvoltare a geoparcului. Acțiunile având dinozaurii şi geologia în prim plan au fost înlocuite cu acțiuni centrate pe dezvoltarea voluntariatului în rândul elevilor, dar fără un scop precis, și de dezvoltare a tradițiilor artizanale în unele localități din geoparc. Pensionarea nu a întrerupt însă activitatea pe care o începusem în anul 2005, odată cu primirea geoparcului din Hațeg în cadrul Rețelei geoparcurilor UNESCO, în calitate de membru în consiliul consultativ al rețelei. În cadrul acesteia se organizau grupuri de lucru tematice şi conferințe bianuale, de fiecare dată în alt geoparc. Timp de 12 ani, între anii 2010-2021 am coordonat grupul tematic de paleontologie, preluând această funcție de la Luis Alcala, reprezentant al geoparcului Maestrazgo, unul dintre cele patru geoparcuri care în anul 2001 au fundamentat formarea Rețelei de geoparcuri europene. Principalele realizări ale grupului tematic în perioada coordonării mele au fost organizarea expoziției de postere „Imagini ale vieții din trecutul geologic al Europei" prezentată în anul 2019, la Aalen în Germania şi la Sevillia și elaborarea cărții în două volume „Patrimoniul paleontologic şi geoconservarea sa în geoparcurile UNESCO din Europa" (720 pagini), publicată de Geoconservation Research în anii 2020 şi 2021. Cele mai multe dintre cele peste 60 de articole din carte sunt scrise de reprezentanți ai geoparcurilor din Spania, țara cu cele mai multe geoparcuri UNESCO din Europa şi din lume (17 geoparcuri), urmată de o altă țară latină – Italia (11 geoparcuri) și de grupul Franța, Grecia, Germania (9 geoparcuri).

7. CONCLUZII

Bazinul Haţeg reprezintă una dintre cele mai bogate regiuni europene în privința diversității faunelor maastrichtiene, cu o largă reprezentare a dinozaurilor şi a mamiferelor multituberculate, de asemenea a siturilor cu ouă de dinozaur, incluzând singurul loc din Europa în care cuiburile cu ouă cuprind oase ale puilor.

„Insula Hațeg" este modelul în jurul căruia specialiștii discută problemele nanismului insular de la sfârșitul Cretacicului şi ale conexiunilor între provinciile biogeografice, în contextul restructurărilor paleogeografice induse de tectogeneza laramică. Prezența în fauna hațegană a unor forme de mari dimensiuni, așa cum este uriașul pterozaur *Hatzegopteryx* şi de curând semnalat*ul Uriash kadici* – unul dintre cei mai mari sauropozi europeni, contrazic ipoteza nanismului generalizat al formelor, aducând în dezbatere alte explicații.

Bazinul Hațeg este interesant și prin istoria cercetărilor paleontologice desfășurate aici, care l-au afirmat, la începutul lor, pe Franz Nopcsa drept una dintre personalitățile mondiale de prim rang în studiul dinozaurilor și al fenomenelor paleobiologice. După o întrerupere de aproape 60 de ani a cercetărilor, Bazinul Hațeg devine un loc care relevă continuu noi descoperiri și generează noi studii ale specialiștilor români, care s-au format prin această temă, în colaborare cu specialiști din străinătate.

Bazinul Hațeg este alături de Maestrazgo din Spania regiunea în care au fost create geoparcuri UNESCO ce au în centrul lor dinozaurii, inițiind un nou domeniu de activitate în regiunile cu un patrimoniu natural deosebit de valoros: protecția și valorificarea prin turism şi educație a siturilor naturale şi culturale,

modalitate eficientă de susținere a dezvoltării regiunilor, demonstrată prin numeroase geoparcuri UNESCO create în toata lumea după anul 2000. Aceasta este modalitatea prin care cercetarea științifică își poate arăta în mod concret şi plenar importanța socială, pe lângă cea științifică și culturală. Fără protecție, locuri paleontologice cu valoare științifică deosebită, uneori repere internaționale, pot fi distruse de „vânătorii de fosile" sau prin procesele naturale, iar pierderea este irecuperabilă și inestimabilă. Deși nu cercetătorii științificii sunt cei care trebuie să dezvolte planuri de protecție a siturilor, rolul lor este de a promova importanța siturilor şi de a arăta autorităților locale necesitățile de protecție a acestor locuri şi posibilitățile prin care ele pot contribui la creșterea reputației regiunii, stimulând dezvoltarea geoturismului și a turismului cultural.

8. MULȚUMIRI

Mulțumesc în primul rând Universității din La Rioja şi guvernului provinciei La Rioja – organizatori ai conferinței internaționale „Limbile romanice și dinozauri: o revoluție în știință" – pentru munca extraordinară de informare şi organizare, desfășurată timp de peste un an pentru ca acest eveniment științific și cultural „revoluționar" să aibă loc. Recursul la limba latină pe care îl promovează aceasta conferință este cu adevărat o „revoluție", iar dinozaurii un mijloc potrivit de promovare, datorită atractivității pe care ei o exercită în lumea științifică, dar şi asupra publicului în general. Am fost onorat să fiu inclus în grupul de co-organizatori ai conferinței, alături de prestigioși profesori şi cercetători științifici din țările latine. Mulțumesc lui Ionuț Scutelnicu pentru sprijinul în organizarea ilustrației acestui articol, iar editorilor Ana și Dan Tudor pentru verificare, corectură și tehnoredactare.

REFERINŢE

ANTONESCU, E., LUPU, D. AND LUPU, M. (1983). Corrélation palynologique du Crétacé terminal du sud-est des Monts Metaliferi et des Dépressions de Haţeg et de Rusca Montană. *Anuarul Institutului de Geologie şi Geofizic*, *Stratigrafie şi Paleontologie*, 59, 71-77.

AUGUSTIN, F.J., BASTIAANS, D., DUMBRAVĂ, M.D. ȘAND CSIKI-SAVA, Z. (2022). A new ornithopod dinosaur, *Transylvanosaurus platycephalus* gen. et sp. nov. (Dinosauria: Ornithischia), from the Upper Cretaceous of the Haţeg Basin, Romania. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 42, 2. https://doi.org/10.1080/02724634.2022.2133610.

AUGUSTIN, F.J., CSIKI-SAVA, Z., MATZKE. A.T., BOTFALVAI, G. and RABI, M. (2022). A new latest Cretaceous pleurodiran turtle (Testudinata: Dortokide) from the Haţeg Basin (Romania) documents end-Cretaceous faunal provinciality and selective survival during the K-Pg extinction. *Journal of Systematic Palaeontology*, 19, 15, 1059-1081, http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2021.2009583.

AUGUSTIN, F.J. (2023). *Latest Cretaceous Vertebrates from the Haţeg Basin, Romania. Disser- tation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Eberhard Karls Universität Tübingen zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften*. 98 p.

BATE, D.M. (1903). Preliminary note on the discovery of a pygmy elephant în the Pleistocene of Cyprus. *Proceedings of the Royal Society of London*, 71, 498-500.

BENTON, M.J., CSIKI, Z., GRIGORESCU, D., REDELSTORFF, R., SANDER, P.M., STEIN, K., *et al.* (2010). Dinosaurs and the island rule: the dwarfed dinosaurs from Haţeg Island. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 293, 438e454.

BOJAR, A.-V., GRIGORESCU, D., OTTNER, F., and CSIKI, Z. (2005). Palaeoenvironmental interpretation of dinosaur and mammal-bearing continental Maastrichtian deposits, Haţeg basin, Romania. *Geological Quarterly*, 49, 205e222.

BOJAR, A.V., HALAS, S., BOJAR. H.P., GRIGORESCU. D. and VASILE, Ş. (2011). Upper Cretaceous volcanoclastic deposits from the Haţeg Basin, South Carpathians (Romania): K-Ar ages and intrabasinal correlation. *Geochronometria*, 38, 182-188. doi: 10. 2478/s13386-011-0023-8.

BRUSATTE, S.L., VREMIR, M., CSIKI-SAVA, Z., TURNER, A.H, WATANABE, A., ERICKSON, G.M. and NORELL M.A. (2013a). The osteology of *Balaur bondoc*, an island-dwelling dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Romania. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 374, 3-100. doi: 10.1206/798.1.

BUFFETAUT, E., GRIGORESCU, D. and CSIKI, Z. (2002). A new giant pterosaur with a robust skull from the latest Cretaceous of Romania. *Naturwissenschaften*, 89, 180-184. doi: 10. 1007/s00114-002-0307-1.

BUNZEL, E. (1871). Die Reptilfauna der Gosau-Formation în der Neuen Welt bei Wiener-Neustadt. *Abhandlungen der Kaiserlich Königlichen Geologischen Reichsanstalt*, 5, 1-18.

BUSCALIONI, A.D., ORTEGA, F., WEISHAMPEL, D.B. and JIANU, C.M. (2001). A revision of the crocodyliform *Allodaposuchus precedens* from the Upper Cretaceous of the Haţeg Basin, Romania. Its relevance in the phylogeny of Eusuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21: 74-86. doi: 10.1671/0272-4634(2001)021[0074:AROTCA]2.0.CO.2.

CIULAVU, D. (1999). *Tertiary tectonics of the Transylvanian Basin* Ph.D. Thesis, Vrije Universiteit, Amsterdam, 152 p.

CODREA, V., SMITH, T., DICA, P., FOLIE, A., GARCIA, G., GODEFROIT. P. and VAN ITTERBEECK, J. (2002). Dinosaur egg nests, mammals and other vertebrates from a new Maastrichtian site of the Haţeg Basin (Romania). *Comptes Rendus Palevol*, 1, 173-180. doi:10.1016/S1631-0683(02)00021-0.

CODREA, V., VREMIR, M., JIPA, C., GODEFROIT, P., CSIKI, Z, SMITH, T. and FĂRCAŞ, C. (2010). More than just Nopcsa's Transylvanian dinosaurs: A look outside the Haţeg Basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 293: 391-405. doi:10.1016/j.palaeo.2009.10.027.

CSIKI, Z. and GRIGORESCU, D. (1998). Small theropods of the Late Cretaceous of the Haţeg Basin (Western Romania) – an unexpected diversity at the top of the food chain. *Oryctos*, 1, 87-104.

CSIKI, Z. and GRIGORESCU D. (2000). Teeth of multituberculate mammals from the Late Cretaceous of Romania. *Acta Palaeontologica Polonica*, 45, 85-90.

CSIKI, Z. and GRIGORESCU D. (2006). Maastrichtian multituberculates of the Haţeg Basin, Romania – implications for multituberculate phylogeny, evolution and paleobiogeography. În: Barrett PM, Evans SE (Eds) 9th International Symposium on Mesozoic Terrestrial *Ecosystems and Biota*. *Abstracts and Proceedings*, Manchester, 29-32.

CSIKI, Z. and GRIGORESCU D. (2007). The „Dinosaur Island" – new interpretation of the Haţeg vertebrate fauna after 110 years. *Sargetia* 20, 5-26.

CSIKI-SAVA, Z., BUFFETAUT, E., OSI, A., PEREDA-SUBERBIOLA, X., and BRUSATTE, S.L. (2015). Island life în the Cretaceous – Faunal composition, biogeography, evolution, and extinction of land-living vertebrates on the Late Cretaceous European archipelago. *ZooKeys*, 469, 1-161. https://doi.org/10.3897/zookeys. 469. 8439.

CSIKI-SAVA, Z., VASILE, S., GRIGORESCU, D., and VREMIR, M. (2018). Mind the gap! Significance of a new latest Cretaceous fossiliferous site în the northern Haţeg Basin, Romania. In *Abstract Book of the XVI Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontology*, 53 (M. Marzola, O. Mateus, & M. Moreno-Azanza, eds.). Universitade de Ciências, Lisabona.

CSIKI-SAVA, Z., VREMIR, M., VASILE, S., BRUSATTE, S.L., DYKE, G., NAISH, D., NORELL, M.A. and TOTOIANU, R. (2016). The East Side Story – The Transylvanian latest Cretaceous continental vertebrate record and its implications for understanding Cretaceous-Paleogene boundary events. *Cretaceous Research*, 57, 662-698. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.09.003.

CSIKI-SAVA, Z., VREMIR, M., JINMENG, VASILE, S., BRUSATTE, S.L. and NORELL, M. (2022). *Spatial and temporal distribution of the island- dwelling kogaionidae (Mammalia, Multituberculata) în the Uppermost Cretaceous of Transylvania (Western Romania). Bulletin of the American Museum of Natural History.*109 p.

CSONTOS, L. and VÖRÖS, A. (2004). Mesozoic plate tectonic reconstruction of the Carpathian region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 210, 1-56.

DERCOURT, J., GAETANI, M., VRIELYNCK, B., BARRIER, E., BIJU-DUVAL, B., BRUNET, M., CADET, J.P., CRASQUIN, S. and SĂNDULESCU, N. (eds.) (2000). *Atlas peri-Tethys, Palaeogeographical maps*. Paris, 269 p.

DIEZ DIAZ, V., MANNION, P.D., CSIKI-SAVA, Z. and UPCHURCH, P. (2025). Revision of Romanian sauropod dinosaurs reveals high titanosaur diversity and body-size disparity on the latest Cretaceous Haţeg Island, with implications for titanosaurian biogeography. *Journal of Systematic Palaeontology*, 23, 1, 2441516. doi: 10.1080/14772019.2024.2441516.

DINCĂ, A., TOCORJESCU, M. şi STILLA, A. (1972). Despre vârsta depozitelor continentale cu dinozaurieni din Bazinele Haţeg şi Rusca Montană. *Dări de Seamă ale Institutului. Geologic*, 58, 83-94.

FOLIE, A. and CODREA, V. (2005). New lissamphibians and squamates from the Maastrichtian of Haţeg Basin, Romania. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50: 57-71.

FORSYTH MAJOR, C.J. (1902). On the pigmy Hippopotamus from the Pleistocene of Cyprus. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1902, 107-112.

GODEFROIT, P., CODREA, V. and WEISHAMPEL, D., B. (2009) Osteology of *Zalmoxes shqiperorum* (Dinosauria, Ornithopoda), based on new specimens from the Upper Cretaceous of Nălaţ-Vad (Romania). *Geodiversitas*, 31, 525-553. doi:10.5252/g2009n3a3.

GRIGORESCU, D. (1984). New tetrapod groups în the Maastrichtian of the Haţeg Basin: Coelurosaurians and multituberculates. În: *Reif W-E, Westphal F (Eds) Short Papers, Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems*, Tübingen (Germany). Attempo Verlag, Tübingen, 99-104.

GRIGORESCU, D. (1992). Nonmarine Cretaceous Formations of Romania. În: *Matter NJ, Chen P-J (Eds) Aspects of Nonmarine Cretaceous Geology*. China Ocean Press, Beijing, 142-164.

GRIGORESCU, D. (2005). Rediscovery of a „forgotten land". The last three decades of research on the dinosaur-bearing deposits from the Haţeg Basin. *Acta Palaeontologica Romaniae*, 5, 191-204.

GRIGORESCU, D. (2010a). The Latest Cretaceous fauna with dinosaurs and mammals from the Haţeg Basin – A historical overview. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 293, 271-282. doi:10.1016/j.palaeo.2010.01.030.

GRIGORESCU, D. (2010b). The „Tuştea Puzzle": hadrosaurid (Dinosauria, Ornithopoda) hatchlings associated with Megaloolithidae eggs în the Maastrichtian of the Haţeg Basin (Romania). *Ameghiniana*, 47, 89-97.

GRIGORESCU, D. (2020). From Scientific Research to Geoconservation and Geopark. *Geoconservation research*, 3, 2, 8-31. doi:10.30486/gcr.2020.1904008.1025.

GRIGORESCU, D. and MELINTE, M.C. (2002). The stratigraphy of the Upper Cretaceous marine sediments from the NW Haţeg area (South Carpathians, Romania). *Acta Palaeontologica Romaniae*, 3, 153-160.

GRIGORESCU, D. and CSIKI, Z. (2006). Ontogenetic development of *Telmatosaurus transsylvanicus* (Ornitischia: Hadrosauria) from the Maastrichtian of the Haţeg Basin, Romania – evidence from the limb bones. *Hantkeniana*, 5, 20-26.

GRIGORESCU, D., GARCIA, G., CSIKI, Z., CODREA, V. and BOJAR, A.V. (2010). Uppermost Cretaceous megaloolithid eggs from the Haţeg Basin, Romania, associated with hadrosaur hatchlings: Search for explanation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 293, 360-374. doi:10.1016/j.palaeo.2010.03.031.

GRIGORESCU, D. and HAHN, G. (1987). The first multituberculate teeth from the Upper Cretaceous of Europe (Romania). *Geologica et Palaeontologica*. 21, 237-241.

GRIGORESCU, D., HARTENBERGER, J.L., RĂDULESCU, C., SAMSON, P. et SUDRE, J. (1985). Découverte de mammifères et dinosaures dans le Crétacé supérieur de Pui (Roumanie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, II, 301, 1365-1368.

GRIGORESCU, D., ŞECLĂMAN, M., NORMAN, D.B. and WEISHAMPEL, D.B. (1990). Dinosaur eggs from Romania. *Nature*, 346: 417. doi:10.1038/346417a0.

GRIGORESCU, D., VENCZEL, M., CSIKI, Z. and LIMBEREA, R. (1999). New latest Cretaceous microvertebrate fossil assemblages from the Haţeg Basin (Romania). *Geologie en Mijnbouw*, 78, 301-314. doi:10.1023/A:1003890913328.

GRIGORESCU, D., WEISHAMPEL, D.B., NORMAN, D.B., ŞECLĂMAN, M., RUSU, M., BALTRES, A. and TEODORESCU, V. (1994). Late Maastrichtian dinosaur eggs from the Haţeg Basin (Romania). În: *Carpenter K, Hirsch KF, Horner JR (Eds) Dinosaur Eggs and Babies*. Cambridge University Press, Cambridge, 75-87.

HALAVÁTS, G. (1897). Adatok a Hátszegi medence földtani viszonyainak ismeretéhez, *Magyar királyi Földtani Intézet Évi Jelentései*, 1896-ról, 90-95.

HARRISON, C.J.O. and WALKER. C.A. (1975). The Bradycnemidae, a new family of owls from the Upper Cretaceous of Romania, *Palaeontology*. 18. 563-570.

HUENE, F VON. (1932). Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia. Ihre Entwicklung und Geschichte. *Monographien zur Geologie und Palaeontologie*, 1(4), 1-361.

LAUFER, F. (1925). Contribuţiuni la studiul geologic al împrejurimilor oraşului Haţeg. *Anuarul Institutului Geologic al României*, 10, 301-333.

LINDFORS, S.M., CSIKI, Z., GRIGORESCU, D. and FRIIS, E.M. (2010). Preliminary account of plant mesofossils from the Maastrichtian Budurone microvertebrate site of the Haţeg Basin, Romania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 293, 3-4, 353-359.

MAGYAR. J., CSIKI-SAVA, Z., OSI, A., AUGUSTIN, F.J. and BOTFALVAI, G. (2024). Rhabdodontid (Dinosauria, Ornithopoda) diversity suggested by the first documented occurrence of associated cranial and postcranial material at Vălioara (Uppermost Cretaceous Densuș-Ciula Formation, Haţeg Basin, Romania), *Cretaceous Research*, 156, 105810. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105810.

MAMULEA, M.A. (1953a). Cercetări geologice în partea de Vest a Bazinului Haţeg (Regiunea Sarmisegetuza-Răchitova). *Dări de Seamă ale Comitetului Geologic al României*, 37, 142-148.

MAMULEA, M.A. (1953b). Studii geologice în regiunea Sânpetru-Pui (Bazinul Haţegului). *Anuarul Comitetului Geologic Român*., 25, 211-274.

MARTIN, J.E., CSIKI, Z., GRIGORESCU, D. and BUFFETAUT, E. (2006). Late Cretaceous crocodylian diversity of the Haţeg Basin, Romania. *Hantkeniana*, 5, 31-37.

MATHERON, P. (1878). Recherches paléontologiques dans le Midi de la France. 15. Marseille, 1-4.

MELINTE-DOBRINESCU, M.C. (2010). Lithology and biostratigraphy of Upper Cretaceous marine deposits from the Haţeg region (Romania): Palaeoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 293, 283-294. doi:10.1016/j.palaeo.2009.04.001.

MOLNAR, R.E. and WIFFEN, J. (1994). A Late Cretaceous Polar dinosaur fauna from New Zealand. Cretaceous Research, 15, 689-707.

NOPCSA, F. (1897). Vorläufiger Bericht über das Auftreten von oberer Kreide im Hátszeger Thale in Siebenbürgen, *Verhandlungen der Geologisches Reichanstalt*. 14, 273-274.

NOPCSA, F. (1899). Jegyzetek Hátszeg vidékének geológiájához, *Földtani Közlöny*, 29, 332-335.

NOPCSA, F. (1900). *Dinosaurierreste aus Siebenbürgen (Schädel von Limnosaurus transsylvanicus nov. gen. et spec.), Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 68, 555-591.

NOPCSA, F. (1902a). *Dinosaurierreste aus Siebenbürgen (Schädelreste von Mochlodon mit einem Anhange: Zur Phylogenie der Ornithopodiden). Mit einem Anhange: Zur Phylogenie der Ornithopodiden, Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 72, 149-175.

NOPCSA, F. (1902b). Notizen über cretacische Dinosaurier. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 111, 93-114.

NOPCSA, F. (1904). *Dinosaurierreste aus Siebenbürgen III. Weitere Schädelreste von Mochlodon. Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 74, 229-263.

NOPCSA, F. (1905). Zur Geologie der Gegend zwischen Gyulafehérvár, Déva, Ruszkabánya und der rumänischen Landesgrenze, *Mitteilungen aus dem Jahrbuch der königlich ungarischen Geologischen Reichsanstalt*, 14, 93-279.

NOPCSA, F. (1914a). Die Lebensbedingungen der obercretacischen Dinosaurier Siebenbürgens, *Centralblatt für Mineralogie und Paläontologie*, 18, 564-574.

NOPCSA, F., (1914b). Über das Vorkommen der Dinosaurier în Siebenbürgen. *Verhandlun-gen der zoologische-botanischen Gesellschaft*, Wien, 54, 12-14.

NOPCSA, F. (1915). Die Dinosaurier der Siebenbürgischen Landesteile Ungarns, *Mitteilungen aus dem Jahrbuch der Ungarischen Geologischen Reichsanstalt*, 23. 1-24.

NOPCSA, F. (1923a). On the geological importance of the primitive reptilian fauna of the uppermost Cretaceous of Hungary; with a description of a new tortoise (*Kallokibotium*), *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 79, 100–116. doi:10.1144/GSL.JGS.1923.079.01-04.08.

NOPCSA, F. (1923b). *Kallokibotion*, a primitive amphichelydean tortoise from the Upper Cretaceous of Hungary, *Palaeontologica Hungarica*, 1, 1-34.

NOPCSA, F. (1923c). On the origin of flight în birds. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 463-477.

NOPCSA, F. (1926). Die Reptilien der Gosau în neuer Beleuchtung. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, B, 14, 520-522.

NOPCSA, F. (1928). Paleontological notes on Reptilia. 7. Classification of the Crocodilia. *Geologica Hungarica, Series Palaeontologica*, 1, 75-84.

NOPCSA, F. (1929). *Dinosaurierreste aus Siebenbürgen V, Geologica Hungarica, Series Palaeontologica*, 4, 1-76.

NOPCSA. F. (1934). The influence of geological and climatological factors on the distribution of non-marine fossil reptiles and Stegocephalia, *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 90, 76-140. doi: 10.1144/GSL.JGS.1934.090.01-04.05.

NORMAN, D.B. (2004) Basal Iguanodontia. In: *Weishampel DB, Dodson P, Osmólska H, eds. The Dinosauria, Second Edition*. University of California Press, Berkeley, 413-437. doi:10.1525/california/9780520242098.003.0022.

ŐSI, A. and FŐZY, I. (2007). A maniraptoran (Theropoda, Dinosauria) sacrum from the Upper Cretaceous of Haţeg Basin (Romania) – în search of the lost pterosaurs of Baron Franz Nopcsa. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 246: 173-181. doi:10.1127/0077-7749/2007/0246-0173.

PANAIOTU, C.G. and PANAIOTU C.E. (2010). Palaeomagnetism of the Upper Cretaceous Sânpetru Formation (Haţeg Basin, South Carpathians). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 293, 343-352. doi:10.1016/j.palaeo.2009.11.017.

PANĂ, I., GRIGORESCU, D., CSIKI, Z. and COSTEA C. (2002). Paleoecological significance of the continental gastropod assemblages from the Maastrichtian dinosaur beds of the Haţeg Basin. *Acta Palaeontologica Romaniae*, 3, 337-343.

PATZAK, M. and EDER, W. (1998). „UNESCO GEOPARK". A new Programme – A new UNESCO label. *Geologica Balcanica*, 28 (3-4), 33-35.

PEREDA-SUBERBIOLA, X. and GALTON P. (2001). Reappraisal of the nodosaurid ankylosaur *Struthiosaurus austriacus* Bunzel from the Upper Cretaceous Gosau Beds of Austria. În *The Armored Dinosaurs. Indiana University Press, Bloomington, Indiana*, Carpenter K, ed., 173-210.

RĂDULESCU, C. et SAMSON, P.M. (1986). Précisions sur les affinités des Multituberculés (Mammalia) du Crétacé supérieur de Roumanie, *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, II, 304, 1825-1830.

RĂDULESCU, C. and SAMSON, P.M. (1996). The first multituberculate skull from the Late Cretaceous (Maastrichtian) of Europe (Haţeg Basin, Romania). *Anuarul Institutului Geologic Român*, 69, 177-178.

ROSETTI, A. (1986). *Istoria limbii române. De la origini până la începutul secolului al XVII-lea*. Editura ştiinţifică şi enciclopedică, Bucureşti, 931 p.

SANDER, P.M., MATEUS, O., LAVEN, T., and KNÖTSCHE, N. (2006). Bone histology indicates insular dwarfism în a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature*, 441, 739-741.

SĂSĂRAN, E., CODREA, V. and CSIKI, Z. (2011). Fluvial systems-meandering rivers: a case study from Nălaţ-Vad area (Haţeg Basin, Romania). In: *Csiki Z (Ed.) Abstract Book, 8th Romanian Symposium of Paleontology, Bucharest (Romania)*. Ed. Ars Docendi, Bucharest, 106-107.

SEELEY, H.G. (1881). The reptile fauna of the Gosau Formation preserved în the geological museum of the University of Vienna. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 37: 620-702. doi:10.1144/GSL.JGS.1881.037.01-04.49.

SMITH.T., CODREA, V., SĂSĂRAN, E., VAN ITTERBECK. J., BULTYNCK, P., CSIKI, Z., DICA, P., FĂRCAŞ, C., FOLIE, A., GARCIA, G. and GODEFROIT, P. (2002). A new exceptional vertebrate site from the Late Cretaceous of the Haţeg Basin (Romania), *Studia Universitatis Babeş-Bolyai, Geologia Special issue*. 1, 321-330.

STANCU, I., BALTREŞ, A., CIOFLICA, G., GHEŢA, N., MOISESCU, V. şi PAPAIANOPOL, I. (1980). Contribuţii la studiul petrografic şi paleontologic al Depresiunii Haţeg pe baza unor foraje, *Dări de Seamă ale Institutului de Geologie şi Geofizică*, 67(4).

THERRIEN, F. (2005). Palaeoenvironments of the latest Cretaceous (Maastrichtian) dinosaurs of Romania: insights from fluvial deposits and paleosols of the Transylvanian and Haţeg basins, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 218, 15-56. doi:10.1016/j.palaeo.2004.12.005

THERRIEN, F. (2006). Depositional environments and fluvial system changes în the dinosaur bearing Sânpetru Formation (Late Cretaceous, Romania): Post-orogenic sedimentation in an active extensional basin. *Sedimentary Geology*, 192, 183–205. doi:10.1016/j.sedgeo.2006.04.002.

THERRIEN, F., ZELENITSKY, D.K. and WEISHAMPEL, D.B. (2009). Palaeoenvironmental reconstruction of the Late Cretaceous Sânpetru Formation (Haţeg Basin, Romania) using paleosols and implications for the „disappearance" of dinosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 272, 37-52.

VAN ITTERBEECK, J., MARKEVICH, V.S. and CODREA, V. (2005). Palynostratigraphy of the Maastrichtian dinosaur and mammal sites of the Râul Mare and Bărbat valleys (Haţeg Basin, Romania), *Geologica Carpathica*, 56, 137-147.

VAN ITTERBEECK, J., SĂSĂRAN, E., CODREA, V., SĂSĂRAN, L. and BULTYNCK, P. (2004). Sedimentology of the Upper Cretaceous mammal and dinosaur-bearing sites along the Râul Mare and Bărbat rivers, Haţeg Basin, *Cretaceous Research*, 25, 517-530. doi:10.1016/j.cretres.2004.04.004.

VASILE, Ş. (2008). A new microvertebrate site from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) deposits of the Haţeg Basin, *Sargetia*, 21, 5-15.

VASILE, Ş. and CSIKI, Z. (2010). Comparative paleoecological analysis of some microvertebrate fossil assemblages from the Haţeg Basin, Romania, *Oltenia, Studii şi comunicări. Stiinţele Naturii* 26 (1), 315-322.

VASILE, Ş. and CSIKI, Z. (2011). New Maastrichtian microvertebrates from the Rusca Montană Basin (Romania).*Oltenia, Studii şi comunicări. Stiinţele Naturii*, 27, 1, 221-230.

VASILE, Ş. and CSIKI-SAVA, Z. (2012). Maastrichtian continental gastropods from Fărcădeana (Rusca Montană Basin, Romania), *Oltenia, Studii şi comunicări. Stiinţele Naturii* 28: 203-210.

VASILE, Ş., CSIKI, Z. and GRIGORESCU, D. (2011a). Reassessment of the spatial extent of the Middle Member, Densuş-Ciula Formation (Maastrichtian), Haţeg Basin, Romania. *Acta Palaeontologica Romaniae*, 7, 335-342.

VASILE, Ş., ZAHARIA, A., CSIKI, Z. and GRIGORESCU, D. (2011b) The first report of continental fossil remains from Crăguiş (Haţeg Basin, Romania), and their stratigraphical significance. În *Csiki Z. (Ed.) Abstract Book, 8th Romanian Symposium on Paleontology, Ed. Ars Docendi, Bucharest*, 127-128.

VASILE Ş., CSIKI-SAVa Z. and VENCZEL, M. (2013). A new madtsoiid snake from the Upper Cretaceous of the Haţeg Basin, western Romania, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33, 1100-1119. doi:10.1080/02724634.2013.764882.

VASILE, Ş., GRIGORESCU. D. and CSIKI-SAVA, Z. (2012). Maastrichtian continental microvertebrates from Fărcădeana (Rusca Montană Basin, Romania). În *Royo-Torres R, Gascó F, Alcalá L (Eds) 10th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists, Teruel (Spain), June 2012. Fundamental*, 20, 271-273.

VORNICU, V.M., SEGHEDI, I., CSIKI-SAVA, Z. and DUCEA, M. (2023). Campanian U-Pb ages of volcanoclastic deposits of the Haţeg Basin (Southern Carpathians): Implication for the future intrabasinal lithostratigraphic correlations, *Geologica Carpatica*, 74, 5, 407-422.

VREMIR, M. (2004). Fossil turtle found în Romania – overview. A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése 2002: 143-152.

VREMIR, M. (2010). New faunal elements from the Late Cretaceous (Maastrichtian) continental deposits of Sebeş area (Transylvania). *Terra Sebus, Acta Musei Sabesienis*, 2, 635-684.

VREMIR, M., BĂLC, RAMONA, CSIKI-SAVA, Z., BRUSATTE, S.L, DYKE, G., NAISH, D. and NORELL, M.A. (2014). Petreşti-Arini – an important but ephemeral Upper Cretaceous continental vertebrate site în the southwestern Transylvanian Basin, Romania, *Cretaceous Research*, 49, 13–38. doi:10.1016/j.cretres.2014.02.002.

WANG, X., CSIKI, Z., ŐSI, A. and DYKE, G.J. (2011a). The first definitive record of a fossil bird from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) of the Haţeg Basin, Romania, *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 31, 227-230. doi:10.1080/02724634.2011.541013.

WANG, X., DYKE, G.J., CODREA, V., GODEFROIT, P. and SMITH, T. (2011b). A euenantiornithine bird from the Late Cretaceous Haţeg Basin of Romania, *Acta Palaeontologica Polonica*, 56, 853-857. doi:10.4202/app.2010.0085.

WEISHAMPEL, D.B., CSIKI, Z., BENTON, M.J., GRIGORESCU, D. and CODREA, V. (2010). Palaeobio-geographic relationships of the Haţeg biota – between isolation and innovation, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 293, 419-437. doi:10.1016/j.palaeo.2010.03.024.

WEISHAMPEL, D.B., GRIGORESCU, D. and NORMAN, D.B. (1991). The dinosaurs of Transylvania. *National Geographic Research & Exploration* 7(2): 196-215.

WEISHAMPEL, D.B. and JIANU C.M. (1996). New theropod dinosaur material from the Haţeg Basin (Late Cretaceous, Western Romania). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 200, 387-404.

WEISHAMPEL, D.B. and JIANU, C.M. (2011). *Transylvanian Dinosaurs, Johns Hopkins University Press, Baltimore*, 328 pp.

WEISHAMPEL, D.B., JIANU, C.M., CSIKI, Z. and NORMAN, D.B. (2003). Osteology and phylogeny of Zalmoxes (n.g.), an unusual euornithopod dinosaur from the latest Cretaceous of Romania, *Journal of Systematic Palaeontology*, 1, 65-123. doi:10.1017/S1477201903001032.

WEISHAMPEL, D.B., NORMAN, D.B., and GRIGORESCU, D. (1993). *Telmatosaurus transsylvanicus* from the Late Cretaceous of Romania: the most basal hadrosaurid dinosaur, *Palaeontology*, 36, 361-385.

Evolución del conocimiento sobre huellas de dinosaurio en La Rioja

FÉLIX PÉREZ-LORENTE[1], LUIS OTAÑO[2], ESPERANZA GARCÍA-ORTIZ[3 1]

RESUMEN

La Rioja es una región de España donde existen citas sobre restos fósiles de dinosaurios desde los años 30 del s. XX. Sin embargo, su identificación y estudio se ha desarrollado durante los últimos 50 años, siendo en la década de los años 60 cuando se reconoció a estos animales como autores de las abundantes huellas existentes en este territorio. La primera publicación científica sobre huellas de dinosaurios en La Rioja aparece en 1971 (Casanovas y Santafé, 1971) y, a partir de ese momento, la secuencia de acontecimientos que han girado hasta llegar al conocimiento actual se documenta de forma fiable. En este trabajo, tomando como referencia cuantitativa la publicación de trabajos científicos, presentamos las fuentes y la secuencia de acontecimientos, en la que se muestra la dependencia entre la investigación, la dedicación de personas, tanto en la realización de trabajos de campo (prospección, obtención de datos, investigación, difusión) y el interés de las instituciones (apoyo a la investigación, a la protección y a la difusión).

Palabras clave: *Huellas de dinosaurio, Historia, La Rioja*.

La Rioja is a region of Spain where records of dinosaur fossil remains date back to the 1930s. However, their identification and study have been developing over the last 50 years, and it was not until the 1960s that these animals were recognised as the producer of the abundant footprints found in this area. First scientific publication about dinosaur footprints in La Rioja appeared in 1971 (Casanovas and Santafé, 1971), and from that moment on, the sequence of events leading up to current knowledge has been reliably documented. In this paper, using the publication of scientific papers as a quantitative reference, we present the sources and the sequence of events, which shows the interrelationship between research, the dedication of individuals in fieldwork (prospecting, data collection, research, and dissemination), and the interest of institutions (support for research, protection, and dissemination).

Key words: Dinosaur footprints, History, La Rioja.

[1] Universidad de La Rioja, Complejo Científico Tecnológico (CCT). C/ Madre de Dios nº 53, 26004, Logroño (La Rioja, España). felix.perez@unirioja.es

[2] Asociación de Amigos de Villarroya. C/Capellanía, 26587, Villarroya (La Rioja, España). luis.otano@unirioja.es

[3] Instituto de Estudios Riojanos (IER). C/ Portales nº 2, 26001, Logroño (La Rioja, España). cloessense@hotmail.com

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.4

1. INTRODUCCIÓN

No es la primera vez que se examinan los antecedentes sobre la secuencia de acontecimientos relacionados con los yacimientos fósiles de dinosaurios de La Rioja. Se han escrito artículos, apartados en libros y se han pronunciado conferencias sobre ese tema (Díaz-Martínez *et al.*, 2010; Pérez-Lorente, 2010, 2015,2017; Otaño *et al.*, 2024; Torices, 2024).

Resulta sorprendente que no se hayan citado huellas de dinosaurio en La Rioja hasta pasada la mitad de la década de 1960, incluso después de haberse hecho la prospección que acompañaba a los trabajos del Mapa Geológico de España.

Hasta hace pocos años se consideraba que la primera cita sobre huellas de dinosaurio en España era de Lapparent *et al.* (1965). En ella se refería a un ejemplar encontrado en Arroyo Cerezo (Valencia) que parecía una huella tridáctila incompleta y que ha resultado ser una estructura mimética formada por pistas de invertebrados (Gámez y Belinchón, 2013)..

Estas circunstancias históricas hacen que las primeras huellas de dinosaurios publicadas en España, sean las huellas riojanas que se dieron a conocer en el año 1971 (Casanovas y Santafé, 1971). De esta misma forma, los dos yacimientos publicados hasta dicha fecha, Icnitas 3 y Cuesta de Andorra (Casanovas y Santafé, 1971), son por tanto los primeros yacimientos de huellas de dinosaurio propiamente dichas encontrados en España.

Para hacer la recopilación de los datos más avanzados de cada momento, hay que comenzar por las primeras noticias que mezclan datos e hipótesis y se refieren a tradiciones y a conocimientos de ciertas personas ilustradas como eran los maestros nacionales. Más tarde son las noticias de la prensa, y finalmente las publicaciones científicas. Resulta difícil, cuando no imposible, discernir cuando una noticia está suficientemente fundamentada para situar el yacimiento exacto y con datos contrastados para fijar la fecha de partida.

La Rioja es la zona que tiene más publicaciones sobre dinosaurios si tenemos en cuenta su extensión. Esto se debe a cuatro fundamentos principales, la abundancia y excelencia de los afloramientos con huellas, la existencia de equipos que han trabajado con el objetivo de estudiar este bien, el interés general por los dinosaurios autores de las huellas y las comunicaciones de los pobladores permanentes o temporales sobre yacimientos no conocidos.

2. SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

Los yacimientos con huellas de dinosaurio de La Rioja se encuentran en una zona que geológicamente se llama la Cuenca de Cameros y que abarca parte de las provincias de Burgos, Soria y la comunidad autónoma de La Rioja (Figura 1).

La edad geológica de la Cuenca de Cameros va desde finales del Kimmeridgiense hasta el Albiense (cf. Pérez-Lorente, 2015) y se distribuye en cinco unidades o Grupos litostratigráficos cuya definición y nombres

Figura 1. La Península Ibérica con los yacimientos detectados de huellas de dinosaurio. La Cuenca de Cameros se ubica entre las ciudades de Burgos, Logroño y Soria.

se mantienen desde Tischer (1966) aunque ya se esbozó una división anterior por Sánchez-Lozano (1894).En la Cuenca de Cameros hay fósiles directos e indirectos de vegetales (troncos y ramas), vertebrados (dinosaurios, pterosaurios, cocodrilos, tortugas y peces), de moluscos mesoscópicos (bivalvos y gasterópodos turriteliformes) y microscópicos (carofitas y otras semillas de algas y ostrácodos), las dataciones de edad solamente se han podido hacer con estos últimos organismos.

Los materiales que rellenan la Cuenca de Cameros son sedimentos detríticos (conglomerados, arcillas y limos), y de precipitación química (carbonatos y yeso) fundamentalmente de origen continental. Se ha propuesto origen marino para algunos fósiles de algas, pero se ha discutido tal determinación. Los ambientes sedimentarios continentales son fluviales, lacustres y de sebkas (cf. Doublet,2004). Recientemente se postula que algunas de las unidades son facies costeras con influencia marina (Muñoz *et al.*, 2020)..

Finalmente, las rocas están metamorfizadas con neoformación de minerales como son varios tipos de silicatos (filosilicatos, cloritoide y cuarzo).Según Alonso-Azcárate *et al.*, (2002) la edad del metamorfismo (finales del Cretácico Inferior, Aptiense o posterior) y por lo tanto de la formación de los cristales de pirita oscila entre 108 a 86 ma. (similar a la proporcionada por Del Rio *et al.*, 2009), y la temperatura máxima es de unos 376ºC.

3. MÉTODO

Este trabajo se fundamenta en el estudio de fuentes documentales históricas, es decir:

- bibliografía científica e histórica sobre las huellas de dinosaurio en La Rioja, las publicaciones en revistas de las investigaciones hechas por personas y equipos, asociados o no a centros de investigación, y noticias de los periódicos de fechas anteriores a las primeras publicaciones,
- archivos personales como documentación, cartas procedentes del archivo personal de Fernando Fernández de Bobadilla y Ruiz y fotografías de los primeros reconocedores en los yacimientos,
- archivo del Centro Paleontológico de Enciso en el que se encuentran documentos y referencias a los trabajos de descubrimiento, limpieza, investigación y conservación de los restos fósiles desde 1970 hasta el año 2011,
- las referencias orales, en las que se incluyen las interpretaciones locales sobre el origen de las huellas, se detallan en Otaño *et al.* (2024, 2025) publicados también en la revista Zubía.

4. ANTECEDENTES

En La Rioja se conocía que existían fósiles de los grandes reptiles secundarios y de sus huellas al menos desde el año 1878 (Abad, 2022). En ese año, Ildefonso Zubía adquirió unas reproducciones en escayola de seres extintos para el hoy Instituto Sagasta. Quedan citados en la memoria académica del curso 1879 a 1880, "Trilobites, huevo de Epiormis, Ictiosaurio, Plesiosaurio, Pterodactilo, Megalosauro, Iguanodon, Labyrintodon, Glyptodon" (Abad, 2022). Algunas de estas reproducciones todavía existen y el modelo del vertebrado laberintodonto (Figura 2) reproduce además dos huellas de este antepasado de los dinosaurios. Los maestros, como Atilano Jiménez Abad y Blas Ochoa Martínez que luego ejercieron en pueblos cameranos, es posible que pudieran ver estas reproducciones durante sus estudios de magisterio

La primera cita que localizamos sobre hallazgos de fósiles de dinosaurios en La Rioja no corresponde a huellas de estos reptiles, sino a una fotografía (Figura 3) realizada por José Royo Gómez en marzo de 1931 en la que identifica un yacimiento con dientes de reptil weáldico que se encuentra junto a la carretera en Enciso (Royo Gómez, 1931).

La inclinación de las capas y la posición de las sombras indica que el sol estaba relativamente alto, el buzamiento debía ser superior a 40º y la única carretera de la época que pasaría por Enciso sería la que va de Arnedo a Soria. Con estas características, la fotografía estaría tomada entre el yacimiento llamado "Camino de Soria" y el pueblo de Yanguas.

La fotografía se toma en el marco de una expedición paleontológica que realiza junto con Ignacio Olagüe Videla y Vicente Sos Baynat (Olagüe Videla y Sos Baynat, 1932) y cuyo punto de máximo interés es el yacimiento de mamíferos fósiles de Villarroya que había sido ya publicado por Eduardo Carvajal y Acuña en 1926 (Carvajal, 1926a, b).

Figura 2. Fotografía del sector distal del cuerpo del laberintodonto y las huellas que lo acompañan. Molde de escayola del Instituto Sagasta.

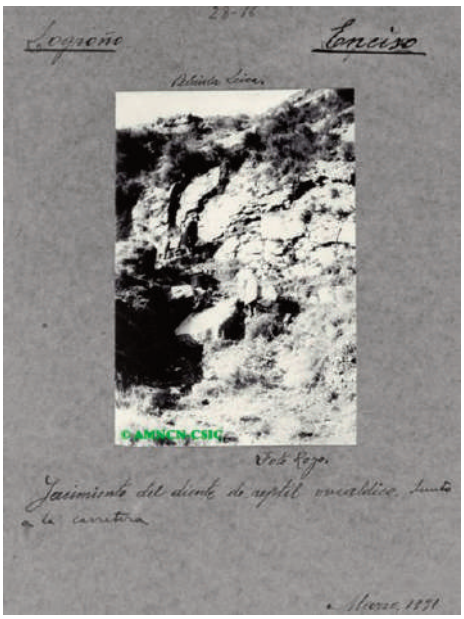


Figura 3: Fotografía de Royo Gómez, J. (1931). Yacimiento del diente de reptil weáldico. Junto a la carretera. Museo Nacional de Ciencias Naturales signatura: ACN001/004/04535.

Olagüe (1936) citó un hueso fósil que pudiera ser de reptil en estratos que atribuye al Jurásico superior continental en Ortigosa de Cameros; todavía en España se resistían a mencionar las huellas de dinosaurio.

Como ya hemos mencionado, respecto a las huellas de dinosaurio establecemos dos etapas diferentes: la primera transcurre desde las historias y mitos transmitidos oralmente y que incluye también informaciones y divulgación de maestros, cartas y fotografías de los inicios de trabajos científicos e incluso publicaciones en prensa, anteriores a la primera publicación científica sobre huellas de dinosaurios en La Rioja y, la segunda, que va desde la primera publicación científica hasta hoy.

5. TRADICIONES Y CONOCIMIENTOS NO CONTRASTADOS (ANTES DE LAS PUBLICACIONES CIENTÍFICAS)

5.1. LOS MAESTROS DE NAVALSAZ EN LOS AÑOS 20 Y 30 DEL S. XX

La primera referencia a las huellas de dinosaurios en la Rioja se fundamenta en que ya para los años 30 del siglo pasado el maestro de Navalsaz, Atilano Jiménez Abad, hizo fotografías de las huellas de dinosaurio. Hasta ahora no hemos podido localizar ninguna de ellas, y la referencia procede de algunos de nuestros compañeros universitarios descendientes del pueblo citado. No se puede demostrar esta referencia por no disponer de ninguna de aquellas fotografías. A pesar de que algunas gentes de la zona atribuían las huellas de dinosaurio a motivos legendarios o religiosos como gallinas o leones gigantes o pisadas del caballo del Apóstol Santiago (Pérez-Lorente, 2015), también había otras gentes que conocían al menos desde los años 30 mencionados, que las marcas en la roca eran huellas de dinosaurios, reptiles o animales prehistóricos. Las gentes de Navalsaz cuentan que un antiguo maestro ya les indicó que las huellas eran de dinosaurios (Rafael Tomás las Heras com pers.). Suponemos que este maestro fue Atilano Jiménez Abad.

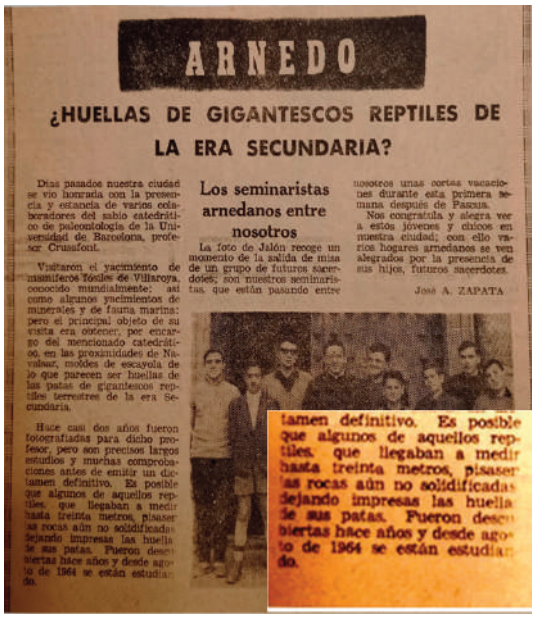
Viera y Torres (2013) citan una carta de Casanovas y Santafé, dirigida a Blas Ochoa y fechada en mayo de 1966, agradeciendo a este la colaboración en la toma de moldes de huellas de dinosaurio. También (Viera y Torres, 2013) entrevistan a Ochoa que cuenta que en 1965 y a través de Fernández de Bobadilla, da aviso a Miquel Crusafont de las huellas de dinosaurio de Enciso. Blas Ochoa manifiesta en una entrevista en los años 60 que cuando él trababa buscando nuevos yacimientos, otras gentes ya lo sabían. Lourdes Casanovas Cladellas y José Vicente Santafé Llopis citan en la publicación se 1971 que Blas Ochoa Martínez es el descubridor de las huellas de dinosaurio que estudian y el que los guía a los lugares exactos de los yacimientos de huellas del Villar-Poyales (Icnitas 3) (LIG IB200k) y de la cuesta de Andorra (LIG IB257).

5.2. EL TRABAJO DEL EQUIPO DE MIQUEL CRUSAFONT PAIRÓ EN VILLARROYA

Fernández de Bobadilla publica en prensa, el 15 de abril de 1966 (Figura 4), la realización de este descubrimiento, señalando de forma inequívoca las fechas y actuaciones del mismo, y siendo, por tanto, esta la primera publicación (no científica) sobre huellas de dinosaurio en La Rioja. También en la misma se precisa que las huellas de las que se toman moldes se encuentran en las proximidades de Navalsaz.

Miguel Crusafont Pairó conoció, confirmó y asignó las huellas grabadas en la roca como huellas de dinosaurios. Recientemente se ha precisado la secuencia de los acontecimientos a partir de la participación clave de Fernández de Bobadilla en este descubrimiento (Otaño *et al*., 2024, 2025). Las huellas se asignaron a dinosaurios por parte de Crusafont en 1964, cuando el equipo de Crusafont excavaba en el yacimiento del Cuaternario de Villarroya. Son los riojanos Fernando Fernández de Bobadilla y Blas Ochoa Martínez, y Pere Aris y Narcís Sánchez (Figuras 5, 6), miembros del equipo de Crusafont, del Museo de Sabadell, los que se desplazan a los yacimientos de huellas de dinosaurio sobre el terreno (Otaño *et al*., 2024).

En 1966 Crusafont envió a la zona a sus alumnos Santafé y Casanovas con la misión de reconocer el importante yacimiento de Villarroya y las primeras huellas de dinosaurio localizadas en la zona de Enciso (Fernández de Bobadilla, 1966; Fernández de Bobadilla, 1968; Otaño *et al.* 2024).



ARNEDO

¿HUELLAS DE GIGANTESCOS REPTILES DE LA ERA SECUNDARIA?

Días pasados nuestra ciudad se vio honrada con la presencia y estancia de varios colaboradores del sabio catedrático de paleontología de la Universidad de Barcelona, profesor Crusafont.

Visitaron el yacimiento de mamíferos fósiles de Villaroya, conocido mundialmente; así como algunos yacimientos de minerales y de fauna marina; pero el principal objeto de su visita era obtener, por encargo del mencionado catedrático, en las proximidades de Navalsaz, moldes de escayola de lo que parecen ser huellas de las patas de gigantescos reptiles terrestres de la era Secundaria.

Hace casi dos años fueron fotografiadas para dicho profesor, pero son precisos largos estudios y muchas comprobaciones antes de emitir un dictamen definitivo. Es posible que algunos de aquellos reptiles, que llegaban a medir hasta treinta metros, pisaser las rocas aún no solidificadas dejando impresas las huella de sus patas. Fueron descubiertas hace años y desde ago to de 1964 se están estudiando.

Los seminaristas arnedanos entre nosotros

La foto de Jalón recoge un momento de la salida de misa de un grupo de futuros sacerdotes; son nuestros seminaristas, que están pasando entre nosotros unas cortas vacaciones durante esta primera semana después de Pascua.

Nos congratula y alegra ver a estos jóvenes y chicos en nuestra ciudad; con ello varios hogares arnedanos se ven alegrados por la presencia de sus hijos, futuros sacerdotes.

José A. ZAPATA

tamen definitivo. Es posible que algunos de aquellos reptiles, que llegaban a medir hasta treinta metros, pisaser las rocas aún no solidificadas dejando impresas las huella de sus patas. Fueron descubiertas hace años y desde ago to de 1964 se están estudiando.

Figura. 4: Publicación en prensa del descubrimiento de huellas de dinosaurio en La Rioja, impulsada por Fernando Fernández de Bobadilla en 1966, aprovechando un viaje de Casanovas y Santafé a visitar el yacimiento de fósiles de mamíferos de Villarroya.

Figura. 5: Izquierda: Pere Arís y Fernando Fernández de Bobadilla observando huellas de dinosaurio en 1964 durante las excavaciones en Villarroya realizadas en dicho año. (Otaño *et al.* 2024). Puede tratarse de la cuesta de Andorra en Navalsaz. Centro arriba: fotografía del año 2000 de la huella AND2. Centro abajo: línea de contorno de AND2 de la fotografía de la izquierda. Derecha: Moisés Ponce de León subiendo desde el yacimiento de la Cuesta de Andorra (AND) posiblemente en 1966 o algo más tarde

Figura. 6: Fernando Fernández de Bobadilla y Narcís Sánchez examinando terreno del Secundario en la zona de Enciso en 1964. Fotografía: autor probable Carlos Schott (Inédita, archivo personal de Fernández de Bobadilla).

Esta actividad que indicamos dio como fruto el primer trabajo científico que se publica sobre huellas de dinosaurio en La Rioja (Casanovas y Santafé, 1971).

5.3. LOS COLABORADORES DE ALEJANDRO MARCOS POUS DE EXCURSIÓN POR LA RIOJA BAJA

En los primeros momentos del descubrimiento de huellas de dinosaurios en La Rioja también participa el equipo de Alejandro Marcos Pous y sus colaboradores. Uno de ellos, Luis Vicente Elías Pastor, data en el año 1967 la publicación en prensa del descubrimiento (Elías, 2005; Pérez Lorente, 2015, 2017). Realmente la publicación a la que se refiere Elías sale a la luz en el año 1970 y en esta publicación en prensa se habla de que Alejandro Marcos Pous y sus alumnos, en el año 1966, realizan una excursión por la Rioja Baja y encuentran huellas que tienen previsto estudiar. Existen divergencias entre la fecha en que se realiza la excursión, ya que Elías posteriormente indica que se produce en 1967 (Elías, 2005).

La información acerca de los alumnos que participaron en esta excursión es controvertida, ya que la publicación de 1970 en el periódico indica que los participantes en la excursión son José Luis Arrúe, Luis

EN EL CAMINO DE ENCISO A NAVALSAZ

Dos estudiantes logroñeses investigarán hoy las huellas de un reptil de la era secundaria

María Antonia Díez Balda y Moisés Iglesias son dos estudiantes de Ciencias Geológicas, logroñeses, que cursan cuarto y quinto año de carrera en la Universidad de Madrid. Con la inquietud, producto natural de su trabajo universitario especializado, han realizado diversas investigaciones de campo y están ilusionados, entre otras cosas, con el incremento de los estudios relativos a la provincia de Logroño, que se encuentre, así piensan ellos, bastante abandonada en este sector, sin que siquiera contemos con un buen mapa geológico que permita el conocimiento previo de los terrenos.

Esta vez proyectan para hoy un viaje a Enciso y Navalsaz, en las montañas arnedanas, con objeto de insistir en el estudio de unas huellas, que parecen proceder de un reptil de la era secundaria, un «iguanodon». Las huellas, conocidas en la zona desde tiempo inmemorial por los vecinos sin que se les hubiera dado importancia científica, fueron detectadas en el verano de 1966 por don Alejandro Marco Pous y su equipo, que, como es bien sabido, han recorrido diversos sectores de nuestra provincia, desde la vieja ciudad de Libia hasta Anguiano, pasando por Alfaro, Arnedo y zonas colindantes. María Antonia y Moisés han redactado para nosotros, profanos en la materia, un breve informe que vamos a transcribir:

«En el verano de 1966, con motivo de una excursión dirigida por el catedrático de Arqueología de la Universidad de Navarra, don Alejandro Marcos, tuvimos ocasión de comprobar la existencia de unas huellas, ya conocidas por la gente del lugar, pero no identificadas, como de un animal extinguido en la era secundaria.

Se encuentran en el camino de Enciso a Navalsaz, entre El Villar y Poyales, en el barranco de la Fuente de Abajo.

Las rocas en que están impresas son areniscas algo pizarrosas, con una inclinación de 40° NE, y tienen forma de pie de pato con tres dedos.

Más adelante, pasado el pueblo de Navalsaz, en el barranco de la Sierra del Palo, encontramos otra agrupación de huellas del mismo tipo y de mayor tamaño que las anteriores (aproximadamente 75 centímetros), y una de unos 15 centímetros que podría ser de cuatro dedos o bien igual a las anteriores, pero estar dos huellas superpuestas. Tanto, en unas como en otras se observa el paso del animal marchando sobre dos patas. Por la forma y este detalle nos hace pensar que se trata de un iguanodonte, reptil dinosario (cintura pelviana característica), herviboro de gran tamaño con una gran cola y de cabeza y extremidades anteriores pequeñas. La cola le servía para apoyar su gran peso, pero no hemos observado de momento huellas del arrastre de ésta; tampoco hemos encontrado ningún contramolde, y es de suponer que si existen estas huellas de iguanodonte, en la misma biocenosis (es decir, capa biológica de características análogas) existirían otros animales de los que intentaremos encontrar sus restos.

En la bibliografía consultada sobre la provincia no hay ningún dato sobre estas huellas, a pesar de ser conocidas desde antiguo por [illegible]ente de los alrededores.

En breve se hará un estudio más detallado en colaboración con el Departamento de Paleontología de la Universidad de Madrid.

Queremos dejar constancia de las personas que realizaron con nosotros aquella primera excursión: José Luis Arrúe, Luis Vicente Elías, Eugenio Vallejo y Ramón Ochoa"

Como ampliación de este sucinto estudio, María Antonia y Moisés nos dijeron:

—Lo interesante del estudio radica en la falta absoluta de restos de este tipo, hasta el momento, en las capas geológicas riojanas. Puede ser el principio de una seria investigación, que tal vez resulte fructífera en grado sumo.

Esperemos el estudio detallado, que haga más luz sobre el descubrimiento. Y, mientras tanto, pensemos en la necesidad de contar con análisis serios y científicos de la Rioja en los diversos sectores de su ser y su estar.

MANUEL DE LAS RIVAS

Figura 7.: Publicación en prensa de 1970 que indica el interés de Moisés Iglesias Ponce de León y María Antonia Díez Balda por estudiar huellas de dinosaurio vistas en una excursión de alumnos de Alejandro Marcos Pous.

Vicente Elías, Eugenio Vallejo y la redacción del artículo da a entender que también participan Moisés Iglesias y María Antonia Díez Balda. Hay una fotografía de la época en la que están Moisés Iglesias y Alfonso Meléndez (entonces alumnos de la Universidad Complutense de Madrid) en el yacimiento de la Cuesta de Andorra. Sin embargo, Elías (Figura 7) no incluye ni a Díez Balda ni a Meléndez entre los excursionistas (Elías, 2005).

La noticia del periódico precisa que el yacimiento que reconoce el equipo de Marcos Pous se encuentra entre El Villar y Poyales. En este caso proponemos que se trata del yacimiento El Villar-Poyales (LIG IB200k) el cual se encuentra en el barranco de la Fuente de Abajo, como indica la noticia.

5.4. CLEMENTE SANZ GARCÍA Y LA CONFEDERACIÓN HIDROGRÁFICA DEL EBRO

Una cuarta actuación de estos momentos anteriores a la primera publicación científica la propone Jesús Martín cuando indica que el ingeniero geólogo Clemente Sáenz García da noticia en 1969 a Rodolfo Urbistondo Echeverría, de la presencia de huellas de dinosaurio en Enciso (Martín Martínez, 2020). Urbistondo es desde 1968 comisario central de Aguas del Ministerio de Obras Públicas. Según indica Urbistondo a Martín, se ponen en contacto con Gonzalo Sánchez de Ibarra, director de la Confederación Hidrográfica del Ebro y se realizan dos expediciones para la búsqueda de las huellas, encontrándose estas (Martín Martínez, 2020, 2021, 2022).

5.5. LAS ACTIVIDADES DE RAFAEL BRANCAS ESCARTÍN

Finalmente, hay que reseñar los trabajos de Rafael Brancas Escartín, el cual ya en los años 70 investiga sobre huellas de dinosaurio en la zona de Enciso. Brancas Escartín era ingeniero de minas y conocía la zona de Enciso y Navalsaz porque había realizado trabajos sobre el carbón de Préjano y las piritas de Ambas Aguas (Brancas *et al.*, 1979; Pérez Lorente, 2017).

Brancas Martínez (hijo de Rafael) recuerda que en la rastrillada de huellas que actualmente se encuentran valladas en Enciso (Valdecevillo, LIG IB200i y Geosite FC001), en 1974 encontró una cuarta huella. Su padre, acompañado de Conrado Sentis y de él mismo, un fin de semana, se dirigieron a Enciso llevando un martillo neumático y se pusieron a retirar el estrato que cubría la zona en la que suponían que debiera aparecer una cuarta huella. Cuando excavando llegaron al sitio en el que pensaban que debía aparecer la cuarta huella, no vieron nada y se fueron a comer un bocadillo, pero él se quedó allí y con una piqueta comenzó a descubrir un poco más en el terreno. Rafael Brancas Martínez recuerda que comenzó a oír diferente sonido al picar y continuó hasta que encontró la cuarta huella que hoy es visible (Rafael Brancas Martínez, com. pers.).

En 1978 Brancas Escartín comienza a colaborar en la exploración y estudio de las huellas con Jorge Blaschke Torrabadella y Julio Martínez Flórez y, en 1979, publican un libro sobre dinosaurios (Brancas *et al.*, 1979).

6. EL CONOCIMIENTO CONTRASTADO. PUBLICACIONES EN REVISTAS DE REVISTAS CIENTÍFICAS Y EN RESÚMENES DE CONGRESOS, JORNADAS O SESIONES CIENTÍFICAS

La información clasificable en este apartado (Tablas 1 y 2) muestra que las dos primeras publicaciones en una revista científica fueron en Acta Geológica Hispánica en el año 1971 (Casanovas y Santafé, 1971) y por los mismos autores en el año 1974 (Casanovas y Santafé, 1974). El equipo que inició esta línea, aunque siguió con sus trabajos en otras áreas, dejó abandonada esta zona debido a que no podía atender a todos los frentes que tenía abiertos. A partir de 1979, solo consideraremos las que incluyen entre sus autores a personal con formación paleontológica para:

- garantizar con propiedad el significado de las huellas,
- penetrar en el campo de la investigación acorde con el conocimiento de la época,
- discriminar hipótesis para ofrecer resultados.

Según lo anterior no todas las publicaciones sobre las huellas de dinosaurio de La Rioja se van a considerar, ya que tanto en periódicos como en folletos de divulgación o en internet, las notas y noticias son abundantísimas. Se puede decir que en1979 se desarrolla el estudio científico de los yacimientos riojanos.

1	2	3
1971	AND La Cuesta de Andorra	CASANOVAS,M.L. y SANTAFE,J.V. (1971). Icnitas de reptiles mesozoicos en la provincia de Logroño *Acta Geológica Hispanica*, 6, 139-142.BRANCAS,R., MARTINEZ,J. y BLASCHKE,J. (1979). *Huellas de dinosaurio en Enciso*. Ed. G. de Berceo. Diputación Logroño, 2, 96 p. MORATALLA,J.J., SANZ,J.L, MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios)*. Iberduero, 95 p.MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 pp.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.PÉREZ-LORENTE,F., (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 161-194.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013)- *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015).*Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 ppPÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.HERNÁN,F.J. (2018). *Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense)*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid, 490 p.

Tabla 1. Los yacimientos y su bibliografía. Columnna 1, año de la primera cita; 2, acrónimo y nombre del yacimiento; 3, bibliografía

	3I Icnitas 3·	CASANOVAS,M.L. y SANTAFE,J.V. (1971). Icnitas de reptiles mesozoicos en la provincia de Logroño *Acta Geológica Hispanica*, 6, 139-142.BRANCAS,R., MARTINEZ,J. y BLASCHKE,J. (1979). *Huellas de dinosaurio en Enciso*. Ed. G. de Berceo. Diputación Logroño, 2, 96 p. VIERA,L.I. y TORRES,J.A. (1979). El Weáldico de la zona de Enciso (Sierra de los Cameros) y su fauna de grandes reptiles. *Munibe*, 31, 141-157CASANOVAS,M.L., EZQUERRA,R., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1992). Revisión del yacimiento "Icnitas 3" de huellas de dinosaurio (Enciso, La Rioja. España). *Zubía*, 10, 31-44.MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015).*Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 ppPÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.HERNÁN,F.J. (2018). *Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense)*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid, 490 p.
1979	TT Totico	BRANCAS,R., MARTINEZ,J. y BLASCHKE,J. (1979). *Huellas de dinosaurio en Enciso*. Ed. G. de Berceo. Diputación Logroño, 2, 96 p. PÉREZ-LORENTE,F. (2001). Campaña 2001. Actividades sobre yacimientos de icnitas. *Estrato,* 13, 134-138JIMÉNEZ,A. y PÉREZ-LORENTE,F. (2006-7). El corral del Totico. Dos nuevos yacimientos con pistas singulares (Enciso, La Rioja. España). *Zubía monográfico*, 18-19, 115-144.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 ppPÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
	BSP Barranco de la Sierra del Palo	BRANCAS,R., MARTINEZ,J. y BLASCHKE,J. (1979).. *Huellas de dinosaurio en Enciso*. Ed. G. de Berceo. Diputación Logroño, 2, 96 p. PÉREZ-LORENTE,F. (1993). Dinosaurios plantígrados en La Rioja. *Zubía monográfico,* 5, 181-228.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108..DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
	NZ Navalsaz	BRANCAS,R., MARTINEZ,J. y BLASCHKE,J. (1979). *Huellas de dinosaurio en Enciso*. Ed. G. de Berceo. Diputación Logroño, 2, 96 p. VIERA,L.I. y TORRES,J.A. (1979). El Weáldico de la zona de Enciso (Sierra de los Cameros) y su fauna de grandes reptiles. *Munibe*, 31, 141-157.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L, MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios)*. Iberduero, 95 p.PÉREZ-LORENTE,F. (1991). Excavaciones en Enciso, Igea y Munilla. *Estrato,* 3, 9-11.CASANOVAS,M.L., EZQUERRA,R., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ,J.V. y TORCIDA,F. (1993). Icnitas de dinosaurios. Yacimientos

		*mono*gráfico, 5, 9-133.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica.* Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA-ORTIZ.E. y PEREZ-LORENTE,F. (2014). Palaeoecological inferences about dinosaur gregarious behaviour based on the study of tracksites from La Rioja area in the Cameros Basin (Lower Cretaceous, Sapin). *Journal of Iberian Geology,* 40,GARCIA ORTÍZ, E. (2015).*Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio.* Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid, 490 p.
	EVP El Villar-Poyales	BRANCAS,R., MARTINEZ,J. y BLASCHKE,J. (1979). *Huellas de dinosaurio en Enciso*. Ed. G. de Berceo. Diputación Logroño, 2, 96 p. MORATALLA,J.J., SANZ,J.L, MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios)*. Iberduero, 95 p.PÉREZ-LORENTE,F. (1991). Excavaciones en Enciso, Igea y Munilla. *Estrato,* 3, 9-11.CASANOVAS,M.L., EZQUERRA,R., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ,J.V. y TORCIDA,F. (1993). Icnitas digitígradas y plantígradas de dinosaurios en el afloramiento de El Villar-Poyales. (La Rioja. España). Zubía monográfico, 5, 135-163.MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. PÉREZ-LORENTE,F. (1993). Dinosaurios plantígrados en La Rioja. *Zubía monográfico,* 5, 181-228.PÉREZ-LORENTE,F. (1996). Huellas de dinosaurio en La Rioja. Actividades del verano 1955. *Estrato*, 7, 119-122.MORATALLA,J,J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 pp.CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1998). Ocho nuevos yacimientos de huellas de dinosaurio. *Zubía,* 16, 117-152PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p..GARCIA-ORTIZ,E. y DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2008). Aportaciones de algunos yacimientos representativos de La Rioja al estudio del comportamiento de los dinosaurios. *Palaeontologica nova*, 207-219.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013), *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica.* Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio.* Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid, 490 p.
	DR Del Río	BRANCAS,R., MARTINEZ,J. y BLASCHKE,J. (1979). *Huellas de dinosaurio en Enciso*. Ed. G. de Berceo. Diputación Logroño, 2, 96 p. PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013), *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica.* Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los*

		yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid, 490 p.
	LVC La Virgen del Campo	BRANCAS,R., MARTINEZ,J. y BLASCHKE,J. (1979). *Huellas de dinosaurio en Enciso*. Ed. G. de Berceo. Diputación Logroño, 2, 96 p. PEREZ-LORENTE,F., FERNANDEZ,A. y URUÑUELA,L. (1986). *Pisadas fósiles de dinosaurios. Algunos ejemplos de Enciso*. Gob. de La Rioja. 34 p.CASANOVAS,M.L., PEREZ-LORENTE,F., SANTAFE,J.V. y FERNANDEZ,A. (1985). Nuevos datos icnológicos del Cretácico inferior de la Sierra de Cameros. *Paleontologia y evolucio*.19, 3-18.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L, MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios)*. Iberduero, 95 p.PEREZ-LORENTE,F. (1988). Huellas de dinosaurio en el Wealdense del Grupo de Enciso. *III Coloquio de Estratigrafía y Paleogeografía del Jurásico de España. Ciencias de La Tierra*, 11, 309-314.CASANOVAS,M.L., FERNANDEZ,A., PEREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1989). Huellas de dinosaurios de La Rioja.Yacimientos de Valdecevillo, La Senoba y de la Virgen del Campo. *Ciencias de La Tierra*, 12, 1-190.PÉREZ-LORENTE,F. (1990). Excavaciones sobre icnitas de dinosaurio en Enciso e Igea (La Rioja). *Estrato,* 2, 47-50.CASANOVAS,M.L., PÉREZ-LORENTE,F., RUIZ DE ARCAUTE,M., SANTAFÉ,J.V. y TORCIDA,F. (1991). Terópodos carnosaurios en la Virgen del Campo II. Enciso (La Rioja, España). *Zubía,* 9, 113-126.PÉREZ-LORENTE,F. (1991). Excavaciones en Enciso, Igea y Munilla. *Estrato,* 3, 9-11.PÉREZ-LORENTE,F. (1992). Trabajos sobre icnitas en Igea, Munilla y Enciso. *Estrato*, 4, 59-62MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. PÉREZ-LORENTE,F. (1993). Excavaciones en Enciso, Igea y Munilla. *Estrato,* 5, 77-79.PÉREZ-LORENTE,F. (1994). Icnitas en Enciso, Igea y Munilla. *Estrato*, 6, 94-95PÉREZ-LORENTE,F. (1996). Huellas de dinosaurio en La Rioja. Actividades del verano 1955. *Estrato*, 7, 119-122.CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1996). Itinerario por pisadas de dinosaurio en los alrededores de Enciso. En *Excursiones Geológicas por La Rioja*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de La Tierra*, 19, 89-100.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L. y JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 p.PÉREZ-LORENTE,F. (1997). Huellas de dinosaurio de La Rioja. Restauración de yacimientos. *Estrato,* 8, 103-106.CARO,S. y PAVIA,S. (1998). Alteración y conservación de los yacimientos de huellas de dinosaurio de La Rioja. "La Virgen del Campo" (Enciso) y la "Era del Peladillo" (Igea). *Zubía,* 16, 199-232.PÉREZ-LORENTE,F. (1998). Restauración de yacimientos con huellas fósiles de dinosaurio. *Estrato,* 9, 100-104.PÉREZ-LORENTE,F. (1998). Trabajos de restauración, mantenimiento y limpieza en los yacimientos de la Era del Peladillo 5, La Virgen del Campo y Las Losas. *Estrato,* 10, 85-90.PÉREZ-LORENTE,F. (2000). Restauración y mantenimiento en los yacimientos de la Era del Peladillo 1 y 5 (Igea), La Virgen del Campo y Las Losas (Enciso). Prospección en la Escurquilla y camino de Hornillos a Larriba. Limpieza y estudio del yacimiento del Contadero (Torremuña). *Estrato,* 11, 98-102.EZQUERRA,R. y PÉREZ-LORENTE,F. (2002). Reptiles nadadores en el sector oeste del yacimiento 4LVC. La virgen del Campo (Enciso. La Rioja. España). *Congreso internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*, Pérez-Lorente,F. coord. *Resúmenes,* p. 16.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.EZQUERRA,R. y PÉREZ-LORENTE,F. (2003). Reptiles nadadores en el sector oeste del yacimiento de la Virgen del Campo (4LVC, Enciso. La Rioja. España). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra,* 26, 215-224.EZQUERRA,R., COSTEUR,L., DOUBLET,S., GALTON,P.M. y PÉREZ-LORENTE,F. (2004). Lower Cretaceous swimming theropod trackways from "La Virgen del Campo" (La Rioja, Spain). *Paleontological Association*

		Annual Meeting. Lille. Decembedr 2004. *Abstracts*. p. 150.COSTEUR, L., EZQUERRA, R., DOUBLET, S., GALTON, P. y PÉREZ-LORENTE, F. (2007). Swimming non-avian theropod dinosaur trackway from the Lower Cretaceous of Spain. *5th Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists. 12th European Workshop of Vertebrate Palaeontology*. Carcassonne-Espéraza, May 15-19, *Abstract Volume*, 1EZQUERRA,R., DOUBLET,S.,COSTEUR,L., GALTON,P.M. y PÉREZ-LORENTE,F. (2007). Were non-avian Theropod dinosaurs able to swim? Supportive evidence from an Early Cretaceous trackway, Cameros Basin (La Rioja, Spain). *Geology*, 35, 507-510GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.GARCIA-ORTIZ,E. y DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2008). Aportaciones de algunos yacimientos representativos de La Rioja al estudio del comportamiento de los dinosaurios. *Palaeontologica nova*, 207-219.DÍAZ-MARTÍNEZ, I., GARCÍA-ORTIZ DE LANDALUCE, E., PÉREZ-LORENTE, F., CASAS A. y JIMÉNEZ-VELA, A. (2010). Virgen del Campo, La Senoba y Barranco de Valdecevillo. Tras la huella de los dinosaurios de Enciso. En *Actas del VIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología*, Moreno-Azanza, M., Díaz-Martínez, I., Gasca, J.M., Melero-Rubio, M., Rabal-Garcés, R. y Sauqué, V. (coords.). *Cidaris*, 30, 339-347.EZQUERRA,R., COSTEUR,L. y PÉREZ-LORENTE,F. (2010). Los dinosaurios también nadaban. *Investigación y ciencia* (diciembre), 2-8.PÉREZ-LORENTE, F. (2011). Dinosaur footprints of Enciso and Cornago, and pyrites from Navajún (Spain) En History on reseach in mineraal resources. Ortiz, J.E., Puche, O., Rábano, I., Mazadiego, L.F., eds. *Cuadernos del Museo Geominero*, 13, 363-368DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.FERRERM., TORICES,A., SAN JUAN,R,M. y NAVARRO-LORBÉS,P. (2018). Conservación y restauración del yacimiento paleoicnológico de La Virgen del Campo (Enciso, La Rioja). *Reunión de la Sociedad Española de Paleontología. Póster*.HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid, 490 p.LÓPEZ-MORENO, S.., LINARES,.M. y ARÁNZAZU, C. (2019). Nuevo estudio de los rastros LVC12 y LVC16 (yacimiento de la Virgen del Campo, Enciso. La Rioja). *Zubía Monográfico*, 31, 17-22.+ ARAGON-HUGUET. M., LOPEZ-MIGUEL, M., RUBIO-NIETO, J., FRAGA J.P., RAMIREZ-MUÑOZ, R., SOLANA-REDONDO, C., GARCIA-MORENO, S., NAVARRO-LORBES, P. y TORICES, A. (2023). Nuevas huellas de dinosaurio en el sector 3LVCB del yacimiento de La Virgen Del Campo (Enciso, La Rioja, España). En Ros-Franch, S., Paredes-Aliaga, M. V., Martínez-Pérez, C. (Eds.) *Libro de Resúmenes de las XXXVIII Jornadas SEP. Palaeontological publications*, 4, 124.+ ARAGON-HUGUET. M., LOPEZ-MIGUEL, M., RUBIO-NIETO, J., FRAGA J.P., RAMIREZ-MUÑOZ, R., SOLANA-REDONDO, C., GARCIA-MORENO, S., NAVARRO-LORBES, P. y TORICES, A. (2023). New dinosaur footprints in sector 3LVCb at La Virgen Del Campo tracksite (Enciso, La Rioja, Spain).In Estraviz-López *et al*. (Eds.), *Abstracts book of XXI EJIP / 6th IMERP. Palaeontological publications*, 3, 19.
1982	SV San Vicente de Munilla	VIERA,L.I. y AGUIRREZABALA,L.M. (1982). El Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de dinosaurios. I. *Munibe*, 34, 245-270.MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de*

		dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid, 490 p.
	MN Munilla	VIERA,L.I. y AGUIRREZABALA,L.M. (1982). El Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de dinosaurios. I. *Munibe*, 34, 245-270.PÉREZ-LORENTE,F. (1994). Icnitas en Enciso, Igea y Munilla. *Estrato*, 6, 94-95.CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1995). Dinosaurios terópodos del yacimiento de Munilla (La Rioja. España). En *Huellas fósiles de dinosaurios de La Rioja. Nuevos yacimientos*. Coord. F. Pérez-Lorente. *Ciencias de La Tierra,* 18, 53-57. PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
1984	LC La Canal	VIERA,L.I., TORRES, J.A. y AGUIRREZABALA,L.M. (1984). El Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de dinosaurios. II. *Munibe*, 36, 3-22.Pérez PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
	BLC Barranco de La Canal	VIERA,L.I., TORRES, J.A. y AGUIRREZABALA,L.M. (1984). El Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de dinosaurios. II. *Munibe*, 36, 3-22.PÉREZ-LORENTE,F. (1993). Excavaciones en Enciso, Igea y Munilla. *Estrato,* 5, 77-79.CASANOVAS,M.L., EZQUERRA,R., FERNÁNDEZ,A., MONTERO,D., PÉREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ, J.V., TORCIDA,F. y VIERA,L.V. (1995). El yacimiento de La Canal (Munilla, La Rioja. España). La variación de velocidad en función del tamaño del pie de los ornitópodos. *Zubía*, 13, 55-81.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 pp.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013)- *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015).*Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.RAZZOLINI,N., VILA,B., DIAZ-MARTÍNEZ.I., MANNING,P.L. y GALOBART,A. (2016). Pes shape variation

		in an ornithopod dinosaur trackway (Lowe Cretaceous, NW Spain): New evidence of an antalgic gait in the fossil track record. *Cretaceous Research,* 58, 125-134.HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
	UP Umbria del Portillo	VIERA,L.I., TORRES, J.A. y AGUIRREZABALA,L.M. (1984). El Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de dinosaurios. II. *Munibe*, 36, 3-22.MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. MORATALLA,J.J., SANZ,J.L, MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios)*. Iberduero, 95 p.CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1998). Ocho nuevos yacimientos de huellas de dinosaurio. *Zubía,* 16, 117-152PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
	PP Peñaportillo	VIERA,L.I., TORRES, J.A. y AGUIRREZABALA,L.M. (1984). El Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de dinosaurios. II. *Munibe*, 36, 3-22..PÉREZ-LORENTE,F. (1991). Excavaciones en Enciso, Igea y Munilla. *Estrato,* 3, 9-11..CASANOVAS,M.L., EZQUERRA,R., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ,J.V. y TORCIDA,F. (1993). Icnitas de dinosaurios. Yacimientos de Navalsaz, Las Mortajeras, Peñaportillo, Malvaciervo y la Era del Peladillo 2. (La Rioja. España). *Zubía mono*gráfico, 5, 9-133.PÉREZ-LORENTE,F. (1992). Trabajos sobre icnitas en Igea, Munilla y Enciso. *Estrato*, 4, 59-62PÉREZ-LORENTE,F. (1996). Huellas de dinosaurio en La Rioja. Actividades del verano 1955. *Estrato*, 7, 119-122.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 pp.TORRES, J.J. (2000). Yacimiento paleontológico de Peñaportillo. *Proyectar La Rioja*, 15, 83-84PÉREZ-LORENTE,F. (2000). Restauración y mantenimiento en los yacimientos de la Era del Peladillo 1 y 5 (Igea), La Virgen del Campo y Las Losas (Enciso). Prospección en la Escurquilla y camino de Hornillos a Larriba. Limpieza y estudio del yacimiento del Contadero (Torremuña). *Estrato,* 11, 98-102.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GARCIA-ORTIZ,E. y DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2008). Aportaciones de algunos yacimientos representativos de La Rioja al estudio del comportamiento de los dinosaurios. *Palaeontologica nova*, 207-219.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.FRAGA,JU.P., TORICES, A., GASCÓ-LLUNA,F., CONDE,M., VALLE-MELÓLN,J.M. y RODRÍGUEZ MIRANDA, A. (2023). Analysis of gregarious behavior in theropod dinosaurs atr the Peñaportillo

		tracksite,(Munilla, La Rioja. Spain). In Estraviz-López *et al*. (Eds.), *Abstracts book of XXI EJIP / 6th IMERP. Palaeontological publications*, 3, 40.HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
1985	BVL Barranco de Valdebrajes	AGUIRREZABALA,L.R., TORRES,J.A. y VIERA,L.J. (1985). El weald de Igea (Cameros-La Rioja). Sedimentología, biostratigrafía y paleoicnologia de grandes reptiles (Dinosaurios). *Munibe*, 37, 111-118.CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1991). Dinosaurios coelúridos gregarios en el yacimiento de Valdebajes (La Rioja. España). *Revista Española de. Paleontoligñia,* 6, 177-189VIERA,L.I. y TORRES,J.A. (1992). Sobre "Dinosaurios coelúridos gregarios en el yacimiento de Valdevajes (La Rioja, España). Nota de réplica y crítica. *Revista Española de Paleontología*, 7, 93-96.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L, MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios)*. Iberduero, 95 p.Moratalla,J.J., 1993.- *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior.* Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 pp.MATSUKAW,M., HAMURO;T., MIZUKAMIM,T. y FUJII,S. (1997). First trackway evidence of gregarious dinosaurs from the Lower Cretaceous Tetri Group of eastern Toyama prefecture, central Japan. *Cretaceous Research*, 18, 603-619 LOCKLEY, M.G. y MEYER, C. (2000). *Dinosaur tracks and other fossil footprints of Europe*. Columbia University Press. 323 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.GARCIA-ORTIZ,E. y DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2008). Aportaciones de algunos yacimientos representativos de La Rioja al estudio del comportamiento de los dinosaurios. *Palaeontologica nova*, 207-219.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013)- *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015).*Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
	STA Santa Ana	AGUIRREZABALA,L.R., TORRES,J.A. y VIERA,L.J. (1985). El weald de Igea (Cameros-La Rioja). Sedimentología, biostratigrafía y paleoicnologia de grandes reptiles (Dinosaurios). *Munibe*, 37, 111-118.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L., MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios)*. Iberduero, 95 p.MORATALLA,J.J., (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior.* Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 pp. PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013)- *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica.* Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015).*Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.

	EE El Villar	AGUIRREZABALA,L.R., TORRES,J.A. y VIERA,L.J. (1985). El weald de Igea (Cameros-La Rioja). Sedimentología, biostratigrafía y paleoicnologia de grandes reptiles (Dinosaurios). *Munibe*, 37, 111-118.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	LCÑ La Cañada	AGUIRREZABALA,L.R., TORRES,J.A. y VIERA,L.J. (1985). El weald de Igea (Cameros-La Rioja). Sedimentología, biostratigrafía y paleoicnologia de grandes reptiles (Dinosaurios). *Munibe*, 37, 111-118.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L, MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas dedinosaurios)*. Iberduero, 95 p.MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior.* Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 pp.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	LSN Las Navas	AGUIRREZABALA,L.R., TORRES,J.A. y VIERA,L.J. (1985). El weald de Igea (Cameros-La Rioja). Sedimentología, biostratigrafía y paleoicnologia de grandes reptiles (Dinosaurios). *Munibe*, 37, 111-118.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L, MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios)*. Iberduero, 95 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p..
	LT La Torre	AGUIRREZABALA,L.R., TORRES,J.A. y VIERA,L.J. (1985). El weald de Igea (Cameros-La Rioja). Sedimentología, biostratigrafía y paleoicnologia de grandes reptiles (Dinosaurios). *Munibe*, 37, 111-118.CASANOVAS,M.L., PEREZ-LORENTE,F., SANTAFE,J.V. y FERNANDEZ,A. (1985). Nuevos datos icnológicos del Cretácico inferior de la Sierra de Cameros. *Paleontologia y evolucio*.19, 3-18.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L, MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios)*. Iberduero, 95 p.MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. VIERA,L.I. y TORRES,J.A. (1995). Análisis comparativo sobre dos rastros de dinosaurios terópodos. Forma de marcha y velocidad. *Munibe,* 47, 53-56MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 pp.AGUIRRE,J., ARAMBURU,E., CAMPOS,E., GALLEGO,M., GARRITZ,A., GOMEZ CUBILLO,I., GÓMEZ DÍEZ,R., GONZÁLEZ DIAZ,A., GONZÁLEZ FERRERO,C., GONZÁLEZ MARTÍN,P., HERREROS,C., IZCO,M., JUANIZ,I., LÓPEZ,S., MARCA,C., MARÍN,M., MONREAL,J., OCHOA,M., OSÉS,E., RAMOS,A., RODRIGUEZ,A., SÁNCHEZ,F.,

		SUESCUN,C., VEGA,L. y VITERI,I. (2001). Las anomalías de una rastrillada terópoda (6bLT16). Afloramiento de La Torre 6, Igea (La Rioja. España). *Zubía*, 19, 97-13 PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GARCIA-ORTIZ,E. y DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2008). Aportaciones de algunos yacimientos representativos de La Rioja al estudio del comportamiento de los dinosaurios. *Palaeontologica nova*, 207-219.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.NAVARRO-LORBÉS, P., RUIZ,J., DÍAZ-MARTÍNEZ, I., ISASMENDI,E., SÁEZ BENITO, P., VIERA, L., PEREDA-SUBERVIOLA,X. y TORICES, A. (2022) Fast running theropods tracks from the Early Cretaceous of La Rioja, Spain. *Nature, Scientific reports*. https://doi.org/10.1038/s41598-021-02557-9
	FSR Fonsarracín	AGUIRREZABALA,L.R., TORRES,J.A. y VIERA,L.J. (1985). El weald de Igea (Cameros-La Rioja). Sedimentología, biostratigrafía y paleoicnologia de grandes reptiles (Dinosaurios). *Munibe*, 37, 111-118.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). *En Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*. (26), 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	LCA, LCB, LCC, LCD, LCE, LCS Los Cayos	SANZ,J.L., MORATALLA,J.J. y CASANOVAS,M.L. (1985). Traza icnológica de un dinosaurio iguanodóntido en el Cretácico inferior de Cornago (La Rioja, España).*Estudios Geológicos,* 41, 85-91MORATALLA,J.J., SANZ,J.L, MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios)*. Iberduero, 95 p.MORATALLA,J., SANZ,J. y JIMENEZ,S. (1988). Multivariate analysis on lower cretaceous dinosaur footprints: discrimination between ornithopods and theropods. *Geobios*, 21, 395-408MORATALLA,J.J. (1990). Una icnita de quelonio en el Cretácico Inferior de La Rioja (España). *Actas de las IV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología,* 68, 255-261.MORATALLA,J.J. y SANZ,J.L. (1992). Icnitas aviformes en el yacimiento del Cretácico inferior de Los Cayos (Cornago, La Rioja, España). *Zubía*, 10, 153-160.MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. MORATALLA,J.J., SANZ,J.L., JIMÉNEZ,S. y ORTEGA,F. (1994). Restos de cocodrilo e icnitas de pterosaurios en el Cretacico Inferior de la Cuenca de Cameros. *Estrato*, 6, 90-97.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L. y JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 p..MORATALLA,J.J., SANZ,J.L. y JIMÉNEZ,S. (1999). Nuevos hallazgos de pterosaurios y dinosaurios en el Cretácico inferior de La Rioja. *Estrato,* 10, 91-96.MORATALLA,J.J. (2000). Los Cayos. .En *Dinosaurios, los señores del pasado*. J.L. Sanz ed. Ediciones Martínez Roca. 278-279MORATALLA, J., SANZ,J.L. y JIMENEZ, S. (2001). El área de Los Cayos, Nuevos afloramientos, dibversidad y perpectiva (Cornago). *Estrato*, 13, 144-149MORATALLA,J.J., SANZ,J.L., JIMÉNEZ,S. y HERNÁN,J. (2002). Icnitas de dinosaurios titanosauridos en el Cretácico inferior de Los Cayos (Cornago, La Rioja. España). *Congreso internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*, Pérez-Lorente,F. coord. *Resúmenes,* p. 36.MORATALLA,J.J., HERNAN,J., y JIMENEZ,S. (2003). Los Cayos dinosaur tracksite. An overview of the Lower Cretaceous ichno-diversity of the Cameros Basin (Cornago, La Rioja Province. Spain). *Ichnos,* 10, 229-240PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.MORATALLA,J,.J., SANZ,J.L. y JIMÉNEZ,S. (2004).

		El área de Los Cayos (Cornago, La Rioja): un ejemplo de biodiversidad paleoicnológica en el Cretácico inferior español. En *Paleontología. Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre*, Baquedano, E., Rubio, S., eds. Museo Arqueológico Nacional. Madrid. 336.346MORATALLA,J.J. y HERNAN,J. (2005). *Field trip guide to the la Rioja fossil tracksites*. International symposium on dinosaurs and other vertebrates paleoichnology. 31 pp.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.MORATALLA,J.J. y HERNAN,J. (2008). Los Cayos S y D: dos afloramientos con icnitas de saurópodos, terópodos y ornitópodos en el Cretácico inferior del área de Los Cayos (Cornago, La Rioja, España). *Estudios Geológicos*, 64, 161-173GARCIA-ORTIZ,E. y DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2008). Aportaciones de algunos yacimientos representativos de La Rioja al estudio del comportamiento de los dinosaurios. *Palaeontologica nova*, 207-219.PÉREZ-LORENTE, F. (2011). Dinosaur footprints of Enciso and Cornago, and pyrites from Navajún (Spain) En History on reseach in mineraal resources. Ortiz, J.E., Puche, O., Rábano, I., Mazadiego, L.F., eds. *Cuadernos del Museo Geominero*, 13, 363-368DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013)- *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015).*Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p. PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 pp.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
	LS La Senoba	CASANOVAS,M.L., PEREZ-LORENTE,F., SANTAFE,J.V. y FERNANDEZ,A. (1985). Nuevos datos icnológicos del Cretácico inferior de la Sierra de Cameros. *Paleontologia y evolucio.*19, 3-18.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L, MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios)*. Iberduero, 95 p.CASANOVAS,M.L., FERNANDEZ,A., PEREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1989). Huellas de dinosaurios de La Rioja.Yacimientos de Valdecevillo, La Senoba y de la Virgen del Campo. *Ciencias de La Tierra*, 12, 1-190.MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1996). Itinerario por pisadas de dinosaurio en los alrededores de Enciso. En *Excursiones Geológicas por La Rioja*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de La Tierra*, 19, 89-100..MORATALLA,J.J., SANZ,J.L. y JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.GARCIA-ORTIZ,E. y DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2008). Aportaciones de algunos yacimientos representativos de La Rioja al estudio del comportamiento de los dinosaurios. *Palaeontologica nova*, 207-219.DÍAZ-MARTÍNEZ, I., GARCÍA-ORTIZ DE LANDALUCE, E., PÉREZ-LORENTE, F., CASAS A. y JIMÉNEZ-VELA, A. (2010). Virgen del Campo, La Senoba y Barranco de Valdecevillo. Tras la huella de los dinosaurios de Enciso. En *Actas del VIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología*, Moreno-Azanza, M., Díaz-Martínez, I., Gasca, J.M., Melero-Rubio, M., Rabal-Garcés, R. y Sauqué, V. (coords.). *Cidaris*, 30, 339-347.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013)-

		Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio.* Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja.* Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
1988	CHS Chorrón del Saltadero	MORATALLA,J.J, SANZ,J.L. y JIMENEZ,S. (1988). Nueva evidencia icnológica de dinosaurios en el Cretácico inferior de La Rioja (España). *Esrudios Geológicos*, 44, 119-131.MORATALLA,J.J. ,SANZ,J.L, MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios).* Iberduero, 95 p.MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior.* Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. MORATALLA,J.J., SANZ,J.L., JIMÉNEZ,S. y ORTEGA,F. (1994). Restos de cocodrilo e icnitas de pterosaurios en el Cretacico Inferior de la Cuenca de Cameros. *Estrato*, 6, 90-97.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos.* Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 pp.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España.* F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica.* Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio.* Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	PER, PERI Perosancio	MORATALLA,J.J, SANZ,J.L. y JIMENEZ,S. (1988). Nueva evidencia icnológica de dinosaurios en el Cretácico inferior de La Rioja (España). *Estudios Geológicos*, 44, 119-131.HEREDIA BILBAO, M. (2012). *Proyecto de estudio de los yacimientos de icnitas Valdeté-Tajugueras y Perosancio.(Cret´ácico Inferior. La Rioja).* royecto final Master en Paleontología. Univerrsidad Complutense de Madrid. Memoria inédita.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio.* Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.HERNÁN,F.J. (2018). *Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense).* Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p.
	VLD Valdeté	MORATALLA,J.J, SANZ,J.L. y JIMENEZ,S. (1988). Nueva evidencia icnológica de dinosaurios en el Cretácico inferior de La Rioja (España). *Estudios Geológicos*, 44, 119-131.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L, MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios).* Iberduero, 95 p.MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior.* Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. LOCKLEY, M.G., HUNT, A.P., MORATALLA, J. y MATSUKAWA, M. (1994). Limping Dinosaurs? Trackway evidence for abnormal gaits. *Ichnos*, Vol. 3, 193-202MORATALLA,J.J., SANZ,J.L. y JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos.* Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España.* F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.MORATALLA,J.J. y HERNAN,J. (2005). *Field trip guide to the la Rioja fossil tracksites.* International symposium on dinosaurs and other vertebrates paleoichnology. 31 pp.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja.* Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.GARCIA-ORTIZ,E. y DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2008). Aportaciones de algunos yacimientos representativos de La Rioja al estudio del comportamiento de los

		dinosaurios. *Palaeontologica nova*, 207-219.DIAZ-MARTÍNEZ,I., PÉREZ-LORENTE,F., PEREDA-SUBERBIOLA,X. y CANUDO,J.I. (2009). *Iguanodon* like footprints from Enciso Group (Aprtian, Lower C retaceous) of La Rioja (Cameros Basin, Spain). Bernisart. *Abstract New perspectives on Vertebrate Evolution and Early Cretaceous Ecosytems,Programme, Abstracts and Field Trips Guidebook*, 9-13 February, Brussels, 2009, 34HEREDIA BILBAO, M. (2012). *Proyecto de estudio de los yacimientos de icnitas Valdeté-Tajugueras y Perosancio.(Cret´ácico Inferior. La Rioja)*. royecto final Master en Paleontología. Univerrsidad Complutense de Madrid. Memoria inédita.. DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p.
	TJG Tajugueras	MORATALLA,J.J, SANZ,J.L. y JIMENEZ,S. (1988).- Nueva evidencia icnológica de dinosaurios en el Cretácico inferior de La Rioja (España). *Esrudios Geológicos*, 44, 119-131.HEREDIA BILBAO, M. (2012). *Proyecto de estudio de los yacimientos de icnitas Valdeté-Tajugueras y Perosancio.(Cret´ácico Inferior. La Rioja)*. royecto final Master en Paleontología. Univerrsidad Complutense de Madrid. Memoria inédita.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
	LMG La Magdalena	MORATALLA,J.J, SANZ,J.L. y JIMENEZ,S. (1988).- Nueva evidencia icnológica de dinosaurios en el Cretácico inferior de La Rioja (España). *Esrudios Geológicos*, 44, 119-131.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L, MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios)*. Iberduero, 95 p.MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 pp..MORATALLA,J.J., (2000). La Magdalena .En Dinosaurios, los señores del pasado. J.L. Sanz ed. Ediciones Martínez Roca. 279-280.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I., PÉREZ-LORENTE,F., PEREDA-SUBERBIOLA,X. y CANUDO,J.I. (2009). *Iguanodon* like footprints from Enciso Group (Aptian, Lower C retaceous) of La Rioja (Cameros Basin, Spain). Bernisart. *Abstract New perspectives on Vertebrate Evolution and Early Cretaceous Ecosytems,Programme, Abstracts and Field Trips Guidebook*, 9-13 February, Brussels, 2009, 34DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p

	TRV Trevijano	MORATALLA,J.J., SANZ,J.L, MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios)*. Iberduero, 95 p.MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. MORATALLA,J.J., SANZ,J.L. y JIMÉNEZ,S. (1996). Nuevos yacimientos en Aldeanueva de Cameros y en Trevijano. *Estrato,* 7, 111-113.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	CBC Valdemayor	MORATALLA,J.J, SANZ,J.L. y JIMENEZ,S. (1988).- Nueva evidencia icnológica de dinosaurios en el Cretácico inferior de La Rioja (España). *Esrudios Geológicos*, 44, 119-131.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L, MELERO,I. y JIMENEZ,S. (1988). *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurios)*. Iberduero, 95 p.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L., JIMÉNEZ,S. y LOCKLEY,M.G. (1992). A quadrupedal ornithopod trackway from the lower cretaceous of La Rioja (Spain): inferences on gait and hand structure. *Journal of Vertebrate Paleontology,* 12, 150-157MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. MORATALLA,J.J. (2000). Cabezón de Cameros. En *Dinosaurios, los señores del pasado*. J.L. Sanz ed. Ediciones Martínez Roca. 280-282PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
1989	VNC Valdenocerillo	CASANOVAS,M.L., PEREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1989). Huellas de dinosaurio en Valdenocerillo (Cornago, La Rioja, España). *Zubía,* 7, 29-35MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 pp.

1990	CIVCno Igea a Valdebrajes	LORENTE,F. (1990). Excavaciones sobre icnitas de dinosaurio en Enciso e Igea (La Rioja). *Estrato,* 2, 47-50.CASANOVAS,M.L., EZQUERRA,R., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ,J.V. y TORCIDA,F. (1991). Huellas de dinosaurio en el camino de Igea a Valdebrajes (La Rioja, España). *Zubía,* 9, 89-111PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p..
	PL La Era del Peladillo	LORENTE,F. (1990). Excavaciones sobre icnitas de dinosaurio en Enciso e Igea (La Rioja). *Estrato,* 2, 47-50.PÉREZ-LORENTE,F. (1991). Excavaciones en Enciso, Igea y Munilla. *Estrato,* 3, 9-11.PÉREZ-LORENTE,F. (1992). Trabajos sobre icnitas en Igea, Munilla y Enciso. *Estrato*, 4, 59-62CASANOVAS,M.L., EZQUERRA,R., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ,J.V. y TORCIDA,F. (1993). Tracks of a herd of webbed ornithopods and other footprints found in the same site (Igea, La Rioja, Spain). *Revue de Paleobiologie,* 7, 37-44.Second G.Cuvier Symp. Montbeliard.CASANOVAS,M., EZQUERRA,R., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ,J.V. y TORCIDA,F. (1993). Huellas de dinosaurios palmeados y de terópodos en la "Era del Peladillo". Igea (La Rioja). *Zubía,* 11, 14-53.CASANOVAS,M.L., EZQUERRA,R., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ,J.V. y TORCIDA,F. (1993). Icnitas de dinosaurios. Yacimientos de Navalsaz, Las Mortajeras, Peñaportillo, Malvaciervo y la Era del Peladillo 2. (La Rioja. España). *Zubía mon*ográfico, 5, 9-133.MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. PÉREZ-LORENTE,F. (1993). Excavaciones en Enciso, Igea y Munilla. *Estrato,* 5, 77-79..PÉREZ-LORENTE,F. (1994). Icnitas en Enciso, Igea y Munilla. *Estrato*, 6, 94-95.CASANOVAS,M.L., EZQUERRA,R., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ,J.V. y TORCIDA,F. (1995). Huellas de dinosaurio en la Era del Peladillo 3 (La Rioja. España). Primera nota. *Zubía*, 13, 83-101CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ,J.V. y TORCIDA,F. (1995). La Era del Peladillo 4 (La Rioja.España). En Huellas fósiles de dinosaurios de La Rioja. Coord. F. Pérez-Lorente. *Ciencias de La Tierra,* 18, 45-52PÉREZ-LORENTE,F. (1992). Trabajos sobre icnitas en Igea, Munilla y Enciso. *Estrato*, 4, 59-62.PÉREZ-LORENTE,F. (1996). Huellas de dinosaurio en La Rioja. Actividades del verano 1995. *Estrato*, 7, 119-122.MELÉNDEZ,A. y PÉREZ-LORENTE,F. (1996). Comportamiento gregario aparente de dinosaurios condicionado por una deformación sinsedimentaria (Igea, La Rioja. España). *Estudios Geológicos*, 52, 77-82TORCIDA,F. (1996). Actividad didáctica de geología de campo. La Era del Peladillo (Igea). En *Excursiones geológicas por La Rioja*. Coord. F. Pérez-Lorente. *Ciencias de La Tierra,* 19, 43-57.CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ,J.V. y TORCIDA,F. (1997). Pisadas de ornitópodos, terópodos y saurópodos en la Era del Peladillo,5 (La Rioja. España). *Zubía,* 15, 229-24MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 p.PÉREZ-LORENTE,F. (1997). Huellas de dinosaurio de La Rioja. Restauración de yacimientos. *Estrato*, 8, 103-106.CARO,S. y PAVIA,S. (1998). Alteración y conservación de los yacimientos de huellas de dinosaurio de La Rioja. "La Virgen del Campo" (Enciso) y la "Era del Peladillo" (Igea). *Zubía,* 16, 199-232.CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1998). Ocho nuevos yacimientos de huellas de dinosaurio. *Zubía,* 16, 117-152PÉREZ-LORENTE,F. (1998). Restauración de yacimientos con huellas fósiles de dinosaurio. *Estrato,* 9, 100-104.PÉREZ-LORENTE,F. (1998). Trabajos de restauración, mantenimiento y limpieza en los yacimientos de la Era del Peladillo 5, La Virgen del Campo y Las Losas. *Estrato,* 10, 85-90.PÉREZ-LORENTE,F. (2000). Restauración y mantenimiento en los

		yacimientos de la Era del Peladillo 1 y 5 (Igea), La Virgen del Campo y Las Losas (Enciso). Prospección en la Escurquilla y camino de Hornillos a Larriba. Limpieza y estudio del yacimiento del Contadero (Torremuña). *Estrato,* 11, 98-102..PÉREZ-LORENTE,F. (2001). Campaña 2001. Actividades sobre yacimientos de icnitas. *Estrato,* 13, 134-138PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.GARCIA-ORTIZ,E. y DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2008). Aportaciones de algunos yacimientos representativos de La Rioja al estudio del comportamiento de los dinosaurios. *Palaeontologica nova*, 207-219.GIERLINSKI,G., Niedzwiedzki,G. y Nowacki,P. (2009). Small theropod and ornithopod footprints in the Late Jurassic of Poland. *Acta Geologica Polonica*, 59, 221-234.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica.* Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
	1ST Soto 1	CASANOVAS,M.L., EZQUERRA,R., FERNANDEZ,A., PEREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ,J.V. (1990). Huellas de dinosaurio en Soto de Cameros, La Rioja (España). *Zubía*, 8, 49-71.MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013), *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
	SVR San Vicente de Robres	CASANOVAS,M.L., EZQUERRA,R., FERNANDEZ,A., PEREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1990). Huellas de dinosaurio en San Vicente de Robres. La Rioja (España). *Zubía*, 8, 33-47.DIAZ,E., PINA,C.M. y PONCE,P. (1990). Estudio de unas trazas icnológicas en el Cretácico inferior de San Vicente de Robres (La Rioja). *Geogaceta,* 7, 78-81. MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio.* Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
1992	MLV Malvaciervo	PÉREZ-LORENTE,F. (1992). Trabajos sobre icnitas en Igea, Munilla y Enciso. *Estrato*, 4, 59-62CASANOVAS,M.L., EZQUERRA,R., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ,J.V. y TORCIDA,F. (1993). Icnitas de

		dinosaurios. Yacimientos de Navalsaz, Las Mortajeras, Peñaportillo, Malvaciervo y la Era del Peladillo 2. (La Rioja. España). *Zubía mon*ográfico, 5, 9-133..PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.HERNÁN,F.J. (2018). *Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense*). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
	LM Las Mortajeras	PÉREZ-LORENTE,F. (1992). Trabajos sobre icnitas en Igea, Munilla y Enciso. *Estrato*, 4, 59-62CASANOVAS,M.L., EZQUERRA,R., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ,J.V. y TORCIDA,F. (1993). Icnitas de dinosaurios. Yacimientos de Navalsaz, Las Mortajeras, Peñaportillo, Malvaciervo y la Era del Peladillo 2. (La Rioja. España). *Zubía mon*ográfico, 5, 9-133.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013)- *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015).*Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.HERNÁN,F.J. (2018). *Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense)*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
	2ST Soto 2	CASANOVAS,M.L., EZQUERRA,R., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ,J.V. y TORCIDA,F. (1992). Un grupo de saurópodos en el yacimiento "Soto 2". La Rioja (España. *Zubía*, 10, 45-52. MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. MORATALLA,J.J., GARCÍA-MONDÉJAR,J., SANTOS,V.F., LOCKLEY,M.G., SANZ,J.L. y JIMÉNEZ,S. (1994). Sauropod trackway from the Lower Cretaceous of Spain. *Gaia*, 10, 75-83.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
1993	VDP La Virgen del Prado	MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. MORATALLA,J.J., SANZ,J.L., JIMÉNEZ,S. (1993). Nuevos hallazgos de icnitas de dinosaurios en Préjano e Inestrillas. La Rioja. *Estrato*, 5, 75-76MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 p..MORATALLA,J., SANZ,J.L. y

		JIMÉNEZ,S. (2000). Yacimiento de icnitas de la Virgen del Prado (Inestrillas-Aguilar del Rio Alhama). y excacaviones en el Sol de la Pita 2 (Préjano) y La Llana (Aguilar del Rio Alhama). *Estrato,* 11, 92-97.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.MORATALLA,J.J. y HERNAN,J. (2005). *Field trip guide to the la Rioja fossil tracksites*. International symposium on dinosaurs and other vertebrates paleoichnology. 31 pp.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
	LRG La Regadera	MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 p.ROMERO-MOLINA,M.M., PÉREZ-LORENTE,F.y RIVAS,P. (2001). Estructuras asociadas con huellas de dinosaurio en La Rioja (España). *Zubía,* 19 61-96.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.
	CAB Cabezuelos	MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd.
	SLP Sol de la Pita	MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 pp.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L. y JIMÉNEZ,S. (1998). Restos de pterosaurios y peces en el Sol de la Pita (Préjano). *Estrato,* 9, 111-115MORATALLA,J.J., SANZ,J.L. y JIMÉNEZ,S. (1999). Nuevos hallazgos de pterosaurios y dinosaurios en el Cretácico inferior de La Rioja. *Estrato*, 10, 91-96.MORATALLA, J., L., SANZ,J.L. y JIMÉNEZ,S. (2000) Yacimiento de icnitas de la Virgen del Prado (Inestrillas-Aguilar del Rio Alhama). y excacaviones en el Sol de la Pita 2 (Préjano) y La Llana (Aguilar del Rio Alhama).HERNÁN,J. y MORATALLA,J.J. (2014). Estudio estratigráfico y de facies del yacimiento de icnitas de dinosaurios sol de la Pita 1, en el Cretácico Inferior de la Cuenca de Cameros, (Préjano, La Rioja, España). *Boletín Gerológico y Minero*, 125, 437-454.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108..GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y*

		aplicación de nuevas tecnologías a su estudio. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
	FAM Fuenteamarga	MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. GARCIA ORTÍZ, E. (2015).*Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	VDM Valdemurillo	MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. MORATALLA,J.J., SANZ,J.L. y JIMÉNEZ,S. (1993). Nuevos hallazgos de icnitas de dinosaurios en Préjano e Inestrillas. La Rioja. *Estrato,* 5, 75-76MORATALLA,J.J., GARCÍA-MONDÉJAR,J., SANTOS,V.F., LOCKLEY,M.G., SANZ,J.L. y JIMÉNEZ,S., (1994). Sauropod trackway from the Lower Cretaceous of Spain. *Gaia,* 10, 75-83.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). *En Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*. (26), 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p..PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
	LHY Las Hoyas	MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario *y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja*. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	LMT La Mata	MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. .MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p. DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015).

		Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	SM San Martín	PÉREZ-LORENTE,F. (1993). Dinosaurios plantígrados en La Rioja. *Zubía monográfico*, 5, 181-228.CASANOVAS,M.L., EZQUERRA,R., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE, F., SANTAFÉ,J.V.y TORCIDA,F. (1995). Dos nuevos yacimientos de icnitas de dinosaurios en La Rioja y en la provincia de Soria. *Coloquios de. Paleontología,* 47, 9-23.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p. DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio.* Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
	PEÑ Peña Untura	MORATALLA,J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico Superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior*. Tesis Univ. Autónoma. Madrid. Mem. inéd. MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 pp.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p. DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio.* Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
1994	LN Las Navillas	PÉREZ-LORENTE,F. (1994). Icnitas en Enciso, Igea y Munilla. *Estrato*, 6, 94-95.CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1995). Icnitas de terópodos y saurópodos del yacimiento de Las Navillas (La Rioja. España). en *Huellas fósiles de dinosaurios de La Rioja. Nuevos yacimientos*. Coord. F. Pérez-Lorente. *Ciencias de La Tierra,* 18, 33-44.PÉREZ-LORENTE,F. (1996). Huellas de dinosaurio en La Rioja. Actividades del verano 1995. *Estrato*, 7, 119-122PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio.* Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
	CDP Cuesta del Peso	MORATALLA,J.J., SANZ,J.L., JIMÉNEZ,S. y ORTEGA,F. (1994). Restos de cocodrilo e icnitas de pterosaurios en el Cretacico Inferior de la Cuenca de Cameros. *Estrato*, 6, 90-97.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 pp.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La

		Rioja. 225 p. DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	SVA El Sobaquillo	PÉREZ-LORENTE,F. (1994). Icnitas en Enciso, Igea y Munilla. *Estrato*, 6, 94-95.CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F.y SANTAFÉ,J.V. (1997). Sauropod trackways from site El Sobaquillo (Munilla, La Rioja, Spain) indicate amble walking. *Ichnos,* 5, 101-107P PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.HERNÁN,F.J. (2018). *Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense)*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p.
1995	BAC Barranco de Acrijos	CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., ONDIVIELA,M.C., PÉREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ,J.V. y SERRANO,R. (1995).- El rastro del Barranco de Acrijos (Cornago, La Rioja. España). En *Huellas fósiles de dinosaurios de La Rioja*. Coord. F. Pérez-Lorente. *Ciencias de La Tierra*, 18, 15-16PÉREZ PÉREZ-LORENTE,F. (1996). Huellas de dinosaurio en La Rioja. Actividades del verano 1995. *Estrato*, 7, 119-122PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013)- *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015).*Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	MUA Barranco de la Muga	CARO, ,S., FUENTES,C., MEIJIDE,M. y PÉREZ-LORENTE,F. (1995). Una rastrillada nueva de ornitópodo encontrada en el Barranco de la Muga (Soria-La Rioja. España). En *Huellas fósiles de dinosaurios de La Rioja. Nuevos yacimientos*. Coord. F. Pérez-Lorente. *Ciencias de La Tierra,* 18, 25-26.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GARCIA ORTÍZ, E. (2015).*Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	3ST Soto 3	CASANOVAS,M.L., EZQUERRA,R., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F., SANTAFÉ,J.V. y TORCIDA,F. (1995). Huellas de dinosaurio en el yacimiento Soto 3 (La Rioja. España).En *Huellas fósiles de dinosaurios de La Rioja: Nuevos yacimientos*. Coord. F. Pérez-Lorente. *Ciencias de laTierra*. (18), 27-32.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.

	TR Camino a Treguajantes	CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1995). Un terópodo carnosaurio en el camino a Treguajantes (La Rioja. España). En *Huellas fósiles de dinosaurios de La Rioja. Nuevos yacimientos*. Coord. F. Pérez-Lorente. *Ciencias de LaTierra,* 18, 13-14.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p..PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
	LACA, LACB, LACC LACD La Cela	CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1995). Icnitas terópodas y saurópodas en La Cela, Muro en Cameros (La Rioja. España). en *Huellas fósiles de dinosaurios de La Rioja: Nuevos yacimientos*. Coord. F. Pérez-Lorente. *Ciencias de LaTierra,* 18, 17-24.PÉREZ-LORENTE,F. (1996). Huellas de dinosaurio de La Rioja. Actividades del verano 1995. *Estrato*, 7, 119-122.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GARCIA-ORTIZ,E. y PÉREZ-LORENTE, F. (2023). Nuevas observaciones (pìsadas y marcas de natación de dinosaurios) en el yacimiento de La Cela (Muro en Cameros, La Rioja, España). *Zubia*, 41, 83-124.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
1996	CVF Corral de Valdefuente	PÉREZ-LORENTE,F. (1996). Huellas de dinosaurio en La Rioja. Actividades del verano 1995. *Estrato*, 7, 119-122.CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1998). Ocho nuevos yacimientos de huellas de dinosaurio. *Zubía,* 16, 117-152PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.HERNÁN,F.J. (2018). *Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense)*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
	HR Hornillos	VIERA,L.I. y TORRES,J.A. (1996). Nuevos datos paleontológicos en el área de Hornillos de Cameros. *Estrato*, 7, 114-118ALVAREZ,S., ARAGÓN,E., AzOFRA,S., BARRAU,J., BENZAL,M.P., BERGER.S.J., CAMARÓN,J.M., CATALÁN,I., CODA,A., CLOMÉ,L., GALLEGO,E., GARRIDO,A., GONZALO,M., HERNÁEZ,A., DEL HOYO,P., LÓPEZ,S., LORENTE,N., MADARIGA,F.J., MARÍN,M.E., MARÍNEZ,D., MENÉNDEZ,J., MONEO,A., PÉREZ,J., RODRÍGUEZ,A., SÁENZ,V., SÁENZ,M.E., SÁENZ,M., TORRÓNTEGUI,I., YANGUAS,M. y ZORZANO,C. (2000). El yacimiento de huellas de dinosaurios de Hornillos de Cameros (La Rioja. España). *Zubía,* 18, 73-95.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p..

	ENC El Encinar	MORATALLA,J.J., SANZ,J.L. y JIMÉNEZ,S. (1996). Nuevos yacimientos en Aldeanueva de Cameros y en Trevijano. *Estrato*, 7, 111-113.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p. DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
1997	SCH Solana del Chorrón	MORATALLA,J., SANZ,J. y JIMENEZ,S. (1997). Acondicionamiento de los yacimientos paleoicnológicos riojanos. *Estrato*, 8, 98-102.MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	LVM La Vuelta de los manzanos ¿Los Colmenares?	MORATALLA,J.J., SANZ,J.L y, JIMENEZ,S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gob. De La Rioja e Iberdrola., 175 p.MORATALLA, J., SANZ,,J.L. y JIMÉNEZ, S. (2000). El yacimiento de icnitas de dinosaurios "vuelta de los manzanos". *Estrato,* 12, 130-133PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.GEOMARE (2007). Inventario y características de recursos geológico-mineros de carácter singular de La Rioja. Consejería de Turismo, Medio Ambiente y Política territorial. Gobierno de La Rioja. 225 p. DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
1998	VBB Valdebrajés abajo	CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1998). Ocho nuevos yacimientos de huellas de dinosaurio. *Zubía,* 16, 117-152PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013)-*Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015).*Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	VAE Valdecevillo Este	CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1998). Ocho nuevos yacimientos de huellas de dinosaurio. *Zubía,* 16, 117-152PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	BV Barranco Valdeño	CASANOVAS,M.L., FERNÁNDEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F. y SANTAFÉ,J.V. (1998). Ocho nuevos yacimientos de huellas de dinosaurio. *Zubía,* 16, 117-152PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108..GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y*

		aplicación de nuevas tecnologías a su estudio. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p..HERNÁN,F.J. (2018). Estratigrafía y sedimentología *de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense)*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
1999	LL Las Losas	BLANCO,M.I., CARO,S., LÓPEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F., REQUETA,E. y ROMERO,.M. (1999). The Las Losas paleoichnological site. IV *European worksh. vert. paleont. (Abstr),* 26.PÉREZ-LORENTE,F. (1998). Trabajos de restauración, mantenimiento y limpieza en los yacimientos de la Era del Peladillo 5, La Virgen del Campo y Las Losas. *Estrato,* 10, 85-90.BLANCO,M.I., CARO,S., PÉREZ-LORENTE,F., REQUETA,E. y ROMERO,.M. (2000).El yacimiento de icnitas de dinosaurio del cretácico inferior de Las Losas (Enciso, La Rioja. España). *Zubía,* 18, 97-138.PÉREZ-LORENTE,F. (2000). Restauración y mantenimiento en los yacimientos de la Era del Peladillo 1 y 5 (Igea), La Virgen del Campo y Las Losas (Enciso). Prospección en la Escurquilla y camino de Hornillos a Larriba. Limpieza y estudio del yacimiento del Contadero (Torremuña). *Estrato,* 11, 98-102.SARJEANT,W.A.S, ROMERO-MOLINA,M.M., LÓPEZ,A., PÉREZ-LORENTE,F. y REQUETA,E. (2002). Algunas implicaciones de la orientación y características de las huellas terópodas digitígradas, semiplantígradas irregulares y con marcas de uña del yacimiento de Las Losas (La Rioja. España). *Congreso internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*, Pérez-Lorente,F. coord. *Resúmenes*. p. 63.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.ROMERO-MOLINA,M.M., SARJEANT,W.A.S., PÉREZ-LORENTE,F., LÓPEZ,A. y REQUETA,E. (2003). Orientation and characteristics of theropod trackways from the Las Losas Palaeoichnological site (La Rioja, Spain). *Ichnos,* 10, 241-254DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.HERNÁN,F.J. (2018). *Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense*). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
2000	LBG La Barguilla	PÉREZ-LORENTE,F. (2000). Restauración y catalogación de nuevos yacimientos durante la campaña del año 2000. *Estrato*, 12, 125-129.PÉREZ-LORENTE,F. (2001). Campaña 2001. Actividades sobre yacimientos de icnitas. *Estrato,* 13, 134-138PÉREZ-LORENTE,F. (2002). Aportaciones de los yacimientos de La Barguilla, Santisol y Santa Juliana (Hornillos de Cameros, La Rioja. España). *Congreso internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*, Pérez-Lorente,F. coord. *Resúmenes*. p. 43.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). Aportaciones de los yacimientos de La Barguilla, Santisol y Santa Juliana (Hornillos de Cameros, La Rioja. España)En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra,* 26, 161-194.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
	CT El Contadero	PÉREZ-LORENTE,F. (2000). Restauración y catalogación de nuevos yacimientos durante la campaña del año 2000. *Estrato*, 12, 125-129PÉREZ-LORENTE,F. (2000). Restauración y mantenimiento en los yacimientos de la Era del Peladillo 1 y 5 (Igea), La Virgen del Campo y Las Losas (Enciso). Prospección en la Escurquilla y

		camino de Hornillos a Larriba. Limpieza y estudio del yacimiento del Contadero (Torremuña). *Estrato,* 11, 98-102.PEREZ-LORENTE,F., ROMERO-MOLINA,M.M. y PEREDA,J.C. (2000). Icnitas ornitópodas de El Contadero (Torremuña, La Rioja, España). *Tomo homenaje a J. L. Fernández Sevilla y M. Balmaseda Aróspide*.. IER. 17-28.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013)- *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015).*Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
	STS Santisol	PÉREZ-LORENTE,F. (2000). Restauración y catalogación de nuevos yacimientos durante la campaña del año 2000. *Estrato*, 12, 125-129PÉREZ-LORENTE,F. (2001). Campaña 2001. Actividades sobre yacimientos de icnitas. *Estrato,* 13, 134-138PÉREZ-LORENTE,F. (2002). Aportaciones de los yacimientos de La Barguilla, Santisol y Santa Juliana (Hornillos de Cameros, La Rioja. España). *Congreso internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*, Pérez-Lorente,F. coord. *Resúmenes*. p. 43.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). Aportaciones de los yacimientos de La Barguilla, Santisol y Santa Juliana (Hornillos de Cameros, La Rioja. España)En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra,* 26, 161-194.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013)- *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015).*Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.ESPERANTE, R. y NICK,K.E. (2024). Theropod swim traces in the Santisol tracksite (Lower Cretaceous), Cameros Basin, La Rioja. Spain. *Spanish Journal of Paleontology*, 39,https://doi.org/10.7203/sjp.29023
	SJA Santa Juliana	PÉREZ-LORENTE,F. (2000). Restauración y catalogación de nuevos yacimientos durante la campaña del año 2000. *Estrato*, 12, 125-129PÉREZ-LORENTE,F. (2000). Restauración y mantenimiento en los yacimientos de la Era del Peladillo 1 y 5 (Igea), La Virgen del Campo y Las Losas (Enciso). Prospección en la Escurquilla y camino de Hornillos a Larriba. Limpieza y estudio del yacimiento del Contadero (Torremuña). *Estrato,* 11, 98-102.PÉREZ-LORENTE,F. (2002). Aportaciones de los yacimientos de La Barguilla, Santisol y Santa Juliana (Hornillos de Cameros, La Rioja. España). *Congreso internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*, Pérez-Lorente,F. coord. *Resúmenes*. p. 43.PÉREZ-LORENTE,F. (2003). Aportaciones de los yacimientos de La Barguilla, Santisol y Santa Juliana (Hornillos de Cameros, La Rioja. España)En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra,* 26, 161-194.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013)- *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015).*Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p..
	IL La Ilaga	PÉREZ-LORENTE,F. (2000). Restauración y catalogación de nuevos yacimientos durante la campaña del año 2000. *Estrato*, 12, 125-129.HERNÁNDEZ-MEDRANO,N. y PÉREZ-LORENTE,F. (2002). Un nuevo yacimiento de icnitas. La Ilaga (Terroba, La Rioja. España). Suelo flexible y rastrilladas paralelas. *Congreso internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*, Pérez-Lorente,F. coord. *Resúmenes*, p. 27.HERNÁNDEZ-MEDRANO,N. y PÉREZ-LORENTE,F. (2003). Un nuevo yacimiento de icnitas. La Ilaga (Terroba, La Rioja. España). Suelo flexible y rastrilladas paralelas. En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-

		Lorente coord. *Ciencias de la Tierra,* 26, 195-214PÉREZ-LORENTE,F. (2003). En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. *Ciencias de la Tierra*, 26, 49-108..DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	LP La Pellejera	PÉREZ-LORENTE,F. (2000). Restauración y catalogación de nuevos yacimientos durante la campaña del año 2000. *Estrato*, 12, 125-129.REQUETA,L.E., HERNÁNDEZ MEDRANO,N. y PÉREZ-LORENTE,F. (2006-7). La Pellejera: Descripción y aportaciones. Heterocronía y variabilidad de un yacimientos con huellas de dinosaurio de La Rioja (España). *Zubía monográfico*, 18-19, 21-114HERNÁNDEZ MEDRANO,N., REQUETA,E. y PÉREZ-LORENTE,F. (2006). La Pellejera, ejemplo de nuevos yacimientos icníticos en Cameros (La Rioja-Soria. España) Actas *III Jornadas internacionales. Paleontología de dinosaurios y su entorno* (2004). 235-252.PÉREZ-LORENTE,F., DÍAZ-MARTÍNEZ,I., HERNÁNDEZ-MEDRANO,N. y REQUETA,L.E. (2009). Heterocronía de huellas de dinosaurio. La Pellejera (Cretácico Inferior. Cuenca de Cameros. La Rioja. España). *Reunión anual de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina. Resúmenes*, 63-64,4.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana Univerity Press.363 pp.
2001	VSP San Prudencio	CARO,S., PÉREZ-LORENTE,F. y REQUETA,E. (2001). Estudio y restauración de yacimientos paleoicnológicos en Villoslada de Cameros (La Rioja. España). *Geogaceta*, 30, 27-30. PÉREZ-LORENTE,F. (2001). Campaña 2001. Actividades sobre yacimientos de icnitas. *Estrato,* 13, 134-138DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	VRM Río Maguillo	CARO,S., PÉREZ-LORENTE,F. y REQUETA,E. (2001). Estudio y restauración de yacimientos paleoicnológicos en Villoslada de Cameros (La Rioja. España). *Geogaceta*, 30, 27-30. PÉREZ-LORENTE,F. (2001). Campaña 2001. Actividades sobre yacimientos de icnitas. *Estrato,* 13, 134-138DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	VLM La moga	CARO,S., PÉREZ-LORENTE,F. y REQUETA,E. (2001). Estudio y restauración de yacimientos paleoicnológicos en Villoslada de Cameros (La Rioja. España). *Geogaceta*, 30, 27-30. PÉREZ-LORENTE,F. (2001). Campaña 2001. Actividades sobre yacimientos de icnitas. *Estrato,* 13, 134-138DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
2005	BVG Barranco de	JIMÉNEZ VELA, A. y PÉREZ-LORENTE,F. (2005). A new great dinosaur footprint site: Barranco de Valdegutiérrez (La Rioja. Spain). International symposium on dinosaurs and other vertebrates palaeoichnology. *(Abstracts*

	Valdegutiérrez	*book*). p.37PEREZ-LORENTE,F. y JIMÉNEZ,A. (2006-7). Barranco de Valdegutiérrez: un nuevo gran yacimiento de huellas de dinosaurio en La Rioja (España). *Zubía monográfico*, 18-19, 9-20.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
2007	MIV Mina Victoria	ANSORENA,P., DÍAZ-MARTÍNEZ,I. y PÉREZ-LORENTE,F. (2008). Mina Victoria (Navajún) y Valdeperillo (Cornago) Nuevos yacimientos de icnitas de dinosaurio en el grupo de Urbión (Cuenca de Cameros. La Rioja. España). *Zubía*, 25-26, 75-96PÉREZ-LORENTE, F. (2011). Dinosaur footprints of Enciso and Cornago, and pyrites from Navajún (Spain) En History on reseach in mineraal resources. Ortiz, J.E., Puche, O., Rábano, I., Mazadiego, L.F., eds. *Cuadernos del Museo Geominero*, 13, 363-368DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
	VLP Valdeperillo	ANSORENA,P., DÍAZ-MARTÍNEZ,I. y PÉREZ-LORENTE,F. (2007). Mina Victoria (Navajún) y Valdeperillo (Cornago) Nuevos yacimientos de icnitas de dinosaurio en el grupo de Urbión (Cuenca de Cameros. La Rioja. España). *Zubía*, 25-26, 75-96DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
	LCH Los Chopos	DIAZ-MARTÍNEZ,I., GARCÍA-ORTIZ DE LANDALUCE,E., IBISATE,R. y PÉREZ-LORENTE,F. (2007). Nuevas aportaciones al registro paleoicnológico en Cabezón de Cameros (La Rioja. España). *Geogaceta*, 42, 87-90.DÍAZ-MARTÍNEZ, I. y PÉREZ-LORENTE, F. (2007). Estudio de la variabilidad en las huellas de dinosaurio. Un ejemplo real; yacimiento de los Chopos (Cabezón de Cameros, La Rioja, España*). IV Jornadas Internacionales sobre Dinosaurios y su Entorno*. Salas de los Infantes, Burgos, 57-58.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
	CCM Cabezón de Cameros	DIAZ-MARTÍNEZ,I., GARCÍA-ORTIZ DE LANDALUCE,E., IBISATE,R. y PÉREZ-LORENTE,F. (2007). Nuevas aportaciones al registro paleoicnológico en Cabezón de Cameros (La Rioja. España). *Geogaceta*, 42, 87-90.DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.

2011	PRE La Presa de Enciso	MELERO, M. y PÉREZ-LORENTE, F. (2011). Huellas en las obras. Reconociemiento y estudio de huellas fósiles de dinosaurio en la presa de Enciso (La Rioja. España) *Zubia*, 29, 31-60DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.PÉREZ-LORENTE,F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana University Press.363 pp.
2012	LPI Los Piojos	JIMÉNEZ HERNÁNDEZ,N., MARTÍNEZ LAFUENTE, E., DIAZ-MARTÍNEZ,I. y PEREZ-LORENTE,F. (2012). Icnitas terópodas muy grandes en el Grupo de Enciso. Yacimiento de los Piojos (Igea, La Rioja. Espsña). *Zubia*, 30, 29-13DIAZ-MARTÍNEZ,I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros. Cretácico Inferior). Icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Tesis doctoral Universidad de La Rioja 632 pp + anexos 253 p.GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
2013	RSC Las Riscas	PÉREZ-LORENTE, F. (2013). Las huellas de dinosaurio más modernas de Enciso (La Rioja, España). Yacimiento de Las Riscas. *Zubia*, 31, 211-222Garcia Ortíz, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 pp.
	LRU Las Ruedas	DIAZ-MARTÍNEZ.I., GARCÍA ORTIZ, E. y PEREZ-LORENTE, F. (2013). Un nuevo yacimiento con icnitas de dinosaurio en el Grupo de Urbión (Cuenca de Cameros, España) En *VI Jornadas Internacionales sobre paleontología de dinosaurios y su entorno*. Salas de los Infantes. Burgos. *Resúmenes,* 61-62DIAZ-MARTÍNEZ,I., GARCIA-ORTIZ,E. y PÉREZ-LORENTE,F. (2015). A new dinosaur tracksite with small footprints in the Urbion Group (Cameros Basin, Lower Cretaceous, La Rioja. Spain) *Journal of Iberian Geology*, 41,167-175. http://dx.doi.org/10.5209/rev_JIGE.2015.v41.n1.48661GARCIA ORTÍZ, E. (2015). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como resurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral Universidad de León. 396 p.
2017	BLN Barranco de La Nava	ANSORENA, P., SESMA, R., TORICES, A., REQUETA E, PEREDA, J.C., FÉRNÁNDEZ ORTEGA, A. y PÉREZ-LORENTE, F. (2017). Dos nuevos yacimientos con huellas de dinosaurio en la transición Jurásico-Cretácico entre los grupos de Tera y Oncala. Cuenca de Cameros Oriental. La Rioja (España). *Zubía*, 35, 13-26.
	PERI Perosancio Inferior	HERNÁN,F.J. (2018). *Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense)*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
	LLC Llano del Cojo	HERNÁN,F.J. (2018). *Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense)*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
	TOV Tomillar-Valdecuévanos	HERNÁN,F.J. (2018). *Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense)*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
	LTM La Torre de Munilla	HERNÁN,F.J. (2018). *Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense)*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
	LPS La Pasadilla	HERNÁN,F.J. (2018). *Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense)*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
	END Los Endos	HERNÁN,F.J. (2018). *Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense)*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p

	UPL Umbria Pelilla	HERNÁN,F.J. (2018). *Estratigrafía y sedimentología de las formaciones con icnitas de dinosaurios del Grupo Enciso (Cameros, La Rioja, Aptiense).* Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid , 490 p
2022	LH Los Hundidos	CISNEROS,B., COLINA,A., FERNÁNDEZ ORTEGA,, A., HERRERO GASCÓN, J., PEREDA,J.C., PEREZ.LORENTE,F. y SESMA,R. (2022). Los Hundidos y Barranco de la Nava 2. Dos nuevos yacimientos con huellas de dinosaurio en el término de Navajún (La Rioja, España). *Zubia,* 40, 101-118.
	2BLN Basrranco de la Nava 2	CISNEROS,B., COLINA,A., FERNÁNDEZ ORTEGA,, A., HERRERO GASCÓN, J., PEREDA,J.C., PEREZ.LORENTE,F. y SESMA,R. (2022). Los Hundidos y Barranco de la Nava 2. Dos nuevos yacimientos con huellas de dinosaurio en el término de Navajún (La Rioja, España). *Zubia,* 40, 101-118.
	CRN La Coronilla	OCHOA, M.J., TORICES,A., FERRER,M., VALLE,J.M., SAN JUAN, J.R., OCHOA,R., COLINA,A., FERNÁNDEZ ORTEGA,A., PEREDA,J.C. y PÉREZ-LORENTE,F. (2022). La Coronilla, un nuevo yacimiento con huellas de dinosaurio (Enciso, La Rioja, España). Interpretación y problemática de conservación. *Zubia,* 40, 77-100
	CDZ Corrales de Zorraquín	REQUETA, E., COLINA, A., FERNÁNDEZ ORTEGA,A., PEREDA,C. y PEREZ-LORENTE,F. (2022). Huellas saurópodas colosales en el Cretácico Inferior de la Cuenca de Cameros (Soto en Cameros, La Rioja) *Zubia,* 40, 59-76
2023	LPA Peñas Amarillas	REOLID,J., RUBIO-NIETO, J., TORICES, A. y PÉREZ-LORENTE, F. (2023). A palaeoenvironmental and palaeroichnological analysis of las Peñas Amarillas section (Cretaceous, Enciso, La Rioja.). XXXVIII J05nadas de la Sociedad Española de Paleontología. *Libro de resúmenes. Palaeontological publicarions,* 5, 196.
2024	HRC Barranco de Valera	
	MDA Mirador de los Almendros	

Publicación	año	cantidad
Alkaid	2011	1
Almadar	1999	1
Boletín Geológico Minero..	2014	1
Boletin Real Sociedad Española de Paleontología	1988	1
Cidaris	2010	2
Ciencias de la Tierra	1988, 1989, 1995, 1996, 2001, 2003, 2007	1, 1, 8, 2, 1, 7, 1
Coloquios Paleontología	1993, 1995	1, 1
Cretaceous Reschearch	1997, 2016, 2020, 2023	1, 1, 1, 1
Cuadernos del Museo Geominero	2011, 2013	1, 2
DinoPress	2002	1
Dinosaurios y su entorno	2006, 2008, 2009	1, 1, 1
Enseñanza de las Ciencias de la Tierra	1996	1
Estrato	1989, 1990, 1992, 1993, 1994, 1996, 1997, 1998, 1999 2000, 2001, 2002	1, 2, 2, 2, 1, 3, 3, 3, 2, 4, 2, 1
Estudios geológicos	1985, 1988,1996, 2008	1, 1, 1, 1
Gaia	1994	1
Geo-Temas	2022	1
Geobios	1988, 1996, 2009	1, 1, 1
Geogaceta	1990, 2001, 2007	1, 4, 1
Geoheritage	2016	1
Geology	2007	1
Geophysical Reschearch	2008	1
Historical Biology	2023	1
Ichnos	1994, 1997, 2007	1, 1, 2
Investigación y Ciencia	1995, 2010	1, 1
Journal of Iberian Geology	2014, 2015, 2017, 2020	1, 1, 1, 1
Journal of Vertebrate Paleontology	1992, 2002, 2007, 2009	1, 1, 1, 1
Munibe	1979, 1982, 1984, 1994, 1995	1, 1, 1, 1, 1
Museo Ciencias Naturales	1990	1

Tabla 2.. Algunas actividades científicas (publicaciones, reuniones, tesis y congresos) con los dinosaurios de La Rioja, relacionadas. por años

Nature	2022	1
Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology	2010	1
Palaeontologia electrónica	2017, 2019	1, 1
Paleontologia i evolució	1985	1
Palaeontologia nova	2008	1
Palaeontological publications	2023	4
PLoS ONE	2015	1
Proyectar La Rioja	2000	1
Paleolusitania	2009	1
Revista Española de Paleontología	1991, 1992, 1997, 2009	1, 2, 1, 1
Revue de Paleobiologie	1993	1
Seminario de Paleontología	1999	1
Spanish Journal of Paleont	2017, 2024	1, 1
Studia Geologica Salmanticensa	1988	1
Temas Geológico Mineros	1999	1
Tierra y Tecnología	1995, 2005	1, 2
Zoological Journal Linnean Society	2024	1
Zubia	1986, 1989, 1990, 1991, 1992, 1993, 1995, 1996, 1997, 1998, 2000, 2001, 2008, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2017, 2018, 2019, 2022, 2023, 2024	1, 1, 2, 2, 3, 1, 2, 1, 3, 2, 2, 4, 1, 1. 2, 1, 2, 2, 1, 1, 1, 3, 1, 5
Zubia monográfico	1993, 2002, 2006-7, 2019	4, 1, 3, 1
Libros y publicaciones en libros; títulos y años		
Huellas de dinosaurio en Enciso		1979
Pisadas fósiles de dinosaurios. Algunos ejemplos de Enciso		1986
Yacimientos paleontológicos de La Rioja. Huellas de dinosaurio		1988
Dinosaurios en La Rioja. Guía de yacimientos paleoicnológicos		1997
Enciclopedia of dinosaurs		1997. 1
Storia Naturale d'Europa		1999, 1
Dinosaurios, los señores del pasado		2000, 6
Patrimonio geológico y gestión		2000, 1
La Rioja tierra abierta		2000, 1
Fernandez Sevilla y Balmaseda Aróspegui		2000, 1

Paleoicnología. Los dinosaurios y sus huellas en La Rioja	2001
Resumenes congreso 2002	2002, 8
La Rioja: construcción y desarrollo de una comunidad aut,	2002, 1
Paleoichnological outcrops in La Rioja.(Dinosaur tracks)	2002
Dinosaurios y otros reptiles mesozóicos en España	2003
Homenaje a Emiliano Jiménez. Museo Nac. Arqueología	2004, 1
Huellas que perduran	2006, 3
Rutas por museos	2006, 1
Inventario Español de Lugares de Interés Geológico	2007, 1
Inventario y características de recursos geomineros en La Rioja	2007
Spanish continental framewoek and geosites	2009, 1
La paleontología en los museos	2010, 1
La Rioja de los dinosaurios. Un ecosistema de hace 120 millones de años	2013
Dinosaur tracks and other fossil footprints of Europa	2015
Tesis doctorado. Moratalla, 1993 Tesis licenciatura, Hernán Martínez, 1994 Tesis de licenciatura de López Pérez 2000 Tesis doctorado Díaz Martínez, 2013 Tesis doctorado Garcia Ortiz 2015 Tesis de doctorado, Hernán Martínez, 2018 Tesis doctorado, Navarro Lorbés, 2023	
Aportaciones en congresos y reuniones científicas fuera de La Rioja	
First international sympoisum on dinosaur tracks and traces 1986 Second Symposium Georges Cuvier, 1992 IV European workshop on vertebrate paleontology, 1999 Geological and Palaeontological Heritage of Central and Eastern Europe, 1999 Dinosaurs in the Mediterranean. 1999 Cuestiones de Biología. Aportaciones riojanas 1999 IV Sesión Científica de la Sociedad de Patrimonio Geológico y Minero, 1944 Quarry Laboratory Monument international congress, 2000 Jornadas internacionales sobre paleontología de dinosaurios y su entorno, 2000 Palaeontological associationa annual meeting, 2004 International symposium on dinosaurs and other vertebrates paleoichnology, 2005	

5th meeting of the European Associación of vertebrate paleoichnology, 2007
IV Jornadas internacionales sobre paleontologia de dinosaurios y su entorno. 2007
New pwespectives on vertebrate evolution and rsrly Cretaceous ecosystems2009
Mesozoic terrestrial ecosystems and biota, 2009
Comunicaciones de la reunión amual de la Asociación Paleontológica Argentina. 2009
XI Jornadas aragonesas de Paleontología, 2010
V Jornadas internacionales sobre paleontologia de dinosaurios y su entorno. 2010
3eme rencontre sur la valorisation et conservation du pátrimoine paleontologique, 2010
Dinosaur track symposium 2011
10th annual meeting of the european association of vertebrate palaeontologists, 2012
VI Jornadas internacionales sobre paleontologia de dinosaurios y su entorno. 2013
First international congress on vertebrate palaeoichnologu, 2015
VII Jornadas internacionales sobre paleontologia de dinosaurios y su entorno. 2016
Reunión de la Sociedad Española de Paleontología, 2018
del XVI Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología
European Association of Vertebrate Paleontologists, 2018
XIV Reunión de la Comisión de Patrimonio Geológico, 2022
Aportaciones en congresos y reuniones científicas realizadas en La Rioja
Aportaciones en congresos y reuniones científicas realizadas en La Rioja
III Coloquio de Estratigrafía y Paleobiología del Jurásico de España. 1988
IX Simposio sobre la Enseñanza de las Ciencias de La Tierra 1996
III Reunión Nacional de la Comisión de Patrimonio Geológico 1997
Congreso internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España 2002
Encuentro de Jóvenes investigadores en Paleontología, 2010
XXXVIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología 2023
X Encuentro de Jovenes investigadores en Paleontología, 2012
XXI Encuentro de Jovenes Investigadores en Paleontología, 2023
XXII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología 2024

6.1. ÉPOCA DE DESCUBRIMIENTOS Y EQUIPOS DE TRABAJO

Los yacimientos mencionados hasta 1979, eran aquellos muy conocidos por la gente de los pueblos. En su "descubrimiento científico" fueron fundamentales las aportaciones de los maestros de las escuelas de algunos de estos pueblos. Dichos yacimientos están en lugares próximos a caminos muy transitados o a poblaciones y tienen las huellas muy bien marcadas. Así se desprende de las primeras intervenciones de investigadores del Museo de Paleontología de Sabadell, localizadas en el camino entre Ambas Aguas y

Enciso que pasaba por el Barranco del Chusco (yacimiento de La Cuesta de Andorra) y el valle del río Vacirbe (yacimientos de Navalsaz, El Villar-Poyales y Barranco de Valdecevillo).

Una vez establecidos los dos primeros equipos de trabajo que vamos a llamar "de la Diputación Provincial" (Blaschke, Brancas y Martínez) y de la Sociedad de Ciencias Aranzadi (Aguirrezabala, Torres y Viera), sus componentes iban recibiendo más noticias de habitantes de la región o veraneantes que les comunicaban los puntos en los que habían visto huellas o suponían que las eran. Los nombres de los descubridores suelen figurar en muchas de las publicaciones. Aparte de los dos equipos anteriores, Ángel Gracia, maestro de escuela de Igea, inculcó entre sus alumnos la inquietud por el conocimiento sobre fósiles entre los que ocuparon un lugar destacado las huellas de dinosaurio. En esta fase hay que incluir los yacimientos de La Canal y San Vicente en Munilla (Sociedad de Ciencias Aranzadi, desde aquí SCA), La Torre, Las Navas y La Cañada en Igea (escuelas de Igea y SCA), Totico, Barranco de la Sierra del Palo, Del Río y La Virgen del Campo (Diputación Provincial).

En el año 1979 al equipo de la Diputación Provincial se suma el del Colegio Universitario de La Rioja y el del Museo de Sabadell; a este equipo lo llamamos CUR, que son las siglas de Colegio Universitario de La Rioja. A partir de ese momento, adquiere mayor consideración la importancia científica de los yacimientos y se inicia la campaña de valoración de los mismos. La información recibida por ambos equipos (SCA y CUR) es notoria y se comienza con la excavación, limpieza y sistematización de los datos. Entre 1979 y 1982 se publican los resultados de las campañas de SCA en la revista Munibe (yacimientos de La Canal y San Vicente).

En el año 1984 se incorpora un nuevo grupo cuyos componentes están relacionados con la compañía eléctrica Iberdrola y con la Universidad Autónoma de Madrid (UAM-IBER), El grupo inicia su trabajo en el yacimiento de Los Cayos, en la localidad de Cornago.

Entre 1984 y 1988 los tres grupos iniciales publican resultados sobre los yacimientos de:

-San Vicente y La Canal (Munilla), Santa Ana, El Villar, Las Navas, La Torre, Fonsarracin, y Barranco de Valdebrajes (SAC);

- Los Cayos y Las Hoyas (UAM-IBER);
- La Senoba, Barranco de Valdecevillo y La Virgen del Campo (CUR).
- y se presenta una comunicación en un congreso internacional (UAM-IBER).

En el año 2018 despega el grupo Garras, formado por personal especializado del Centro Paleontológico de Igea, asociado con las universidades de La Rioja, del País Vasco, de Cantabria, Complutense de Madrid y con SCA. Este grupo, que trabaja fundamentalmente sobre restos óseos de dinosaurios, también dedica parte de su actividad a las huellas de dinosaurio.

Los grupos de trabajo desarrollan actividades relacionadas con las huellas de dinosaurio de La Rioja, de las que citamos:

- la colaboración con los grupos escolares de Igea y algunos de sus maestros (SCA);
- la formación de grupos de trabajo con voluntarios de la zona y de la Universidad Autónoma de Madrid (UAM-IBER);

- la formación de grupos de trabajo (campos de trabajo, cursos de Paleoicnología de dinosaurios) y ciclos anuales de conferencias (CUR).

Gracias a estos grupos de trabajo y sus relaciones, a partir de 1989 visitan La Rioja profesionales españoles y de muchísimos otros países, expertos en dinosaurios, paleoicnología, espacios naturales, protección y restauración de yacimientos y de materiales pétreos, patrimonio natural y patrimonio cultural. Estas visitas aportan sus criterios y su conocimiento fundamentalmente dirigido al bien que tratamos: las huellas de dinosaurios.

6.2. LAS PUBLICACIONES CIENTÍFICAS

Hemos escrito antes que las primeras publicaciones científicas se escribieron en 1971 y 1974 por dos investigadores del Instituto de Paleontología de Sabadell en la revista Acta Geológica Hispánica (Casanovas y Santafé, 1971, 1974). A partir de 1984 los equipos de trabajo (que han recogido y comprobado la información que reciben de yacimientos nuevos de la gente de los pueblos y de sus visitantes) empiezan a publicar resultados. El número de publicaciones va aumentando de manera que entre 1971-1982 solo hubo cinco publicaciones y en el periodo 1984-1986 siete. Los equipos de trabajo también hacen prospección de manera que el número de yacimientos publicados y el de las huellas catalogadas va aumentando. Sin embargo, el ritmo no es constante ni a nivel de descubrimientos ni en cuanto a publicaciones.

Las razones son:

- en cada campaña anual se pueden trabajar muchos yacimientos pequeños o solo en alguno de los grandes. En un solo yacimiento grande se invierten varios años, en ocasiones más de diez,
- el número de huellas no depende de la extensión de los afloramientos sino de la densidad de huellas y hay campañas en las que se limpian yacimientos grandes con pocas huellas o a la inversa,
- la dificultad de la labor, con más o menos derrubios, con accesos más o menos difíciles,
- de las posibilidades de publicación, revistas, congresos.

Por otro lado, hay cierto desfase y no coinciden las cifras de:

- el número de yacimientos conocidos,
- el número de huellas descubiertas,
- el número de publicaciones.

Algunas de las posibles explicaciones para este hecho son:

- no existe un consenso entre los diferentes equipos sobre el concepto de "yacimiento" (García-Ortiz, 2016), por lo que en cada recuento algunos equipos incluyen y otros, excluyen, afloramientos según criterios de concepto,
- cada equipo disponía de información propia a la hora de elaborar estos recuentos que no tenía por qué estar publicada y, por lo tanto, no tenía forma de conocerse por parte del resto de equipos de investigación,

- huellas descubiertas no es sinónimo de huellas estudiadas y, hasta que no existe un estudio con información cartográfica del yacimiento, no se puede asegurar el número total de huellas del yacimiento,
- hay yacimientos cuya superficie es muy superior a la superficie expuesta y/o excavada, por lo que su potencial fosilífero sólo se conoce gracias a estimaciones,
- el perfil de publicaciones ha ido evolucionando a lo largo del tiempo, siendo algunas de las publicaciones de ámbito local y otras internacionales, disponibles muchas de ellas en servidores digitales y otras sólo en la hemeroteca.

El número medio de publicaciones por año, contando las presentaciones en congresos, artículos en revistas y libros, y libros completos, entre 1989 y 2023 es de 6'5. En total se contabilizan 253. Una de las causas que ha favorecido que se alcance este número han sido las facilidades de publicación en el Instituto de Estudios Riojanos y Dirección General de Cultura del Gobierno de La Rioja, y de la Sociedad de Ciencias Aranzadi (Munibe). Diversas consejerías del gobierno han subvencionado algunos libros y publicaciones (Estrato) y revistas periódicas (Zubía) o no periódicas (Zubía monográfico y Ciencias de la Tierra) del Instituto de Estudios Riojanos. El tamaño de los planos de los yacimientos, y el interés aparentemente local del contenido de los trabajos hubiera hecho imposible su publicación en otros medios. El interés del consejo de redacción de estas revistas y del editor (Instituto de Estudios Riojanos y Consejería de Cultura del Gobierno de La Rioja) ha permitido disponer de datos relativos a las novedades y a la evolución de las labores de campo (Estrato) y al detalle de datos sobre un gran número de huellas (Zubía, Zubía Monográfico y Ciencias de La Tierra), actualmente empleados en estudios internacionales. Si contásemos los trabajos en los que se citan los yacimientos de La Rioja publicados en las revistas mencionadas, su número estaría disparado.

Respecto a la relación entre los equipos de trabajo y las publicaciones, podemos decir que comenzaron con números aislados de trabajos hechos por grupos que no se han dedicado exclusivamente a la investigación sobre paleontología en la Cuenca de Cameros. Instituto de Sabadell y Sociedad de Ciencias Aranzadi (SCA), además del trabajo aislado de Brancas *et al*. (1979). En 1984 comienza a publicar el equipo UA-IBER, y en 1989 el CUR. Son equipos que dedican todo su tiempo a la investigación sobre icnitas. Se diversifican los trabajos porque no solo son descriptivos, sino que incluyen en sus objetivos el comportamiento de los dinosaurios, la interacción entre el medio y los icnopoyetas, la conservación de los yacimientos y su estatus patrimonial. A partir de 1979 comenzaron las actividades universitarias de cursos de verano, campos de trabajo y ciclos de conferencias que se prolongaron hasta el año 2011. En este año desaparece la Fundación Patrimonio Paleontológico y las actividades de verano universitarias y de la Dirección de Juventud del Gobierno de La Rioja. La Universidad Complutense de Madrid, el Centro de Interpretación Paleontológica de Igea y el Ayuntamiento de Enciso siguen con la actividad paleontológica pero dedicada fundamentalmente a conservación de yacimientos y excavación de restos directos de dinosaurios.

Si se examinan el número de publicaciones por años (Figura 8), se destacan tres picos en esa época de mayor producción, lo que en parte se debe a que se publican al mismo tiempo algunos trabajos elaborados previamente que se han agrupado en algunas ediciones.

Hay varios años en los que los trabajos publicados superan los 10: 18 en 1995; 11 en 1997; 19 en el 2000; 15 en el 2002 11 en el 2003; y 12 en el 2009.

- En 1995 solo en la revista Ciencias de La Tierra se publicaron 8 artículos;
- En 1997 en Zubía solamente se publicó un artículo. Destaca la diversificación de los artículos y de los contenidos de las publicaciones hechas ya este año;
- En 2000, se describieron nuevos yacimientos, varios capítulos de libro y trabajos de conservación, restauración y valor patrimonial de las icnitas y sus yacimientos.
- En 2002 se celebró un congreso en Logroño sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España, en el cual se publicaron ocho resúmenes relativos a los dinosaurios y La Rioja. En 2003 aparecieron desarrollados en artículos siete comunicaciones referidas a La Rioja presentadas en el congreso mencionado y publicadas en Ciencias de la Tierra.
- En 2009 destaca en las publicaciones la tendencia hacia la difusión de los avances a través de congresos y de reuniones científicas, más exigida a los investigadores jóvenes que van formando grupos más amplios y pertenecientes a centros de investigación a veces muy alejados.

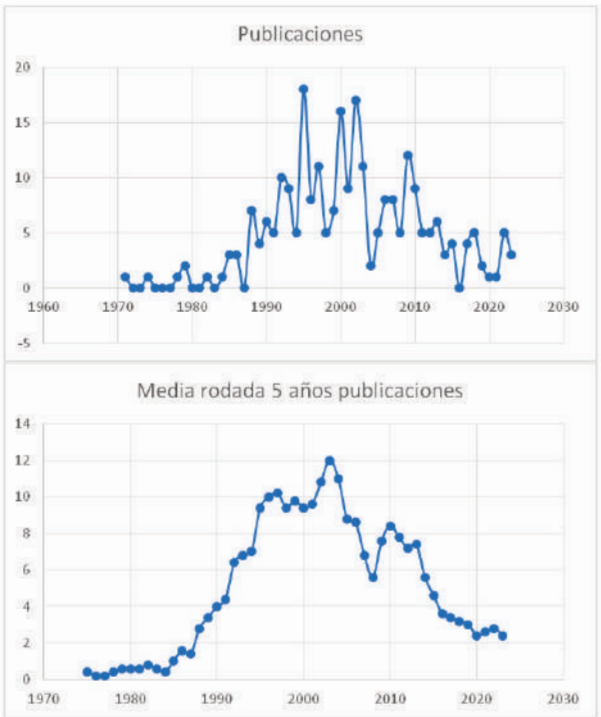


Figura 8. Arriba, número de publicaciones sobre yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja por años desde el inicio de las publicaciones sobre este tema en 1971, hasta la actualidad. Abajo, media rodada en la que se aprecia el inicio del crecimiento en 1984 y el comienzo del decaimiento en 2016.

El mayor número de trabajos sobre huellas riojanas lo ha publicado la revista Zubía (y Zubía monográfico) con 49 artículos; le siguen Estrato con 26 y Ciencias de la Tierra recoge 21 trabajos. Con 5 trabajos se encuentra Munibe y con cuatro artículos hemos contabilizado Estudios Geológicos, Journal of Iberian Geology, Journal of Vertebrate Palaeontology y la Revista Española de Paleontología. El resto de los trabajos se encuentran distribuidos entre un grupo variopinto de publicaciones. Hay que destacar que la revista Munibe tiene otros artículos sobre dinosaurios y otros fósiles de la Cuenca de Cameros de la provincia de Soria. Las revistas Zubía y Ciencias de La Tierra, editadas por el Instituto de Estudios Riojanos, suman 47 artículos sobre icnitas riojanas, pero además contienen trabajos sobre temas relacionados con investigación sobre dinosaurios, escritas por especialistas de todo el mundo.

Las publicaciones y las comunicaciones en los congresos son una de las muestras de las actividades científicas, de conservación y de divulgación realizadas alrededor de los restos indirectos y directos de dinosaurios. Pero, además, dentro del campo científico, la actividad investigadora tiene su máxima expresión en la

realización de tesis universitarias. La primera de estas tesis se defendió como tesis de licenciatura en la Universidad Autónoma de Madrid en el año 1987 (Moratalla, 1987). El mismo autor defendió su tesis doctoral en la misma universidad en 1993 (Moratalla, 1993). En el año 2000 se defendió una tesis de licenciatura en la Universidad de Granada (Antonio López, 2001. memoria inédita) y recientemente son tres las tesis doctorales sobre los yacimientos riojanos, dos en la Universidad de La Rioja (Díaz-Martínez, 2013; y Navarro Lorbés, 2023) y una en la Universidad de León (García-Ortiz, 2016).

6.3. LOS YACIMIENTOS

Ya se ha mencionado que el descubrimiento y trabajo de campo en los yacimientos no es directamente dependiente del año de las publicaciones. Por ejemplo, los yacimientos del Barranco de Valdecevillo, de la Virgen del Campo y de La Senoba se conocían por publicaciones previas desde los años 1974, 1979 y 1985, pero sus datos no salieron hasta 1989. Otros yacimientos se trabajaron durante periodos muy largos como los yacimientos de Los Cayos y de la Era del Peladillo entre otros, con lo que sus aportaciones han ido saliendo a lo largo de los años.

Los años en que más yacimientos se han citado por primera vez han sido:

- 1985 con 6 yacimientos – Barranco de Valdebrajes, Santa Ana, El Villar, La Cañada, La Torre, Fonsarracín (SCA).
- 1993 con 7 yacimientos- La Virgen del Prado, La Era del Peladillo, Los Cayos, Sol de la Pita, Fuenteamarga, Las Hoyas, La Mata (UAM-IBER, seis; CUR, uno).
- 1995 con 7 yacimientos- Barranco de Acrijos, Barranco de La Canal, San Martín, Soto 3, Camino a Treguajantes, Peña Untura, La Cela (CUR, seis; UAM-IBER, uno).

En este apartado hay que apuntar que los datos son muy relativos. Mientras que a veces un yacimiento encierra bastantes afloramientos, pero se considera uno solo (La Torre, San Vicente de Robres, La Canal, Los Cayos, La Era del Peladillo), otros apenas son un punto que contiene dos o tres huellas (García-Ortiz, 2016). Tampoco la calidad de los yacimientos es a veces suficiente como para publicar otra cosa sino su situación.

Respecto a la relación con el número de publicaciones, la correlación tiene las mismas discordancias. Los yacimientos de La Torre, por ejemplo, están en un solo artículo y sin embargo contienen un gran número de afloramientos y de huellas, mientras que el afloramiento de La Regadera solo tiene dos huellas.

6.4. EL NÚMERO DE HUELLAS

La disquisición hecha con los yacimientos se puede hacer con el número de huellas encontrado. Se publicaron datos de más de 1000 huellas en tres años:

- En 1985 el número de huellas es de 1213, siendo la aportación del yacimiento de Los Cayos superior a 1000.

- En 1993 se describieron 1820 huellas. Los Cayos (más de 1000) y La Era del Peladillo (más de 500) aportan el número más destacable.
- En 2006 se describieron 1074 huellas. La Pellejera (con 730 icnitas) y El Totico (con 260) son los yacimientos que fundamentan este número.

El grueso de huellas descritas se encuentra en el periodo 1989 a 1998, que se corresponde con el periodo de mayor desarrollo de las actividades de campo. Por una parte, el equipo de UAM-IBR contaba con grupos de voluntarios de la comarca y estudiantes de algunas universidades, y por otra, el del CUR programaba campos de trabajo y cursos de verano que ocupaban el total o parcialmente (según años) los meses de julio y agosto. Llegaron a contabilizarse seis campañas al año. Una estaba asociada al grupo UA-IBER mientras que cinco campos de trabajo de 15 días de duración cada uno de ellos, estaban dirigidos por el CUR, cuyos asistentes se alojaban en Igea, Cornago, Enciso y Hornillos de Cameros. La financiación de estas actividades corrió a cargo de diversas entidades que cambiaron con el paso del tiempo, fundamentalmente el Gobierno de La Rioja y la Universidad de La Rioja, directamente o a través de sus fundaciones e instituciones como el Instituto de Estudios Riojanos, o las Direcciones Generales de Cultura, Juventud y Turismo. Durante tres campañas, fue la Universidad de Zaragoza la que mantuvo las actividades del CUR. La compañía eléctrica Iberdrola también financió parte de las campañas y mediante aportaciones menores los ayuntamientos de Enciso, Igea y Arnedo y diversas asociaciones de Arnedo y Enciso.

6.5. ICNOTAXONOMÍA

Los primeros trabajos identificaban las huellas con los icnopoyetas, de forma que las primeras atribuciones fueron a huellas de: *Camptosaurus, Hypsilophodon, Iguanodon, Megalosaurus* y *Ornithomimus*.

La mayor parte de las dataciones posteriores a 1979 ya no se asociaban a dinosaurios sino a icnotaxones siguiendo las directrices marcadas fundamentalmente en los trabajos de Casamiquela (1964) y Haubold (1971). En esta línea se asocian a icnotaxones genéricos y de rango superior: Ornithopoda, Sauropoda, Theropoda (Carnosauria, Coelurosauria, Megalosauroidea, Tyrannosauroidea); y a icnogéneros definidos en otras partes del mundo: *Bückeburgichnus, Caririchnium, Dineichnus, Irenesauripus, Magnoavipes, Megalosauripus, Titanosaurimanus* y *Tyrannosauropodus*. A pesar de que desde hacía tiempo ya se conocía la influencia de factores extramorfológicos en la forma de las huellas, se siguió con esos nombres e incluso se bautizaron nuevos icnotaxones considerando los caracteres anatómicosen las icnitas que se definían: *Brachyguanodonipus, Filichnites, Hadrosaurichnoides, Iguanodonipus, Riojapodus, Therangospodus, Theroplantigrada*.

Sternberg (1932) escribe *"Some early students attemped to correlate footprints with the osseous remains, but Hay and Lull study tracks without attemping to correlates species of tracks with species of animals, even where they are quite confident as to which animal made the tracks. The latter course is the better, for seldom can one be certain of the mature of that animal thas made the tracks. In fact in the case of dinosaur tracks it is now always certain to which order of dinosaurs the animal that made the tracks belongs"*

A partir de 1996, algunas publicaciones sobre icnitas bípedas comienzan a separar en La Rioja el concepto de huellas de dinosaurios terópodos y ornitópodos, del de huellas terópodas y huellas ornitópodas (Thulborn, 1990; Pérez-Lorente, 1996) y a considerar la relación de las estructuras de las huellas con la dinámica de su formación de manera que ya se considera la importancia relativa de la identificación de los icnopoyetas en el estudio y la definición de las icnitas de los yacimientos (Leonardi, 1987; Sarjeant, 1989, 1990; Romero-Molina *et al.*,2001).

Los primeros estudios fueron descriptivos, un aspecto que también se muestra en los estudios recientes, pero ya comienzan a incorporarse análisis de características de los yacimientos en el año 1984 con alusiones al gregarismo (Barranco de Valdebrajes) y a la orientación preferente de las pisadas en el año 1986. Modernamente son habituales los trabajos en los que se obtienen datos sobre demografía, modalidad y dinámica de la marcha, heterocronía de las huellas del mismo yacimiento, estudio de comportamiento y valoración patrimonial de los conjuntos icníticos. Queda por ver lo que la investigación aportará en el futuro.

6.6. LOS RESTOS DIRECTOS

La primera referencia a restos directos es de Royo y Gómez (1931) que indica en una fotografía el lugar en donde se habían encontrado dientes de reptil, sin más especificaciones sobre el animal ni el punto exacto del yacimiento. A esta primera cita le han seguido varias de la SCA en la que comunicaban hallazgos sobre huesos de *Hypsilophodon* (Torres y Viera, 1994), *Iguanodon* y, posteriormente, de *Baryonyx* (Viera y Torres, 1995). Durante algún tiempo se han ido encontrando fragmentos de huesos de dinosaurios ornitópodos y saurópodos (no estudiados), dientes (ej., Navarro-Lorbés y Torices, 2018) y de otros reptiles. Actualmente, varios grupos generalmente coordinados por el equipo Garras de Igea, han trabajado en nuevos yacimientos. El equipo Garras, con sede en el Centro Paleontológico de Igea, ha coordinado y se coordina actualmente con investigadores de las universidades Autónoma de Madrid, La Rioja, País Vasco y Zaragoza y el número de publicaciones que generan sobre restos óseos es considerable.

6.7. LA CONSERVACIÓN Y PROTECCIÓN DE LOS YACIMIENTOS

Se puede dividir este apartado según dos aspectos. Por una parte, está la protección física de los yacimientos (García-Ortiz *et al.*, 2013a, b, 2014; García-Ortiz, 2016), y por otra parte la protección legal (Pérez-Lorente, 1999,2000).

El trabajo de conservación de estos bienes comenzó con la limpieza de los yacimientos (plantas y derrubios), el desvío de agua de lluvia y la aplicación de productos de sellado y consolidación de la roca. Se iniciaron en 1987 pruebas con resinas y otros consolidantes en sectores sin huellas para observar su comportamiento con el paso del tiempo. La realización de dos tesis doctorales en la Universidad de La Rioja sobre tratamiento de mal de la piedra permitió, a partir del año 1990, hacer los ensayos (Caro *et al.*, 2002, 2003) con roca de los yacimientos a la que se le aplicaba diversos tratamientos. Pasados 35 años se aprecia el resultado satisfactorio de los mismos. Los tratamientos de restauración, actualizados en procedimientos y materiales, se siguen aplicando hoy.

Otra de las acciones de protección física del bien consiste en la colocación de vallados que eviten el paso de personas y animales directamente sobre las rocas del yacimiento y la colocación de carteles informativos. El sistema que hasta ahora ha resultado más efectivo ha sido la instalación de tejavanas (Barranco de Valdecevillo, Los Cayos, Icnitas 3, Peñaportillo) ya que evita que las plantas se instalen en el interior, que el agua de la lluvia o de la nieve incida sobre la roca y penetre en ella, y que la oscilación térmica diaria de la roca no sea tan grande (durante el verano la oscilación térmica en alguna de las rocas de los yacimientos puede pasar desde más de 40º a menos de 15º cada día de verano.

Con respecto a la protección legal, el gobierno de La Rioja aprobó en el año 1994 el Plan Especial de Protección de Icnitas, dentro de un plan especial de protección del suelo de la Consejería de Obras Públicas y Urbanismo de La Rioja. Este plan exige la elaboración de un informe paleontológico antes de iniciar una obra en la zona ocupada por la Cuenca de Cameros, debido a la posibilidad de destrucción de restos paleontológicos de interés. A partir del año 1996 se iniciaron los preparativos para la solicitud de declaración de Patrimonio de la Humanidad de los yacimientos con huellas de dinosaurio de la Península Ibérica (proyecto Idpi). En el año 1998 la solicitud se incluyó en la lista de la UNESCO. Gracias al proyecto Idpi se creó la Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja, con sede en el Centro Paleontológico de Enciso. Se elaboró una extensa documentación y se declararon Bienes de Interés Cultural a todos los yacimientos con huellas de dinosaurio de La Rioja. La solicitud no prosperó. Hay también otras figuras patrimoniales (Geosites) en las cuales se han incluido yacimientos con huellas de dinosaurio de La Rioja (García-Ortiz, 2016).

7. DISCUSIÓN

Las huellas de dinosaurio son conocidas en la Rioja desde tiempos inmemoriales. Fueron atribuidas a animales, gallinas o leones gigantes, o bien como hierofanías relacionadas con el Apóstol Santiago. En los años 30 del s. XX los maestros de escuela que llegaron a la zona deben ser los primeros en reconocer y transmitir a la población que las marcas en la roca han sido originadas por dinosaurios.

Considerando con precisión las fechas en las que los equipos de Crusafont y de Marcos Pous comienzan los trabajos científicos en las huellas de dinosaurios riojanas, resulta que la primicia del descubrimiento según la documentación encontrada es de los riojanos Blas Ochoa y Fernando Fernández de Bobadilla. Ambos colaboraron con el equipo del Museo de Sabadell mostrando, al menos los yacimientos de la Cuesta de Andorra y de Icnitas 3, a Arís y Sánchez, los colaboradores del profesor Crusafont, en 1964. Dos años después, en 1966, Crusafont asigna la continuación del trabajo científico a sus alumnos M. Lourdes Casanovas y J. Vicente Santafé, que serán los primeros que presentaron una publicación científica sobre huellas de dinosaurio de La Rioja (Casanovas y Santafé, 1971). Además, hay que indicar que este primer trabajo riojano es también el primer trabajo que se publica en España sobre huellas de dinosaurios propiamente dichas. Siendo el equipo de Crusafont el artífice del descubrimiento de huellas de dinosaurio en La Rioja, y en España, la causa de este descubrimiento científico acaba resultando ser los trabajos paleontológicos que se realizan en Villarroya, en un yacimiento que no tiene que ver con los dinosaurios pero que ya era conocido desde hacía tiempo (de "importancia mundial" como indica Fernández de

Bobadilla en su artículo en el periódico en 1966). Para citarlos en las conclusiones, llamaremos "pioneros" a las tres personas que dieron el primer impulso: Atilano Jiménez Abad maestro de la zona en los años 30, y Blas Ochoa y Fernando Fernández de Bobadilla, que fueron los primeros que trasladaron la existencia de huellas de dinosaurio en la Rioja, a los investigadores científicos, en los años 60.

Si consideramos las publicaciones científicas para diagnosticar la evolución de la historia de los yacimientos de dinosaurios de La Rioja, vemos que hay una campana con la actividad que comienza en el año 1990, alcanza su máximo entre 1994 y 2003. A partir de ese año, disminuye la producción con algún repunte (2010) y llegar al mínimo en 2020. La variación coincide con la toma de datos en los yacimientos a partir de la actividad de los campos de trabajo. Al cambiar tal actividad a labores de conservación, la producción científica baja. Esta bajada en la producción también tiene su causa en la extinción de la Fundación Patrimonio Paleontológico, la pérdida de actividad del grupo UAB-IBER, y el cambio de actividad de SAC. Esta producción no ha desaparecido debido al trabajo de un nuevo grupo de especialistas en la zona dependiente de la Cátedra de Patrimonio Paleontológico soportada por la Universidad de La Rioja y el Gobierno de La Rioja. Por otro lado, se han desarrollado actividades dedicadas al estudio de restos directos (Centro Paleontológico de Igea en colaboración con varias universidades) y de conservación de yacimientos (Universidad Complutense de Madrid y Ayuntamiento de Enciso).

8. CONCLUSIONES

El estudio y difusión de los yacimientos de huellas de dinosaurio de La Rioja es un trabajo que se debe a la conjunción de elementos básicos. En primer lugar, la gran cantidad de yacimientos ubicados en un espacio geográfico relativamente pequeño; en segundo lugar, la intensa actividad desarrollada por personas interesadas en su estudio ("pioneros", CUR- SAB; Munibe, Escuelas de Igea, Universidad Autónoma de Madrid-Iberdrola), y en tercer lugar, al apoyo de instituciones, ayuntamientos, ciudadanos y empresas tanto en la financiación de los trabajos como en la publicación de resultados.

El desarrollo del conocimiento sobre los dinosaurios en La Rioja se ha debido a la participación y al respeto hacia la ciencia por personas de todos los niveles, desde los habitantes de los pueblos a los máximos responsables sociales y culturales. En esta cadena ha sido fundamental el apoyo de personas capaces de tomar decisiones y asumir responsabilidades.

Como hito histórico podemos observar que las huellas de dinosaurios publicadas en el año 1971 en La Rioja, son las primeras huellas de dinosaurios estrictamente hablando que se dieron a conocer en España.

Los yacimientos de La Rioja han servido para:

- aportar criterios de basee hipótesis a comprobar en la paleoicnología de dinosaurios;
- testificación de métodos de trabajo y de teorías propuestas por estudiosos en otros entornos;
- la elaboración de figuras y mecanismos de protección legal desde diferentes vertientes legislativas (medioambientales, culturales y de urbanismo);

- la aplicación real sobre el terreno de protección física con mantenimiento y conservación (que no de restauración) de los yacimientos fósiles;
- el desarrollo de cursos especializados sobre el estudio de las huellas de dinosaurio y de conservación de yacimientos.

8. AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Universidad de La Rioja y al Gobierno de La Rioja el apoyo dado al desarrollo de este trabajo. De la misma manera también agradecemos al Centro Paleontológico de Enciso las facilidades para consultar sus archivos. Finalmente, queremos dar las gracias a todas aquellas personas que han proporcionado datos no publicados, orales o escondidos en documentos difíciles de conseguir que complementan la parte inicial de esta evolución.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABAD, A. (2022). *200 años del descubrimiento del Iguanodon y 141 años de la llegada de éste y otras representaciones del "Sagasta"*. En: XV Jornadas de institutos históricos. Málaga abril-mayo. Inédito, 4 pp.

ALONSO-AZCÁRATE, J., RODAS, M., BOTRELLS, H. y MAS, J.R. (2002). Los yacimientos de pirita de la Cuenca de Cameros. *Zubía monográfico,* 14, 173-190.

BRANCAS, R., MARTÍNEZ, J. y BLASCHKE, J. (1979). *Huellas de dinosaurio en Enciso*. Ed. G. de Berceo. Diputación Logroño, (2), 1-96.

CALDERÓN, S. (1897). Una huella de Cheirotherium de Molina de Aragon. *Actas de la Sociedad Española de Historia Natural*, 26, 27–29.

CARO, S., PAVÍA, S. y PÉREZ-LORENTE, F. (2002). La intervención en la conservación de las huellas de dinosaurio de La Rioja (España). En: *Libro de resúmenes de las comunicaciones y ponencias del Congreso Internacional sobre Dinosaurios y otros Reptiles Mesozoicos de España* (Pérez-Lorente, F., coord.).Logroño, 27-29 de noviembre de 2002, p. 14.

CARO, S., PAVÍA, S. y PÉREZ-LORENTE, F. (2003). Intervenciones en la conservación de las huellas de dinosaurio de La Rioja (España). En: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España* (Pérez-Lorente, F., coord.).Instituto de Estudios Riojanos. Logroño, 26-29 de noviembre de 2002, 26: 225-238.

CARVAJAL, E. (1926a). Nota sobre un nuevo yacimiento de fósiles vertebrados en el Plioceno de la Provincia de Logroño. *XIV Congrès Gèologique International*, 1017-1028.

CARVAJAL, E. (1926b). Nota sobre un yacimiento de fósiles vertebrados en el Plioceno de la provincia de Logroño. *Boletín del Instituto Geológico de España*, 47, 319-320.

CASAMIQUELA, R.M. (1964). Estudios icnológicos. Análisis de "Orchesteropus atavus" Frenguelli y una forma afín del Paleozoico de la Argentina. *Revista del Museo de La Plat*a, 4, 24, 187-245.

CASANOVAS, M.L. y SANTAFÉ, J.V. (1971). Icnitas de reptiles mesozoicos en la provincia de Logroño. *Acta Geológica Hispanica*, 6, 139-142.

CASANOVAS, M.L. y SANTAFÉ, J.V. (1974). Dos nuevos yacimientos de icnitas de reptiles mesozoicos en la región de Arnedo. *Acta Geológica Hispanica*, 9, 88-91.

DEL RÍO, P., BARBERO, L., MATA, P. y FANNING, C.M. (2009). Timming of diagenesis and very lowgrade metamorphism in the eastern sector of the Sierra de Cameros. (Iberian Range, Spain): a U-Pb SHRIMP study on monazite. *Terra Nova*, 28, 438-445.

DÍAZ-MARTÍNEZ, I. (2013). *Icnitas de dinosaurios bípedos de La Rioja (Cuenca de Cameros, Cretácico Inferior): icnotaxonomía y aplicación paleobiológica*. Memoria de Tesis Doctoral no publicada. Universidad de La Rioja. 656 pp. + Anexos, 253 pp.

DÍAZ-MARTÍNEZ, I., GARCÍA-ORTIZ DE LANDALUCE, ORTEGA, J.M., HURTADO,A., MARTÍNEZ, E., JIMÉNEZ, N., ALDAITURRIAGA, L., BENITO, J., COLINA, A., FERNANDEZ, A., MARTÍNEZ, J., ORTEGA, A., PEREDA, J.C., REQUETA, E. y SAINZ, J.L. (2010). Treinta años de trabajo de campo en los yacimientos icnológicos de La Rioja (1980-2010). *Zubía,* 28, 167-198.

DÍAZ-MARTÍNEZ, I., y PÉREZ-GARCÍA, A. (2012). Historical and Comparative Study of the First Spanish Vertebrate Paleoichnological Record and Bibliographic Review of the Spanish Chirotheriid Footprints. *Ichnos: An International Journal for Plant and Animal Traces*, 19:3, 141-149.

DOUBLET, S. (2004). *Contôles tectonique et climatique de l'enregistrement stratigraphique dans un bassin continental de rift: le bassin de Cameros*. Tesis doctoral Universidad de Bourgogne. Mem. Inéd., 497 pp.

ELÍAS, L.V. (2005). De excursión con el maestro D. Alejandro Marcos Pous porel Alto Cidacos en 1967. *Piedra de Rayo*, 19, 51-59.

FERNÁNDEZ DE BOBADILLA, F. (1966). Carta de Crusafont (Barcelona) a Fernández de Bobadilla (Arnedo) indicándole que los Srs. Santafé visitarán Villarroya y la zona, comentarios sobre huellas de dinosaurios y Atapuerca. Archivo personal de Fernando Fernández de Bobadilla, 28/03/1966.

FERNÁNDEZ DE BOBADILLA, F. (1968). Carta de Fernando Fernández de Bobadilla (Durango?) a M. Crusafont preguntando por los fósiles de Villarroya y por moldes de huellas, Archivo personal de Fernando Fernández de Bobadilla, 19/12/1968.

GÁMEZ, J.A. y BELINCHÓN, M. (2013). Análisis crítico de la "icnita" de Arroyo Cerezo, primera huella de dinosaurio descrita en España. *XXIX Jornadas de Paleontología*, 79-90.

GARCÍA-ORTIZ, E. (2016). *Análisis de los yacimientos de icnitas de dinosaurios de La Rioja (N. de España) como recurso patrimonial y aplicación de nuevas tecnologías a su estudio*. Tesis doctoral. Universidad de León. 396 pp.

GARCÍA-ORTIZ, E., FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, E. y FUERTES-GUTIÉRREZ, I. (2013a). Análisis del riesgo de degradación de algunos yacimientos de icnitas de dinosaurio de La Rioja, España. 1 - fragilidad y vulnerabilidad natural. En: *Patrimonio geológico, un recurso para el desarrollo. Cuadernos del Museo Geominero* (Vegas, J., Salazar, A., Díaz-Martínez, E. y Marchán, C., eds.). Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 15: 207-217.

GARCÍA-ORTIZ, E., FUERTES-GUTIÉRREZ, I. y FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, E. (2013b). Análisis del riesgo de degradación de algunos yacimientos de icnitas de dinosaurio de La Rioja, España. 2 - vulnerabilidad antrópica y elementos de puesta en valor. En: *Patrimonio geológico, un recurso para el desarrollo. Cuadernos del Museo Geominero* (Vegas, J., Salazar, A., Díaz-Martínez, E. y Marchán, C., eds.). Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 15: 219- 229.

GARCÍA-ORTIZ, E., FUERTES-GUTIÉRREZ, I. y FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, E. (2014). Concepts and terminology for the risk of degradation of geological heritage sites: fragility and natural vulnerability, a case study. *Proceedings of the Geologists' Association*, 125, 463-479.

HAUBOLD, H. (1971). Ichnia amphibiorum et reptiliorum fossilium. En: *Handbuch der Paläoherpetologie,* (Kuhn, O., ed.). Part 18. G. Fischer, Stuttgart, (18,18), 1-124.

LAPPARENT, A.F., LE JONCOUR, M., MATHIEU, A. y PLUS, B. (1965). Découverte en Espagne d'empreintes de pas de reptiles mésozoïques. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natura*l (Geología), 63, 225-230.

LEONARDI, G. (Ed). (1987). *Glosary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology*, Departamento Nacional da produção mineral, Brasilia. 75 pp.

MARTÍN MARTÍNEZ, J. (2020). *En busca del primer dinosaurio zaragozano. Clemente Sáenz, un ingeniero geólogo en Villanueva de Huerva*. [Consulta: 14-03-2024] https://dinosauriosdezaragoza.com/2020/09/09/clemente-saenz/

MARTÍN MARTÍNEZ, J. (2021). Clemente Sáenz, un ingeniero de caminos y geólogo soriano en Aragón. Nuevos datos sobre su aportación a la paleontología. *Naturaleza Aragonesa*, 38.

MARTÍN MARTÍNEZ, J. (2022). Clemente Sáenz en la playa fósil de Peralta de la Sal. Revisión historiográfica del yacimiento. *Littera*, 7, 137-150.

MORATALLA, J.J. (1987). *Icnología de dinosaurios en el Cretácico Inferior del área de Cameros (La Rioja)*. Memoria de Tesis de Licenciatura no publicada. Universidad Autónoma de Madrid. 270 pp. + 6 lám.

MORATALLA, J.J. (1993). *Restos indirectos de dinosaurios del registro español: paleoicnología de la Cuenca de Cameros (Jurásico superior-Cretácico inferior) y paleoología del Cretácico superior.* Memoria de Tesis Doctoral no publicada. Universidad Autónoma de Madrid. 729 pp.

MUÑÓZ, A., ANGULO,A., LIESA, C.L., LUZÓN, M.A., MAYAYO, M.J., PÉREZ, A., SORIA, A.R., VAL, V. y YUSTe, A. 2020. Periodicidad climática y datación astrocronológica del Grupo de Enciso en la cuenca oriental de Cameros, (N. de España). B*oletin Geológico y Minero*, 131, 243-263.

NAVARRO LORBÉS, P. (2023). *Aportaciones de los estudios icnológicos al comportamiento y locomoción de dinosaurios no avianos. Tesis doctoral Universidad de La Rioja*. 267 pp.

NAVARRO-LORBÉS, P. y TORICES, A. (2018). Preliminary analysis of theropod teeth from «El Horcajo», Lower Cretaceous, La Rioja, Spain. En: *Life finds a way, Libro de Resúmenes del XVI Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología*. (E. Amayuelas, E., *et al*., eds.). 83-86.

OLAGÜE, I. (1936). Notas para el estudio del Jurásico en la Rioja. *Boletín de la Sociedad Española de Historia Natural,* Tomo XXXVI, 115.

OLAGÜE VIDELA, I. y SOS BAYNAT, V. (1932). *Junta para ampliación de estudios e investigaciones científicas* JAE. Memoria correspondiente a los años 1931 y 1932. Madrid, S. Aguirre Impresor, p. 198.

OTAÑO, L., GARCÍA-ORTIZ, E. y PÉREZ-LORENTE, F. (en prensa). Leyendas y explicaciones no científicas sobre huellas de dinosaurio en La Rioja. *Zubía*.

OTAÑO, L., LAPLANA, C., GALINDO, M.A. y PUEYO, E. (2024). Las huellas de dinosaurio en La Rioja se descubren durante una excavación en Villarroya. XXII Encuentro de Jóvenes investigadores en Paleontología (EJIP), Igea. *Zubía*, 42, 299-304.

PÉREZ-LORENTE, F. (1996). Determinación y análisis de huellas de dinosaurio. *Enseñanza de las Ciencias de La Tierra,* 2, 100-106.

PÉREZ-LORENTE, F. (1999). Patrimonio y valoración de yacimientos paleontológicos. *IV Sesión científica de la Sociedad para la defensa de Patrimonio Geológico y Minero*. 5-18.

PÉREZ-LORENTE, F. (2000). Experiencias de Geoconservación en La Rioja. En: *Patrimonio Geológico y Gestión* (Barettino, D., Wimbledon, W.A.P. y Gallego, E., eds.). Instituto Tecnológico y Geominero de España. 179-196.

PÉREZ-LORENTE, F. (2010). Experiencias del estudio de icnitas de dinosaurio en La Rioja. En: Moreno-Azanza, M., Díaz-Martínez, I., Gasca, J.M., Melero-Rubio, M., Rabal-Garcés, R., XX Sauqué, V. (Eds.). *Volumen de Actas VIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología, Cidaris,* 30: 27-36.

PÉREZ-LORENTE, F. (2015). *Dinosaur footprints & trackways of La Rioja*. Series: Life of the Past. Indiana University Press. 376 pp.

PÉREZ-LORENTE, F. (2017). Developments and contributions in the study of La Rioja dinosaur footprints (Spain). *Spanish Journal of Palaeontology,* 32, 1, 171-184.

ROMERO-MOLINA, M.M., PÉREZ-LORENTE, F. y RIVAS, P. (2001). Estructuras asociadas con huellas de dinosaurio en La Rioja (España). *Zubía*, 19, 61-96.

ROYO Y GÓMEZ, (1931). *Excursión a Burgos, Logroño y Soria*. Documentación inédita del Museo Nacional de Ciencias Naturales- Consejo Superior de Investigaciones Científicas. ACN 1135/17. 25 pp.

SÁNCHEZ-LOZANO, R. (1894). *Descripción física, geológica y minera de la provincia de Logroño*. Instituto Geológico y Minero de España. Memorias de la Comisión del Mapa Geológico de España, 18, 548 pp.

SARJEANT, W.A.S. (1989). "Ten paleoichnological commandments": a standardied procedure for the description of fossil vertebrate footprints. En: *DinosaurTracks and Traces* (Gillette, D.D. y Lockley, M.G., eds.). Cambridge University Press. 369-370.

SARJEANT, W.A.S. (1990). A name for the trace of an act: approaches to the nomenclature and classification of fossils vertebrate footprints. En: *Dinosaur systematics: perspectives and approaches* (Carpenter, K. y Currie, P.J., eds.). Cambridge University Press. 299-308.

STERNBERG, C.M. (1932). Dinosaur tracks from Peace River, British Columbia. Annual Repport 1930 *Bulletin National Museum Canada*. 68, 59-85.

THULBORN, R.A. (1990). *Dinosaur Tracks*. Chapman and Hall. 1-410

TISCHER, G. (1966). Über die Wealden-Ablagerung und die Tektonik der östlichen Sierra de los Cameros in den nordwestlichen Iberischen Ketten (Spanien). *Geologisches Jahrbuch*, 44, 123-164.

TORICES, A. (2024). El registro fósil de dinosaurios terópodos del Cretácico Inferior de La Rioja (España). *Institución Fernando el Católico*, 165-190.

TORRES, J.A. y VIERA, L.I. (1994). *«Hypsilophodon foxii* (Reptilia, Ornithischia)» en el Cretácico inferior de Igea (La Rioja, España). *Munibe*, 46, 3-41.

VIERA, L.I. y TORRES, J.A. (1995). Presencia de *Baryonyx walkeri* (Saurischia, Theropoda) en el Weald de La Rioja (España). Nota previa. *Munibe*, 47, 53-56.

VIERA, L.I. y TORRES, J.L. (2013). L*a Rioja de los Dinosaurios. Un ecosistema de hace 120 millones de años*. Sociedad de Ciencias Aranzadi (ed.). 136 pp.

Dinosaurios gigantes de Patagonia

LEONARDO SALGADO[1]

RESUMEN

Los saurópodos son los dinosaurios que mayores tamaños alcanzaron, y en Patagonia se hallaron algunos de los saurópodos de mayor tamaño registrados a la fecha. Las causas del gigantismo de los saurópodos como grupo, y del gigantismo extremo de algunos de ellos, han sido abordadas científicamente desde diferentes aspectos. Por un lado, se han estudiado los rasgos del plan corporal de los sauropodomorfos basales que hicieron posible el gigantismo de los saurópodos; por el otro, se han investigado las circunstancias que debieron concatenarse para que ese gigantismo efectivamente ocurra. En esta conferencia se repasan las ventajas y desventajas adaptativas del tamaño grande, y se conjetura sobre las circunstancias regionales que hicieron posible que varios saurópodos titanosaurios alcanzaran, y eventualmente superaran, las 50 toneladas de masa corporal.

Palabras clave: *Dinosaurios, Saurópodos, Evolución, Gigantismo, Patagonia*

Sauropods are the largest dinosaurs ever to have existed, and some of the largest sauropods recorded to date have been found in Patagonia. The causes of gigantism in sauropods as a group, and the extreme gigantism of some of them, have been scientifically addressed from different angles. On the one hand, the body plan features of basal sauropodomorphs that made sauropod gigantism possible have been studied; on the other hand, the circumstances that must have come together for this gigantism to actually occur have been investigated. This lecture reviews the adaptive advantages and disadvantages of large size and speculates on the regional circumstances that made it possible for several titanosaur sauropods to reach, and eventually exceed, 50 tonnes of body mass.

Keywords: *Dinosaurs, Sauropods, Evolution, Gigantism, Patagonia*

[1] Universidad Nacional de Río Negro. Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (CONICET-UNRN). Av. Gral. Julio Argentino Roca 1242, 8332 General Roca, Río Negro, Argentina. lsalgado@unrn.edu.ar

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.5

Figura 1. *Argyrosaurus superbus* y *Sarmientosaurus musacchioi*, dos grandes saurópodos del Cretácico de Chubut. Reconstrucción artística: Jorge González.

1. INTRODUCCIÓN

Los dinosaurios (los no avianos o dinosaurios tradicionales) son reconocidos popularmente por su gran tamaño. Fueron grandes y grandiosos (una de las acepciones del término griego δεινός, deinos); no todos, por supuesto, pero sin duda su *gran masa corporal* (que es la expresión científicamente relevante del término *grande*) es uno de sus rasgos más destacados, si no el más, desde que fueron reconocidos como grupo, hace más de 180 años.

Entre los distintos subgrupos que conforman Dinosauria, los Sauropoda, los herbívoros cuadrúpedos de cuello largo, son los que alcanzaron mayores masas corporales (Figura 1). En esta conferencia me enfocaré en ellos, si bien hubo formas gigantes (aunque no extremadamente gigantes) en los demás subgrupos de dinosaurios, como los Ornithischia, con especies que superaron las 13 tns de masa corporal, que es más de lo que alcanzaron los mayores Theropoda, pero la mitad de lo que se estima para un saurópodo mediano (Paul, 2024).

Los saurópodos de mayor masa corporal se hallaron en *Patagonia*, topónimo cuyo origen se asocia a lo gigantesco. Patagonia es la tierra de los *patagones* mencionados en las crónicas de Antonio Pigafetta (1480–1534), acompañante de Fernão de Magalhães (*circa* 1480–1521) en su atribulado viaje alrededor del mundo, los cuales eran mostrados como gigantes. Pigafetta habría tomado el término *patagones* del romance español *Primaleón de Grecia*, de 1512, donde se describe a una criatura, *Patagon*, que no era particularmente gigante (Ryan, 2004).

Los primeros restos hallados en Patagonia de un saurópodo gigante, entre los que destacan dos fémures de más de 2,30 m de longitud, fueron la base para la fundación de *Antarctosaurus giganteus* (Huene, 1929), un taxón cuya validez todavía hoy se discute. Los mismos fueron extraídos de la Formación Plottier (Cretácico Superior) en la localidad de Aguada del Caño (hoy Provincia del Neuquén, Argentina) por Ernesto Bachmann (1894–1970), un colaborador local del Museo de La Plata (La Plata, capital de la provincia de Buenos Aires, Argentina), y enviados a esa institución en la década de 1920. Unos años antes, en 1912, se había montado en el museo platense una réplica de yeso del saurópodo del Jurásico estadounidense *Diplodocus carnegii* que el magnate Andrew Carnegie (1835–1919) había regalado al país (no solo a Argentina, sino a otros como Francia, Alemania, Rusia, Austria y España) con el propósito de mostrar al mundo el potencial industrial norteamericano (Podgorny y Plöger, 1999; Otero y Gasparini, 2014). Al director del museo platense, Luis María Torres (1878–1937), o a algún funcionario del museo con la venia de Torres, se le ocurrió exhibir los enormes fémures patagónicos, disponiéndolos a ambos lados de los fémures del gigante de yeso norteamericano, que eran casi un 40% más cortos, con la obvia intención

de dejarle claro a los visitantes (y a todo el mundo) que en Argentina los hubo más grandes.

Por supuesto, saurópodos gigantes no hubo solo en Patagonia. En el Cretácico Superior de América del Norte (Fowler y Sullivan, 2011) y en el Jurásico Medio a Superior de China (Wings *et al.*, 2011) hay evidencias de saurópodos de un tamaño corporal comparable. También en la actual Europa hubo saurópodos colosales. En Teruel, *Turiasaurus riodevensis* (Jurásico Superior), con 45 toneladas, es el dinosaurio de mayor masa corporal registrado en el continente (Royo-Torres *et al.*, 2006; Agustí *et al.*, 2024), y en La Rioja, las huellas del yacimiento de Soto de Cameros (Cretácico Inferior) revelan la existencia de saurópodos de hasta 5 m a la altura del acetábulo (Requeta Loza *et al.*, 2022).

2. MAXIMUS IN MAGNIS

¿Qué son los saurópodos? Para un biólogo evolucionista, responder a esta pregunta implica dar una *definición filogenética* del grupo. Como hay más de una, tomaré la de Adam Yates de 2007, que establece que los saurópodos son el grupo monofilético (o clado) más amplio o inclusivo que contiene a *Saltasaurus* (un género del Cretácico del norte de Argentina) pero no a *Melanorosaurus* (del Triásico de Sudáfrica) (Yates, 2007). Los grupos monofiléticos poseen sinapomorfías, es decir, rasgos novedosos surgidos en su ancestro común más reciente (y primer representante del grupo), y que se hallan presentes en sus demás miembros. Los saurópodos, tomando la definición de Yates y, de acuerdo con el reciente análisis filogenético de Kevin Gómez, becario postdoctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina, y colaboradores, se caracterizan por poseer un número significativo de sinapomorfías: dientes con esmalte extenso y toscamente arrugado; altura de los arcos neurales dorsales igual o mayor que la altura del centro; vértebras dorsales medias y posteriores con lámina espinopostzigapofisal lateral; vértebras dorsales posteriores con lámina espinoprezigapofisal; vértebras dorsales posteriores con lámina espinopostzigapofisal; vértebras dorsales posteriores con canal neural en forma de hendidura; vértebras caudales posteriores con centros cilíndricos; relación longitud de la escápula/ancho mínimo de la hoja de 5,5 o más; proceso ascendente del astrágalo que se extiende hasta el margen posterior; y reborde ventrolateral en la superficie plantar del metatarsiano II bien desarrollado, extendiéndose más lateralmente que el reborde ventromedial que se extiende medialmente (Gómez *et al.*, 2024).

En realidad, los saurópodos se reconocen, no tanto por sus sinapomorfías (que, como puede verse, son bastante sutiles para quien no es especialista) sino sobre todo por su plan corporal, entendiendo por *plan corporal* una asociación particular de rasgos arquitecturales y estructurales homólogos que caracteriza a los clados de niveles superiores de la jerarquía taxonómica (fila o clases) (Arthur, 1997; Salgado y Arcucci, 2016, p. 231).

Martin Sander, de la Universidad de Bonn (Alemania), y colaboradores, describen el plan corporal saurópodo de la siguiente forma: cabeza muy pequeña en un cuello muy largo (producto del incremento del número de vértebras y del alargamiento de las vértebras individuales que forman el cuello) y una cola larga; cuadrúpedos, graviportales, con enormes extremidades columnares que sostienen el cuerpo;

Figura 2. 1, Excavación del saurópodo lessemsáurido *Ingentia prima*, San Juan, 2015; 2, reconstrucción artística de Jorge González. Foto gentileza Cecilia Apaldetti.

metacarpo semicircular vertical, pie semidigitígrado, dedos cortos, tronco corto y profundo, etc. (Sander *et al*., 2011). El consenso en rechazar definiciones de Sauropoda más amplias que la de Yates (como la de Paul Sereno de 1998, que establece que saurópodos son todos los sauropodomorfos filogenéticamente más próximos a *Saltasaurus* que a *Plateosaurus*, del Triásico de Europa) se justifica plenamente a partir de la conveniencia, en aras de una mayor prolijidad conceptual, de hacer coincidir, lo más posible, el contenido taxonómico del grupo (conocido o potencial, dado por la definición) con lo que se entiende es su plan corporal.

Por supuesto, ese plan corporal no surgió de repente, sino que evolucionó en forma gradual e incluso no 100% pareja. Por caso, los lessemsáuridos, definidos como el grupo formado por el ancestro común más

reciente de *Lessemsaurus sauropoides* (del Triásico del norte de Argentina) y *Antetonitrus ingenipes* (del Jurásico de Sudáfrica) y todos sus descendientes, que son saurópodos de acuerdo con la definición de Yates y las hipótesis filogenéticas más recientes, eran cuadrúpedos graviportales, aunque sus miembros no eran completamente columnares (Apaldetti y Martínez, 2022) (Figura 2).

Sin duda, el plan corporal saurópodo desafía el principio del actualismo (aquel que establece que el *presente* es la clave para comprender el *pasado*), herramienta indispensable a la hora de inferir la biología de animales extintos. En efecto: no hay en el presente nada que se parezca a un saurópodo; no hay un animal clave que nos permita formarnos una idea de cómo eran y cómo vivían estos seres grandiosos del pasado.

Al menos no un único animal, ya que los saurópodos parecen mostrar una mezcla de varios, algunos vivientes y otros extintos. Como cierre de su clásico *Sauropods: habits and habitats* de 1975, y cediendo un poco a la exageración, Walter Coombs, del Western New England College (Massachusetts, Estados Unidos), apuntó lo siguiente: "Los saurópodos son básicamente animales alienígenas… ¿Qué se puede decir de los hábitos de un animal con nariz de macrauquenia, cuello de jirafa, miembros de elefante, patas de calicoterio, pulmones de pájaro y cola de lagarto?" (Coombs, 1975, p. 29).

Sander y colaboradores (2011) suman un rasgo fisiológico de esa quimera biológica que es un saurópodo a los rasgos mencionados por Coombs, y es que no hay correlatos actuales de un endotermo (un animal que mantenga su cuerpo a una temperatura favorable a partir del calor generado metabólicamente) que no mastique el alimento o que no posea un aparato de molienda gástrica (Sander, al igual que otros sauropodólogos, es un defensor de la *sangre caliente* de este grupo de reptiles extintos).

Si bien la *graviportalidad* (el *gran porte*, no exactamente el *gigantismo*) forma parte del plan corporal saurópodo, hubo formas pequeñas (tratándose de saurópodos) que conservaron el plan corporal básico. Vayan como ejemplo el camarasauromorfo basal *Europasaurus* (del Jurásico Superior de Alemania) y el titanosaurio *Magyarosaurus* (del Cretácico Superior de Hungría), ambos de aproximadamente 1 tn de masa corporal: menos que un hipopótamo común (Carballido y Sander, 2014; Stein *et al*., 2010).

Los estudios sobre el gigantismo en saurópodos abarcan principalmente dos procesos bio-históricos, en principio distintos. Uno que se ubica en el origen del grupo, que acompañó la conformación de su plan corporal y que involucra aquellas modificaciones estructurales y funcionales que habrían permitido el (o sido consecuencia del) incremento de tamaño corporal, y otro (u otros, en realidad, porque parece claro que no es uno solo) que se ubica dentro de Neosauropoda (definidos por Sereno, 1998, como el grupo que reúne a todos los descendientes del ancestro común de *Saltasaurus* y *Diplodocus)*, y que condujo al surgimiento de formas por encima de las 50 tns, *sin modificaciones fundamentales en el plan corporal saurópodo*. En mi opinión, este segundo proceso ha recibido menos atención que el primero, o al menos no ha sido abordado con la misma profundidad. De todas formas, hay dos preguntas comunes a ambos procesos, que son las que estructuran esta conferencia. La primera, ¿cuál pudo ser el beneficio (o la ventaja adaptativa) del incremento de tamaño corporal? (la *causa remota* de Edward Poulton, aquella que explica el por qué); la segunda, ¿mediante qué vías pudo darse ese aumento de tamaño? (la *causa próxima* de Poulton, la que explica el *cómo*) (Caponi, 2014).

Martin Sander, quien posiblemente es la persona que más ha estudiado estos temas, reunió los resultados de sus investigaciones en dos artículos extensos: uno en colaboración y otro como único autor (Sander *et al*., 2011; Sander, 2013). En ellos desarrolla un modelo (ECM, por sus siglas en inglés, *Evolutionary Cascade*

Model) que aplica sobre todo al proceso bio-histórico n.º 1. Los lineamientos generales del ECM son planteados en su trabajo colaborativo de 2011, pero el modelo es formalizado en 2013, y refinado y complejizado con la incorporación de subcascadas y nuevos rasgos (como la postura erguida).

El ECM plantea que hubo razones intrínsecas para que los saurópodos alcanzaran el tamaño que alcanzaron; *condiciones de posibilidad* presentes en el plan corporal ancestral (el de los sauropodomorfos basales o "de ramificación temprana"), dadas por una combinación de rasgos plesiomórficos y apomórficos. El ECM ordena secuencialmente esos rasgos (en secuencias lógicas, no necesariamente temporales) a lo largo de cinco cascadas evolutivas interrelacionadas, y que confluyen en una masa corporal elevada. Las cinco cascadas incluidas por Sander en su ECM son: "Cabeza y cuello", "Reproducción", "Alimentación", "Pulmón de estilo aviar" y "Metabolismo". Dentro de cada cascada, cada rasgo se presenta como condición necesaria para alcanzar el siguiente.

Entre los rasgos *plesiomórficos* (que Sander ocasionalmente menciona como resultado de una "herencia filogenética"), está la no masticación del alimento, que habría permitido mantener una cabeza pequeña, que a su vez habría permitido el alargamiento del cuello. (Esta secuencia de rasgos forma parte de una de sus cascadas: "Cabeza y cuello", Sander, 2013, fig. 6.) El cuello largo habría permitido cubrir una envoltura alimentaria mucho más grande y acceder a la comida que estaba fuera del alcance de otros herbívoros, y a la vez aumentar la relación superficie corporal/volumen corporal para eliminar el exceso de calor corporal, un problema severo en todos los animales grandes con una tasa metabólica basal (TMB) alta.

Otro rasgo plesiomórfico crucial fue la conservación de la reproducción ovípara. Este aspecto, sumado al hecho de tener muchas crías pequeñas (con una gran diferencia de tamaño con respecto a los adultos), habría resultado (en secuencia lógica) en una tasa de recuperación poblacional más alta que la de los megamamíferos herbívoros. (Esta secuencia de rasgos forma parte de otra de sus cascadas, "Reproducción", Sander, 2013, fig. 4.)

Entre los rasgos *apomórficos* se encuentra la neumatización del esqueleto a partir de un sistema respiratorio tipo aviar (posiblemente adquirido en la base de Saurischia), el cual resultó clave para aligerar el peso corporal (por la sustitución de médula ósea por aire, más que por la eliminación de tejido óseo), para eliminar el exceso de calor corporal y para superar el problema del espacio muerto en la larga tráquea de los saurópodos, permitiendo aumentar el consumo de oxígeno al doble por unidad de aire respirado (en comparación con el pulmón de los mamíferos), y garantizando el crecimiento rápido de las fases iniciales de crecimiento. (Esta secuencia de rasgos forma parte de su cascada: "Pulmón de estilo aviar", Sander, 2013, fig. 7.)

Esta combinación de rasgos plesio y apomórficos fue la condición de posibilidad para que los saurópodos dieran el salto hacia el gigantismo; el prerrequisito para que esas cascadas hacia el gigantismo efectivamente se inicien. Pero una posibilidad no es una certeza, por lo que aún debe explicarse por qué, en definitiva, los saurópodos se hicieron gigantes (el *porqué* de Poulton).

Y aquí vuelvo a aquellas dos preguntas que planteé al comienzo. La primera, ¿cuál pudo ser el beneficio, la ventaja adaptativa del incremento de tamaño? (esta pregunta cierra la explicación del *porqué*), y la segunda, ¿mediante qué vías pudo darse ese incremento?

3. POR QUÉ, EN DEFINITIVA, Y CÓMO

Empecemos con la primera pregunta. Las ventajas y desventajas adaptativas de una gran masa corporal Sander y colaboradores las toman de Hone y Benton (2005). Entre las primeras están: una mayor defensa contra la depredación (quizás la más importante para un herbívoro como un saurópodo); una mayor variedad de alimentos aceptables; un mayor éxito en el apareamiento; un mayor éxito en la competencia intra e interespecífica; una longevidad prolongada; (para las formas ectotérmicas que dependen de fuentes de calor externas para la obtención del calor) el potencial de inercia térmica (a mayor volumen, más cuesta enfriar un cuerpo); y la supervivencia en épocas de escasez y resistencia a las variaciones climáticas y a los extremos. Jordi Agustí, de la Universidad de Valencia, y colaboradores, suman otra, aplicable a formas extremadamente grandes como *Turiasaurus*: la de ampliar el área vital y la capacidad para recorrer grandes distancias (Agustí *et al*., 2024).

Entre las desventajas están una mayor vulnerabilidad a la depredación (no es un error: frente a los depredadores, el tamaño es una ventaja y una desventaja a la vez); un aumento del tiempo de desarrollo (tanto pre como postnatal); un aumento de la demanda de recursos; un tiempo de generación más largo que da lugar a una tasa de evolución más lenta, lo que a su vez reduce la capacidad de adaptación; y una menor abundancia (es decir, un pequeño acervo genético, lo que también reduce la capacidad de adaptación).

Ventajas vs desventajas. Evidentemente, en el balance pesaron más las ventajas, por el hecho de que los saurópodos (como grupo, y algunos de ellos en forma extrema) *efectivamente* incrementaron su tamaño.

Pasando a la segunda pregunta. El marco teórico tradicional de la biología evolutiva pone en el centro la *composición genética* de los organismos: es la composición genética de los organismos *lo que cambia* en la evolución. En este sentido, el incremento de tamaño en el transcurso de la evolución (de los sauropodomorfos o de cualquier otro grupo de organismos) podría entenderse como parte de un cambio en esa composición genética. En los últimos 50 años, se ha consolidado un nuevo marco teórico que vuelve a poner en el centro al *desarrollo u ontogenia*. (Vuelve a poner, porque en realidad el nuevo marco retoma conceptos desarrollados en el siglo XIX). Este nuevo *contexto conceptual*, como lo llama Wallace Arthur, de la Universidad de Galway (Irlanda) (Arthur, 1997), permite dar cuenta de la evolución del tamaño corporal de las especies desde otra perspectiva.

Así, en el transcurso de la evolución, el desarrollo puede acelerarse o lentificarse, prolongarse o acortarse, posponerse o anticiparse. Estos procesos, llamados *heterocrónicos* en la literatura evolutiva, pueden involucrar la forma y/o el tamaño, total o parcialmente. En cuanto a la forma, si el desarrollo se acelera o prolonga, el descendiente adulto mostrará una forma *sobredesarrollada* (o *hipermadura*) con respecto al ancestro adulto (resultando en *peramorfosis*, en la jerga heterocrónica), dada la naturaleza canalizadora del desarrollo. Lo mismo con respecto al acortamiento o la lentificación: los descendientes adultos mostrarán una forma *subdesarrollada* (o *juvenilizada*), una que recuerda a los juveniles de los ancestros (resultando en *pedomorfosis*). En cuanto al tamaño, en el primer caso el descendiente habrá incrementado *peramórficamente* su tamaño; en el segundo, lo habrá reducido *pedomórficamente* en el caso del acortamiento, mientras que en el caso de la lentificación no es tan claro el resultado.

Desde la perspectiva del desarrollo, es posible concebir cambios profundos en la forma o el tamaño corporal a partir de cambios relativamente pequeños en el genoma, por ejemplo, mutaciones en genes que regulan la expresión de otros genes y que inciden en el desarrollo. Algunos autores como Kenneth McNamara, de la Universidad de Western Australia, hablan directamente de genes *heterocrónicos* para referirse a esta clase particular de genes *reguladores*, aunque no todos han adoptado esa denominación (Salgado y Arcucci, 2016, p. 236). Así, el aumento/disminución filogenética del tamaño corporal es un proceso relativamente simple, si nos atenemos al *cómo*.

4. ¿SAURÓPODOS HETEROCRÓNICOS?

Los primeros en postular la intervención de un mecanismo heterocrónico en la evolución de los saurópodos fueron José Bonaparte, del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" de Buenos Aires (Argentina), y Martín Vince, del Instituto "Miguel Lillo" de Tucumán (Argentina). A partir de semejanzas observadas entre el cráneo juvenil de *Mussaurus* (un sauropodomorfo basal del Triásico de Patagonia) y el cráneo adulto de ciertos saurópodos adultos, como *Camarasaurus*, del Jurásico Superior de América del Norte, plantearon que los saurópodos habrían surgido evolutivamente por neotenia, es decir, por lentificación del desarrollo de un sauropodomorfo basal hipotético (Bonaparte y Vince, 1979).

Más hacia acá en el tiempo, Ken McNamara y John Long, este último de la Universidad de Flinders (Australia), reunieron ejemplos de heterocronías en saurópodos, tanto de peramorfosis (e.g., aumento del tamaño corporal, alargamiento del maxilar) como de pedomorfosis (e.g., disminución del tamaño corporal, en algunos casos) (McNamara y Long, 2012).

Un aspecto asociado al aumento de tamaño corporal de los saurópodos que ha sido abordado desde la perspectiva de la heterocronía es el de su postura cuadrúpeda. Robert Reisz, de la Universidad de Toronto (Canadá), y colaboradores, sobre la base de evidencia observada en embriones y adultos de *Massospondylus*, propusieron, en 2005, que el cuadrupedismo de los saurópodos era pedomórfico; que habría evolucionado por retención filogenética del estado embrionario observado en *Massospondylus* (Reisz *et al.*, 2005). Sin embargo, Alejandro Otero, de la Universidad Nacional de La Plata (Argentina), y colaboradores, sobre la base de evidencia observada en *Mussaurus*, plantearon un escenario más complejo, atribuyendo un rol destacado a la reducción proporcional de la cabeza y el cuello y al crecimiento de la cola en la adquisición ontogenética del bipedismo (Otero *et al.*, 2019).

De todas formas, Otero y John Hutchinson, del Royal Veterinary College de Hatfield (Reino Unido), y uno de los coautores del artículo de 2019 encabezado por Otero, introducen la heterocronía en la base de Sauropoda. Concretamente, plantean un *pedomorfoclino* (o gradiente pedomórfico) para massópodos (un grupo más amplio que Sauropoda, que reúne a *Massospondylus* y a los Sauropodiformes) con respecto a la postura y la locomoción, de bípedo a cuadrúpedo, posiblemente atravesando una fase de bípedo facultativo (Otero y Hutchinson, 2022).

5. HETEROCRONÍA Y TAMAÑO CORPORAL

Long y McNamara defienden la idea de que el gran tamaño corporal de los dinosaurios es peramórfico, y que el tamaño corporal muy grande alcanzado por algunos de ellos es el resultado de la combinación de aceleración e *hipermorfosis* (Long y McNamara, 1997; McNamara y Long, 2012).

En principio, el o los procesos heterocrónicos detrás de ese incremento filogenético de tamaño corporal deben ser consistentes con lo que muestra la osteohistología. De hecho, es la paleoosteohistología la herramienta propicia que nos permite discriminar si el crecimiento del descendiente se encuentra acelerado o lentificado, prolongado o acortado con respecto al del ancestro.

Sander estableció que los sauropodomorfos exhiben dos patrones básicos de crecimiento. En sauropodomorfos basales se habría dado un crecimiento cíclico (en principio anual) y comparativamente lento, sobre la base de la presencia, en toda la corteza ósea, de líneas de crecimiento detenido (*lags* por su sigla en inglés, *lines of arrested growth*), y el predominio de hueso fibroso paralelo entre sucesivas *lags* (Sander *et al*., 2004, 2011). Por el contrario, en formas más derivadas (es decir, en Sauropoda), que muestran mayormente tejido óseo fibrolamelar ininterrumpido y profusamente vascularizado, se habría dado un crecimiento rápido y sostenido durante la mayor parte de su ontogenia, que se habría vuelto cíclico en etapas tardías (presumiblemente, cuando era alcanzada la madurez reproductiva). Esto último es inferido a partir de lo que se observa sobre todo en huesos apendiculares (Sander *et al*., 2004, 2011).

De lo anterior, Sander concluye que la eliminación o supresión de ese crecimiento cíclico tardío fue clave para alcanzar grandes tamaños. Sin embargo, estudios recientes realizados sobre los lessemsáuridos, los primeros sauropodomorfos en alcanzar las 10 tns (recordemos, son saurópodos de acuerdo con la definición de Yates y los modelos filogenéticos actuales), revelan que el panorama es más complejo. En efecto, estos animales muestran numerosas *lags*, al igual que los sauropodomorfos basales (de menor tamaño corporal), pero entre sucesivas *lags* se observa un tejido óseo que es indicativo de un crecimiento inusualmente acelerado. Es más: para Cecilia Apaldetti, de la Universidad Nacional de San Juan (Argentina), y colaboradores, los lessemsáuridos exhiben las tasas de aposición ósea más altas entre los saurópodos (20 y 37 µm por día en el fémur de *Lessemsaurus,* y 19,1 µm por día en el húmero de *Ingentia*) (Apaldetti *et al*., 2018). Nacho Cerda, de la Universidad Nacional de Río Negro (Argentina), y uno de los coautores del artículo encabezado por Apaldetti, refiere que, en otros saurópodos, las tasas de aposición nunca alcanzan más de 12 µm por día (Cerda, 2022). (Esas tasas de aposición fueron obtenidas dividiendo el espesor de un ciclo de crecimiento por el número de días al año, utilizando el valor de 365 días al año).

En el caso de los lessemsáuridos (como *Ingentia*, de la provincia de San Juan, Figura 2), es probable que el mecanismo heterocrónico responsable de su incremento en tamaño corporal haya sido la *aceleración secuencial*. La *heterocronía secuencial* ha sido definida por McKinney y McNamara (1991, p. 391) como un cambio que afecta en la misma forma un número de eventos o estadios ontogenéticos secuenciales. En el caso de los saurópodos lessemsáuridos, puede pensarse en una aceleración dentro de cada estadio o ciclo, no aceleración de la secuencia, ya que los ciclos siguen siendo anuales (supuestamente).

El de los saurópodos lessemsáuridos fue un ensayo temprano e independiente hacia el gigantismo, ensayo que se inscribe en el "tercer pulso" de incremento corporal de Otero y de Fabrègues (2022) correspondiente al Noriano medio-tardío, que se dio en distintos continentes, y que fue compartido con otros sauropodomorfos, como *Plateosaurus* en Europa, y *Coloradisaurus* y *Riojasaurus* en América del Sur. (El "primer pulso" corresponde al Carniano, y el "segundo" al Noriano temprano, Otero y de Fabrègues, 2022, p. 78). Luego de este primer ensayo tuvo lugar el salto definitivo, aquel que, según Sander, involucró a las formas derivadas de Sauropodomorpha.

Con respecto a los mecanismos heterocrónicos implicados en este último y decisivo proceso, Otero y Hutchinson (2022, p. 459) se inclinan por la *neotenia*. Concretamente, sugieren que una tasa de crecimiento acelerada en las etapas iniciales de la ontogenia, combinada con una *desaceleración* (filogenética) *de la tasa de cambio morfológico*, pudieron ser los factores que enmarcaron el patrón de neotenia que, en última instancia, dio pie al gigantismo definitivo de los saurópodos.

Otra forma de verlo sería considerar un *postdesplazamiento* del cese de la etapa de crecimiento acelerado inicial. El postdesplazamiento es un proceso pedomórfico, como la neotenia, y que al igual que esta última puede conducir a descendientes de un mayor tamaño corporal. De todas formas, Otero y Hutchinson (op. cit.) concluyen que solo postergando la madurez sexual no alcanza, o al menos echan dudas sobre eso.

6. RÉCORDS PATAGÓNICOS

El segundo proceso que mencioné al comienzo de la conferencia, el del *escalamiento* del gigantismo en Neosauropoda (específicamente, dentro de Titanosauria), aún no ha sido estudiado desde el punto de vista heterocrónico, y tampoco hay estudios comparativos que incluyan a las formas de mayor masa corporal (e.g., que compare el gigantismo dentro y fuera de Lognkosauria, ver más abajo).

A continuación, se indican las especies involucradas en este proceso. Se incluyen aquellas que caen en la categoría *Giant Body Size* de Bernardo González Riga, de la Universidad Nacional de Cuyo (Argentina), y colaboradores (González Riga *et al.*, 2022), y se incorpora *Bustingorrytitan shiva*, publicado con posterioridad a 2022. Las masas corporales son tomadas de Otero y Hutchinson (2022, Tabla I), excepto las de *Antarctosaurus giganteus, Puertasaurus reuili, Patagotitan mayorum* y *Notocolossus gonzalezparejas*i. No se mencionan los distintos métodos utilizados para el cálculo de la masa corporal, así como tampoco los márgenes de error, en aquellos casos en que fueron estimados. Tampoco se discuten las bondades de cada uno de esos métodos (ver Carballido *et al.*, 2017, Materiales Suplementarios Electrónicos). La lista de taxones es la que sigue, por orden alfabético, y el mapa de distribución de los hallazgos es mostrado en la Figura 3.

1. *Antarctosaurus giganteus*. Holotipo: MLP 26-316 (Museo de La Plata, Argentina), costillas, vértebra caudal, fragmentos de huesos largos, dos fémures, ambos pubis incompletos. Procedencia geográfica y estratigráfica: China Muerta, Neuquén. Formación Plottier, Coniaciano. Masa corporal: 69 tns (Mazzetta *et al.*, 2004) (Excavación a cargo de Ernesto Bachmann).

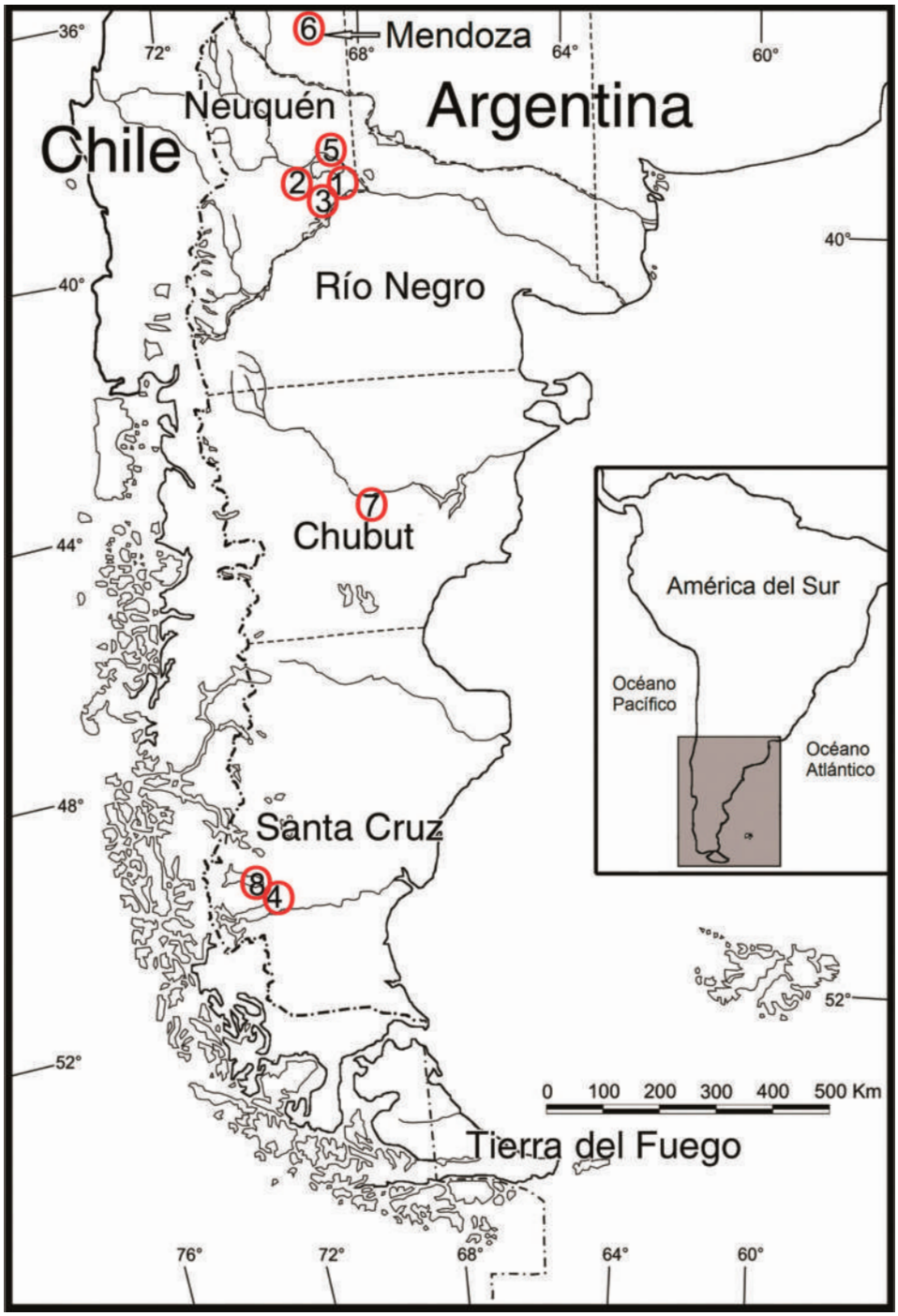


Figura 3. Mapa de la Patagonia argentina (incluyendo el sur de la provincia de Mendoza, que políticamente no forma parte de la región patagónica) con la ubicación aproximada de los sitios de extracción de los materiales tipo de los saurópodos gigantes mencionados en la conferencia: *1, Antarctosaurus giganteus; 2, Argentinosaurus huinculensis; 3, Bustingorrytitan shiva; 4, Dreadnoughtus schrani; 5, Futalognkosaurus dukei; 6, Notocolossus gonzalezparejasi; 7, Patagotitan mayorum;* y *8, Puertasaurus reuili.*

Figura 4: Excavación del holotipo de *Argentinosaurus huinculensis*, Plaza Huincul, enero de 1989. 1, vista general de la excavación; 2, de izquierda a derecha, José Bonaparte, Raúl Vacca (tapado parcialmente), Martín Vince (de *jeans*), Jorge Calvo (en cuclillas), y Leonardo Salgado; 3, traslado de una de las vértebras dorsales al museo. A la derecha, observando, Martín Vince. Fotos gentileza Rodolfo Coria.

2. *Argentinosaurus huinculensis* (Figura 4). Holotipo: MCF-PVPH-1 (Museo "Carmen Funes", paleovertebrados Plaza Huincul, Neuquén, Argentina), seis vértebras dorsales incompletas, parte de un sacro, costillas, una fíbula. Procedencia geográfica y estratigráfica: Plaza Huincul, Neuquén. Formación Huincul, Cenomaniano-Turoniano (Bonaparte y Coria, 1993). Masa corporal: 70–94,8 tns (Excavación a cargo de José Bonaparte, del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", y continuada por Rodolfo Coria, del Museo "Carmen Funes" de Plaza Huincul).

3. *Bustingorrytitan shiva* (Figura 5). Holotipo: MMCH-Pv 59/1–40 (Museo Paleontológico Municipal de Villa El Chocón "Ernesto Bachmann", Neuquén, Argentina), esqueleto parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: Villa El Chocón, Neuquén. Formación Huincul, Cenomaniano-Turoniano (Simón y Salgado, 2023). Masa corporal: 67,2 tns (Excavación a cargo de María Edith Simón, como parte del museo choconense).

Figura 5. Excavación de *Bustingorrytitan shiva*, Neuquén, 2001. De ropas claras, Edith Simón, junto a colaboradores y técnicos del Museo "Ernesto Bachmann" de Villa El Chocón, Neuquén.

Figura 6: Excavación de *Dreadnoughtus schrani,* Santa Cruz, 2005. De sombrero marrón, Ken Lacovara. Foto gentileza Lucio Ibiricu.

4. *Dreadnoughtus schrani* (Figura 6). Holotipo: MPM-PV 1156 (Museo Regional "Padre Manuel Jesús Molina", Santa Cruz, Argentina). Procedencia geográfica y estratigráfica: Cerro Fortaleza, Santa Cruz. Formación Cerro Fortaleza, Campaniano (Lacovara *et al.*, 2014). Masa corporal: 26,9–59,4 tns (Excavación a cargo de Ken Lacovara, de la Universidad de Rowan).

5. *Futalognkosaurus dukei* (Figura 7). Holotipo: MUCPv 323 (Museo de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina), esqueleto parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: Los Barreales, Neuquén. Formación Portezuelo, Turoniano-Coniaciano (Calvo *et al.*, 2007). Masa corporal: 38,1 tns (Excavación a cargo de Jorge Calvo, de la Universidad Nacional del Comahue).

6. *Notocolossus gonzalezparejasi* (Figura 8). Holotipo: UNCUYO-LD 301 (Universidad Nacional de Cuyo, Laboratorio de Dinosaurios, Mendoza, Argentina), esqueleto parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: Cerro Guillermo, Mendoza (González Riga *et al.*, 2016). Masa corporal: 60,4 tns (Excavación a cargo de Bernardo González Riga, de la Universidad Nacional de Cuyo).

7. *Patagotitan mayorum* (Figura 9). Holotipo: MPEF-PV 3400 (Museo Paleontológico "Egidio Feruglio", Chubut, Argentina), esqueleto parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: La Flecha, Chubut. Formación Cerro Barcino, Albiano tardío (Carballido *et al.*, 2017). Masa corporal: 52–57 tns (Otero y Hutchinson, 2022)

Figura 7. 1, Vista general de la excavación del holotipo de *Futalognkosaurus dukei,* Neuquén, ¿2002?; 2, reconstrucción artística de Lucas Fiorelli; 3, Jorge Calvo, junto al sacro y pelvis en vista anterior; 4, fémur de 1,98 m hallado en el mismo sitio que el material tipo, unos años más tarde. Si bien el material nunca fue incorporado al holotipo de *Futalognkosaurus dukei*, presumiblemente pertenece al mismo espécimen. Fotos gentileza Juan Mansilla.

o 69 tns (Carballido *et al.*, 2017) (Excavación a cargo de José Luis Carballido, del Museo Paleontológico "Egidio Feruglio" de Trelew, Chubut).

8. *Puertasaurus reuili* (Figura 10). Holotipo: MPM 10002 (Museo Regional "Padre Manuel Jesús Molina", Santa Cruz, Argentina), cuatro vértebras (dos presacras y dos caudales fragmentarias) desarticuladas.

Figura 8. Excavación del holotipo de *Notocolossus gonzalezparejasi*, Mendoza, 2009. 1, Bernardo González Riga midiendo uno de los extremos del húmero; 2, vista general de la excavación; 3, Bernardo junto al "bochón" conteniendo la vértebra dorsal anterior. Fotos gentileza Bernardo González Riga.

Figura 9: 1, Primera excavación de *Patagotitan mayorum*, enero de 2013, Chubut (de izquierda a derecha José Luis Carballido, Leonardo Salgado y Nacho Cerda); 2, Alejandro Otero junto al fémur (izquierdo) más largo hallado en el yacimiento La Flecha, MPEF PV 3399/44, correspondiente a uno de los paratipos, con 2,38 m, recolectado en 2013; 3, vista general de la excavación de los seis especímenes, holotipo y paratipos, año 2015. Fotos gentileza José Luis Carballido.

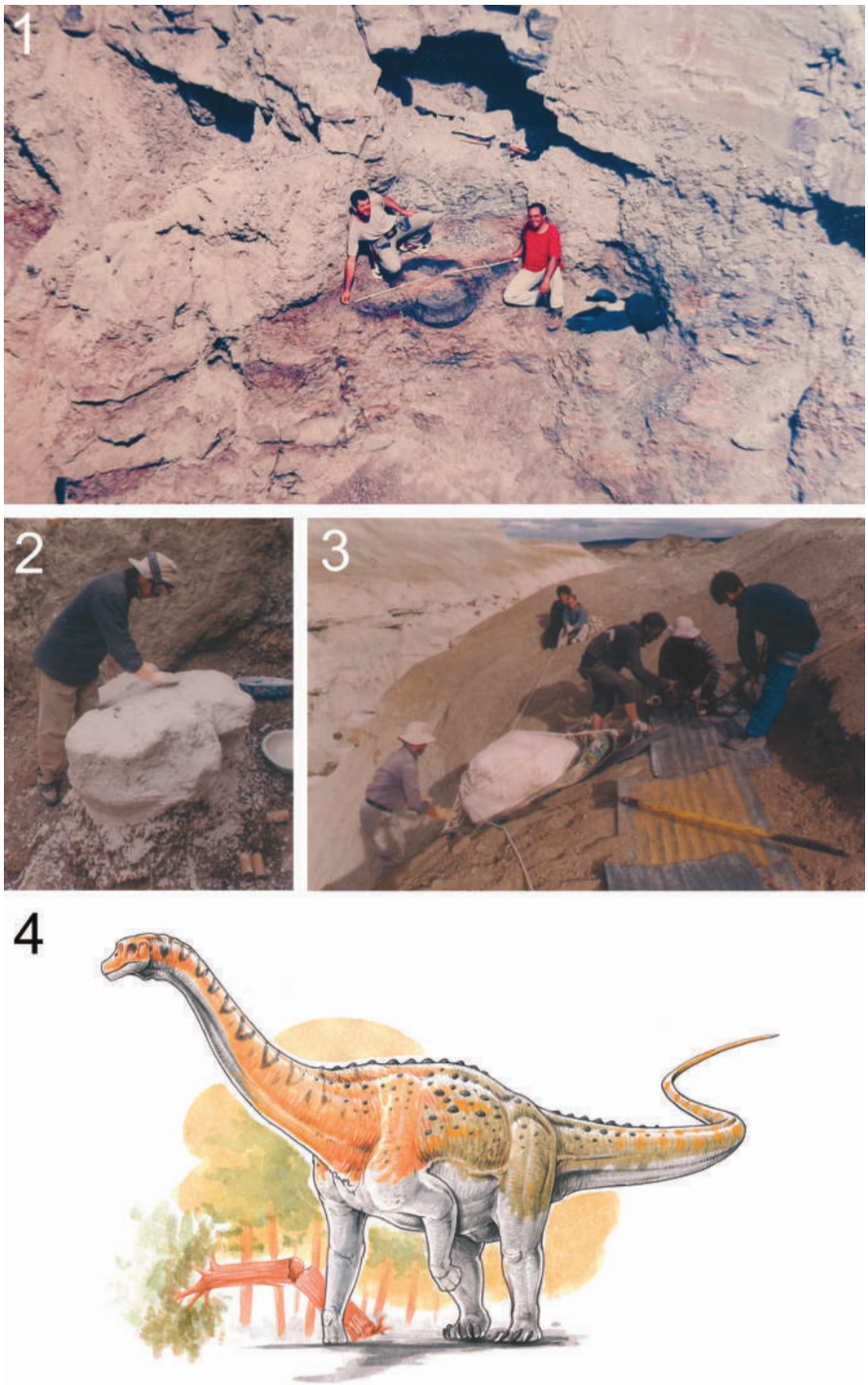


Figura 10: 1, Vista general del yacimiento de *Puertasaurus reuili,* Santa Cruz, 2001. Una de las vértebras, a la izquierda, Juan I. Canale, hoy en el Museo "Ernesto Bachmann" de Villa El Chocón;a la derecha, Fernando Novas; 2, Pablo Puerta (hoy en el Museo "Egidio Feruglio" de Trelew, Chubut), "embochonando" una de las vértebras; 3, transporte de los materiales; 4, reconstrucción artística de Gabriel Lío. Fotos gentileza Fernando Novas.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Cerro Los Hornos, Santa Cruz. Formación Cerro Fortaleza, Campaniano (Novas *et al*., 2005). Masa corporal: ≈ *Argentinosaurus*. (Excavación a cargo de Fernando Novas, del Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los vertebrados, del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires).

Con respecto a los mecanismos evolutivos que impulsaron el gigantismo récord de estos saurópodos patagónicos, solo pueden hacerse conjeturas. Como comenté, John Long y Ken McNamara defienden que la causa heterocrónica del gran tamaño corporal es una combinación de aceleración e hipermorfosis, al menos en grandes terópodos (Long y McNamara, 1997). Otero y Hutchinson (2022, p. 458) coinciden en que la aceleración sola no alcanza a explicar el gran tamaño corporal de los saurópodos. Citando a Sander *et al.* (2004), refieren que la aceleración no siempre resulta en un incremento en tamaño corporal, y que las formas aceleradas pueden ser incluso más chicas. Por esta razón, como vimos, se inclinan por la neotenia.

La pregunta a responder aquí es ¿qué llevó a algunos saurópodos a superar las 50 tns? O preguntado de otro modo, ¿qué pudo haber aventajado a un saurópodo de 50 tns sobre uno de 30 o 40? Algo crucial a la hora de abordar estas preguntas es conocer si el gigantismo extremo de los saurópodos que integran la lista de arriba es *heredado*, o si el mismo evolucionó separadamente en cada uno de ellos bajo condiciones ecológicas similares (ya comenté que posiblemente este proceso ocurrió más de una vez). Dicho de otro modo, es crucial conocer cuál es la *señal filogenética* de ese gigantismo extremo, entendiendo por señal filogenética la tendencia de organismos relacionados evolutivamente a parecerse entre sí (Blomberg *et al*., 2003). Si la señal filogenética es fuerte, entonces, el gigantismo extremo habría sido resiliente a las variaciones ecológicas a lo largo del Cretácico Tardío: la tendencia a parecerse de esos saurópodos se habría impuesto a las circunstancias ecológicas.

Los saurópodos gigantes de la lista anterior pertenecen al clado de los Titanosauria (definidos filogenéticamente como todos los descendientes del ancestro común de *Andesaurus delgadoi* y *Saltasaurus loricatus*, Carballido *et al.,* 2022). Dentro de Titanosauria, José Luis Carballido y colaboradores, en el artículo original de *Patagotitan mayorum*, obtienen que todos los gigantes excepto *Notocolossus* y *Dreadnoughtus* "caen" en Lognkosauria (definidos por Carballido *et al*., 2022 como el grupo que reúne al ancestro común de *Futalognkosaurus dukei* y *Mendozasaurus neguyelap* y a todos sus descendientes) (Carballido *et al*., 2017). Simón y Salgado (2023), por su parte, ubican a *Notocolossus* dentro de Lognkosauria, pero dejan afuera a *Dreadnoughtus* y *Bustingorrytitan*. Por último, Otero y Hutchinson (2022, p. 464) reconocen que ocurrió un importante aumento (una triplicación) de la masa corporal en la base del clado conformado por *Notocolossus* y Lognkosauria, con respecto a la mayoría de los nodos dentro de Titanosauria.

De lo anterior, resulta claro que los Lognkosauria son un grupo de titanosaurios particularmente grandes, intrínsecamente grandes, y que el gigantismo extremo de algunos de ellos (porque no todos fueron extremadamente gigantes; por caso, *Mendozasaurus*, del Cretácico Superior de Mendoza (Argentina), uno de los taxones *especificadores* del grupo, registra unas 16 o 17 tns, Paul, 2010) puede explicarse en parte por *herencia filogenética*: por el solo hecho de ser lognkosaurios.

7. ¿POR QUÉ EN PATAGONIA?

Hay aquí dos posibilidades: o bien existe un *sesgo tafonómico* (por alguna razón, no se han preservado saurópodos gigantes fuera de Patagonia), o bien las condiciones ecológicas en el Cretácico fuera de Patagonia fueron restrictivas o no estimulantes (debido, por ejemplo, a la ausencia de grandes predadores). A favor de la primera posibilidad está el hecho mencionado de que existen evidencias de saurópodos de tamaños corporales comparables al menos en América del Norte y China. Con respecto a la segunda, hay que decir que en Patagonia se registran los Theropoda de mayor masa corporal registrados a la fecha: los carcarodontosáuridos (con un récord de 6,4 tns en *Giganotosaurus*, Campione *et al.*, 2014). *Tyrannotitan* (5,6 tns, Campione *et al.*, 2014) y *Mapusaurus* (4,3 tns, Campione *et al.*, 2014) fueron hallados en los mismos niveles que *Patagotitan* por un lado (Formación Cerro Barcino), y *Argentinosaurus* y *Bustingorrytitan* por el otro (Formación Huincul). En el Cretácico Superior de América del Sur, con posterioridad a la extinción de los carcarodontosáuridos, hay registros de abelisáuridos de gran porte, como *Pycnonemosaurus*, del Cretácico Superior de Brasil, con casi 9 m de longitud (Grillo y Delcourt, 2017), aunque todavía no se han hallado saurópodos gigantes en Brasil, ni terópodos gigantes en Santa Cruz, provincia argentina de donde proviene *Dreadnoughtus*. Estos grandes depredadores (si verdaderamente lo fueron, porque pudieron ser preferentemente carroñeros) bien pudieron impulsar a esos saurópodos a alcanzar sus enormes tamaños (y su ausencia, eventualmente, desestimular su desarrollo). De hecho, Sander piensa que las presiones de predación ejercidas por los terópodos habrían sido muy altas, sobre todo en etapas ontogenéticas tempranas, antes de que los saurópodos superaran en masa corporal a los terópodos más grandes (Sander, 2013). Junto a sus colaboradores, Sander propone que el máximo tamaño corporal alcanzado por los saurópodos tuvo menos que ver con razones intrínsecas (i.e., constricciones mecánicas) que extrínsecas; concretamente, propone que fueron los terópodos los que chocaron con una limitación propia de su *bauplan* bípedo y con la disponibilidad de presas (Sander *et al.*, 2011); habría sido esa circunstancia la que detuvo la carrera armamentística entre terópodos predadores y saurópodos presas. De cualquier forma, el límite superior para los organismos terrestres debido a las fuerzas gravitacionales sería de al menos 75 tns (Günther *et al.*, 2002), lo que no está muy lejos de los máximos valores alcanzados por los saurópodos.

8. CIERRE FILOSÓFICO

Las respuestas a las preguntas que nos hacemos sobre los grandiosos saurópodos patagónicos contribuyen a mejorar nuestro conocimiento sobre la vida en el pasado. Sin embargo, como vimos a lo largo de esta conferencia, esas respuestas siguen lejos de ser definitivas (en ciencia ninguna lo es), y es de esperar que los próximos años nos traigan nuevas preguntas, a la luz de los nuevos hallazgos que seguramente se producirán, en Patagonia y en otras partes del mundo.

¿Por qué nos fascinan tanto los dinosaurios y en qué medida su gran tamaño contribuye a esa fascinación? Hace unos años, el paleontólogo y divulgador José Luis Sanz, de la Universidad Autónoma de Madrid,

expresó que los dinosaurios nos fascinan porque dominaron la Tierra antes que nosotros (Parque de las Ciencias, 2012). Me permito agregar a la respuesta de Pepelu que el tamaño grande no es insignificante en esa noción (ilusoria, por cierto) de supremacía especista, ya que los peces también dominaron la Tierra en algún momento de su historia y no nos generan lo que los dinosaurios. Hoy, a los *Homo sapiens* (al menos a los de Occidente, y ciertamente solo a los machos/varones), sin ser los homínidos de mayor tamaño corporal ni tampoco los de mayor volumen cerebral, nos sigue fascinando el tamaño, la cantidad, como causa o signo de superioridad ontológica (más grande = superior = mejor).

9. AGRADECIMIENTOS

Doy las gracias a Fernando Novas (Laboratorio de Anatomía y Evolución de los Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina), Rodolfo Coria (Museo "Carmen Funes" de Plaza Huincul, Neuquén, Argentina), Cecilia Apaldetti (Universidad Nacional de San Juan, Argentina), María Edith Simón (Neuquén, Argentina), Juan Canale (Museo Paleontológico de Villa El Chocón "Ernesto Bachmann", Neuquén, Argentina), Lucio Ibiricu (Instituto Patagónico de Geología y Paleontología, Chubut, Argentina), Bernardo González Riga (Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina) y Juan Mansilla (Proyecto Dino, Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina), por el aporte de material fotográfico y documental de los hallazgos de saurópodos gigantes. A Alejandro Otero (Universidad Nacional de La Plata, Argentina), por la lectura crítica del manuscrito. A los paleoartistas Jorge González (Jujuy, Argentina), Lucas Fiorelli (Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica de La Rioja, Argentina) y Gabriel Lío (Buenos Aires, Argentina), por las reconstrucciones artísticas de distintos saurópodos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUSTÍ, J., ALCALÁ, L. y SANTOS-CUBEDO, A. (2024). Did large foraging migrations favor the enormous body size of giant sauropods? The case of *Turiasaurus*. *Spanish Journal of Palaeontology*, 39 https://doi.org/10.7203/sjp.28176

APALDETTI, C., MARTÍNEZ, R.N., CERDA, I.A., POL, D., y ALCOBER, O. (2018).An early trend towards gigantism in Triassic sauropodomorph dinosaurs. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1227–1232. https://doi.org/10.1038/s41 559-018-0599-y

APALDETTI, C. y MARTÍNEZ, R.N.(2022). South American Non-Gravisaurian sauropodiformes and the Early Trend towards gigantism. En: *South American Sauropodomorph Dinosaurs. Record, Diversity and Evolution*.(Otero, A., Carballido, J.L., Pol, D.,eds.).Springer, Cham, 93–130.

ARTHUR, W. (1997). *The origin of animal body plans. A study in evolutionary developmental biology*. Cambridge: UNIVERSITY PRESS.

BLOMBERG, S.P., GARLAND, T.JR. y IVES, A.R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717–745.

CALVO, J.O., PORFIRI, J.D., GONZÁLEZ RIGA, B.J., KELLNER, A.W.A.(2007).A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 79,529–541.

CAMPIONE, N.E., EVANS, D.C., BROWN, C.M. y CARRANO, M.T. (2014). Body mass estimation in non-avian bipeds using a theoretical conversion to quadruped stylopodial proportions. *Methods in Ecology and Evolution*, 5,913–923.

CAPONI, G. (2014). Contribución a una historia de la distinción próximo-remoto. *Revista Brasileira de História da Ciência*, 7(1), 16–31.

CARBALLIDO, J.L. y SANDER, M. (2014). Postcranial axial skeleton of *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Germany: implications for sauropod ontogeny and phylogenetic relationships of basal Macronaria. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12(3), 335–387, DOI: 10.1080/14772019.2013.764935.

CARBALLIDO, J.L., POL, D., OTERO, A., CERDA, I.A., SALGADO, L., GARRIDO, A.C., RAMEZANI, J., CÚNEO, N.R. y KRAUSE, M.J.(2017). An assemblage of giant dinosaurs from the mid-Cretaceous of Patagonia. *Proceedings of the Royal Society B*, 284:20171219. https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1219

CARBALLIDO, J.L., OTERO, A., MANNION, P.D., SALGADO, L. y PÉREZ MORENO, A. (2022). Titanosauria: a critical reappraisal of its systematics and the relevance of the *South American Record. En: South American Sauropodomorph Dinosaurs. Record, Diversity and Evolution*. (Otero, A., Carballido, J.L., Pol, D., eds.). Springer, Cham, 269–298.

COOMBS, W.P. (1975).Sauropod habits and habitats. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 17, 1–33. https://doi.org/10.1016/0031-0182(75)90027-9, p. 2.

FOWLER, D.W. y SULLIVAN, R.M.(2011). The first Giant titanosaurian sauropod from the Upper Cretaceous of North America. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56, 685–690.

GÓMEZ, K.L., CARBALLIDO, J.L. y POL, D. (2024). Cranial anatomy of *Bagualia alba* (Dinosauria, Eusauropoda) from the Early Jurassic of Patagonia and the implications for sauropod cranial evolution. *Journal of Systematic Palaeontology*, 22, 1, 2400471, DOI: 10.1080/14772019.2024.2400471.

GONZÁLEZ RIGA, B.J., CASAL, G., FIORILLO, A.R. y ORTÍZ, L. (2022). Taphonomy: Overview and New Perspectives related to the Paleobiology of Giants. En: *South American Sauropodomorph Dinosaurs. Record, Diversity and Evolution*. (Otero, A., Carballido, J.L., Pol, D., eds.). Springer, Cham, 541–582.

GRILLO, O.N. y DELCOURT, R. (2017). Allometry and body length of abelisauroid theropods: *Pycnonemosaurus nevesi* is the new king. *Cretaceous Research*, 69, 71–89.

GÜNTHER, B., MORGADO, E., KIRSCH, K. y GUNGA, H.-C. (2002). Gravitational tolerance and size of *Brachiosaurus brancai*. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftliche Reihe*,5,265–269.

HONE, D.W.E. y BENTON, M.J. (2005). The evolution of large size: how does Cope's Rule work? *Trends in Ecology and Evolution*, 20,4–6.

LACOVARA, K., LAMANNA, M., IBIRICU, L., POOLE, J.C., SCHROETER, E.R., ULLMANN, P.V., VOEGELE, K.K., BOLES, Z.M., CARTER, A.M., FOWLER, E.K., EGERTON, V.M., MOYER, A.E., COUGHENOUR, C.L., SCHEIN, J.P., HARRIS, J.D., MARTÍNEZ, R.D. y NOVAS, F.E. (2014). A Gigantic, Exceptionally Complete Titanosaurian Sauropod Dinosaur from Southern Patagonia, Argentina. *Scientific Reports*, 4, 6196 (2014). https://doi.org/10.1038/srep06196

LANGER, M.C., EZCURRA, M.D., BITTENCOURT, J.S. y NOVAS, F.E. (2010). The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews*, 84,1–56.

LONG, J.A. y MCNAMARA, K.J. (1997). Heterochrony: the key to dinosaur Evolution. En: *Dinofest International*. (Wolberg, D.I., Stump, E., Rosenberg, C.D, eds.). *Academy of Natural Sciences*, Philadelphia, 113–123

MAZZETTA, G.V., CHRISTIANSEN, P. y FARIÑA, R.A. (2004). Giants and bizarres: body size of some southern South American Cretaceous dinosaurs. *Historical Biology*, 2004, 1–13.

MCKINNEY, M.L. y MCNAMARA, K.J. (1991). *Heterochrony: The Evolution of Ontogeny*. Plenum Publishing Corporation. Nueva York. 437p.

MCNAMARA, K.J. y LONG, J. (2012). Heterochrony and dinosaur evolution. En: *The Complete Dinosaur* 2nd Edition. (Farlow, J., ed.). *Indiana University Press*, Bloomington, 761–784.

OTERO, A. y DE FABRÈGUES, C.P. (2022). Non-sauropodiform Plateosaurians: Milestones trough the "Prosauropod" Bauplan. En: *South American Sauropodomorph Dinosaurs. Record, Diversity and Evolution*. (Otero, A., Carballido, J.L., Pol, D., eds.). Springer, Cham, 51–92.

OTERO, A. y GASPARINI, Z. (2014). The History of the cast skeleton of *Diplodocus carnegii* Hatcher 1901, at the Museo de La Plata, Argentina. *Annals of Carnegie Museum*, 82(3), 291–304.

OTERO, A. y HUTCHINSON, J.R. (2022). Body Size Evolution and locomotion in Sauropodomorpha: what the South American record tells us. En: *South American Sauropodomorph Dinosaurs. Record, Diversity and Evolution*. (Otero, A., Carballido, J.L., Pol, D., eds.). Springer, Cham, 443–472.

OTERO, A., CUFF, A.R., ALLEN, V., SUMNER-ROONEY, L., POL, D. y HUTCHINSON, J.R. (2019). Ontogenetic changes in the body plan of the sauropodomorph dinosaur *Mussaurus patagonicus* reveal shifts of locomotor stance during growth. *Scientific Reports,* 9, 7614. https://doi.org/10.1038/s41598-019-44037-1

Parque de las Ciencias, 2012. https://www.parqueciencias.com/sala-de-prensa/los-dinosaurios-nos-fascinan-porque-dominaron-la-tierra-antes-que-nosotros/#:~:text=%E2%80%9CLos%20dinosaurios%20nos%20fascinan%20porque%20representan%20el%20linaje%20de%20animales,la%20Tierra%20antes%20que%20nosotros%E2%80%9D.

PAUL, G.S. (2010). *The Princeton Field Guide to Dinosaurs*. Primera Edición. Princeton University Press.

PAUL, G.S. (2024). *The Princeton Field Guide to Dinosaurs*. Tercera Edición. Princeton University Press.

PODGORNY, I. y PLÖGER, T.(1999). El largo viaje al Plata del *Diplodocus carnegii*. *Ciencia Hoy*, 9(51), 50–55.

RYAN, C. (2004). European Travel Writings and the Patagonian giants. How Patagonia got its name — among other things. *Lawrence Today Magazine*. Otoño de 2004. https://web.archive.org/web/20051109185210/http://www.lawrence.edu/news/pubs/lt/fall04/giants.shtml

REISZ, R.R., SCOTT, D., SUES, H.D., EVANS, D.C. y RAATH, M.A. (2005). Embryos of an early prosauropod dinosaur and their evolutionary significance. *Science*, 309, 761–764.

REQUETA LOZA, E., COLINA AGUIRRE, A., FERNÁNDEZ ORTEGA, A., PEREDA OLASOLO, J.C., y PÉREZ-LORENTE, F. (2022). Huellas saurópodas colosales en el Cretácico Inferior de la Cuenca de Cameros. Soto en Cameros (La Rioja). *Zubía*, 40, 59–76.

ROYO-TORRES, R., COBOS, A., y ALCALÁ, L. (2006). A Giant European Dinosaur and a New Sauropod Clade. *Science*, 314, 1925–1927.

SANDER, P.M. (2013). An Evolutionary Cascade Model for Sauropod Dinosaur Gigantism - Overview, Update and Tests. *PLoS ONE*, 8(10), e78573. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078573.

SANDER, P.M., KLEIN, N., BUFFETAUT, E., CUNY, G., SUTEETHORN, V. y LE LOEUFF, J.(2004). Adaptative radiation in sauropod dinosaurs: bone histology indicates rapid evolution of giant body size through acceleration. *Organisms Diversity & Evolution*, 4,165–173.

SANDER, P.M., CHRISTIAN, A., CLAUSS, M., FECHNER, R., GEE, C.T., GRIEBELER, E.-M., GUNGA, H.-C., HUMMEL, J., MALLISON, H., PERRY, S.F., PREUSCHOFT, H., RAUHUT, O.W.M., REMES, K., TÜTKEN, T., WINGS, O. y WITZEL, W. (2011).Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biological Reviews*, 86, 117–155.

SERENO, P.C. (1998). A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 210 (1), 41–83.

SIMÓN, M.E. y SALGADO, L. (2023). A new gigantic titanosaurian sauropod from the early Late Cretaceous of Patagonia (Neuquén Province, Argentina). *Acta Palaeontologica Polonica*, 68(4), 719–735.

STEIN, K., CSIKI, Z., CURRY ROGERS, K., WEISHAMPEL, D.B., REDELSTORFF, R., CARBALLIDO, J.L. y SANDER, M. (2010). Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *Proceedings of the National Academy of Sciences of The United States of America*, 107, 20, 5-2010; 9258-9263.

WINGS, O., SCHWARZ-WINGS, D. y FOWLER, D.W. (2011). New sauropod material from the Late Jurassic part of the Shishugou Formation (Junggar Basin, Xinjiang, NW China). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 262, 129–150; Stuttgart.

YATES, A.M. (2007). The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* Haughton (Sauropodomorpha: Anchisauria). *Special Papers in Palaeontology*, 77,9–55.

YATES, A.M., BONNAN, M.F., NEVELING, J., CHINSAMY, A. y BLACKBEARD, M.G. (2009). A new transitional Sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of South Africa and the evolution of sauropod feeding and quadrupedalism. *Proceedings of the Royal Society B*, 277, 787–794.

Rebbachisauridae de Laurasia

FIDEL TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR[1], JOSÉ IGNACIO CANUDO[2]

RESUMEN

Rebbachisauridae es un grupo de saurópodos diplodocoideos desarrollado entre el Jurásico inferior y el Cretácico superior. Es un linaje fantasma durante el Jurásico, con un registro fósil exclusivamente Cretácico. Los rebaquisáuridos abundaron en Gondwana, mayoritariamente en América del Sur y en África. Hay descritas dieciocho especies válidas de rebaquisáuridos, dos de ellas europeas. La reciente descripción de dos rebaquisáuridos (*Xenoposeidon* y *Maraapunisaurus*), podría alterar nuestro conocimiento sobre el origen y la dispersión del grupo, pero hay dudas sobre la posición sistemática de estos dos taxones. El registro de rebaquisáuridos laurasiáticos consta de *Demandasaurus darwini* y restos aislados en las islas británicas. La semejanza de los especímenes británicos con *Demandasaurus* podría ser resultado de un evento de dispersión de África a Europa, de hecho, *Demandasaurus* representa una evidencia de migración entre esos dos continentes durante el Barremiense.

Palabras clave: *Sauropoda, Paleobiogeografía, Dispersión, Barremiense.*

*Rebbachisauridae is a group of diplodocoid sauropods that evolved between the Lower Jurassic and Upper Cretaceous. It is a ghost lineage during the Jurassic, with a fossil record exclusively from the Cretaceous. Rebbachisaurids were abundant in Gondwana, primarily in South America and Africa. Eighteen valid species of rebbachisaurids have been described, two of them European. The recent description of two rebbachisaurids (*Xenoposeidon *and* Maraapunisaurus*) could alter our understanding about the group's origin and dispersal, but there is some* doubts *about the systematic position of these two taxa. The record of Laurasian rebbachisaurids consists of* Demandasaurus darwini *and isolated remains from the British Isles. The similarity of the British specimens to* Demandasaurus *could be the result of a dispersal event from Africa to Europe; in fact,* Demandasaurus *represents evidence of migration between those two continents during the Barremian.*

Key woeds: Sauropoda, Paleobiogeografy, Dispersion, Barremian.

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

[2] Aragosaurus-IUCA, Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, 50009 Zaragoza, España. jicanudo@unizar.es

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.6

1. LOS DINOSAURIOS DE LA TRIBU DE KEBBASH

Diplodocoidea es un clado de neosaurópodos con una distribución pangeática, desde el Jurásico inferior al Cretácico superior (Fig. 1). Una radiación de este clado en el Jurásico inferior (Xu *et al.*, 2018) originó Flagellicaudata (Diplodocidae + Dicraeosauridae), que incluye a los diplodocoideos relacionados más estrechamente con *Rebbachisaurus* que con *Diplodocus* y *Dicraeosaurus* (Sereno *et al.*, 1999; Upchurch *et al.*, 2004). Flagellicaudata alcanzó su mayor diversidad durante el Jurásico superior, pero sufrieron una extinción significativa en el tránsito con el Cretácico. Solo hay registro de dos flagelicaudatos en el Cretácico inferior de América del Sur: *Amargasaurus* y *Leinkupal* (Salgado y Bonaparte, 1991; Gallina *et al.*, 2014).

Rebbachisauridae toma el nombre del taxón *Rebbachisaurus*, descrito por Lavocat (1954) a partir de varios fósiles hallados en Gara Sbaa, sureste de Marruecos; su etimología se refiere al territorio de Aït Rebbach o "de la gente de Rebbach". En realidad, esta última palabra parece ser una traslación fonética al francés del término nativo "Kebbash" o "Kebbache", que es el nombre de una tribu seminómada de la zona (Wilson y Allain, 2015). Por lo tanto, el nombre de Rebbachisauridae, en base al artículo de Lavocat (1954) tiene el significado de "reptiles del territorio de la tribu de Kebbash".

Rebbachisauridae es el grupo hermano de Flagellicaudata que, por los datos filogenéticos de los que se dispone, tendría su primera aparición en el Jurásico medio (Fanti *et al.*, 2015) o incluso un poco antes, en

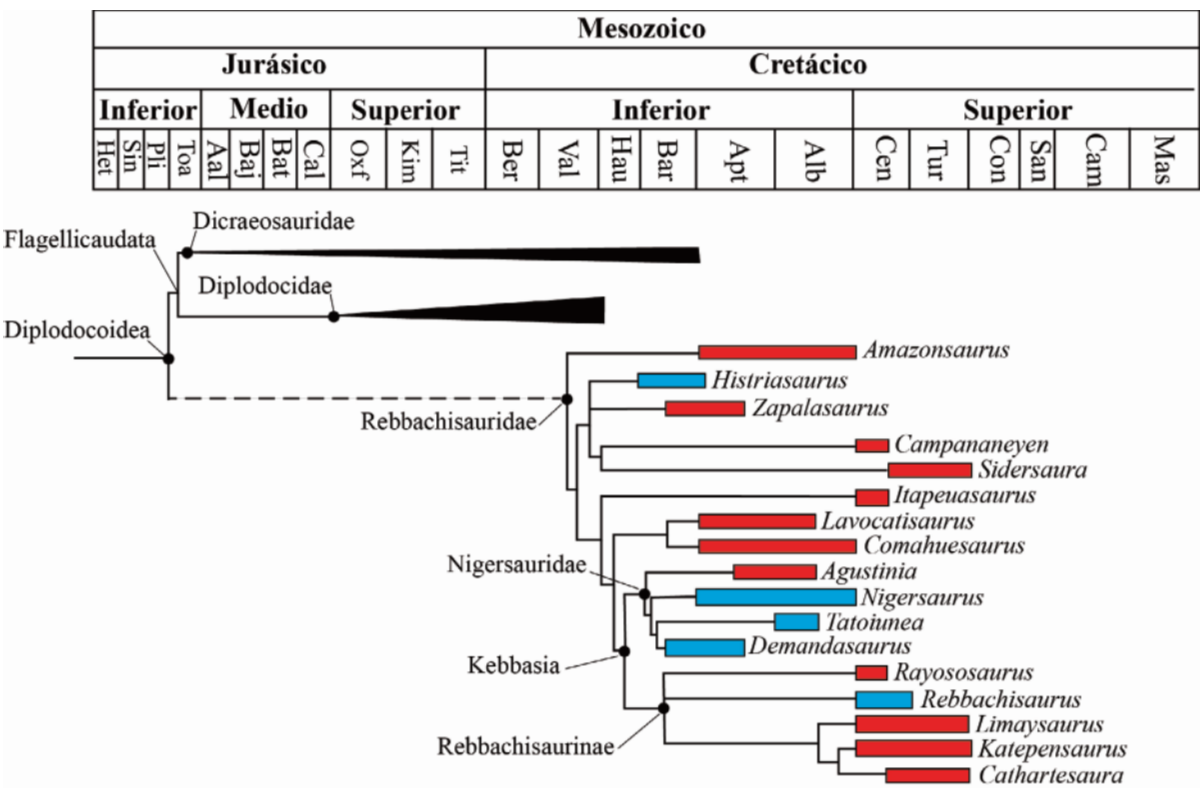


Figura 1. Árbol filogenético calibrado de Diplodocoidea y Rebbachisauridae. Modificado de Lerzo *et al.* (2024b).

el Jurásico inferior, al haber restos de dicraeosáuridos en el Jurásico medio de Asia (Xu *et al.*, 2018). Los rebaquisáuridos se diversificaron hacia el final del Cretácico inferior, siendo los únicos diplodocoideos que vivieron durante el Cretácico superior, extinguiéndose en el Turoniense (Wilson y Allain, 2015; Salgado *et al.*, 2022). El género *Histriasaurus*, del Hauteriviense superior-Barremiense inferior de Croacia, sería el registro más antiguo de Rebbachisauridae (Dalla Vecchia, 1998, 2005), y los más modernos corresponden al Cenomaniense-Turoniense de Argentina (Salgado *et al.*, 2022; Lerzo *et al.*, 2024a, Tabla 1). La ausencia de registro fósil de rebaquisáuridos en el Jurásico medio y superior y el comienzo del Cretácico indica que este clado es, por el momento, un linaje fantasma durante una parte importante de su historia, que abarcaría aproximadamente 20 millones de años (Wilson y Allain, 2015; Xu *et al.*, 2018; Whitlock y Wilson Mantilla, 2020; Salgado *et al.*, 2022) o llegar hasta un máximo de 42 millones de años (Lerzo *et al.*, 2024b).

Recientemente se han descrito como posibles rebaquisáuridos dos nuevos taxones en base a material muy fragmentario o que se ha extraviado: *Maraapunisaurus,* del Jurásico superior de Norteamérica, y *Xenoposeidon*, del Berriasiense de las islas británicas (Taylor, 2018; Carpenter, 2018); sobre ambos taxones hay dudas sobre su validez, como tratamos más adelante. Si finalmente se demuestra que estos dos taxones son rebaquisáuridos, habría que considerarlos como piezas fundamentales para tratar sobre el origen y la paleobiogeografía del grupo.

Hasta el momento se han descrito 21 especies de rebaquisáuridos (Tabla 1). Durante el Cretácico inferior los rebaquisáuridos se distribuyen por Laurasia y Gondwana, pero en el Cretácico superior solo tienen

Taxón	Localización	Formación	Edad	Referencia
Sidersaura marae	Argentina	Huincul	Cenomaniense sup.-Turoniense	Lerzo *et al.*, 2024a
Katepensaurus goicoecheai	Argentina	Bajo Barreal	Cenomaniense-Turoniense	Ibiricu *et al.*, 2013, 2015
Cathartesaura anaerobica	Argentina	Huincul (inferior)	Cenomaniense-Turoniense	Gallina y Apesteguía, 2005
Cienciargentina sanchezi	Argentina	Huincul (inferior)	Cenomaniense Sup.	Simón y Salgado, 2025
Limaysaurus tessonei	Argentina	Candeleros superior y Huincul inferior	Cenomaniense Cenomaniense-Turoniense	Calvo y Salgado, 1995 Gallina y Apesteguía, 2005
Rayososaurus agrioensis	Argentina	Candeleros	Cenomaniense	Bonaparte, 1996, 1997; Carballido *et al.*, 2010.
Itapeuasaurus cajapioensis	Brasil	Alcántara	Cenomaniense	Lindoso *et al.*, 2019

Tabla 1. Registro fósil de Rebbachisauridae: edad y localización geográfica.

Taxón	Localización	Formación	Edad	Referencia
Nopcsaspondylus alarconensis	Argentina	Candeleros inferior	¿Cenomaniense?	Nopcsa, 1902; Calvo y Salgado, 1995; Apesteguía, 2007.
Campananeyen fragilissimus	Argentina	Candeleros	Cenomaniense inferior	Lerzo *et al*., 2024b
Rebbachisaurus garasbae	Marruecos	Kem Kem inferior	Infra Cenomaniense	Lavocat, 1954; Russell, 1996 Wilson y Allain, 2015
Agustinia ligabuei	Argentina	Lohan Cura	Albiense inferior	Bonaparte, 1999, Bellardini *et al*., 2022
Tataouinea hannibalis	Túnez	Ain el Guettar	Albiense inferior	Fanti *et al*., 2013, 2015
Amazonsaurus maranhensis	Brasil	Itapecuru	Aptiense-Albiense	Carvalho *et al*., 2003
Comahuesaurus windhauseni	Argentina	Lohan Cura	Aptiense-Albiense	Salgado *et al*., 2004; Carballido *et al*., 2012
Lavocatisaurus agrioensis	Argentina	Rayoso	Aptiense-Albiense	Salgado *et al*., 2012; Canudo *et al*., 2018.
Nigersaurus taqueti	Níger	Elrhaz	Aptiense-Albiense	Sereno *et al*., 1999, 2007
Zapalasaurus bonapartei	Argentina	La Amarga	Barremiense superior-Aptiense inferior	Salgado *et al*., 2006
Demandasaurus darwini	España	Castrillo de la Reina	Barremiense superior-Aptiense inferior	Torcida Fernández-Baldor *et al*., 2011; Torcida Fernández-Baldor, 2012
Histriasaurus boscarollii	Croacia	Bale / Valle	Hauteriviense superior - Barremiense	Dalla Vecchia, 1998, 1999, 2005
Xenoposeidon proneneukos	Inglaterra	Ashdown	Berriasiense inferior	Taylor y Naish, 2007; Taylor (2018).
Maraapunisaurus fragillimus	EE.UU.	Morrison	Kimmeridgiense-Titoniense	Cope, 1878; Carpenter, 2018.

representación en Gondwana (Lavocat, 1954; Bellardini *et al*., 2022). Este patrón de distribución geográfica parece indicar que la crisis de biodiversidad de los dinosaurios documentada en el hemisferio norte (Upchurch *et al*., 2004), no se habría dado de manera significativa en los diplodocoideos de América del Sur.

Los rebaquisáuridos presentan características conocidas en los saurópodos como son su cuadrupedia, patas columnares, cola y cuello –no siempre- de gran longitud, y tamaños y masas elevadas. Se han recuperado pocos cráneos completos o semicompletos de rebaquisáuridos (Calvo y Salgado, 1995; Sereno *et al.*, 2007; Canudo *et al.*, 2018). Sus cráneos presentan una gran especialización, con huesos de una delgadez extrema y una gran fenestra anteorbital (Sereno *et al.*, 2007). Las propuestas filogenéticas han permitido reconocer diversas sinapomorfías en Rebbachisauridae (Wilson, 2002; Salgado *et al.*, 2004; Carballido *et al.*, 2012; Wilson y Allain, 2015; Canudo *et al.*, 2018; Lerzo *et al.*, 2024 a,b), Fig. 2.

1- El orbital presenta un margen ventral redondeado.

2- El proceso posterior de postorbital está ausente.

3- El frontal está alargado anteroposteriormente, aproximadamente el doble de su anchura.

4- Fenestra supratemporal: reducida o ausente.

5- Los dientes presentan surcos longitudinales en vista lingual.

6- Las vértebras cervicales posteriores presentan una lámina accesoria lateral bien desarrollada, que conecta las láminas postzigodiapofisial y la espinoprezigapofisial.

7- Las vértebras dorsales presentan una lámina espinodiapofisial "festoneada".

8- El proceso transverso de las vértebras dorsales está inclinado dorsalmente más de 30º respecto a la horizontal.

9- La lámina espinodiapofisial está dividida cerca de la postzigapófisis en las vértebras dorsales posteriores.

10- Las espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores son cuatro veces más alargadas que la longitud de su centro vertebral.

11- La sección de las espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores y caudales anteriores tienen forma de "pétalo".

12- Las vértebras caudales anteriores carecen de cresta hiposfénica.

13- Las espinas neurales de las vértebras caudales anteriores presentan un borde lateral inicialmente aplanado, pero distalmente engrosado y con un extremo globoso.

14- Las vértebras caudales medias tienen las prezigapófisis orientadas anterodorsalmente.

15- Las vértebras caudales anteriores y medias presentan sus superficies ventral y lateral aplanadas.

16- Las vértebras caudales medias presentan centros triangulares, de base ancha.

17- La hoja escapular tiene forma de raqueta o pala.

18- El extremo de la escapula está expandido dorsoventralmente, en forma de raqueta.

19- El proceso acromial de la escápula tiene forma de gancho.

20- La sección transversal de la zona media de la diáfisis es circular en el húmero.

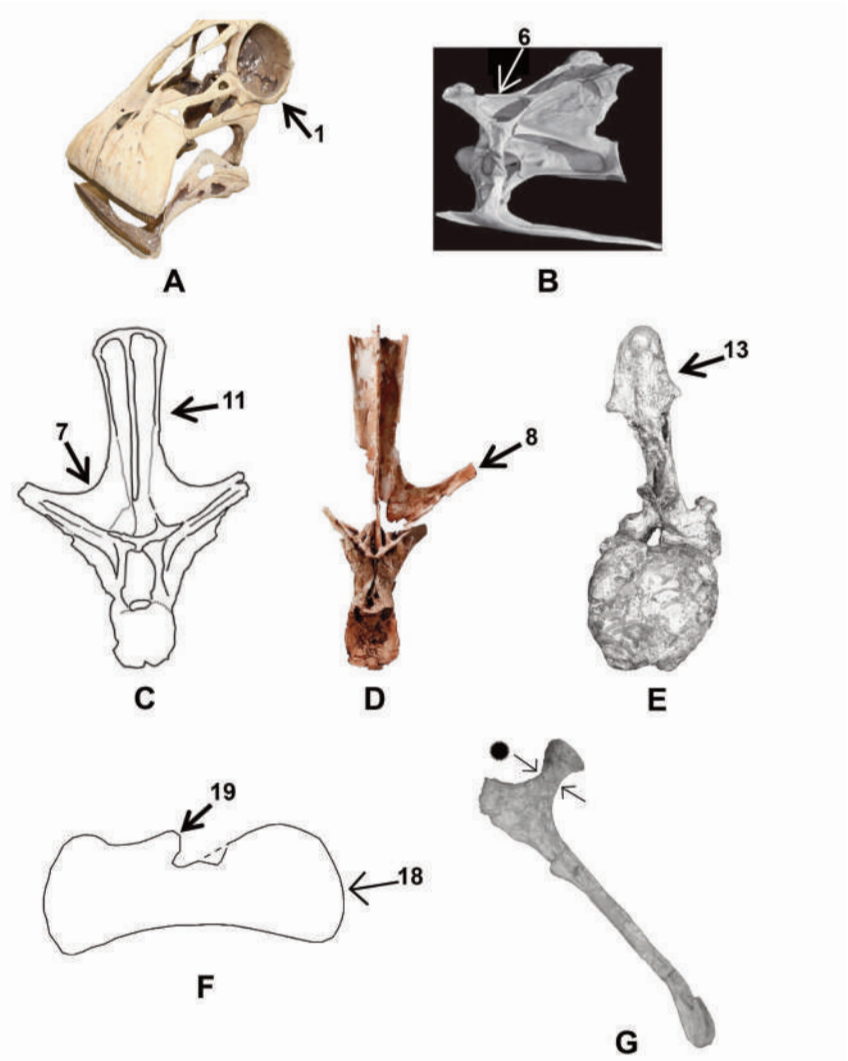


Figura 2. Sinapomorfías de Rebbachisauridae, numeradas en referencia a la descripción en el texto. A- Modificado de https://www.deviantart.com/lexlothor/art/Nigersaurus-taqueti-Skull-cast-Stock-774085620. B- Modificado de Sereno *et al.* (2007). C, E y G- Modificado de Torcida Fernández-Baldor, 2012. D- Modificado de Carpenter (2018). F- Modificado de Mannion (2009). Círculo negro en G: constricción en la rama ilíaca del isquion.

21- El ilion tiene desarrollo de neumatización "camerada".

22- El asta del isquion es plana, girada casi 90º respecto a la expansión isquiática proximal.

La escápula de los rebaquisáuridos es uno de los huesos más diagnóstico de este grupo. Presenta una gran expansión dorsoventral de la hoja escapular que comienza muy cerca del proceso acromial; la forma general de las escápulas del grupo, con las dos expansiones proximal y distal, es de "paleta" o "raqueta" en vista lateral (Lavocat, 1954; Calvo y Salgado, 1995; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004), Fig. 2F. Mannion (2009) propuso para caracterizar esta sinapomorfía de Rebbachisauridae: el punto más alto en el margen

dorsal de la hoja escapular es igual o mayor que el del margen dorsal de la lámina proximal. Este autor también señala el interés para análisis filogenéticos que tendrían otros caracteres de la escápula del grupo, uno el referido al proceso acromial, con una forma de "gancho" variable entre los taxones del grupo (Lavocat, 1954; Calvo y Salgado, 1995; Bonaparte, 1996; Gallina y Apesteguía, 2005; Mannion, 2009).

El isquion de los rebaquisáuridos posee también un aspecto característico por su asta alargada y estrecha (Fig. 2G), que proporciona una apariencia de esbeltez (Calvo y Salgado, 1995; Salgado *et al.*, 2006; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011), solo comparable a los isquiones del diplodocoideo basal *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903; Tschopp *et al.*, 2015) y los flagellicaudatos como *Lingwulong* y *Diplodocus* (Hatcher, 1901; Xu *et al.*, 2018). Además, la rama ilíaca de los rebaquisáuridos presenta una fuerte constricción o "cuello", formando parte de un margen acetabular amplio y muy cóncavo (Calvo y Salgado, 1995; Salgado *et al.*, 2006; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011), (Fig. 2G, marcado con un círculo negro).

2. LOS REBAQUISÁURIDOS DEL HEMISFERIO NORTE

Hasta finales del siglo XX los rebaquisáuridos se habían encontrado exclusivamente en los continentes del hemisferio sur o Gondwana, con presencia en África -de donde inicialmente se describió el taxón -*Rebbachisaurus*- que da nombre al grupo-, y en América del Sur, con varios taxones que ya entonces documentaban la importancia de Argentina en el registro de este grupo. El registro de Rebbachisauridae comprendía un intervalo temporal desde el final del Cretácico inferior al Turoniense (Cretácico superior). Sin embargo, el descubrimiento de rebaquisáuridos en sedimentos del Cretácico inferior de Europa, *Histriasaurus* en Croacia (Dalla Vecchia, 1998, 1999) y *Demandasaurus* en España (Pereda Suberbiola *et al.*, 2003; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011), supuso un cambio importante en la visión general que se tenía del grupo hasta el momento y obligó a buscar nuevas interpretaciones sobre el origen y la paleobiogeografía del grupo.

Histriasaurus boscarollii solo está representado por una vértebra dorsal incompleta (Fig. 3A), (Dalla Vecchia, 1998, 1999, 2005), datada en el Hauteriviense superior-Barremiense inferior de la península de Istria (Croacia). En base a su carácter fragmentario, Upchurch *et al.* (2004) la consideraron *nomen dubium*, pero una revisión diagnóstica de Apesteguía (2007) apoyó la validez del taxón, en base a caracteres sinapomórficos presentes en Rebbachisauridae. Las afinidades de *Histriasaurus* no están claras, pero varias propuestas filogenéticas lo identifican como un rebaquisáurido basal, más primitivo que *Rebbachisaurus* (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011; Fanti *et al.*, 2015; Wilson y Allain, 2015; Canudo *et al.*, 2018; Bellardini *et al.*, 2022). Podría considerarse el taxón inequívocamente rebaquisáurido más antiguo que se conoce.

La situación geográfica actual (Croacia) en Europa del yacimiento de procedencia de *Histriasaurus* sugería, en un primer momento, ampliar la distribución geográfica del grupo a Laurasia. Sin embargo, *Histriasaurus* se localiza en la plataforma carbonatada Apúlica, perteneciente a la microplaca de Adria, de origen gondwánico, que se separó de África experimentando un proceso de deriva hacia el norte (Polcyn *et al.,* 1999; Hay *et al.,* 1999; Bosellini, 2002; Geerbrant y Rage, 2006), por lo que *Histriasaurus* es un taxón gondwánico (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011), aunque se haya encontrado en rocas situadas actualmente en Croacia.

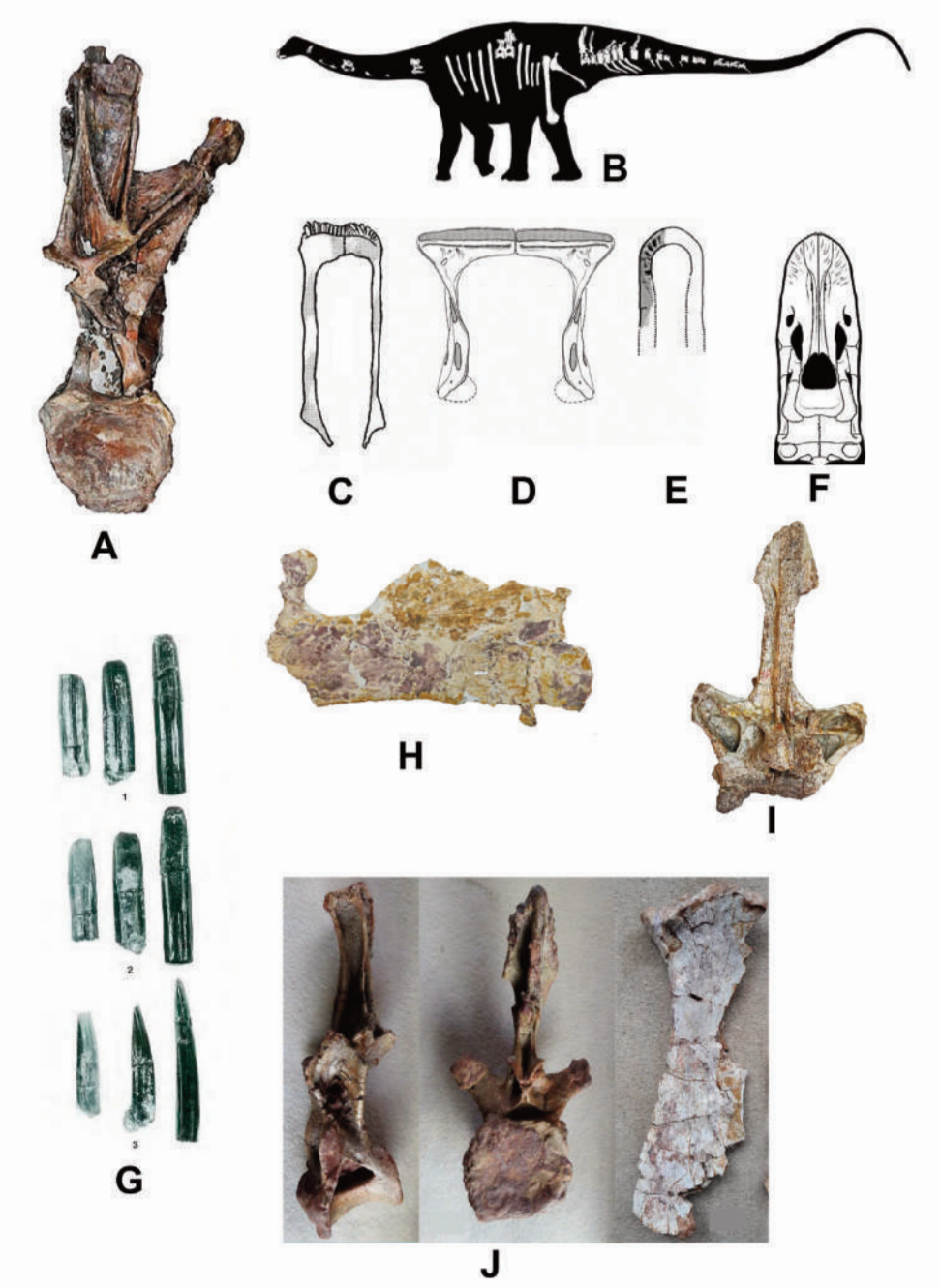


Figura 3. Rebaquisáuridos de Europa. A- *Histriasaurus*, modificado de https://en.wikipedia.org/wiki/Histriasaurus#/media/File:Histriasaurus_vertebra.png. B- *Demandasaurus,* silueta corporal con los principales huesos hallados; tomado de Torcida Fernández-Baldor, 2012. C, D, E y F- Dentarios de diplodocoideos en vista dorsal, tomados de Torcida Fernández-Baldor, 2012; C- *Diplodocus*; D- *Nigersaurus*; E- *Demandasaurus* (reconstrucción); F- Individuo juvenil de *Diplodocus*. G- Dientes de rebaquisáuridos indet. de la Isla de Wight; modificado de Naish y Martill (2001). H, I y J- Rebbachisauridae indet., procedentes de la Isla de Wigth, modificados de Larkin *et al*. (2019); H- escápula; I- vértebra caudal; J- de izquierda a derecha: vértebra dorsal, vértebra caudal y escápula.

Demandasaurus darwini es el primer taxón laurasiático descrito de Rebbachisauridae (Pereda *et al*., 2003; Torcida Fernández-Baldor *et al*., 2011). Procede del yacimiento Tenadas de los Vallejos II, cercano a Ahedo de la Sierra (Burgos), en capas de la Fm. Castrillo de la Reina, Barremiense superior-Aptiense inferior (Clemente y Pérez-Arlucea, 1993; Martín-Closas y Alonso Millán, 1998). Como resultado de prospecciones y tres campañas de excavaciones (años 2002-2004) se recuperó un esqueleto parcial de este taxón, que comprende huesos craneales, dientes, vértebras y costillas cervicales, vértebras y costillas dorsales, vértebras caudales y arcos hemales, los dos isquiones y el fémur izquierdo (Fig. 3B).

Varios análisis filogenéticos caracterizan a *Demandasaurus* como Nigersaurinae (Whitlock, 2011; Torcida Fernández-Baldor, 2012; Carballido *et al*., 2012; Ibiricu *et al*., 2015; Lerzo *et al*., 2024b), con dos sinapomorfías: lámina epipofisial-prezigapofisial en vértebras cervicales; espinas neurales caudales con un proceso lateral triangular (Whitlock, 2011). Otras propuestas establecen un clado más inclusivo, Rebbachisaurinae, que integraría a *Demandasaurus* con *Katepensaurus, Nigersaurus, Tatouinea* y *Rebbachisaurus* (Wilson y Allain, 2015; Fanti *et al*., 2015; Canudo *et al*., 2018; Bellardini *et al*., 2022), con un carácter sinapomórfico: fosa profunda centroprezigapofisial en las vértebras dorsales medias y posteriores (Canudo *et al*., 2018).

La caracterización de *Demandasaurus* como taxón se basa en nueve autapomorfías (Torcida Fernández-Baldor *et al*., 2011), y se apoya también en un conjunto de 54 sinapomorfías diagnosticadas en el análisis filogenético de Torcida Fernández-Baldor (2012). Además, *Demandasaurus* posee algunos caracteres craneales que lo diferencian del resto de diplodocoideos, incluidos rebaquisáuridos: la posesión de un dentario con contorno anterior en forma de "U", a diferencia de la forma rectangular de los diplodocoideos; pocos dientes dispuestos en la rama alveolar o anterior y en la parte anterior de la rama mandibular o lateral (Fig. 3, C,D,E,F). Whitlock *et al.* (2010) describen el dentario de un individuo juvenil de *Diplodocus*, cuyo contorno anterior tiene forma de "U" y sus dientes se disponen en el extremo anterior y en la rama mandibular, caracteres semejantes a los de *Demandasaurus* (Fig. 3F). Lo mismo ocurre en individuos juveniles de *Nigersaurus* (J.L. Carballido com. pers., 2010), por lo que este carácter en los individuos adultos de *Demandasaurus* se puede haber mantenido por un proceso pedomórfico (Torcida Fernández-Baldor, 2012). Asimismo, *Demandasaurus* comparte con *Nigersaurus* (Sereno y Wilson, 2005) la falta de un reborde saliente en la parte anteroventral del dentario, a modo de "mentón", estructura que sí presentan los diplodocoideos.

De la isla de Wight (Inglaterra) proceden varios fósiles atribuidos a rebaquisáuridos, todos ellos de la Fm. Wessex, Barremiense (Cretácico inferior). La primera referencia se reduce a una ilustración de tres dientes (Fig. 3G) que Naish y Martill (2001, Lámina 36, Figs. 1-3) identifican como saurópodos indeterminados. Posteriormente Sereno y Wilson (2005) señalan su gran semejanza con los dientes de Nigersaurus y los refieren a Rebbachisauridae; finalmente Upchurch *et al.* (2011) los identifican como Rebbachisauridae indet., en base a sus coronas esbeltas de tipo "lápiz", de sección subcircular y faceta doble de desgaste con un ángulo alto respecto al eje ápicobasal de la corona.

Mannion (2009) y Mannion *et al.* (2011) describen en otras localidades de la isla de Wight (Inglaterra), nuevos restos vertebrales y apendiculares de rebaquisáuridos. Los fósiles se localizan en Brighstone Bay, dentro de la Fm Wessex, Barremiense (Cretácico inferior). Mannion (2009) describe MIWG 6544, una escápula derecha que no conserva gran parte de la lámina proximal y parte del extremo distal (Fig. 3H);

posee caracteres descritos en Rebbachisauridae, como la gran expansión dorsoventral de la hoja escapular y el proceso acromial con forma de "gancho". Esta escápula presenta una gran similitud con *Nigersaurus*, del que le diferenciaría una menor expansión ventral del extremo distal (Mannion, 2009). Posteriormente Mannion *et al*. (2011) estudiaron una vértebra caudal anterior, identificada como MIWG 5384, de la que se conserva la parte superior del centro vertebral y el arco neural completo (Fig. 3I). Esta vértebra comparte varios caracteres con las vértebras caudales de *Demandasaurus* (Mannion *et al*., 2011; Torcida Fernández-Baldor, 2012):

- Lámina CPRL (centroprezigapofisial) bifurcada y dejando una somera fosa debajo de cada prezigapófisis; la rama medial de cada CPRL se une a su contraria, formando una protuberancia. Mannion *et al*. (2011) señalan este carácter como una posible sinapomorfía para MIWG 6544 y *Demandasaurus*.
- Presencia de una cresta hiposfenal o hiposfeno laminar.
- Láminas diapofisiales prominentes.
- Procesos transversos con cavidades neumáticas profundas y que contienen varias láminas en su interior.
- Margen lateral de la espina neural formada por la lámina SPDL (espinodiapofisial).
- Presencia de un proceso subtriangular en los márgenes laterales del extremo superior de la espina neural.

Por otra parte, Mannion *et al*. (2011) apuntan algunos caracteres que diferenciarían las vértebras caudales anteriores de MIWG 6544 y *Demandasaurus*, que discutimos a continuación:

- La orientación de la espina neural es dorsal y ligeramente posterior en MIWG 6544, mientras que en *Demandasaurus* sería marcadamente posterodorsal. Sin embargo, en las vértebras caudales anteriores de *Demandasaurus* hay orientaciones diversas, según su posición en la serie (Torcida Fernández-Baldor, 2012): dorsal con cambio a orientación posterior en la mitad superior de la espina neural en las dos vértebras caudales 1ª y 2ª; de las vértebras 3ª y 5ª no se conserva el arco neural; en las vértebras 4ª y 6ª marcadamente posterodorsal; en la vértebra ¿7ª, 8ª? ligeramente posterior en la primera mitad de la espina neural, pasando a dorsal en la mitad superior. En resumen, la orientación de la espina neural varía a lo largo de la serie vertebral caudal. MIWG 6544 es una vértebra incompleta de la que se desconoce su localización exacta en la serie vertebral; no consideramos que sea muy fiable realizar una comparación de un carácter entre dos especímenes sin disponer de un contexto anatómico general.
- En MIWG 6544 la SPDL se expande hacia lateral en la base de la espina neural para formar el borde dorsal del proceso transverso, mientras que en *Demandasaurus* la SPDL se expandiría en la mitad de la espina neural. En las vértebras caudales más anteriores de Demandasaurus la SPDL se expande en una zona relativamente alejada del centro vertebral, pero en las vértebras caudales 5ª y 6ª se presenta en una zona más inferior, al nivel de las postzigapófisis, o incluso por debajo en la caudal ¿7 /8ª? (Torcida Fernández-Baldor, 2012). Una vez más, falta información sobre la anatomía de la serie caudal de MIWG 6544 para poder establecer diferencias fiables con *Demandasaurus* respecto a la morfología de la lámina SPDL.

- En MIWG 6544, la SPOL-f (fosa espinopostzigapofisial) se divide por una cresta muy leve, que hacia la mitad de la espina neural conecta las láminas SPOL y SPDL, y que no estaría presente en *Demandasaurus*. En la vértebra caudal anterior MDS-RVII, 603 de *Demandasaurus*, la SPOL-f también se subdivide por una lámina que puede interpretarse como una SPOL lateral que a su vez se conecta con otra lámina inferior a ella, quizás homóloga a SPDL. En otras vértebras caudales anteriores de *Demandasaurus* la lámina lateral, SPDL, recibe crestas que se sitúan en la SPOL-f, desde la estructura postespinal (Torcida Fernández-Baldor, 2012). En *Cathartesaura* se puede observar una corta lámina que se origina en la lámina lateral (SPOL lat. + SPDL) de la espina neural y se dirige hacia la lámina preespinal (Gallina y Apesteguía, 2005, Fig. 3A). En resumen, la presencia de laminillas o crestas secundarias poco marcadas pueden aparecer en las espinas neurales de rebaquisáuridos como resultado del desarrollo de la neumaticidad, pero su valor diagnóstico quizás no sea significativo (Mannion *et al.*, 2011).

Las semejanzas entre las vértebras caudales de *Demandasaurus* y MIWG 6544 son varias, algunas se consideran únicas para los dos especímenes, y las diferencias entre ambos son poco diagnósticas. De nuestro análisis podemos deducir que MIWG 6544 podría atribuirse a *Demandasaurus sp.*, una propuesta más parsimoniosa que la conclusión de Mannion *et al.* (2011) sobre la potencial identidad del fósil inglés como un nuevo taxón de Rebbachisauridae, que se basaría en un solo e incompleto elemento anatómico.

En Inglaterra hay un mayor registro de rebaquisáuridos, en colecciones privadas, que ha sido documentado por Larkin *et al.* (2019). El material procede de la Fm Wessex (Barremiense) de la isla de Wight, por lo que son de la misma edad que los fósiles estudiados por Mannion (2009) y Mannion *et al.* (2011). Larkin *et al.* (2019) citan y documentan gráficamente vértebras cervicales, dorsales y caudales, huesos pectorales y pélvicos, apendiculares y costillas de Rebbachisauridae indet., (Fig. 3J) con caracteres semejantes a nigersaurinos o rebaquisaurinos (Whitlock, 2011; Wilson y Allain, 2015).

Otros autores han descrito posibles rebaquisáuridos en Laurasia, de validez dudosa. Taylor y Naish (2007) describen NHMUK R2095, una vértebra dorsal posterior de la que solo se conserva parte del centro vertebral y la parte basal del arco neural. La proponen como el holotipo de la nueva especie *Xenoposeidon proneneucos* (Fig. 4A). La vértebra procede de la Fm Ashdown, Berriasiense-Valanginiense del sur de Inglaterra. Posteriormente, Taylor (2018) reinterpreta el fósil como un rebaquisáurido por sus semejanzas con *R. garasbae*, basándose fundamentalmente en el trabajo de Wilson y Allain (2015): disposición de láminas vertebrales en la cara lateral de la zona inferior del arco neural formando una "M" al haber intersección de la lámina CPRL lateral con la ACPL, y de las láminas CPOL con PCDL, así como un punto de arranque común de la CPRL lateral con la CPOL (Taylor, 2018, Figs. 4, 6B); parapófisis situada en un nivel dorsal a las prezigapófisis. *Xenoposeidon* posee cinco autapomorfías, dos de ellas muy llamativas en contraste con el resto de saurópodos: arco neural con una marcada inclinación anterodorsal desde el borde posterior de la cara articular posterior; el arco neural ocupa toda la superficie dorsal del centro vertebral (Taylor, 2018, Fig. 3). Por otra parte, los dos taxones difieren en más caracteres: *Rebbachisaurus* posee un centro vertebral con margen ventral muy cóncavo, la cara articular posterior tiene un borde saliente muy marcado y la forma del contorno de esta cara es diferente al de *Xenoposeidon*. La posición de la parapófisis dorsal a las prezigapófisis también se da en *Nigersaurus* y *Demandasurus* (Sereno *et al.*, 2007; Torcida

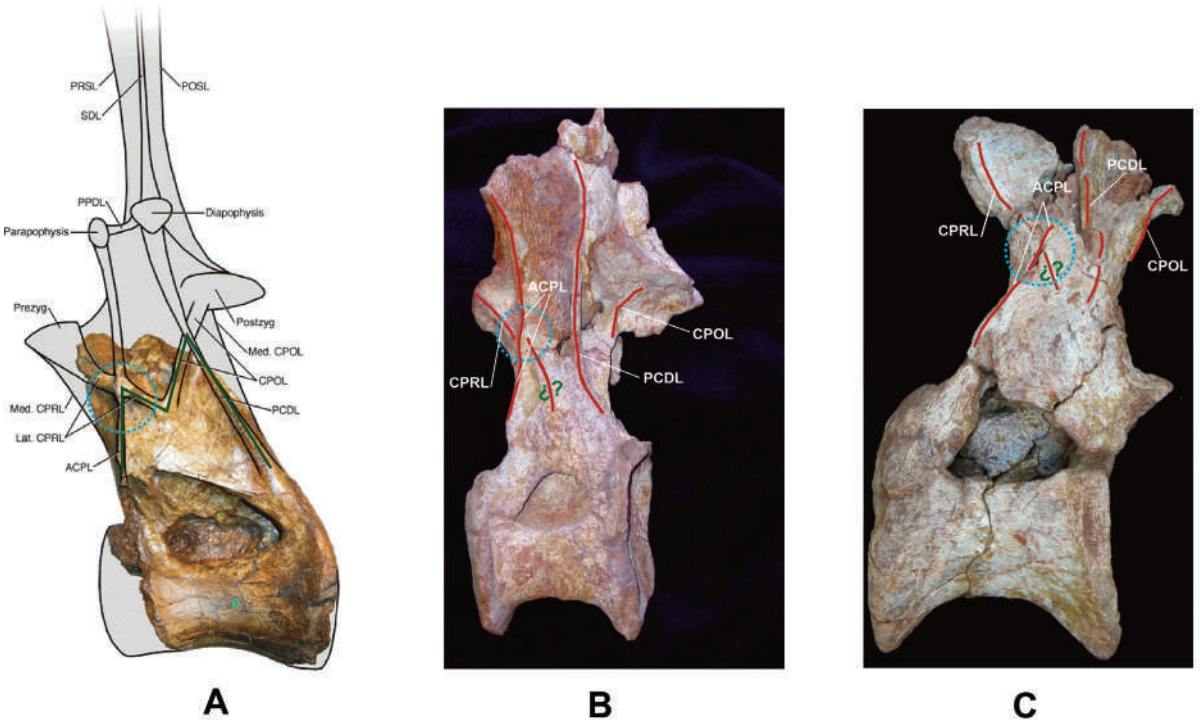


Figura 4. Comparación entre algunas láminas óseas en las vértebras dorsales de *Xenoposeidon* y *Demandasaurus*. A- *Xenoposeidon*, modificado de Taylor (2018). B- MDS-RVII,798: vértebra dorsal de *Demandasaurus*. C- MDS-RVII,242: vértebra dorsal de *Demandasaurus*. B y C en vista lateral derecha revertida. Láminas remarcadas en negro y rojo: ACPL , Centroparapofisial anterior; CPOL, Centropostzigapofisial; CPRL, Centroprezigapofisial; PCDL, Centrodiapofisial posterior. Círculo de rayas discontinuas en azul: zona donde se cruzarían las láminas ACPL y CPRL; interrogantes: posible CPRL o bifurcación basal de la ACPL.

Fernández-Baldor *et al.*, 2011) y las láminas CPRL lateral y ACPL también podrían cruzarse en las vértebras dorsales conservadas de *Demandasaurus*, o bien podría interpretarse que la lámina ACPL está bifurcada en su parte ventral (Fig. 4 B,C). Quizás hasta ahora no se haya descrito y discutido la topología de las láminas vertebrales de saurópodos considerando la posibilidad de intersección de dos láminas, pero sí se han elaborado otras interpretaciones como bifurcación de una sola lámina o unión de dos láminas en una sola (Torcida Fernández-Baldor, 2012).

Taylor y Naish (2007) identificaron *Xenoposeidon* como un neosaurópodo, Upchurch *et al.* (2011) propusieron que sería un sonfospondilio basal, y Mannion *et al.* (2013) lo consideran como un macronario basal. Estas atribuciones dispares son el reflejo de la anatomía tan singular de la vértebra dorsal que es el holotipo de *Xenoposeidon*, y que dificulta su clasificación dentro de los grupos de saurópodos conocidos. D´Emic (2012) argumentó que este taxón carecía de caracteres diagnósticos, sugiriendo que era *nomen dubium*. Taylor (2018) lo considera válido, pero no realiza un nuevo análisis filogenético de *Xenoposeidon* en el que se integre la nueva interpretación de la topología de láminas vertebrales, Todas estas consideraciones recalcan las dificultades para conseguir una buena identificación de NHMUK R2095, principalmente por el carácter fragmentario de fósil que es el holotipo de *Xenoposeidon*, y por la ausencia de más hallazgos semejantes en el registro de rebaquisáuridos, lo que nos obliga a ser prudentes con su caracterización como un rebaquisáurido.

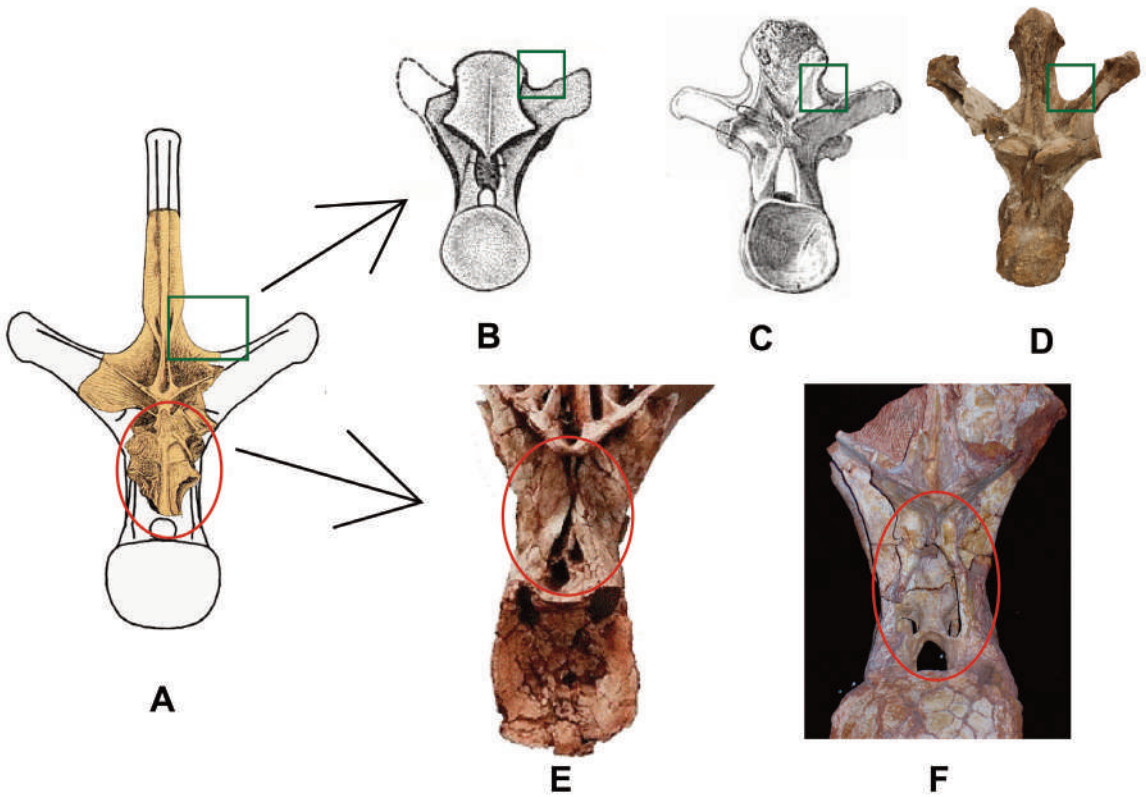


Figura 5. AMNH FR 5777, vértebra dorsal de *Maarapinasaurus*, comparada con las de otros saurópodos, en vista posterior. A- Reconstrucción de la vértebra AMNH FR 5777, modificado de Carpenter (2018). B- *Saltasaurus*, modificado de Salgado (2003). C- *Camarasaurus supremus*, modificado de Wedel y Taylor (2013). D- *Haplocanthosaurus* sp., modificado de Boisvert *et al*. (2024). E- *Rebbachisaurus garasbae*, modificado de Carpenter (2018). F- *Demandasaurus*. Cuadrado verde: apariencia festoneada de la SPDL. Elipse roja: aspecto en vista posterior de cámaras neumáticas (fosa centropostzigapofisial) entre el canal neural y las postzigapófisis.

AMNH FR 5777 es parte de una vértebra dorsal, compuesta de un arco neural incompleto conservado desde su base, dorsal al canal neural, hasta al menos la mitad de la espina neural, procedente de la Fm. Morrison de Colorado (EEUU), de edad Jurásico superior, Fig. 5A. El fósil, de un gran tamaño, sirvió para definir la especie *Amphicoelias fragillimus* (Cope, 1878) y fue objeto de algunas publicaciones en las que se figuró solo una vista posterior, antes de que se perdiera o se descompusiera por problemas de conservación (Carpenter, 2006). Recientemente, Carpenter (2018) ha revisado la información disponible de AMNH FR 577, recopilando datos referidos a su descubrimiento, estado de conservación y depósito en el American Museum de Nueva York. En su trabajo describe la anatomía del fósil para realizar una reconstrucción hipotética que basa fundamentalmente en el parecido que, según su argumentación, existe entre AMNH FR 577 y los rebaquisáuridos. Este autor propone como un nuevo género de Rebbachisauridae, *Maraapunisaurus fragillimus* para AMNH FR 577. Como caracteres diagnósticos de Rebbachisauridae, Carpenter (2018) indica el desarrollo de la lámina SPDL "festoneada" y la posesión de una espina neural neumática. Asimismo, Carpenter (2018) interpreta distintas estructuras dibujadas por Cope (1878) como láminas, fosas, forámenes y cámaras neumáticas que se asemejarían a las que poseen varios

rebaquisáuridos, fundamentalmente *Rebbachisaurus, Katepensaurus, Comahuesaurus, Histriasaurus* y *Demandasaurus*.

Algunas de sus interpretaciones anatómicas pueden ser discutibles, como la identificación de la lámina SPDL festoneada; esa lámina está muy incompleta en *Maraapunisaurus*, de modo que la reconstrucción que hace de ella Carpenter (2018) es especulativa. En ese sentido, puede compararse con otras vértebras dorsales de saurópodos, en los que el perfil de esa lámina, si solo la vemos parcialmente, puede parecerse mucho al de la SPDL festoneada de los rebaquisáuridos (Fig 5 B,C,D). Otro carácter interpretado por Carpenter (2018) es la existencia de cámaras neumáticas que en vista posterior se disponen dorsolateralmente a donde se localizaría el canal neural (fosa centroposzigapofisial, Wilson 2011), y que poseen *Rebbachisaurus* y *Demandasaurus* (Fig. 5 E,F), (pero no *Comahuesaurus*, en contra de lo que afirma Carpenter, 2018), en los que dichas cámaras tienen una profundidad considerable, algo que no se aprecia y resulta difícil de deducir del dibujo de Cope (1878). Además, este último autor afirma que esa zona está seriamente dañada en el fósil AMNH FR 577.

Este ejemplo debe considerarse en el debate sobre si un estudio como el realizado por Carpenter (2018) sobre una ilustración incompleta de un fósil que actualmente no puede localizarse ni observar directamente en él sus caracteres anatómicos, puede proporcionar conclusiones bien fundamentadas. De hecho, las consecuencias de considerar *Maraapunisaurus* como un rebaquisáurido, suponen plantearse una modificación importante de lo que hasta hoy conocemos de Rebbachisauridae. Si fuera el ejemplar más antiguo que conociéramos de este clado, reforzaría la hipótesis de la división en el Jurásico medio de Diplodocoidea en Flagellicaudata y Rebbachisauridae (Sereno *et al*., 2007; Wilson y Allain, 2015) y un posible origen del clado en el Jurásico inferior (Xu *et al*., 2018). Pero también tendría implicaciones paleobiogeográficas, pues Carpenter (2018) sugiere un origen del clado en América del norte -de donde es originario *Maraapunisaurus*- con emigración posterior a Europa, seguido del paso a África y llegada finalmente a América del sur. Esto cuestiona las hipótesis actuales que proponen un origen en América del sur para extenderse posteriormente a África y Europa (Torcida Fernández-Baldor *et al*., 2011; Fanti *et al*., 2015). Un tipo de afirmación de tal impacto debería estar fundamentada en evidencias más sólidas; como en el propio estudio se reconoce (Carpenter, 2018), la Recomendación 73B del ICZN (https://code.iczn.org/?frame=1) sugiere designar holotipos a partir de especímenes estudiados por el autor, y no los que se puedan conocer a partir de descripciones o ilustraciones de la literatura científica. En este tipo de casos, la imposibilidad de refutar, falsar o reproducir las hipótesis que se desarrollan sin posibilidad de una corroboración experimental, al no disponer del fósil objeto de análisis, es un motivo para plantear dudas razonables sobre las conclusiones de dichos estudios.

3. PALEOBIOGEOGRAFIA: LOS EMIGRANTES DEL CRETÁCICO

Los rebaquisáuridos son un grupo de dinosaurios con una anatomía bien diferenciada, lo que facilita su identificación sin ambigüedades. Esta precisión sistemática los hace muy útiles en el reconocimiento de las relaciones paleobiogeográficas durante el Cretácico entre las diferentes masas terrestres. Los

rebaquisáuridos se diversificaron en la parte final del Cretácico inferior y en la parte baja del Cretácico superior, intervalo con un registro fósil abundante (Calvo y Salgado 1995; Salgado *et al.,* 2004; Gallina y Apesteguia 2005; Sereno *et al.* 2007; Carballido *et al.*, 2010; Wilson y Allain, 2015; Bellardini *et al.*, 2022). Rebbachisauridae tiene un claro registro fósil en Gondwana a partir del Hauteriviense superior, con presencia en África y Sudamérica (Dalla Vecchia, 1998; Salgado *et al.*, 2006) (Fig. 6). Esta distribución geográfica ha servido para demostrar la conexión terrestre entre África y Sudamérica durante el Cretácico inferior, que se mantendría hasta la apertura definitiva del Atlántico Sur, al final del Cretácico inferior.

El registro abundante de taxones de este clado en Gondwana, junto a su ausencia hasta finales del siglo XX en Laurasia, favoreció la interpretación de estos saurópodos como gondwánicos. Sin embargo, debe considerarse como hipótesis más sólida la de un origen pangeático de Rebbachisauridae, pues son diplodocoideos más basales que *Diplodocus* (Calvo y Salgado, 1995; Sereno *et al.,* 2007), procedente del Jurásico superior de Norteamérica. Sereno *et al.* (2007), Whitlock (2011), Torcida Fernández-Baldor (2012) y Fanti *et al.* (2015) desarrollan análisis filogenéticos que documentan una radiación del clado desde el Berriasiense o Valanginiense al Barremiense, es decir, posterior a la radiación de su grupo hermano Flagellicaudata en el Jurásico medio (Sereno *et al.*, 1999, 2007; Whitlock, 2011). Estos trabajos sugieren que los rebaquisáuridos aparecerían cuando no se había producido la diferenciación entre Laurasia y Gondwana, aunque no tenemos evidencias definitivas en el registro fósil de tal hecho, pero no puede descartarse que los representantes basales de ese clado se hallen en el futuro en sedimentos jurásicos de cualquiera de las tierras emergidas (Canudo y Salgado, 2003).

En Sudamérica hay un registro amplio de Rebbachisauridae, con presencia desde el Cretácico inferior hasta la parte inferior-media del Cretácico superior (Calvo y Salgado, 1995; Gallina y Apesteguia, 2005; Salgado *et al.*, 2006; Apesteguia, 2007; Ibiricu *et al.,* 2013; Lerzo *et al.*, 2024b). El rebaquisáurido de mayor antigüedad de Sudamérica es *Zapalasasurus* (Salgado *et al.*, 2006), del Barremiense-Aptiense de Neuquén (Argentina). La mayor diversidad de taxones de esta familia se han encontrado en el Aptiense-Cenomaniense (Bonaparte, 1996; Bellardini *et al.*, 2022). En el norte de África también se ha documentado una diversificación alta del grupo en el mismo periodo que Sudamérica (Lavocat, 1954, Sereno *et al.*, 2007; Fanti *et al.* 2013).

En Laurasia, el registro de Rebbachisauridae abarca desde el Barremiense al Aptiense. Solo se ha descrito *Demandasaurus*, en el Barremiense superior -Aptiense de España. La aparente ausencia de representantes de este grupo en Laurasia durante la parte alta del Cretácico inferior podría ser explicada por procesos de extinción regional (Canudo y Salgado, 2003). Sin embargo, el mayor interés de los rebaquisáuridos laurasiáticos reside en la información que aportan sobre sus movimientos de dispersión y direcciones de la misma. El ejemplo de *Demandasaurus* es muy ilustrativo en este debate, al ser un proceso de dispersión de Gondwana a Laurasia. El registro ibérico de saurópodos de finales del Jurásico y taxones diferentes: *Aragosaurus, Turiasaurus, Galvesaurus, Tastavinsaurus, Soriatitan, Europatitan, Garumbatitan* (Sanz *et al.*, 1987; Barco *et al.*, 2005; Royo-Torres *et al.*, 2006; Canudo *et al.*, 2008; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2017; Royo-Torres *et al.*, 2017; Mocho *et al.*, 2023). Sin embargo, ninguno de estos taxones se incluye en Rebbachisauridae, por tanto, representantes de este clado no parece que estuvieran presentes en Iberia hasta el Barremiense final.

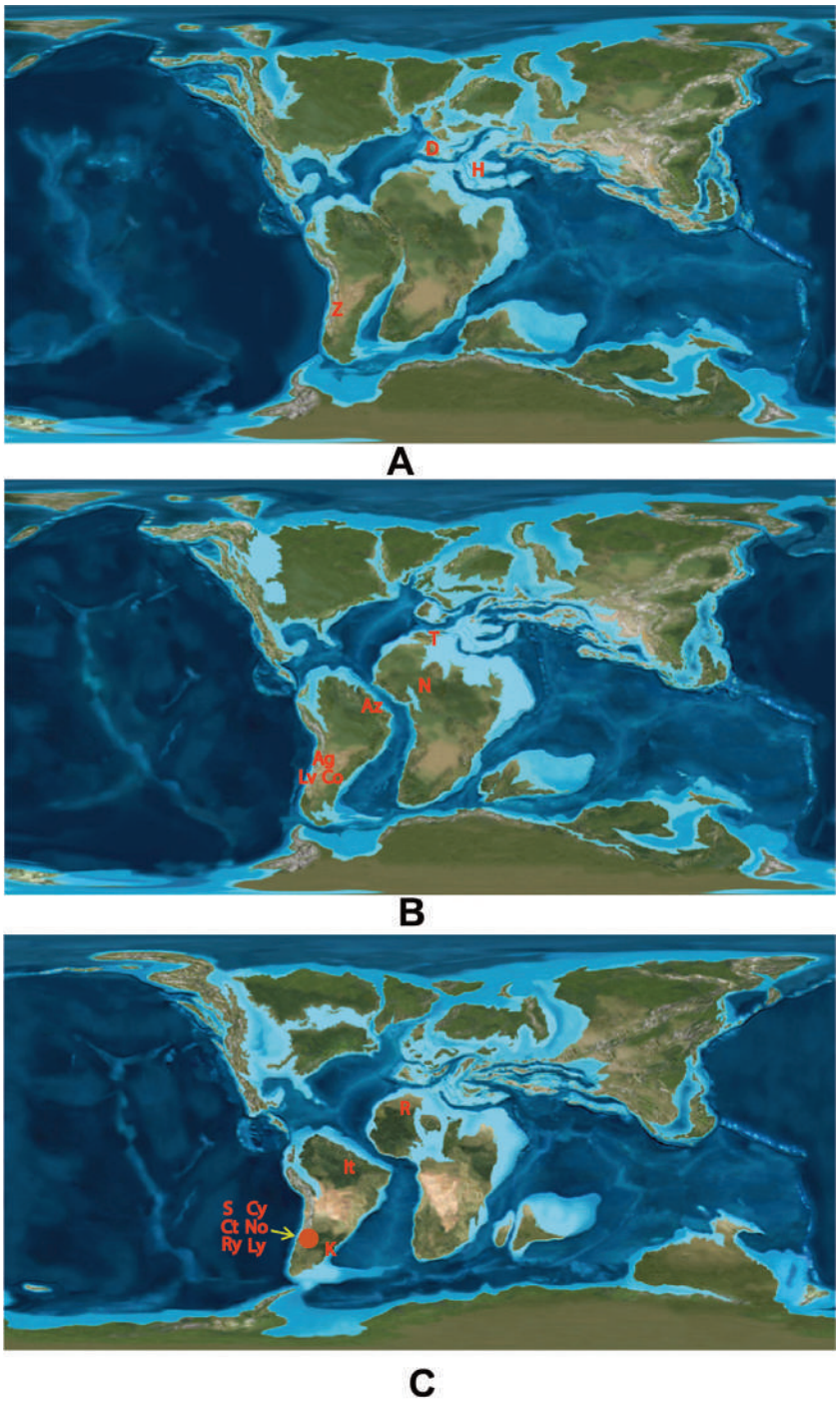


Figura 6. Distribución paleobiogeográfica de Rebbachisauridae. A- Taxones del Hauteriviense-Aptiense inferior: H-*Histriasaurus*; D- *Demandasaurus;* Z- *Zapalasaurus*. B- Taxones del Aptiense-Albiense: Az- *Amazonsaurus;* Co- *Comahuesaurus*; Lv- *Lavocatisaurus*; N- *Nigersaurus*; Ag- *Agustinia*; T- *Tataouinea*. C- Taxones del Cenomaniense- Turoniense: Cy- *Campananeyen*; No- *Nopcsaspondylus*; It- *Itapeuasaurus*; Ry- *Rayososaurus;* Ly- *Limaysaurus*; Ct- *Cathartesaura*; K- *Katepensaurus*; S- *Sidersaura*. Mapas paleogeográficos tomados de Ron Blakey (http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/).

Demandasaurus tiene una relación filogenética estrecha con tres taxones gondwánicos, *Rebbachisaurus, Nigersaurus* y *Tataouinea* (Whitlock, 2011; Torcida Fernández-Baldor, 2012; Carballido *et al*., 2012; Ibiricu *et al*., 2015; Wilson y Allain, 2015; Fanti *et al*., 2015). Los cuatro taxones se agrupan en Nigersaurinae / Rebbachisaurinae, lo que refuerza la hipótesis de un origen africano de *Demandasaurus* o de sus ancestros cercanos. Llegarían a Iberia por un proceso de dispersión, lo que habría sido posible con la existencia de un puente intercontinental entre África y Europa durante el Cretácico inferior (Pereda Suberbiola *et al*., 2003). La vicarianza sería otro proceso que podría explicar la presencia de *Demandasaurus* en Laurasia, pero es descartable porque se habrían generado taxones con diferencias anatómicas muy marcadas; además, los rebaquisáuridos hallados en Inglaterra (Mannion, 2009, Mannion *et al*., 2011; Larkin *et al*., 2019) son de edad Barremiense, por lo que un evento de dispersión de esa edad desde África es una explicación más parsimoniosa para esta distribución paleobiogeográfica. Por último, esta hipótesis es acorde con las edades de *Demandasaurus* y *Nigersaurus*, la ausencia de rebaquisáuridos en Laurasia en edades anteriores y la presencia repentina de los rebaquisáuridos europeos en el Barremiense (Torcida Fernández-Baldor, 2012).

Pereda Suberbiola *et al*. (2003) y Torcida Fernández-Baldor *et al*. (2011) proponen que el episodio de dispersión del norte de África a Europa ocurriría por la existencia de un puente intercontinental – que asocian a la "ruta Apúlica"- entre ambos continentes en el Cretácico temprano, que permitiría la dispersión a partir del Barremiense (Fig. 7). Durante el Cretácico temprano, la parte del Tetis situada entre el océano Atlántico central y el océano Índico formaba una cuenca estrecha y sinuosa; esta región de "Tetis mediterráneo" estuvo sometida a una deformación geológica intensa que ocasionó intervalos continuados de distensión *(rifting*) y colisiones, supeditados a la rotación de la placa africana y al proceso de apertura del océano Atlántico (Dercourt *et al*., 1986; 2000; Stampfli y Hochard, 2009). Como resultado de esta actividad geotectónica, se desprendieron fragmentos de la corteza africana como microcontinentes o microplacas que se desplazaron hacia el norte y colisionaron con Laurasia; asimismo, englobado en un proceso de formación de corteza oceánica, se originaron arcos volcánicos o plataformas someras en varias zonas del Tetis mediterráneo (Skelton *et al*., 2003). Uno de estos fragmentos fue la microplaca de Apulia, que se estructuraba como una plataforma carbonatada unida directamente a la "espuela cirenaica" de África en el Jurásico y en el Cretácico inferior (Bosellini, 2002; Stampfli y Hochard, 2009). Apulia se separó de África al final del Cretácico inferior (Bosellini, 2002), pero antes de esa separación física, se producirían intercambios periódicos de fauna de dinosaurios entre África y Apulia, lo que además se facilitaría por episodios repetidos de exposición subaérea registrados en el Cretácico inferior, también documentados con yacimientos de icnitas de dinosaurios (Raspini, 1998; Polcyn *et al*., 1999; Bosellini, 2002).

De acuerdo con el escenario descrito, el desplazamiento de la placa Apúlica hacia el norte explicaría de modo satisfactorio la presencia de dinosaurios gondwánicos en Europa, que serían unos "viajeros biogeográficos" desde el norte de África a Europa. Canudo *et al*. (2009) señalan que a partir de la mitad del Cretácico inferior (final del Barremiense e inicio del Aptiense) hay cambios importantes e intercambio de la fauna de dinosaurios norteafricanos y europeos -entre estos, con ejemplos evidentes en Iberia-, y que afectan a saurópodos rebaquisáuridos, terópodos espinosáuridos y ornitópodos. Estos datos sostienen las hipótesis de que la conexión entre África y Europa por medio del puente intercontinental basado en la vía de Apulia, comenzaría en el Barremiense, aunque en el Barremiense tardío la frecuencia de los

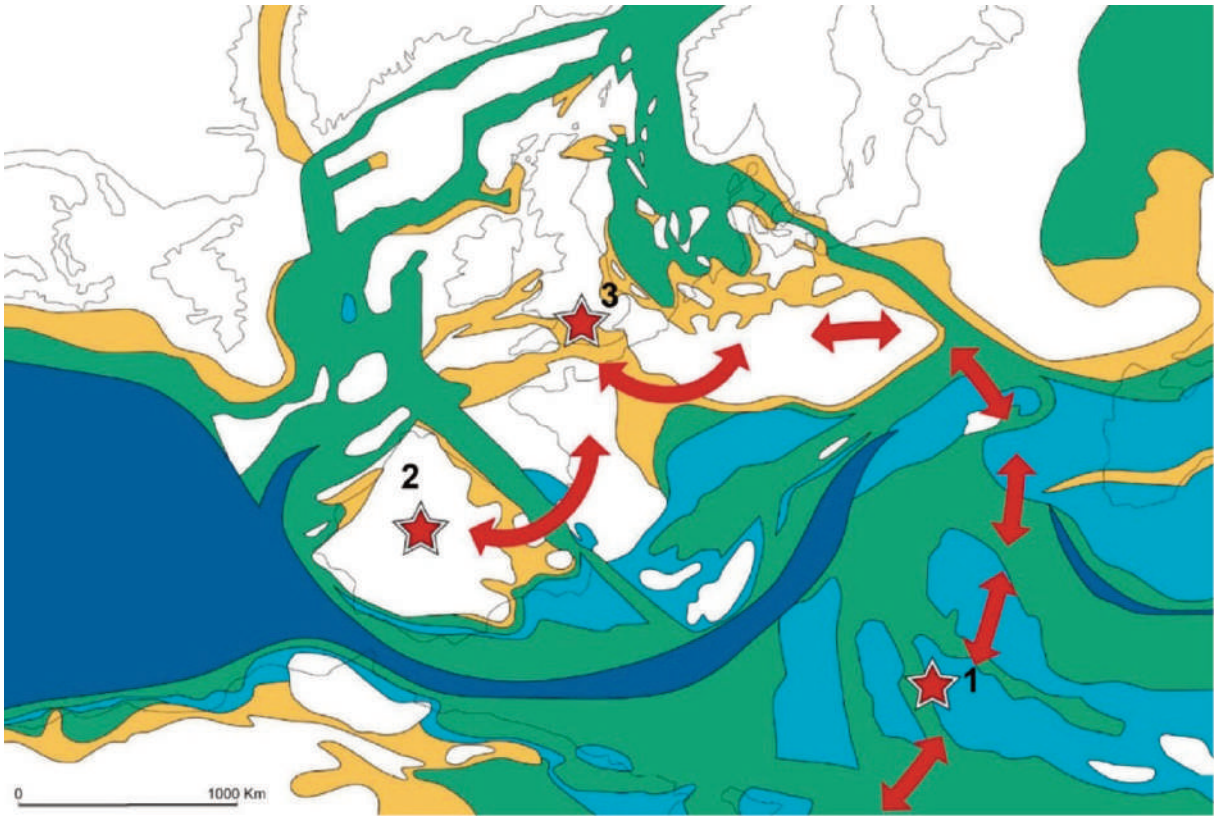


Figura. 7. Modelo de dispersión de dinosaurios entre África y Europa durante el Barremiense inferior-Aptiense inferior. Localización de rebaquisáuridos: 1- *Histriasaurus*; 2- *Demandasaurus*; 3- Rebaquisáuridos indet. de las islas británicas. Mapa paleogeográfico modificado de Canudo y Torcida Fernández-Baldor (2021).

intercambios faunísticos fue mayor, tal como evidencian las diferencias entre las faunas de ambos continentes previas a esa edad (Canudo *et al.*, 2009).

Un trabajo reciente analiza la historia paleogeográfica de Rebbachisauridae, con propuestas de puntos de origen del grupo y de eventos de diversificación y dispersión (Fanti *et al.*, 2015). Estos autores desarrollan un detallado estudio paleobiogeográfico en el que concluyen que Sudamérica sería el área donde se originó Rebbachisauridae durante el Jurásico medio, donde se produjo una rápida diversificación en el intervalo Berriasiense-Barremiense. En detalle, América del Sur sería el área exclusiva de la evolución de Limaysaurinae, y el área originaria y de diversificación inicial de Rebbachisaurinae. Desde América del Sur a África y Europa se producirían dos eventos de dispersión independientes: un primero en torno al Valanginiense-Hauteriviense, entre 135 y 130 m.a. que originaría el linaje gondwánico en el que se incluye *Histriasaurus*, y un segundo evento relacionado con los rebaquisaurinos de dispersión a Europa entre el Hauteriviense y Barremiense, 130-127 M. a., que apoyaría la hipótesis descrita anteriormente sobre el origen de *Demandasaurus* a partir de un proceso de dispersión desde África (Fig. 7).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

APESTEGUÍA, S. (2007). The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). *Gondwana Research*, 12, 533-546.

BARCO, J.I., CANUDO, J.I., CUENCA-BESCÓS, G. y RUÍZ-OMEÑACA, J.I. (2005). Un nuevo dinosaurio saurópodo, *Galvesaurus herreroi* gen. nov., sp. nov., del tránsito Jurásico-Cretácico en Galve (Teruel, NE de España). *Naturaleza Aragonesa*, 15, 4-17.

BELLARDINI, F., CORIA, R. A., WINDHOLZ, G. J., MARTINELLI, A. G. y BAIANO, M. A. (2022). Revisiting the Early Cretaceous sauropod *Agustinia ligabuei* (Dinosauria: Diplodocoidea) from southern Neuquén Basin (Patagonia, Argentina), with implications on the early evolution of rebbachisaurids. *Historical Biology*, 1-27.

BOISVERT, C., CURTICE, B., WEDEL, M. y WILHITE, R. (2004). Description of a new specimen of *Haplocanthosaurus* from the Dry Mesa Dinosaur Quarry. *The Anatomical Record*, 307, 3782–3800. DOI: 10.1002/ar.25520

BONAPARTE, J.F. (1996). Cretaceous tetrapods of Argentina. *Münchner Geowissenchaftliche Abhandlungen*, (A), 30, 73-130.

BONAPARTE, J.F. (1997). *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte 1995. *Ameghiniana*, 34, 116.

BONAPARTE, J.F. (1999). Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana*, 36 (2), 115-187.

BOSELLINI, A. (2002). Dinosaurs "re-write" the geodynamic sof the Eastern Mediterranean and the paleogeography of the Apulia Platforma. *Earth-Science Reviews*, 59, 211-234.

CALVO, J. O. y SALGADO, L. (1995). *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. A new Sauropoda from the Albian Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. *Gaia*, 11, 13–33.

CANUDO, J.I., BARCO, J.L., PEREDA–SUBERBIOLA, X., RUIZ–OMEÑACA, J.I., SALGADO, L., TORCIDA FERNÁNDEZ–BALDOR, F., y GASULLA, J.M. (2009). What Iberian dinosaurs reveal about the bridge said to exist between Gondwana and Laurasia in the Early Cretaceous? *Bulletin de la Société Géologique de France,* 180, 5–11.

CANUDO, J. I., CARBALLIDO, J. L., GARRIDO, A. y SALGADO, L. (2018). A new rebbachisaurid sauropod from the Aptian–Albian, Lower Cretaceous Rayoso Formation, Neuquén, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 63 (4), 679-691.

CANUDO, J.I., ROYO-TORRES, R. y CUENCA-BESCÓS, G. (2008). A new sauropod: *Tastavinsaurus* sanzi gen. et sp. nov. From the Early Cretaceous (Aptian) of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology,* 28 (3), 712-731.

CANUDO, J.I. y SALGADO, L. (2003). Los dinosaurios del Neocomiense (Cretácico inferior) de la Península Ibérica y Gondwana occidental: implicaciones paleobiogeográficas. En (ed.) Félix Pérez-Lorente: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. Instituto de Estudios Riojanos, Ciencias de la Tierra, 26, 251-268.

CANUDO, J.I. y TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F. (2021). Los dinosaurios nos enseñan paleobiogeografía. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 29.1, 18-26. ISSN: 1132-9157.

CARBALLIDO, J.L., GARRIDO, A.C., CANUDO, J.I. y SALGADO, L. (2010). Redescription of *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte (Dinosauria, Diplodocoidea), a rebbachisaurid of the early Upper Cretaceous of Neuquén. *Geobios,* 43 (5), 493-502.

CARBALLIDO, J. L., SALGADO, L., POL, D., CANUDO, J. I., y GARRIDO, A. C. (2012). A new basal rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Early Cretaceous of the Neuquén Basin; evolution and biogeography of the group. *Historical Biology*, 24 (6), 631–654.

CARPENTER, K., (2006). Assessing dinosaur faunal turnover in the Cedar Mountain Formation (LowerCretaceous) of eastern Utah, USA. *Ninth International Symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems and biota, Abstract and Proceedings Volume*, 21–25.

CARPENTER, K. (2018). *Maraapunisaurus fragillimus,* n. g. (formerly *Amphicoelias fragillimus*), a basal rebbachisaurid from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Colorado. *Geology of the Intermountain West*, 5, 227–244.

CARVALHO, I. S., DOS SANTOS AVILLA, L., y SALGADO, L. (2003). *Amazonsaurus maranhensis* gen. and sp. nov. (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Lower Cretaceous (Aptian-Albian) of Brazil. *Cretaceous Research*, 24 (6), 697–713.

CLEMENTE, P. y PÉREZ ARLUCEA, M. (1993). Depositional architecture of the Cuerda del Pozo Formation, Lower Cretaceous of extensional Cameros Basin, North Central Spain. *Journal of Sedimentology and Petrology*, 63 (3), 427-452.

COPE, E.D. (1878). A new species of *Amphicoelias*. *American Naturalist,* (12), 563–565.

DALLA VECCHIA, F. (1998). Remains of Sauropoda (Reptilia, Saurischia) in the Lower Cretaceous Upper Hauterivian/LowerBarremian) limestones of SW Istria (Croatia). *Geologia Croatica*, 51 (2), 105-134.

DALLA VECCHIA, F. M. (1999). Atlas of the sauropod bones from the Upper Hauterivian–Lower Barremian of Bale/Valle (SW Istria, Croatia). *Natura Nascosta*, 18, 6–41.

DALLA VECCHIA, F. M. (2005). Between Gondwana and Laurasia: Cretaceous Sauropods in an intraoceanic carbonate platform. En: V. Tidwell y K. Carpenter, eds.: *Thunder-Lizards. The Sauropodomorph Dinosaurs*. Indiana University Press, 395-429.

D'EMIC, M.D. (2012). The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166 (3), 624–671

DERCOURT, J., GAETANI, M., VRIELYNCK, B., BARRIERE, E., BIJU-DUVAL, B., BRUNET, M.F., CADET, J.P., CRASQUIN, S.y SANDULESCU, M.E. (2000). *Atlas Peri-Tethys, Palaeogeographical Maps*. CCGM/CGMW, 269 pp.

DERCOURT, J., ZONENSHAIN, L.P., RICOU, L.E., KAZMIN, V.G., LE PICHON, A, KNIPPER, A.L., GRANDJACQUET, C., SBORTSHKOV, I.M., GEYSAANT, J., LEPVRIER, C., PECHERSKY, D.H., BOULIN, J., SIBUET, J.C., SAVOSTIN, A., SOROKHTIN, O., WESTPHAL, M., BAZHENOV, L., LAUER, J.P. y BIJU-DUVAL, B. (1986). Geological evolution of the Tethys belt from the Atlantic to the Pamirs since the Lias. *Tectonophysics*, 123, 241-315.

FANTI, F., CAU, A., CANTELLI, L., HASSINE, M. y AUDITORE, M. (2015). New information on *Tataouinea hannibalis* from the Early Cretaceous of Tunisia and implications for the tempo and mode of rebbachisaurid sauropod evolution. *PloSOne*, 10 (4), e012347

FANTI, F., CAU, A., HASSINE, M. y CONTESSI, M. (2013). A new sauropod dinosaur from the Early Cretaceous of Tunisia with extreme avian-like pneumatization. *Nature Communications*, 4 (1), 1–7.

GALLINA, P.A. y APESTEGUÍA, S. (2005). *Cathartesaura anaerobica* gen. et sp. nov., a new rebbachisaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Huincul Formation (Upper Cretaceous), Río Negro, Argentina. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie*, 7 (2), 153-166.

GALLINA, P.A., APESTEGUIA, S., HALUZA, A. y CANALE, J.I. (2014). A diplodocid sauropod survivor from the Early Cretaceous of South America. *PLoSOne* 2014; 9: e97128

GHEERBRANT, E. y RAGE, J.C. (2006). Paleobiogeography of Africa: How distinct from Gondwana and Laurasia? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241, 224-246.

HATCHER, J.B. (1901). *Diplodocus* (Marsh): its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. *Memoirs of the Carnegie Museum*, I (1), 1-63.

HATCHER, J.B. (1903). Osteology of *Haplocanthosaurus* with description of a new species, and remarks on the probable habits of the Sauropoda, and the age and origin of the *Atlantosaurus beds*. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 2 (1), 1-72.

HAY, W.H., DE CONTO, R.M., WOLD, C.N., WILSON, K.M., VOIGT, S., SCHULZ, M., ROSSBY WOLD, A., DULLO, W.C., RONOV, A.B., BALUKHOVSKY, A.N. y SÖDING, E. (1999). Alternative global Cretaceous paleogeography. *Geological Society of America*. *Special Paper,* 332, 1-47.

IBIRICU, L. M., CASAL, G. A., MARTÍNEZ, R. D., LAMANNA, M. C., LUNA, M. y SALGADO, L. (2013). *Katepensaurus goicoecheai*, gen. et sp. nov., a Late Cretaceous rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from central Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33 (6), 1351-1366.

IBIRICU, L. M., CASAL, G. A., MARTÍNEZ, R. D., LAMANNA, M. C., LUNA, M., y SALGADO, L. (2015). New material of *Katepensaurus goicoecheai* (Sauropoda: Diplodocoidea) and its significance for the morphology and evolution of Rebbachisauridae. *Ameghiniana*, 52 (4), 430–446.

LARKIN, N., GREEN, M., LOMAX, D., COCKS, A. y SCHOUTEN, R. (2019). A complete record of Early Cretaceous (late Barremian – early Aptian) Rebbachisaur (Sauropoda, Rebbachisauridae) remains found on the Isle of Wight, UK, including unpublished material. *The Annual Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy 2019*, Posters, Isle of Whigt.

LAVOCAT, R. (1954). Sur les dinosauriens du continental intercalaire des Kem-Kem de la Daoura. *Comptes Rendus 19° International Geological Congress,* (65–68). Paris, France.

LERZO, L. N., GALLINA, P. A., CANALE, J. I., OTERO, A., CARBALLIDO, J. L., APESTEGUÍA, S. y MAKOVICKY, P. J. (2024a). The last of the oldies: a basal rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from the early Late Cretaceous (Cenomanian–Turonian) of Patagonia, Argentina. *Historical Biology*, 1-26.

LERZO, L.N., TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F., CANALE, J.I., WHITLOCK, J.A., OTERO, A. y GALLINA, P.A. (2024b): They all floated in the Cretaceous: new rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) with a highly pneumatized skeleton from the Upper Cretaceous (lower Cenomanian) of Patagonia, Argentina. *Historical Biology*, 1-14.

LINDOSO, R.M., MEDEIROS, M.A.A., DE SOUZA CARVALHO, I., PEREIRA, A.A. *et al*. (2019). A new rebbachisaurid (Sauropoda: Diplodocoidea) from the middle Cretaceous of northern Brazil. *Cretaceous Research*, 104:104191.

MANNION, P.D. (2009). A rebbachisaurid sauropod from the Lower Cretaceous of the Isle of Wight, England. *Cretaceous Research*, 30 (3), 521–526.

MANNION, P. D., UPCHURCH, P. y HUTT, S. (2011). New rebbachisaurid (Dinosauria: Sauropoda) material from the Wessex Formation (Barremian, Early Cretaceous), Isle of Wight, United Kingdom. *Cretaceous Research,* 32 (6), 774–780.

MARTÍN-CLOSAS, C. y ALONSO MILLÁN, A. (1998). Estratigrafía y bioestratigrafía (Charophyta) del Cretácico inferior en el sector occidental de la Cuenca de Cameros (Cordillera Ibérica). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 11, 253-270.

MOCHO, P., ESCASO, F., GASULLA, J.M., GALOBART, A., POZA, B., SANTOS-CUBEDO, A., SANZ, J.L. y ORTEGA, F. (2023). New sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous of Morella (Spain) provides new insights on the evolutionary history of Iberian somphospondylan titanosauriforms. *Zoolgical Journal of the Linnean Society*, (201,1), 214–268,

NAISH, D. y MARTILL, D.M. (2001). Saurischian dinosaurs I: sauropods; in: D.M. Martill and D. Naish (eds.), *Dinosaurs of the Isle of Wight*. Palaeontological Association, London, 185–211

NOPCSA, F. (1902). Notizen über Cretacischen Dinosaurier. Pt. 3. Wirbel eines südamerikanischen Sauropoden. *Sitzungsber Berlin Akademie der Wesenschaften,* Bd, 111, 108-114.

PEREDA SUBERBIOLA, J., TORCIDA, F., IZQUIERDO, L.A., HUERTA, P., MONTERO, D. y PÉREZ, G. (2003). First rebbachisaurid dinosaur (Sauropoda, Diplodocoidea) from the early Cretaceous of Spain: palaeobiogeographical implications. *Bulletin de la Société géologique de France*, 174 (5), 471–479.

POLCYN M.J., TCHERNOV, E. y JACOBS, L.L. (1999). The Cretaceous biogeography of the eastern mediterranean with a description of a new basal mosasaurid from ´Ein y Abrud, Israel. En Y. Tomida, T. H. Rich, y P. Vickers-Rich, eds.: *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*. National Science Museum Monographs, 15, 259-290.

RASPINI, A. (1998). Microfacies analysis of shallow water carbonates and evidence of hierarchically organized cycles: Aptian of Monte Tobenna, southern Apennines, Italy. *Cretaceous Research*, 19, 197-223.

ROYO-TORRES, R., COBOS, A. y ALCALÁ, L. (2006). A Giant European Dinosaur and a New Sauropod Clade. *Science*, 314,1925-1927.

ROYO-TORRES, R., FUENTES, C., MEIJIDE, F. y MEIJIDE, M. (2017). A new Brachiosauridae Sauropod dinosaur from the lower Cretaceous of Europe (Soria Province, Spain). *Cretaceous Research*, 80, 38–55.

RUSSELL, D.A. (1996). Isolated dinosaur bones from the Middle Cretaceous of the Tafilalt, Morocco. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e sér., 18, Section C, (2-3), 349-402.

SALGADO, L. (2003). Los saurópodos de Patagonia: sistemática, evolución y paleobiología. En: Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas (eds.): *Actas de las II Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*, 139-168.

SALGADO, L. y BONAPARTE, J.F. (1991). Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae, *Amargasaurus cazaui* gen. et sp. nov., de la Formación La Amarga, Neocomiano de la provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana,* 28, 333–346.

SALGADO, L., CANUDO, J.I., GARRIDO, A.C. y CARBALLIDO, J.L. (2012). Evidence of gregrariousness in rebbachisaurids (Dinosauria, Sauropoda, Diplodocoidea) from the Early Cretaceous of Neuquén (Rayoso Formation), Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32, 603–613.

SALGADO, L., CARVALHO DE SOUZA, I. y GARRIDO, A. C. (2006). *Zapalasaurus bonapartei*, un nuevo dinosaurio saurópodo de la Formación La Amarga (Cretácico inferior), noroeste de Patagonia, Provincia de Neuquén, Argentina. *Geobios*, 39 (5), 695–707.

SALGADO, L., GALLINA, P. A., LERZO, L. N. y CANUDO, J. I. (2022). Highly Specialized Diplodocoids: The Rebbachisauridae. En: A. Otero, J.L. Carballido y D. Pol, eds.: *South American Sauropodomorph Dinosaurs*. Springer, 165-208.

SALGADO, L., GARRIDO, A., COCCA, S. y COCCA, J.R. (2004). Lower Cretaceous rebbachisaurid sauropods from Cerro Aguada del León (Lohan Cura Formation), Neuquén Province, Northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24 (4), 903-912.

SANZ, J.L., BUSCALIONI, A.D., CASANOVAS, M.L. y SANTAFÉ, J.V. (1987). Dinosaurios del Cretácico inferior de Galve (Teruel, España). *Estudios geológicos, vol. extr. Galve - Tremp*, 45-64.

SERENO, P. C., BECK, A. L., DUTHEIL, D. B., LARSSON, H. C. E., LYON, *et al.* (1999). Cretaceous Sauropods from the Sahara and the Uneven Rate of Skeletal Evolution among Dinosaurs. *Science*, 286 (5443), 1342–1347.

SERENO, P.C. y WILSON, J.A. (2005). Structure and evolution of a sauropod tooth batery. En: K. A.Curry Rogers y J. A. Wilson, eds.: *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, 157-177.

SERENO, P.C., WILSON, J.A., WITMER, L.M., WHITLOCK, J.A., MAGA, A., *et al.* (2007). Structural Extremes in a Cretaceous Dinosaur. *PLoS ONE* 2 (11): e1230.

SKELTON, P.W., SPICER, R.A., KELLEY, S.P. y GILMOUR, I. (2003). *The Cretaceous world*. Ed. Cambridge University Press, Cambridge, 360 pp.

SIMÓN, M.E. y SALGADO, L. (2025). New rebbachisaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Huincul Formation (upper Cenomanian-Turonian) of Villa El Chocón (Neuquén Province, Argentina). *Cretaceous Research*, 173 (2025) 106137.

STAMPFLI G.M. y HOCHARD C. (2009). Plate tectonics of the Alpine realm. En Murphy, Keppie y Hynes, eds.: *Ancient orogens and Modern Analogues*. Geolocical Society London, Special Publications, 327, 89-111.

TAYLOR, M. P. (2018). *Xenoposeidon* is the earliest known rebbachisaurid sauropod dinosaur. *PeerJ*, 6, e5212.

TAYLOR, M.P. y NAISH, D. (2007). An unusual new neosauropod dinosaur from the lower Cretaceous hastings beds group of East Sussex, England. *Palaeontology*, 50 (6),1547–1564.

TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F. (2012). *Sistemática, filogenia y análisis paleobiogeográfico de* Demandasaurus darwini *(Sauropoda, Rebbachisauridae) del Barremiense superior-Aptiense de Burgos (España)*. Tesis doctoral Universidad de Zaragoza, 392 p.

TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F., CANUDO, J.I., HUERTA, P., MONTERO, D., PEREDA SUBERBIOLA, X. y SALGADO, L. (2011). *Demandasaurus darwini,* a new rebbachisaurid sauropod from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56, 535–552, doi:10.4202/app.2010.0003

TORCIDA FERNANDEZ-BALDOR, F., CANUDO, J.I., HUERTA, P., MORENO, M. y MONTERO, D. (2017). *Europatitan eastwoodi,* a new sauropod from the Lower Cretaceous of Iberia in the initial radiation of somphospondylans in Laurasia. *PeerJ* 2017; 5:e3409.

TSCHOPP, E., MATEUS, O. y BENSON, R.B.J. (2015), A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). *PeerJ* 3:e857; DOI 10.7717/peerj.857

UPCHURCH, P., BARRETT, P. M. y DODSON, P. (2004). Sauropoda. In: D. B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska, eds.: *The Dinosauria*, Second Edition, University of California Press, 295–322.

UPCHURCH, P., MANNION, P.D. y BARRET, P.M. (2011). Sauropod dinosaurs. En D. J. Batten, ed., *English Wealden fossils*. The Palaeontological Association, 476-525.

WEDEL, M. Y TAYLOR, M.P. (2013). Neural Spine Bifurcation in Sauropod Dinosaurs of the Morrison Formation: Ontogenetic and Phylogenetic Implications. *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, 10 (1), 1-34. ISSN 1567-2158.

WHITLOCK, J. A. (2011). A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161 (4), 872–915.

WHITLOCK, J. A. y WILSON MANTILLA, J. A. (2020). The Late Jurassic sauropod dinosaur *'Morosaurus' agilis* Marsh, 1889 reexamined and reinterpreted as a dicraeosaurid. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 40 (27): e1780600.

WHITLOCK, J.A., WILSON, J.A. y LAMANNA, M.C. (2010). Description of a nearly complete juvenile skull of *Diplodocus* (Sauropoda: Diplodocoidea) from the Late Jurassic of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology,* 30 (2), 442-457. e1780600.

WILSON, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 13, 215–275.

WILSON, J.A. y ALLAIN, R. (2015). Osteology of *Rebbachisaurus garasbae* Lavocat, 1954, a diplodocoid (Dinosauria, Sauropoda) from the early Late Cretaceous–aged Kem Kem beds of southeastern Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35 (4), e1000701.

WILSON, J.A., D'EMIC, M.D., IKEJIRI, T., MOACDIEH, E.M. y WHITLOCK, J.A. (2011) A Nomenclature for Vertebral Fossae in Sauropods and Other Saurischian Dinosaurs. *PLoS ONE* 6 (2): e17114. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017114.

XU, X., UPCHURCH, P., MANNION, P. D., BARRETT, P. M., REGALADO-FERNÁNDEZ, O. R., MO, J., MA, J., y LIU, H. (2018). A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod dinosaurs. *Nature communications*, 9 (1), 2700.

El projecte Dinosaures dels Pirineus, un model de divulgació paleontològica d'aplicació més global?

ÀNGEL GALOBART[1,2]

RESUMEN

Els petits museus locals de temàtica paleontològica han proliferat en els darrers anys a l'estat espanyol a mesura que s'ha dut a terme importants descobriments científics. Solen ser petits equipaments que tenen com a titulars ajuntaments de municipis poc poblats. En èpoques de bonança econòmica es van construir molts d'aquests museus i centres d'interpretació, però el manteniment d'aquests equipaments i les despeses del personal necessari pel seu funcionament posen en dubte la seva viabilitat. A Catalunya, a principis d'aquest segle també es va donar aquesta explosió d'equipaments i, preveient les dificultats de gestió i manteniment, es va crear el projecte Dinosaures dels Pirineus amb l'objectiu de coordinar els continguts, mancomunar esforços i buscar finançament públic. Més de 20 anys després dels seus inicis el projecte és un realitat que s'enfronta, contínuament, a noves problemàtiques i reptes. Podria ser aquest un model d'aplicació més global?

Paraules clau: *Divulgació paleontològica, Dinosaures, recerca, desenvolupament socioeconòmic, àrees rurals.*

Small local paleontological museums have proliferated in recent years in Spain as important scientific discoveries have been made. They are usually small facilities owned by town councils in sparsely populated municipalities. Many of these museums and interpretation centres were built in times of economic prosperity, but the maintenance of these facilities and the costs of the staff required to operate them call into question their viability. In Catalonia, at the beginning of this century there was also this explosion of facilities and, anticipating the difficulties of management and maintenance, the Dinosaurs of the Pyrenees project was created with the aim of coordinating the contents, pooling efforts and seeking public funding. More than 20 years after its inception, the project is a reality that is continually facing new problems and challenges. Could this be a more global application model?

Keywords: Palaeontological dissemination, dinosaurs, research, socioeconomic development, rural areas.

[1] Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP-CERCA), UniversitatAutònoma de Barcelona, C/ Escola Industrial, 23, 08201, Sabadell, (Barcelona, Spain). angel.galobart@icp.cat

[2] Museu de la Conca Dellà, C/ del Museu, 4, 25650 Isona i Conca Delllà (Lleida, Spain)

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.7

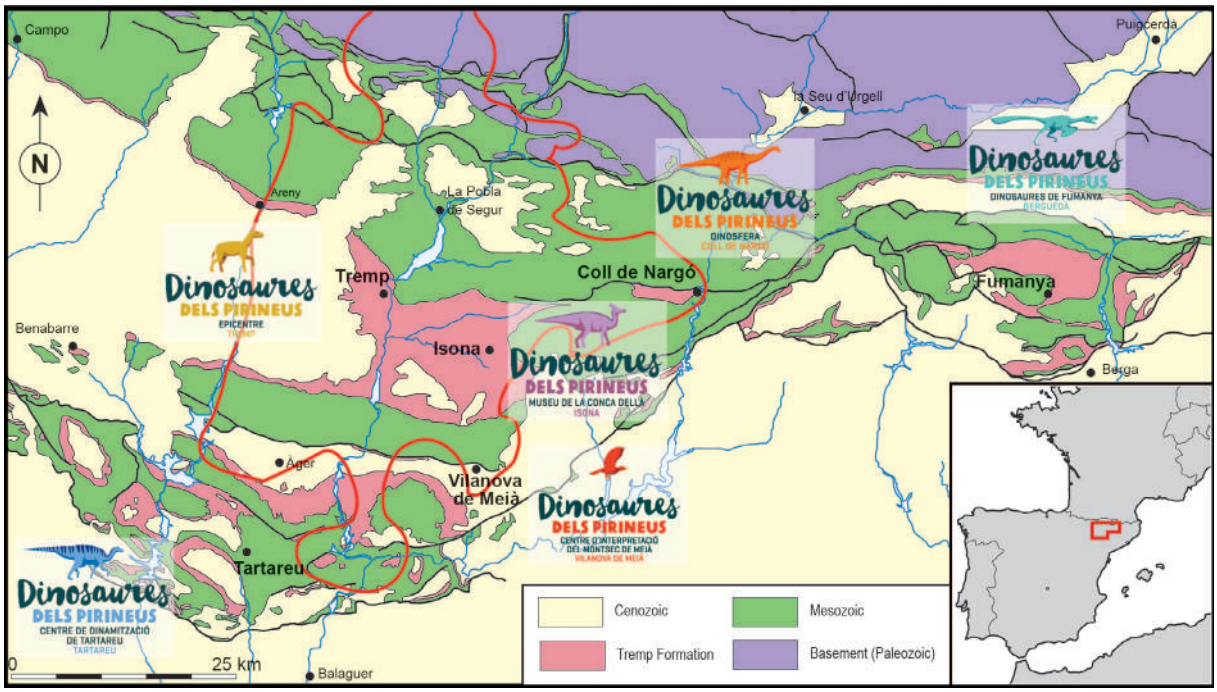


Figura 1.: mapa geològic simplificat de Prepirineu català on es situen els afloraments de la Formació Tremp i les localitats que formen part de dinosaures dels Pirineus (d'est a oest: Fumanya, Coll de Nargó Isona, Vilanova de Meià, Tremp i Tartareu). La silueta vermella marca els límits del Global Geoparc UNESCO Orígens.

1. INTRODUCCIÓ

1.1 CONTEXT DEL PROJECTE

Dinosaures dels Pirineus (https://dinosauresdelspirineus.cat) és un projecte de divulgació de la recerca paleontològica en museus i centres d'interpretació propers a diversos jaciments paleontològics del cretaci que, geogràficament, s'estenen per quatre comarques catalanes: Berguedà, Alt Urgell, Pallars Jussà i la Noguera, en el vessant sud del Pirineu (Fig. 1).

Actualment, en data 2025, aquest projecte ha assolit una certa estabilitat tant pel que fa al seu funcionament com en el vesant econòmic, però la seva gestació ha estat llarga, lenta i molt complicada.

Com es veurà més endavant, en el projecte estan implicats un total de sis centres a Catalunya, dels quals tres formen el nucli principal (Museu de la Conca Dellà, Dinosfera i Centre d'Interpretació del Montsec de Meià) i tres més (Centre d'Interpretació de Fumanya, Epicentre i Centre de Dinamització Cultural i Patrimonial de Tartareu) tenen una major independència como és el cas de Fumanya (comarca del Berguedà, província deBarcelona) i l'Epicentre (Tremp, comarca del Pallars Jussà, província de Lleida) o bé estan en un procés de millora dels seus espais divulgatius (Tartareu, comarca de la Noguera, província de Lleida). A més, des de fa uns quants anys, hi ha converses per incloure en el projecte a centres de

divulgació paleontològica propera, com són el Museo de los Últimos Dinosaurios de Arén (comarca de Ribagorza, província de Huesca), el Laboratorio Paleontológico de Loarre (Hoya de Huesca) i també amb el Musée des Dinosaures d'Esperaza (Aude, Occitània, França). Aquestes converses han tingut molt bona acceptació per part dels tècnics però moltes dificultats, a nivell polític, per concretar un marc de col·laboració.

1.2 HISTÒRIA DEL PROJECTE

1.2.1 LA IMPORTÀNCIA DELS MUSEUS REGISTRATS (MUSEU DE LA CONCA DELLÀ I MUSEU DE LES MINES DE CERCS)

El projecte s'inicia l'any 2001, quan el germen del que seria el Grup de Recerca del Mesozoic de l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (antic Institut Provincial de Paleontologia de Sabadell) comença a dur a terme prospeccions i excavacions en dues conques sedimentàries maastrichtianes (cretaci superior) a Catalunya: la Conca de Tremp i el sinclinal de Vallcebre (Galobart 2010; Galobart & Figuerola, 2021; Pérez Arzac, 2020). El potencial paleontològic en restes de dinosaures de jaciments com Els Nerets, Basturs Poble o Sant Romà d'Abella, a la Conca de Tremp, o el jaciment d'icnites de dinosaures de Fumanya al Sinclinal de Vallcebre, jaciments ja coneguts per intervencions anteriors, ens porten a fer una aposta decidida pels museus propers a aquests jaciments.

Fins aquell moment, les escasses restes de fòssils de dinosaure trobades i excavades es dipositaven a l'Institut Paleontològic de Sabadell. A partir del 2001, i aprofitant que a prop dels jaciments hi ha dos museus registrats, el Museu de la Conca Dellà a Isona i el Museu de les Mines de Cercs, es fa un canvi en l'administració del patrimoni recuperat, i es dipositen els fòssils en aquests museus. Hem de puntualitzar aquí que, segons la normativa vigent, la Llei 9/1993 del Patrimoni cultural català "Correspon al Departament de Cultura de determinar el lloc del dipòsit definitiu de les restes arqueològiques trobades, tenint en compte els criteris de la major proximitat a l'indret de la troballa i de la idoneïtat de les condicions de conservació i seguretat dels béns, sens perjudici de l'aplicació d'altres criteris derivats de les necessitats de l'ordenació museística general", de manera que queda explicitada la potestat del Departament de Cultura pel que fa a la tria del millor lloc on deixar en dipòsit les restes arqueològiques o, paleontològiques, en el nostre cas.

Posteriorment, en el decret 78/2002 de 5 de març del Reglament de protecció del patrimoni arqueològic i paleontològic, es concreta una mica més el procés de dipòsit dels materials fòssils. En l'article 10, apartat c, en relació a les obligacions del promotor s'especifica el següent: "Dipositar provisionalment les restes procedents de la intervenció al lloc on se n'hagi de fer l'estudi científic, d'acord amb el que s'ha indicat en l'autorització. El dipòsit provisional no pot tenir una durada superior a dos anys, excepte en els casos que la Direcció General del Patrimoni Cultural ho autoritzi expressament." A més, en l'article 15 sobre el procediment d'autorització d'intervenció en un jaciment paleontològic, s'especifiquen els documents i informació a incorporar, i un dels punts que es demanen als directors de les intervencions és que es faci una proposta del lloc de dipòsit provisional. En base a aquests arguments legals, en totes les peticions d'intervenció que es solicitaven des del Grup de Recerca del Mesozoic de l'IPS es demanava, explícitament, que els materials de les excavacions es dipositessin provisionalment al Museu de la Conca Della. Un cop

Figura 2: vista de l'antiga sala de paleontologia del Museu de la Conca Dellà amb fòssils en exposició dins de vitrines i la reconstrucció d'un hadrosaure al fons de la imatge (fotografia: Museu de la Conca Dellà).

els materials estan dipositats en un museu, i també seguint el mateix reglament, és el Departament de Cultura, seguint les disposicions de l'article 25 (Determinació del lloc de dipòsit definitiu), que ha de determinar el lloc de dipòsit definitiu, sempre vetllant per la millor conservació i accés d'aquestes col·leccions.

Aquesta decisió d'apostar per un museu petit, com el Museu de la Conca Dellà, per rebre en dipòsit definitiu els fòssils de desenes de jaciments paleontològics va ser realment arriscada, ja que implicava un major volum de treball, principalment pel que fa a la preparació dels fòssil, documentació i emmagatzematge, que podria dur a col·lapsar la fràgil capacitat de treball en museus amb plantilles molt curtes.

No obstant aquesta problemàtica, la importància i quantitat de noves troballes dutes a terme per l'equip del Mesozoic de l'ICP que incloïa un gran diversitat de fòssils (ossos, ous i petjades) van encoratjar als responsables polítics a potenciar el seu teixit museístic, tenint com a centre d'aquesta divulgació els dinosaures del cretaci superior.

1.2.2 HISTÒRIA D'UN MUSEU

Abans de continuar amb l'explicació de com es va desenvolupar el projecte Dinosaures dels Pirineus val la pena fer un cop d'ull a la creació i història del Museu de la Conca Dellà, ja que es pot considerar l'estructura central on pivota el projecte.

L'origen del museu es remunta a finals dels anys 80, principis dels 90, del segle XX. L'excavació dels jaciments arqueològics i paleontològics del municipi d'Isona i Conca Dellà (comarca del Pallars Jussà, província de Lleida) posa de relleu la importància d'un ric patrimoni d'aquestes dues disciplines, tant a nivell català com internacional. Un primer germen del museu serà una sala d'exposicions impulsada pel Centre d'Estudis Isonencs, però ràpidament, des de l'ajuntament i sota l'alcaldia del Sr. Agustí Graells, s'impulsa la creació d'un museu municipal. És l'any 1995 quan s'inaugura i registra el Museu de la Conca Dellà, acollint en les seves sales alguns materials excavats a la ciutat romana d'Aeso i fòssils donats per l'Institut Català de Paleontologia (Fig. 2).

El museu neix amb molta empenta i en poc temps es consolida l'equip de treball, dirigit per Teresa Reyes, arqueòloga i bona coneixedora de la ciutat romana d'Aeso, amb la incorporació d'una tècnica en turisme (Mariona Solé) i una guia/recepcionista (Francina Pubill). El museu té un gran èxit, sobretot durant els primers anys i, amb el pas del temps, el número de visitants s'estabilitza al voltant dels 6.000 anuals.

L'any 2005 hi ha canvi en la direcció, que passa a mans del paleontòleg Rodrigo Gaete, el qual portava treballant al museu, de forma intermitent, des de l'any 2.000. Durant aquest temps la museografia es manté

sense canvis i no serà fins l'any 2015 que es farà una primera remodelació de la sala de dinosaures amb l'objectiu d'incorporar-hi les noves troballes fetes els darrers anys.

Figura 3: vista general de l'afloament paleontològic del Mirador del Cretaci. En primer pla, i marcades en vermell, les marques de pas de sauròpodes. El recorregut començava en una zona amb impressions de fulles de Sabalites, continuava per la zona d'icnites de dinosaure, per acabar en una superfície on es podien observar diverses acumulacions amb ous de dinosaure (fotografia: Àngel Galobart).

1.2.3 LA INCORPORACIÓ DE COLL DE NARGÓ

A nivells històric, els fòssils de dinosaure del Pirineu català son coneguts des del descobriment de la primera resta, un fèmur de titanosaure, durant la construcció de la presa de Talarn (actualment presa de Sant Antoni) a tocar de Tremp. Des d'aquell moment, diversos paleontòlegs d'universitats europees visiten periòdicament aquesta zona del Pirineu i duen a terme recol·leccions de fòssils i treballs científics. Un d'aquests punts recurrents és el municipi de Coll de Nargó, que comença a tenir una certa rellevància científica i patrimonial degut a la gran riquesa de restes d'ous i nius de dinosaure.

A finals del segle XX, a Coll de Nargó, es produeix un incident que implica unes excavacions paleontològiques irregulars i una exportació de patrimoni fòssil. En aquest incident hi estan implicats investigadors de la Universitat de Bonn i del Museu de Ciències Naturals de Barcelona. Durant molts anys, en èpoques en que les lleis de protecció del patrimoni eren inexistents o difuses, investigadors d'universitats i museus de tota Europa venien al Pirineu a fer treball de camp i s'emportaven grans quantitats de roques i fòssils, tal com ho comenten nombrosos veïns del mateix Coll de Nargó i d'altres poblacions com Isona, Tremp o Vilanova de Meià. Els agents rurals de la Generalitat de Catalunya, alertats pels veïns van requisar part dels blocs extrets que contenien ous i postes de dinosaures. Hem de dir que, a requeriment del Departament de Cultura, la Universitat de Bonn va fer el retorn dels materials extrets a Coll de Nargó, que van ser la base d'una tesi doctoral i diversos treballs científics (Peitz, 2000), i que ocupava un volum d'un metre cúbic, aproximadament.

Com a conseqüència del rebombori mediàtic i també d'una presa de consciència sobre la importància del patrimoni fòssil, es forma l'associació ADAU (Amics dels Dinosaures de l'Alt Urgell) on hi participen aficionats als fòssils, gent amb interès pel patrimoni i geòlegs locals. Aquest grup farà una gran tasca de prospecció i protecció dels jaciments i també engegaran dos projectes de divulgació que seran un èxit. Per una banda es crearà un espai d'exposició, amb el suport del'ajuntament de Coll de Nargó, que es dirà "Sala Límit K/T", la qual serà l'embrió de Dinosfera. Per l'altra, es neteja i condiciona un afloament amb restes d'ous de dinosaures, impressions de plantes i petjades de dinosaure prop de Coll de Nargó. Un espai que porta per nom "Mirador del Cretaci" (Fig. 3) i que és un visita complementària a la de la Sala Límit K/T.

Figura 4: vista del diorama principal de Dinosfera, amb la reconstrucció del titanosaure fent la posta i una reconstrucció el cocodril notosúquid *Ogresuchusfuratus* al seu costat (fotografia: Jordi Peiró).

1.2.4 ESTRUCTURANT LA DIVULGACIÓ I LA RECERCA

La conjunció d'aquest fets diversos (descoberta de nous jaciments i fòssils, aposta pels museus del territori, presa de consciència ciutadana sobre el valor patrimonial del fòssils) va ser el brou de cultiu per estructurar un projecte de recerca i de divulgació amb esperit cooperatiu i que estigués implementat en el territori pirinenc. Aquest projecte comença a caminar l'any 2001.

La primera fase del projecte va consistir en organitzar i distribuir les temàtiques de cada centre en funció de la riquesa particular de cada zona, amb la premissa de no repetir la informació que s'ofereix al públic visitant. Les propostes de divulgació, fetes per part dels investigadors, sovint xocaven amb les reticències dels diversos organismes i institucions participants (ajuntaments, consorcis, consells comarcals, diputacions), més interessats en posar de relleu el patrimoni local de cada municipi en front d'una proposta que seleccionava aquelles peces i temàtiques en funció d'un discurs divulgatiu global.

L'any 2005, es duu a terme un primer assaig de projecte comú. Consells comarcals i Grups d'Acció Local demanen i aconsegueixen un projecte FEDER sota la denominació "Terra de Dinosaures". L'enfoc que es fa en aquell moment és clarament finalista (recursos web, fulletons, recursos educatius, senyalització del jaciments a l'aire lliure) però, malauradament, tot i la inversió econòmica provinent de fons europeus, la falta d'uns equipaments preparats i musealitzats fan inviable aquest primer intent de xarxa de museus, que es dissol sense cap resultat tangible al cap de molt poc temps.

El projecte quedarà aturat fins l'any 2011, coincidint amb l'inici de la construcció del nou edifici que haurà d'hostatjar el nou centre d'interpretació a Coll de Nargó, que ha de substituir la Sala Límit K/T. La creació d'aquest nou equipament va ser complexa i es va allargar durant 4 anys. Una primera fase va consistir en la tria d'un espai municipal adient pel centre i en la construcció de l'edifici. La complexitat de gestió de fons europeus per un municipi petit com el de Coll de Nargó (600 habitants) va posar en perill la segona fase, l'elaboració d'un projecte museològic i del posterior projecte museogràfic i, fins i tot, la producció de l'exposició permanent. Finalment el centre va obrir les seves portes l'any 2015 amb el nom de Dinosfera (Fig. 4).

Durant aquests 4 anys, que van del 2011 al 2015 anys es posen les bases per ordenar els continguts d'aquest centre d'interpretació i es busca el sistema legal de poder-hi exhibir fòssils sense esdevenir un museu registrat. Així, Dinosfera esdevé un "satèl·lit" del Museu de la Conca Dellà, és a dir, tot i estar situat en un altre municipi es considera una sala més de l'esmentat museu. Aquest funcionament es repetirà l'any 2021 amb el Centre d'Interpretació del Montsec de Meià, a Vilanova de Meià.

1.2.5 CRISIS I NOU RUMB EN EL PROJECTE

A finals de l'any 2014, pocs mesos abans que obrís les portes Dinosfera, el Museu de la Conca Dellà pateix un greu daltabaix, degut a les conseqüències de la crisis econòmica. L'ajuntament prescindeix del director i la tècnica de turisme, i al museu només hi resta la persona encarregada de les obertures i del guiatges. Aquestes actuacions, que podríem considerar de pànic econòmic i pressupostari, no són infreqüents en municipis petits, de pressupost molt ajustat i constantment tensionats amb actuacions d'urgència relacionades amb mobilitat, subministraments i altres particulars relacionats amb el dia a dia dels veïns del municipi. El que val la pena posar de relleu es el desconeixement general del que és un museu, de les seves funcions i, fins i tot del seu funcionament, per part d'aquests ajuntaments. Els museus registrats, a Catalunya, es regeixen la normativa de la llei 17/1990 de museus de la Generalitat de Catalunya. Aquesta llei identifica les funcions pròpies del museus (recerca, conservació i divulgació del patrimoni), així com els requeriments de funcionament d'un museu, com pot ser el personal necessari i imprescindible per dur a terme les seves funcions. Per la serva part els titulars d'aquests equipaments, en el cas de museus municipals, o bé desconeixen la normativa o bé els visualitzen més com un aparador que no com una institució viva que desenvolupa un conjunt d'actuacions enfocades a posar en valor el patrimoni. En el cas del Museu de la Conca Dellà, (MCD), i davant dels problemes econòmics, l'ajuntament fa la proposta de posar a concurs públic la gestió del Museu. Aquestes propostes entren en contradicció amb la normativa de museus, que inclou la necessitat de la figura d'un director i d'un conservador, com a elements imprescindibles per mantenir aquests equipaments dins del registre de museus.

És en aquell moment quan, des del Servei de Museus del Departament de Cultura i l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont s'intervé en aquesta qüestió. Aquell 2015 es signa un conveni de col·laboració entre la Generalitat de Catalunya i l'Institut Català de Paleontologia (ICP) pel qual s'estableix el compromís de fer una assignació econòmica, de caire anual, a l'institut per tal que s'inverteixi en activitats i personal del museu. En el mateix conveni i en un altre signat amb l'Ajuntament d'Isona, s'estableix que el cap del Grup de Recerca del Mesozoic de l'ICP serà el director del museu.

2. EL PROJECTE EN L'ACTUALITAT (2025)

2.1 RENOVACIÓ I AMPLIACIÓ DEL MCD

La situació del museu es va estabilitzant progressivament a partir de l'any 2015. Els fons econòmics gestionats des de l'ICP permeten la contractació temporal de professionals que es dediquen a aspectes de conservació i documentació de la col·lecció del MCD, gestionar les visites guiades dels diferents equipaments o adquirir materials necessaris pel funcionament del museu.

L'any 2018 es signa un conveni entre l'Ajuntament d'Isona i la Generalitat de Catalunya pel qual s'atorga una subvenció a l'ajuntament, pels anys 2018, 2019 i 2020, per un valor de 400.000€, per la remodelació del museu. També aquest mateix any, el Consell Comarcal del Pallars Jussà inclou la remodelació del museu dins d'un projecte FEDER, del qual l'Ajuntament hi aportarà l'IVA com a cofinançament, amb una aportació total de 315.000€.

Figura 5: vista parcial de la sala de paleontologia del Museu de la Conca Dellà (fotografia: XMLLA).

La renovació del museu es fa en dues fases, en la primera s'actua sobre un edifici que es troba davant del museu, l'anomenada casa "Cal Serra". Les obres consisteixen en buidar l'interior de l'edifici per refer els trebols dels pisos a la mateixa alçada que els de les sales d'exposició del MCD, reforçar i rehabilitar la façana i fer la teulada nova. Aquesta primera fase s'acaba l'any 2019 i, a continuació, ja es posa a concurs la segona fase que inclou la construcció d'una passarel·la metàl·lica que uneix els dos edificis, l'elevació de part de la teulada del MCD, la construcció de les oficines, sala de reserva i laboratori de preparació i la producció de la museografia i una nova botiga.

Finalment, el 3 de març de 2023, s'inaugura el nou museu, amb una museografia que recull tots els avenços científics tant pel que fa a l'arqueologia com a la paleontologia (Fig. 4) i amb el nou laboratori de preparació, una sala multifunció i una sala d'exposicions temporals.

2.2 LA INCORPORACIÓ DEL CENTRE D'INTERPRETACIÓ DEL MONTSEC DE MEIÀ

El darrer equipament en incorporar-se a la xarxa Dinosaures dels Pirineus és el Centre d'Interpretació de Montsec de Meià, a Vilanova de Meià. Per una banda, l'ajuntamentde Vilanova de Meià disposava d'un espai on s'exhibia una col·lecció particular de fòssils, principalment del municipi i per l'altra, l'Institut d'Estudis Ilerdencs conserva una espectacular col·lecció de més de 5.000 fòssils, 4.000 dels quals de la Pedrera de Meià.

L'any 2016 comencen les converses amb direcció de l'IEI (Institut d'Estudis Ilerdencs) i es posen sobre la taula algunes propostes de col·laboració entre el MCD, l'ICP i l'IEI. La primera d'elles, que no va tirar endavant, va ser la possibilitat que la col·lecció de l'IEI es dipositès formalment al MCD i aquest en fos el responsable de la seva conservació i gestió. La segona, que es va poder materialitzar de manera positiva, va ser la producció d'una exposició de fòssils que es va exposar a les instal·lacions de l'IEI i, posteriorment, part de la mateixa va servir per fer l'exposició permanent del Centre d'Interpretació del Montsec.

L'exposició es va inaugurar a la Sala Montsuar de l'IEI, a LLeida, el setembre de 2018 i es va clausurar el gener de 2019. En teoria, les vitrines, plafons i fòssils que havien d'anar al Centre d'Interpretació del Montsec havien d'anar directament des de l'exposició temporal a la definitiva, però diversos factors, entre ells, la proximitat de les eleccions municipals de maig de 2019 van paralitzar aquest trasllat. La pandèmia va empitjorar la situació i no va ser fins a finals de l'any 2020 que es va donar llum verda al transport i muntatge de l'exposició en el seu nou espai. Mentrestant, s'havien mogut els fils per trobar un sistema de col·laboració per facilitar el funcionament del Centre. Així, es va signar un conveni a tres bandes, per una banda el receptor (Ajuntament de Vilanova de Meià), per l'altra el museu especialitzat en la temàtica (Museu de la

Conca Dellà) i per l'altra el museu de territori de la Noguera (Museu Comarcal de la Noguera). Pel que fa als fòssils, es va sol·licitar una cessió temporal dels materials al Servei d'Arqueologia i Paleontologia, que els va cedir de forma temporal perquè es puguin exhibir en aquest centre.

Finalment, el centre es va obrir el 20 de març de 2021.

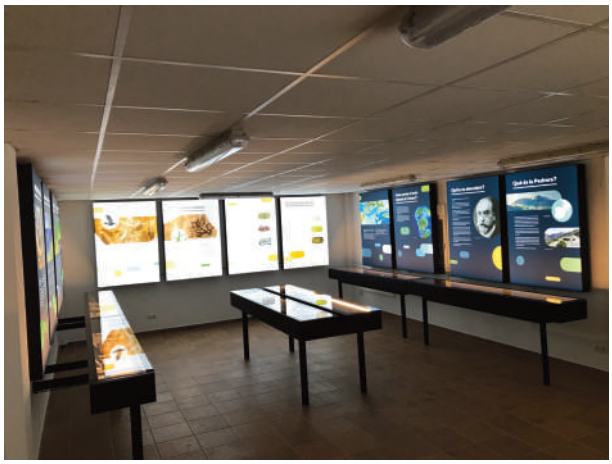


Figura 6: vista general de la sala d'exposició sobre els jaciments de les Calcàries litogràfiques al Centre d'Interpretació del Montsec de Meià (fotografia: Àngel Galobart).

2.3 EL MOMENT ACTUAL

Actualment, Dinosaures dels Pirineus està format per les extensions registrades al Museu de la Conca Dellà (Museu, Dinosfera i Centre d'Interpretació del Montsec de Meià). Aquests centres són tots de titularitat municipal però la gestió i la supervisió científica es porta des de l'ICP, que aporta el director i gestiona les subvencions de la Generalitat de Catalunya, que són vitals pel funcionament diari dels centres. A més, el titular del Museu de la Conca Dellà, l'Ajuntament d'Isona i Conca Dellà, opta a les diferents convocatòries de subvencions que el Departament de Cultura de la Generalitat de Catalunya posa a concurrència pública mitjançant l'Oficina de Suport a les Iniciatives Culturals (OSIC). Són diverses línies de subvencions que cobreixen aspectes com les activitats destinades a públic general o escolar, adquisició d'equipaments, realització de plans estratègics o directors i restauració de materials, que generalment cobreixen entre el 80 i 90% de l'actuació, de manera que la resta ha d'estar coberta per les aportacions dels titulars.

Hi ha diferents aspectes que condicionen el dia a dia d'aquest projecte. El principal llast per aquests equipaments municipals és la despesa de personal. Els tres centres tenen assegurat el personal mínim imprescindible per poder dur a terme la obertura dels centres durant els caps de setmana i períodes de vacances, a partir de les dotacions econòmiques de cadascun dels ajuntaments. Així, el Museu de la Conca Dellà té contractada una persona en qualitat de guia/recepcionista/administració a jornada completa, en tant que a Dinosfera i al Centre d'Interpretació del Montsec de Meià les obertures es cobreixen amb jornades reduïdes. Un altra aspecte és el personal tècnic necessari per cobrir les tasques de documentació, conservació, la restauració de les col·leccions, o les visites didàctiques i guiades. Pel que fa a la figura del conservador de col·leccions, indispensable en un museu registrat, des de fa dos anys està coberta gràcies a l'aportació econòmica de la Generalitat de Catalunya, que ha permès la contractació per part de l'ICP, amb dedicació plena al Museu de la Conca Dellà. La resta de personal de suport per les obertures, per les visites guiades o didàctiques, i de suport a documentació o restauració, correspon a professionals autònoms i empreses especialitzades que són contractats en funció de les subvencions obtingudes.

Val la pena fer un incís en aquest punt per posar de relleu una problemàtica pròpia d'aquelles àrees rurals de baixa densitat, una realitat demogràfica i socioeconòmica que cada vegada va a més a tot el món. Per fer-nos una idea, agafarem com a marc d'actuació el Geoparc Orígens, que inclou 19 municipis de les

comarques del Pallars Jussà, Pallars Sobirà, Alt Urgell i la Noguera. En total ocupa una superfície d'uns 2.000 quilòmetres quadrats i una població aproximada d'unes 16.000 persones, és a dir, el Geoparc té una densitat de 8 habitants per quilòmetre quadrat. Bona part de la població es dedica al sector primari (industria agrícola i ramadera), amb una població força envellida i amb la gent jove que surt d'aquest territori per anar a cursar els estudis universitaris. Amb aquest panorama es fa molt difícil trobar professionals o empreses que es dediquin als àmbits de la didàctica, guiatge, preparació arqueològica i paleontològica o altes aspectes relacionats amb la conservació i documentació del patrimoni. El projecte Dinosaures dels Pirineus té la voluntat de ser un element més en la dinamització econòmica del territori i ja ha tingut un cert èxit en crear un petit conjunt de professionals que combinen la seva feina en els museus del projecte amb altres encàrrecs relacionats amb el patrimoni cultural i natural de l'àmbit del Geoparc. No obstant, moltes vegades, les mateixes lleis de contractació pública posen traves a la possibilitat de comptar de forma recurrent amb uns professionals que ja coneixen tant la temàtica com el territori, havent de recórrer a altres professionals que viuen en zones molt allunyades i que difícilment els hi surt a compte acceptar les propostes de feina.

Cal remarcar també, la importància del treball en xarxa que es dona a Catalunya. El sistema museístic català ha impulsat des del seu Pla de Museus dues xarxes de suport pels museus, una territorial i una temàtica. En el cas de les xarxes territorials, el MCD forma part de la Xarxa de Museus de les Terres de Lleida i Aran (XMTLLA); en el cas de les temàtiques, forma part de la Xarxa de Museus de Ciències Naturals de Catalunya (XMCNC), essent l'únic museu de la província de Lleida amb aquesta temàtica. Aquestes xarxes suposen un benefici molt important pels petits museus. Sota un museu capçalera (el Museu de Lleida en els cas de la XMTLLA i el Museu de Ciències Naturals de Barcelona, per la XMCNC), que rep i gestiona els fons que arriben de la Generalitat de Catalunya, s'efectuen plans d'actuació plurianuals amb els objectius i necessitats de tota la xarxa. Així, aquestes xarxes donen suport en temes de conservació, documentació, serveis pedagògics, accessibilitat, seguretat, a més de proposar formacions i actuacions de comunicació conjunta. No obstant, potser el punt fort d'aquestes xarxes és que fan de punt de trobada i discussió entre els treballadors dels museus, que poden intercanviar informació i experiències i trobar respostes i solucions per problemàtiques que solen ser comunes a tots els museus.

3. DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS

3.1 DINOSAURES DELS PIRINEUS, MODEL D'ÈXIT O DE SUPERVIVÈNCIA

Els museus locals de temàtica paleontològica, propers als jaciments de fòssils, són habituals a tot l'estat espanyol. Són equipaments que es solen trobar en àrees poc poblades, no sempre ben comunicades, però que en tots els casos solen tenir un comú denominador: l'empenta de polítics i societat civil per mantenir i exposar el patrimoni en el territori.

En el moment actual, tot i que s'ha assolit grans millores en els equipaments i hi ha un coordinació prou ferma entre els diferents centres, Dinosaures dels Pirineus es pot considerar un model que s'està

estabilitzant però que encara es troba en mode supervivència. Dos són els factors que influeixen en aquesta valoració: per una banda els recursos econòmics limitats i, per l'altra, la dependència de les decisions dels titulars en la gestió dels equipaments. Un exemple de resultat decebedor, en relació a aquesta dependència dels estaments municipals, va ser l'intent de creació de la Red Turismo y Paleontologia, que agrupava nou petits museus locals de paleontologia de tot l'estat espanyol, com un exemple de l'esforç i les ganes de sobreviure que tenen aquestes institucions. Aquest projecte va ser aprovat pel Ministerio de Turismo, amb un finançament NextGeneration de 330.000€. El projecte proposava la creació d'una xarxa que permetés fer difusió dels nou equipaments a un públic interessat per la paleontologia de dinosaures i en els fòssils en general. Per això es proposava la realització d'un pla de comunicació conjunt, la presencia en fires de turisme, la creació de productes audiovisuals didàctics i divulgatius, etc.. Malauradament, el projecte va decaure per la incomprensió, en alguns casos, i per la ineficàcia, en altres, dels responsables de les secretaries de diversos ajuntament implicats. Es fa difícil saber fins a quin punt estem davant d'un problema d'incompetència, de falta d'interès o, senzillament, d'excés de feina i falta de recursos. En tot cas, aquesta ha estat una oportunitat perduda per replicar un model col·laboratiu que sobrepassa municipis, comarques, províncies i autonomies.

Pel que fa a Catalunya, el model que s'ha aplicat a Dinosaures dels Pirineus s'ha forjat molt lentament, amb alts i baixos, però sembla que, en aquests moments té una certa consistència i visió de futur. És un model que demana una forta implicació dels ens culturals de les comunitats autònomes i que, en el cas de Catalunya, es beneficia de l'existència d'un centre de recerca com l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont.

Per contra, també és un model que depèn molt de les capacitats financeres de petits municipis (d'entre 300 i 1.000 habitants), generalment amb una gran superfície i amb pocs ingressos. Per compensar aquestes limitacions es compta amb les aportacions econòmiques que porta fent el Servei de Museus del Departament de Cultura de la Generalitat de Catalunya des de l'any 2015. Aportacions que s'han consolidat i que han anat augmentant al llarg del temps, i que es tramiten i gestionen des de l'Institut Català de Paleontologia. Una proposta molt interessant que arriba des del Departament de Cultura i que ajudaria a convertir Dinosaures dels Pirineus en model d'èxit és la de fer del Museu Crusafont de l'ICP un Museu d'Interès Nacional, com a institució que gestioni altres centres de paleontologia a Catalunya. Aquest nomenament implicaria (sempre que s'aprovin els pressupostos autonòmics) un salt qualitatiu molt important pel que fa al finançament dels centres i, de rebot, una menor dependència de les decisions dels titulars dels edificis i equipaments.

Finalment, un altre factor que juga en contra d'aquests equipaments és que solen trobar-se lluny dels grans nuclis de població, amb poques visites escolars i un públic molt específic, interessat en la cultura i el patrimoni local. L'equilibri precari en què es troben aquests equipaments demana una solució global, que permeti una millora econòmica i que aquests esdevinguin centres patrimonials actius i implicats en la recerca, conservació i divulgació del fòssils. Si això no és així, no hi ha dubte que tornarem al model "colonialista" de concentració patrimonial, típica dels grans museus metropolitans dels segles XIX i XX.

4. AGRAÏMENTS

El present treball forma part del projecte ARQ001SOL-173-2022 finançat pel Departament de Cultura de la Generalitat de Catalunya i el projecte R+D+i/PID2020- 119811GB-I00) finançat per MCIN/AEI/10.13039/501100011033/. A més, compta amb el finançament addicional del Programa CERCA de la Generalitat de Catalunya.

REFERÈNCIES

GALOBART, À. (2010). El prepirineo concebido como museo paleontológico. Actas de las XI Jornadas de Paleontología *"La Paleontología en los museos"* (J.A. Gámez Vinated ed.): 95-109.

GALOBART, À., FIGUEROLA, P. (2021). Dinosaures dels Pirineus, una proposta de divulgació paleontològica al territori. *TREBALLS DE LA SOCIETAT CATALANA DE BIOLOGIA*, 70: 73-75.

PEITZ, C. (2000). Megaloolithid dinosaur eggs from the Maastrichtian of Catalunya (NE–Spain)–Parataxonomic implications and stratigraphic utility. In: Bravo, A.M. & T. Reyes. Eds. 2000. *1r Congres Internacional sobre ous i cries de dinosaures, extended abstracts*. – Iona i Conca Della, Diputació de Lleida: 155–160.

PÉREZ ARZAC, M. (2020). *Los últimos dinosaurios de Europa: gestión y divulgación del patrimonio paleontológico en el proyecto Dinosaures dels Pirineus*. Treball de final del Màster Interuniversitario (UAB-UB) Història de la Ciència: Ciència, Història Societat, Curs 2019-2020. (Inèdit)

Leyendas y explicaciones no científicas sobre huellas de dinosaurios en La Rioja

LUIS OTAÑO[1 2]*, ESPERANZA GARCÍA-ORTIZ[3 4], FÉLIX PÉREZ-LORENTE[1 3 4]

RESUMEN

La interpretación y explicación de la causa de las marcas en las rocas, que actualmente la ciencia demuestra que son huellas de dinosaurio, ha tenido diversas versiones. En algunas zonas las marcas han sido interpretadas como huellas dejadas por las pisadas del caballo del Apóstol Santiago cuando este iba o volvía de la batalla de Clavijo. En otras zonas las marcas presentes en las rocas han sido consideradas huellas dejadas por animales actuales gigantes, bien gallinas o bien leones. A partir de los años 30 del s. XX los maestros de algunos pueblos en los que afloran huellas de dinosaurios comienzan a dar explicación científica a estas marcas.

En este trabajo recopilamos la interpretación a partir de fuentes orales y tratamos y documentamos de forma específica los diferentes tipos de leyendas, historias o explicaciones fantásticas sobre el origen de las marcas en la roca que circulaban al menos hasta principios del s. XX en La Rioja.

Palabras clave: *huellas, icnitas, dinosaurios, leyenda, Apóstol Santiago.*

The interpretation and explanation of the rock marks causes, which science now proves to be dinosaur footprints, has had several versions. In some areas, marks have been understood as footprints left by the hooves of the Apostle Saint James's horse as he was traveling to or returning from the Battle of Clavijo. In other areas, the marks on the rocks have been considered to be tracks left by giant modern-day animals, either chickens or lions. Beginning in the 1930s, teachers in some villages where dinosaur footprints appear began to offer scientific explanations for these marks.

[1] Universidad de La Rioja, Complejo Científico Tecnológico (CCT). C/ Madre de Dios nº 53, 26004, Logroño, (La Rioja, España). E-mail: felix.perez@unirioja.es

[2] Asociación de Amigos de Villarroya. C/Capellanía, 26587, Villarroya (La Rioja, España). E-mail:luis.otano@unirioja.es

[3] Instituto de Estudios Riojanos (IER). C/ Portales, 2. C.P. 26001 - Logroño, La Rioja, España. E-mail: cloessense@hotmail.com

[4] Amigos del Museo de Enciso. Portillo, 2, Enciso (La Rioja, España)

* Autor corresponsal.

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.8

In this work, we compile interpretations from oral sources and specifically examine and document the different types of legends, stories, or fantastic explanations about the origin of the rock marks that floatedaround La Rioja at least until the early 20th century.

Keywords: footprints, ichnites, dinosaurs, legend, St. James.

1. INTRODUCCIÓN

En 1971 aparece la primera publicación científica que trata sobre huellas de dinosaurio en La Rioja (Casanovas y Santafé, 1971). Durante los años 60 del siglo pasado ya habían comenzado los trabajos de localización y estudio de huellas dinosaurios en La Rioja (Otaño *et al.,* 2024). Pero con anterioridad a estos momentos, en la zona en la que hay huellas dinosaurios, la población en algunos casos conocía el origen de estas marcas en la roca y, en otros casos, explicaba las marcas mediante leyendas o historias sin base científica.

Habitantes de la zona entre Enciso y Navalsaz atribuían algunas de las marcas que aparecen en las rocas de la zona a las pisadas del caballo del Apóstol Santiago. Esta atribución ha sido recogida de forma breve por diversos autores (Jiménez, 1978; Brancas *et al*., 1979; Moratalla *et al*., 1988; Pérez-Lorente *et al*., 2001; Elías, 2005; Pérez-Lorente, 2005; Pereda-Suberbiola y Díaz-Martínez, 2011; Viera y Torres, 2013).

Moratalla *et al.* (1997) indican en su trabajo que unas huellas de Valdeté en Préjano se las creía originadas por el caballo de Santiago.

Pérez-Lorente, en diversos trabajos, recoge una recopilación más elaborada de la atribución de las marcas en la roca a las pisadas del caballo del Apóstol Santiago. En Igea encuentra la historia de que las huellas del caballo del Apóstol Santiago son visibles en las cercanías de la Ermita de Santa Ana y que, de allí, el caballo da un salto hasta llegar al Santuario de la Virgen del Villar (Pérez-Lorente, 2011; Pérez-Lorente, 2015). En las cercanías de ambos espacios hay huellas de dinosaurios.

Por otro lado, habitantes también de la zona entre Enciso y Navalsaz, atribuían algunas huellas de dinosaurios a las pisadas de gallinas gigantes. Esta cuestión es primeramente recogida de las gentes del lugar por Abad León (Abad León, 1978). Otros autores posteriormente también la han indicado (Pérez-Lorente *et al.,* 2001; Elías, 2005; Pérez-Lorente, 2005).

Finalmente, y ya en el s. XXI, aparece en la bibliografía una tercera atribución para las huellas. Algunos autores indican que las huellas las había realizado un león (Pérez-Lorente *et al*., 2001; Elías, 2005; Pérez-Lorente, 2005).

Por otro lado, en 2004 Blas Ochoa Martínez, uno de los descubridores de las huellas de dinosaurios en la zona en los años 60 del s. XX, comenta sobre dichas huellas de dinosaurios: “Muchos antes que yo, ya las habían visto y las conocían” (Viera y Torres, 2013). Esto nos lleva a plantear la hipótesis de que algunos maestros en algunos pueblos conocían y transmitían a la población de la zona que las marcas en la roca eran realmente huellas de dinosaurios.

2. MÉTODO

Este trabajo se fundamenta en el estudio de fuentes documentales históricas. Las fuentes empleadas han sido:

- Bibliografía científica e histórica sobre las huellas de dinosaurio en La Rioja.
- Fotografías de los autores de publicaciones científicas, divulgativas o etnográficas.
- Comunicaciones personales.

Figura 1: Huella del yacimiento de la Cuesta de Andorra de la que en Navalsaz se contaba que había sido originada por el caballo del Apóstol Santiago cuando marchaba a la batalla de Clavijo.

3. RESULTADOS

La atribución desde antiguo, de las marcas presentes en las rocas en la zona riojana de Cameros, cuenta con tres explicaciones que no tienen base científica. A estas explicaciones les sucede el trabajo de divulgación científica por parte de algunos maestros desde la primera mitad del s. XX en los pueblos en los que aparecen huellas de dinosaurios, entre los cuales hemos encontrado más referencias para el pueblo de Navalsaz en la figura del que fuera maestro de dicho pueblo, Atilano Jiménez Abad.

3.1. LAS HUELLAS DE LAS PISADAS DEL CABALLO DEL APÓSTOL SANTIAGO

Narciso Martínez Martínez, de Navalsaz, nacido en 1926, contaba a sus hijos la leyenda de la causa de las marcas que aparecían en la roca: el Apóstol Santiago aparecía en su caballo dando grandes saltos. El caballo iba dando saltos por Navalsaz hasta la batalla de Clavijo y en cada salto, cuando tocaba el suelo, dejaba las marcas de sus huellas en la roca. Narciso también contaba que las huellas del caballo se distinguían perfectamente y eran unas huellas concretas que no eran las de tres dedos afilados. Estas huellas se encontraban al en el barranco de la Cuesta de Andorra (LIG IB257) (Figura 1) (Comunicación personal de Amparo Martínez Pérez).

Narciso Martínez Martínez, que en 1963 era minero en Villarroya, llevó a su hija Dolores Martínez Pérez a Navalsaz en el macho, y esta recuerda que en el tramo entre Ambas Aguas y Navalsaz, a un lado del camino de herradura por el que andaban, su padre le mostró las huellas del caballo de Santiago, en lo que es la Cuesta de Andorra (Comunicación personal de Dolores Martínez Pérez).

María Heras Lafuente, nacida en 1930, indica que cuando era pequeña se decía que las huellas en la roca de la Cuesta de Andorra (LIG IB257) (Figura 2) y otras huellas que hay por la zona (yacimiento de Navalsaz LIG IB200u) las había dejado el caballo del Apóstol Santiago.

Figura 2: Varias huellas presentes en la Cuesta de Andorra entre Ambas Aguas y Navalsaz.

Figura 3: Imagen del Apóstol Santiago ataviado de armadura venciendo a las tropas musulmanas (también denominados moros, sarracenos, o ismailitas) montado en su caballo blanco. Iglesia de Nuestra Señora de la Asunción en Bergasa (La Rioja, España).

Rafael Brancas Martínez cuenta que su padre Rafael Brancas Escartín, a principios de los años 70, comenzó la búsqueda de oro en la zona de Enciso, en las cercanías de Navalsaz, ya que había visto una publicación sobre tal cuestión en el periódico y su familia se dedicaba a la joyería (Comunicación personal de Rafael Brancas Martínez). Nuevamente los navalsaceños, como Narciso Martínez Martínez, también contaban que había gente que creía que en su pueblo había una mina de oro, aunque sabían que en realidad se trataba de piritas y que aquello no tenía especial valor (Comunicación personal de Amparo Martínez Pérez). Brancas Escartín rápidamente se percató de que el oro del que se hablaba por la zona entre Enciso y Navalsaz no era tal. Brancas Escartín, explorando la zona, preguntó al pastor de Valdecevillo (Enciso) sobre el oro y este le dijo que oro no había, pero que por allí estaban las huellas del caballo de Santiago (Figura 3). Brancas Escartín cuenta que el pastor tiró una piedra con una honda y le dijo: "Allí están las huellas". Brancas Escartín fue en busca de huellas y las encontró, comenzando a trabajar sobre las huellas de dinosaurio en los veranos, desde el año 1974 en adelante (Comunicación personal de Rafael Brancas Martínez).

3.2. LAS HUELLAS DE LAS PISADAS REALIZADAS POR GALLINAS GIGANTES

La descripción que otorga Felipe Abad León al origen que las gentes de la zona de Enciso dan a las huellas de dinosaurios riojanas, considerándolas "huellas de gallinas gigantes prehistóricas o antediluvianas" (Abad León, 1978), no se encuentra muy alejada del hecho de que las aves son los descendientes más cercanos a los dinosaurios (Pérez-Lorente *et al.,* 1986; Organ *et al.*, 2008).

Ricardo Ochoa Martínez indica que cuando tenía 4 años y estaba con sus abuelos en el Villar de Enciso, su abuelo Lino Martínez Fernández lo llevaba a ver las huellas de Poyales (LIG IB200k) y su abuelo le explicaba que se trataba de huellas de gallinas gigantes.

Ricardo Ochoa Martínez también indica que su tío Benigno Martínez Martínez le cuenta que cuando estuvieron ampliando el camino que une Enciso con Poyales en los años 50 encontraron huellas dinosaurios (LIG IB200k) y dejaron de excavar porque se quedaron impresionados porque no sabían lo que era eso.

Ernesto Domínguez Pérez, de Enciso, cuenta que cuando subía con su abuelo por el camino del barranco de Valdecevillo (LIG IB200i) y veían las huellas, su abuelo le contaba que eran huellas de gallinas gigantes muy antiguas, de la época de los moros.

3.3. LAS HUELLAS DE DINOSAURIOS ATRIBUIDAS A LAS PISADAS DE UN LEÓN

Se ha indicado la atribución de las huellas de dinosaurios a las pisadas de un león (Pérez-Lorente, 2001; Pérez-Lorente, 2005) incluso especificando que las huellas presentes en el yacimiento de la Cuesta de Andorra (LIG IB257) habían sido dejadas por el llamado "León de Andorra" (Elías, 2005).

Ricardo Ochoa Martínez cuenta que su abuelo Lino Martínez Fernández le llevó a Navalsaz y fueron a la Cuesta de Andorra. Allí vieron las huellas y su abuelo le dijo que eran huellas dejadas por leones gigantes. Las huellas eran del "León de Andorra."

3.4. MAESTROS DE LOS AÑOS 30 DEL S. XX Y HUELLAS DE DINOSAURIOS O DE REPTILES MESOZOICOS

Ya para los años 30 del siglo pasado tenemos conocimiento de la realización de fotografías de huellas de dinosaurio en Navalsaz por el que entonces fuera maestro de esta localidad, Atilano Jiménez Abad. Al no poder localizar actualmente estas fotografías, no podemos demostrar de forma fiable que correspondieran al primer conocimiento de las huellas de dinosaurio de La Rioja. Sin embargo, las gentes de Navalsaz cuentan que un antiguo maestro ya les indicaba que las huellas eran de dinosaurios (Comunicación personal de Rafael Tomás las Heras). Suponemos que este maestro fue Atilano Jiménez Abad.

La historia de las pisadas del caballo del Apóstol Santiago que contaba Narciso Martínez Martínez la había oído cuando era niño, aunque para los años 60 al menos, ya conocía que en realidad las huellas pertenecían a dinosaurios (Comunicación personal de Amparo Martínez Pérez).

María Heras Lafuente tuvo tres maestros y los maestros ya les decían que las marcas en la roca eran huellas de dinosaurio, pero claro, lo que ellos cuando eran niños no conocían es qué o cómo eran los dinosaurios (Comunicación personal de María Heras Lafuente).

Para mitad del s. XX el conocimiento de que las marcas en la roca eran huellas de dinosaurio estaba ya extendido.

En el Villar de Enciso, Ricardo Ochoa Martínez indica que su tío Benigno Martínez Martínez le cuenta que es el cura del Villar, Antonino González Blanco, hacia 1956, el que trasmitió a la gente que las marcas en la roca eran huellas de dinosaurios. González Blanco había visto huellas en Alemania.

Jesús Ochoa Peña, de Enciso, cuenta que a su hermano Ramón Ochoa Peña lo llamaron a principios de los años 60, seguro que en algún momento antes de 1965 (año en el que Jesús salió de Enciso) para que

Figura 4: Iglesia parroquial de Santiago Apóstol en Navalsaz y cementerio anexo.

guiara a gente de Logroño a ver huellas de dinosaurio. Ramón Ochoa Peña recuerda que mientras estudiaba en maristas en Logroño le buscaron para que llevara a gente de Logroño a la zona de su pueblo para ver las huellas de dinosaurio en la Cuesta de Andorra en Navalsaz. Luego fueron a Ambas Aguas porque querían recoger "Cantalobos" que eran piritas. A la vuelta de la excursión, por la tarde, cuando anochecía, estuvieron a punto de perderse durante el retorno a Enciso. Ni Jesús ni Ramón recuerdan los nombres de aquellos a los que acompañó, pero seguro que ninguno de ellos era Blas Ochoa Martínez, porque a este lo conocían. Antonio Ochoa Martínez indica que Blas Ochoa Martínez fue maestro en Enciso.

Estas situaciones confirman que en la zona, ya para principios de los años 60 del s. XX, se encontraba muy extendido el conocimiento de que las marcas en la roca eran huellas de dinosaurio.

4. DISCUSIÓN

La creencia de que algunas huellas de dinosaurios de la zona de Navalsaz habían sido producidas por pisadas del caballo del Apóstol Santiago era común a principios del s.XX. En Navalsaz el patrón era el Apóstol Santiago, existiendo una iglesia parroquial asignada al Apóstol (Figura 4), lo que probablemente influía en la inclinación de los habitantes de la zona en la interpretación indicada.

La interpretación de que, concretamente las huellas de la Cuesta de Andorra (LIG IB257), las había dejado el caballo de Santiago, se usaba para las marcas fácilmente visibles en el afloramiento de dicho paraje, en el lateral de un camino de herradura que comunica Navalsaz con Ambas Aguas, como contaba Narciso Martínez Martínez. Por el camino transitaba mucha gente y la vista de las marcas en la roca era evidente.

Debido a la fuerte presencia del Apóstol Santiago en leyendas e historias diversas de La Rioja, al menos desde su actuación en la batalla de Clavijo en la Edad Media (Hinojosa, 1893; Cerdeira Fernández, 1897), podemos suponer que la atribución de las marcas en la roca a las pisadas del caballo del Apóstol Santiago (Figura 5) estaba extendida más allá del pueblo de Navalsaz. La batalla de Clavijo, es una batalla legendaria (Sánchez Albornoz, 1948) de la Reconquista de la Península Ibérica por parte de los cristianos. La batalla según cuenta el obispo Jiménez de Rada en el s. XII, tuvo lugar en el s. VII, en las cercanías de la localidad riojana de Clavijo. La leyenda dice que el Apóstol Santiago, cabalgando en su caballo blanco, permitió la victoria de las tropas cristianas frente a los musulmanes. Un poco después de la batalla y a raíz de la misma, el rey Ramiro I instituyó el "Voto de Santiago" recaudando un tributo que favoreció el culto y la peregrinación por el Camino de Santiago hasta Compostela. La leyenda de la batalla de Clavijo ha permanecido viva en el imaginario popular de la zona.

En La Rioja se encuentra extendida la presencia de relieves y pasos de procesión con iconografía del Apóstol Santiago sobre su caballo blanco, denominada "Miles Christi" (soldado de Cristo), "Santiago caballero", "Santiago belloto" o "Santiago Matamoros" (Fondea, 1999), lo que supone un fuerte contacto de la población con esa idea e imagen (Figura 6).

Para este caso de la hierofanía del caballo de Santiago no era necesario que las huellas se parecieran a los cascos de un caballo. Al menos, en los casos de Igea (Pérez-Lorente, 2011; Pérez-Lorente, 2015) y de la Cuesta de Andorra (LIG IB257), las huellas no se parecen a pisadas que dejaría un caballo.

También de forma muy específica se ha citado en la bibliografía la atribución de las huellas del yacimiento de la Cuesta de Andorra (LIG IB257) a huellas dejadas por el "León de Andorra" (Elías, 2005). Precisamente las huellas que algunos asignan al caballo de Santiago, presentes en la Cuesta de Andorra, otros creen que son realizadas por un león, en este segundo caso debido al posible parecido con las huellas de estos felinos al aparentar marcas redondeadas que muestran algo así como los "dedos" con garras de un león (Figuras 1 y 2).

Figura 5: Detalle del casco del caballo del Apóstol Santiago pisando la roca. Iglesia de Nuestra Señora de la Asunción en Bergasa (La Rioja, España).

La atribución de las marcas en la roca a pisadas de gallinas gigantes explicable en el sentido de que los habitantes de la zona apreciaban gran semejanza entre las huellas de tipo tridáctilo (como las presentes en el Barranco de Valdecevillo, LIG IB200i; Figura 7) con las huellas dejadas por gallinas.

Estas gallinas andaban por el terreno en la "época de los moros". Debemos considerar que para las gentes del lugar la época más antigua de la que existe memoria corresponde a la etapa histórica de la dominación musulmana (s. VIII a s. XI).

Finalmente, también hay que tener en cuenta que, aunque la población local transmite estas leyendas a los investigadores de las huellas de dinosaurios, que ya se encuentran trabajando en la zona desde los años 60 del s. XX (Otaño *et al.,* 2024), esto no quiere decir que los habitantes las creyeran realmente. Ya desde los años 30 del s. XX los maestros enseñaban a la gente que se trataba de huellas de dinosaurios, unos animales antiguos que en general no se sabía muy bien cómo eran. Blas Ochoa Martínez indicaba que había gente que conocía en los años 60 del s. XX que las marcas en la roca eran huellas de dinosaurios (Viera y Torres, 2013).

Figura 6: Iglesia de Santiago Apóstol en el Camino de Santiago a su paso por Logroño y detalle mostrado la loseta de la calzada con la curiosa semejanza entre el diseño de la flecha que indica la dirección a Santiago y una huella de dinosaurio.

Figura 7: Huellas de dinosaurio tridáctilas en el Barranco de Valdecevillo. Fotografía: Lino Uruñuela en Pérez-Lorente y Fernández Ortega (1986).

Atilano Jiménez Abad, maestro en Navalsaz (Figuras 8 y 9), es el caso del que más referencias históricas disponemos respecto de la transmisión a la población de la zona en los años 30 de que las marcas en la roca pertenecían a dinosaurios.

5. CONCLUSIONES

Considerando la bibliografía y las historias que hemos localizado en este trabajo, en La Rioja se han interpretado las huellas de dinosaurio como marcas dejadas por gallinas gigantes, leones o bien como la hierofanía de las pisadas del caballo del Apóstol Santiago.

No obstante, para las historias recuperadas, que retroceden hasta principios del s. XX, observamos que en general indican que la población de la zona conocía ya desde la primera mitad del s. XX que la asignación de dichas huellas a pisadas del caballo de Santiago, gallinas gigantes o leones, se trataba de leyendas y que las huellas pertenecían realmente a dinosaurios, unos animales del pasado.

También hemos recuperado indicios de que los maestros que trabajaban en la zona desde los años 30 del s. XX posiblemente transmitían a la población que las marcas en la roca eran huellas de dinosaurios.

Figura 8: Fotografía de Navalsaz, en la parte superior del yacimiento de Navalsaz LIG IB200u. Autor: Atilano Jiménez Abad, años 30.

Figura 9: Fotografía de Navalsaz, desde la parte superior del yacimiento de Navalsaz LIG IB200u, con los niños de la escuela haciendo gimnasia. Autor: Atilano Jiménez Abad, años 30.

6. AGRADECIMIENTOS

A las fuentes orales (citadas en el texto) que han colaborado proporcionando indicaciones e información sobre las historias que han oído o conocido a cerca de las huellas de dinosaurios de La Rioja.

A Carlos Ezquerro Palacios por las indicaciones y fotografías del maestro de Navalsaz, Atilano Jiménez Abad.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABAD LEÓN, F. (1978). *La Ruta del Cidacos*. Editorial Ochoa, 591 pp.

BRANCAS, R., MARTÍNEZ, J. y BLASCHKE, J. (1979). *Huellas de Dinosaurio en Enciso*. Diputación de Logroño, Colección Gonzalo de Berceo, 2, 97 pp.

CASANOVAS, M.L. y SANTAFÉ, J.V. (1971). Icnitas de reptiles mesozoicos en la provincia de Logroño. *Acta Geológica Hispanica*, 6, 139-142.

CERDEIRA FERNÁNDEZ, C. (1897). *El tributo de las cien doncellas y la Batalla de Clavijo*. Tipografía de José María Paredes, Santiago, 31 pp.

ELÍAS, L.V. (2005). De excursión con el maestro D. Alejandro Marcos Pous por el Alto Cidacos en 1967. *Piedra de Rayo*, 19, 51-59.

FONCEA, R. (1999). *Santiago, iconografía jacobea en La Rioja*. Gobierno de La Rioja y Diócesis de Calahorra y La Calzada. Logroño, 101 pp.

HINOJOSA, DE LA G. (1893). Crónica de España del arzobispo don Rodrigo Jiménez de Rada en el Marqués de la Fuensanta del Valle, *Documentos inéditos para la historia de España*, Imprenta de José Perales y Martín, Madrid, 509 pp.

JIMÉNEZ, S. (1978) *Los Dinosaurios*. Iberduero, 55 pp.

MORATALLA, J., SANZ, J.L. y JIMÉNEZ, S. (1997). *Dinosaurios en La Rioja, guía de yacimientos paleoicnológicos*. Gobierno de La Rioja, Iberdrola. Bilbao, 176 pp.

MORATALLA, J., SANZ, J.L., MELERO, I. y JIMÉNEZ, S. (1988). *Yacimientos paleoicnológicos de La Rioja (huellas de dinosaurio)*. Gobierno de La Rioja, Iberduero. Bilbao, 95 pp.

ORGAN, C.M., SCHWEITZER, M.H., ZHENG, W., FREIMARK, L.M., CANTLEY, L.C. y ASARA, J.M. (2008). Molecular Phylogeneticsof Mastodon and Tyrannosaurusrex. *Science*, 25; 320 (5875): 499.

OTAÑO, L., LAPLANA, C., GALINDO, M.A. y PUEYO, E. (2024). Las huellas de dinosaurio en la Rioja se descubren durante una excavación en Villarroya. *Zubía*, 42, 299-304.

PEREDA-SUBERBIOLA, X. y DÍAZ-MARTÍNEZ, I. (2011). Los fósiles de dinosaurios como geomitos. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 19, 2, 141–148.

PÉREZ-LORENTE, F. (2005). El trabajo con las huellas de dinosaurio en La Rioja. *Tierra y Tecnología*, 28, 64-77.

PÉREZ-LORENTE, F. (2011). El Centro paleontológico de Igea y su entorno. *Belezos*, 16, 78-81.

PÉREZ-LORENTE, F. (2015). *Dinosaur Footprints and Trackways of La Rioja*. Indiana University Press, 376 pp.

PÉREZ-LORENTE F. y FERNÁNDEZ ORTEGA, A. (1986). *Pisadas fósiles de dinosaurios (Algunos ejemplos de Enciso)*. Gobierno de La Rioja, Consejería de Educación Cultura y Deportes. Gráficas Quintana S.L, 35 pp.

PÉREZ-LORENTE, F., ROMERO-MOLINA, M.M., REQUETA, E., BLANCO, M. y CARO, S. (2001). *Dinosaurios, introducción y análisis de algunos yacimientos de sus huellas en La Rioja*. Instituto de Estudios Riojanos, Logroño, 102 pp.

SÁNCHEZ ALBORNOZ, C. (1948). La auténtica batalla de Clavijo. *Cuadernos De Historia De España*, 9, 94-139.

VIERA, L.I. y TORRES, J.L. (2013). *La Rioja de los Dinosaurios. Un ecosistema de hace 120 millones de años*. Sociedad de Ciencias Aranzadi, 136 pp.

Museu de Paleontologia de Monte Alto: pesquisa, preservação e divulgação dos dinossauros da Bacia Bauru, Brasil

SANDRA APARECIDA SIMIONATO TAVARES[1], ISMAR DE SOUZA CARVALHO[2], HELLEN OLYMPIA DA ROCHA TAVARES[3], MURILO DA SILVA[1], RENAN CESAR PETRASSO[1], FABIANO VIDOI IORI[1,4]

RESUMEN

O Museu de Paleontologia Prof. Antonio Celso de Arruda Campos, localizado na cidade de Monte Alto, SP, Brasil, abriga um acervo composto por fósseis de vários espécimes de dinossauros. Sua missão institucional envolve a preservação do acervo paleontológico regional, o fomento à pesquisa científica em Geologia e Paleontologia, e a disseminação do conhecimento científico por todo o interior paulista. Nas últimas quatro décadas, inúmeros depósitos fossilíferos da região de Monte Alto têm sido prospectados pela equipe do Museu e por pesquisadores colaboradores. Entre os dinossauros encontrados destacam-se os holótipos de *Arrudatitan maximus* e de *Kurupi itaata*, além do "Titanossauro do Campestre" e do "Titanossauro da Trilha". Utilizando os dinossauros como eixo condutor, o Museu realiza programas educacionais para públicos de todas as idades, promovendo a ciência por meio de publicações acadêmicas e atividades pedagógicas lúdicas.

Palavras-chave: *Dinossauro, Museu, Paleontologia, Bacia Bauru, Brasil*

The Museum of Paleontology "Prof. Antonio Celso de Arruda Campos", located in Monte Alto, São Paulo State, Brazil, houses a collection composed of fossils from various dinosaur specimens. Its institutional

[1] Museu de Paleontologia Prof. Antonio Celso de Arruda Campos, Centro Cívico e Cultural Dr. Elias Bahdur, Praça do Centenário, s/n, 15910-000, Monte Alto, SP, Brasil

[2] Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Geociências. Av. Athos da Silveira Ramos 274. Cidade Universitária 21.910-200 Ilha do Fundão-Rio de Janeiro, Brasil. Universidade de Coimbra, Centro de Geociências, Rua Sílvio Cunha, s/nº, 3030-790 Coimbra, Portugal

[3] Etec Alcides Cestari, Av. Maria Deamo Tarraga, 221 - Real Paraíso - Monte Alto/SP - 15910-000. Monte Alto, Estado de São Paulo, Brasil

[4] Museu de Paleontologia Pedro Candolo, Estação Cultura, Praça Farmacêutico Bruno Garisto, 15890-000, Uchoa, Estado de São Paulo, Brasil

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.9

mission encompasses the preservation of the regional paleontological heritage, the promotion of scientific research in Geology and Paleontology, and the dissemination of scientific knowledge throughout the interior of São Paulo State. Over the past four decades, numerous fossiliferous deposits in the Monte Alto region have been surveyed and excavated by the Museum's team in collaboration with external researchers. Among the dinosaur findings are the holotypes of Arrudatitan maximus *and* Kurupi itaata*, as well as the "Titanosaur of Campestre" and the "Titanosaur of Trilha". Using dinosaurs as a central thematic axis, the Museum develops educational programs aimed at audiences of all ages, fostering science through academic publications and interactive educational activities.*

Key words: Dinosaur, Museum, Palaeontology, Bauru Basin, Brazil

1. INTRODUÇÃO

O estado de São Paulo, Brasil, possui importantes registros fósseis de diversas espécies de dinossauros. Os trabalhos de prospecção realizados continuamente por equipes de instituições de pesquisa locais têm aumentado o número de descobertas e estudos, ampliando de forma significativa o conhecimento paleontológico, principalmente no interior do estado (Iori *et al.*, 2019). Dentre os dinossauros formalmente descritos nessa região estão os titanossauros *Adamantisaurus mezzalirai, Arrudatitan maximus, Austroposeidon magnificus, Brasilotitan nemophagus, Gondwanatitan faustoi* e *Ibirania parva*; os abelissauros *Thanos simonattoi* e *Kurupi itaata*; além do dinossauro aviano *Navaornis hestiae* (Santucci e Bertini, 2006; Santucci e Arruda Campos, 2011; Silva Junior *et al.*, 2021; Bandeira *et al.*, 2016; Machado *et al.*, 2013; Cunha *et al.*, 1987; Kellner e Azevedo, 1999; Aureliano *et al.*, 2021; Navarro *et al.*, 2022; Delcourt e Iori, 2018; Iori *et al.*, 2021; Chiappe *et al.*, 2024) (Tabela 1). Dentre os terópodes do estado de São Paulo, ocorrem também restos de Maniraptora, Megaraptora e Noasauridae (Langer *et al.*, 2022).

A maior parte dos fósseis da Bacia Bauru provém do estado de São Paulo (Langer *et al.*, 2022), parte dessa assembleia esta depositada no Museu de Paleontologia "Prof. Antonio Celso de Arruda Campos", em Monte Alto. Geologicamente, o município está inserido na área de ocorrência da Bacia Bauru. Nas últimas quatro décadas, inúmeros depósitos fossilíferos da região têm sido prospectados pela equipe do Museu e por pesquisadores colaboradores. Esses esforços levaram à descoberta de ossos pós-cranianos de pelo menos cinco indivíduos distintos de saurópodes e um de terópode, coletados durante campanhas de escavação em diferentes sítios paleontológicos.

No Museu, diversos fósseis encontram-se em processo de preparação, análise e descrição científica. Entre os achados mais proeminentes está o holótipo de *Arrudatitan maximus*, composto por elementos axiais e apendiculares parcialmente articulados. Outros espécimes, preliminarmente atribuídos ao grupo dos Titanossauros, também se destacam, incluindo pelo menos dois da Formação Marília informalmente chamados de "Titanossauro do Campestre" e um terceiro da Formação Adamantina, conhecido como "Titanossauro da Trilha". Registros de terópodes na região são mais limitados e consistem principalmente de dentes isolados de abelisaurídeos da Formação Adamantina e do holótipo de *Kurupi itaata*, um

abelisaurídeo da Formação Marília, representado por vértebras caudais e parte da cintura pélvica. A exposição permanente do Museu valoriza e expõe extensivamente esses fósseis locais. O acervo também inclui material de dinossauros da Formação São José do Rio Preto, recuperado durante trabalhos de campo nas décadas de 1990 e 2000.

Com mais de 1.000 visitantes mensais, a coleção de fósseis de dinossauros do acervo serve como uma ferramenta vital para a educação e a divulgação científica, permitindo a exploração interdisciplinar de temas como a paleofauna local (que também inclui crocodiliformes, quelônios, escamados, anuros, peixes e bivalves) processos de fossilização e tópicos paleontológicos mais amplos relacionados às transformações biológicas profundas da Terra.

O Museu realiza programas educacionais para públicos de todas as idades, promovendo a ciência por meio de publicações acadêmicas e atividades pedagógicas lúdicas. Essas iniciativas tornam o complexo campo da Paleontologia acessível e envolvente para todos os interessados em compreender como a vida na Terra mudou ao longo do tempo geológico.

Os trabalhos realizados pelo Museu destacaram a relevância científica da região de Monte Alto dentro do arcabouço paleontológico da Bacia Bauru e contribuem significativamente para a compreensão da evolução dos vertebrados durante o Cretáceo Superior na América do Sul.

Sauropoda	Teropoda
Adamantisaurus mezzalirai Santucci e Bertini (2006)	*Thanos simonattoi* Delcourt e Iori (2018)
Arrudatitan maximus Santucci e Arruda-Campos (2011); Silva Junior *et al.* (2021)	*Kurupi itaata* Iori *et al.* (2021)
Austroposeidon magnificus Bandeira *et al.* (2016)	*Navaornis hestiae* Chiappe *et al.* (2024)
Brasilotitan nemophagus Machado *et al.* (2013)	
Gondwanatitan faustoi Cunha *et al.* (1987); Kellner e Azevedo (1999)	
Ibirania parva Aureliano *et al.* (2021); Navarro *et al.* (2022)	

Tabela 1. dinossauros encontrados no estado de São Paulo, Brasil

2. CONTEXTO GEOLÓGICO

O arcabouço tectono-sedimentar que culminou com a deposição do Grupo Bauru teve início durante a abertura do Oceano Atlântico, no início do Eocretáceo, a partir de um amplo fendilhamento crustal ocorrido no Gondwana, derramando uma grande quantidade de basaltos (Formação Serra Geral) e marcando o fim da sedimentação na Bacia do Paraná. Cessados os derrames no Neocretáceo, algum tempo decorreu até que sedimentos oriundos das bordas alçadas pudessem acumular-se no centro-sul da Plataforma Sul-Americana,

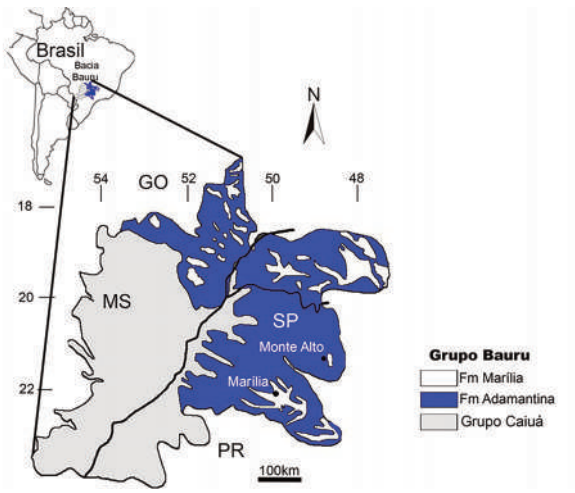


Figura 1. Mapa geológico da Bacia Bauru (modificado de Fernandes e Coimbra, 1996).

em uma depressão pós-gondwânica resultante de subsidência termo-mecânica provocada pelo peso dos basaltos da Formação Serra Geral, formando a Bacia Bauru (Fernandes e Coimbra, 1996).

A Bacia Bauru é subdividida em Grupo Caiuá e Grupo Bauru (Figura 1). Ainda existem muitas discussões sobre a divisão desses dois grupos. Soares *et al.* (1980) dividiram a Bacia Bauru em quatro formações: Caiuá, Santo Anastácio, Adamantina e Marília. Fernandes (1992), dividiram o Grupo Caiuá nas formações: Rio Paraná, Goio Erê e Santo Anastácio e o Grupo Bauru em formações Uberaba, Vale do Rio do Peixe, Araçatuba, São José do Rio Preto, Presidente Prudente, Marília e os Analcimitos Taiúva. Fernandes e Coimbra (1996) separaram o Grupo Bauru em formações Adamantina, Marília, Uberaba. Batezelli *et al.* (1999), incluíram a Formação Araçatuba no Grupo Bauru.

No contexto geológico, a cidade de Monte Alto está inserida na área de ocorrência da Bacia Bauru, cujo preenchimento ocorreu em condições climáticas semiáridas a áridas no Cretáceo Superior, entre o Coniaciano e o Maastrichtiano (Fernandes e Coimbra, 2000; Dias-Brito *et al.*, 2001). Trata-se de um pacote continental com predomínio de arenitos, siltitos e argilitos, depositados em diversos contextos ambientais, tais como eólico, aluvial, fluvial, lacustre, além de horizontes mais calcíferos denotando o estabelecimento de paleossolos (Dias-Brito *et al.*, 2001; Fernandes e Coimbra, 1996; Fernandes e Coimbra, 1994; Batezelli *et al.*, 2003; Batezelli *et al.*, 2005; Dal Bó *et al.*, 2019). Na região do município de Monte Alto, ocorrem duas unidades litoestratigráficas distintas: as formações Adamantina e Marília. Os arenitos calcíferos maastrichtianos da Formação Marília e seu lento intemperismo são responsáveis pela existência do Planalto de Monte Alto, um platô que preserva os estratos inferiores, inclusive as camadas da Formação Adamantina.

3. METODOLOGIA

O presente estudo foi desenvolvido utilizando o acervo e experiência do Museu de Paleontologia "Prof. Antonio Celso de Arruda Campos", localizado no município de Monte Alto, interior do estado de São Paulo, Brasil.

Os materiais neste estudo são compostos por fósseis de dinossauros saurópodes, como o holótipo de *Arrudatitan maximus*, os "Titanossauros do Campestre" e o "Titanossauro da Trilha", além de terópodes como *Kurupi itaata* e dentes isolados de abelissaurídeos.

Paralelamente foram analisadas as ações educativas e de divulgação científica promovidas pelo Museu, abrangendo oficinas, exposições, atividades lúdicas e mediações para diferentes públicos.

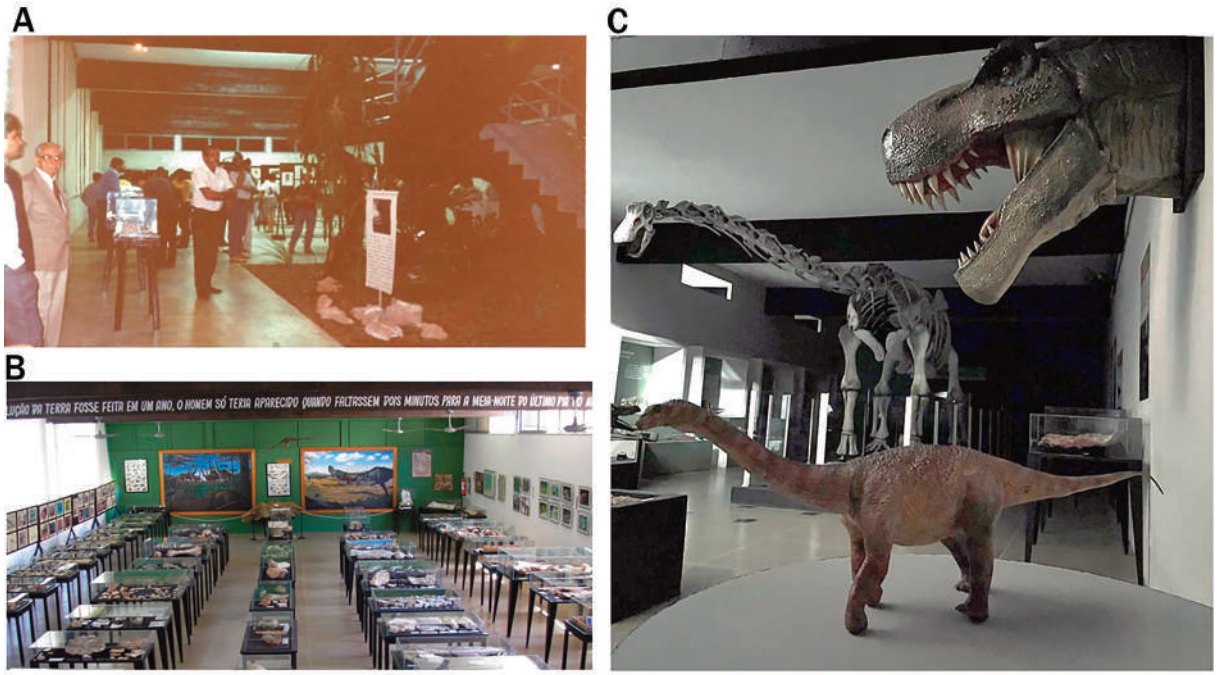


Figura 2. Interior do Museu de Paleontologia de Monte Alto, SP, Brasil. A, 1992: inauguração do prédio da instituição; B, 2015: antiga exposição; C, 2025: parte da atual exposição do Museu.

Figura 3. Representações artísticas dos dinossauros de Museu de Paleontologia de Monte Alto, SP, Brasil. No centro está a reconstrução do "Titanossauro do Campestre". Próximo à parede, a reconstrução em vida de *Kurupi itaata*.

Figura 4. A, Prof. Antonio Ceslso de Arruda Campos, fundador do Museu de Paleontologia de Monte Alto. B, logo marca do Museu. C, brasão da cidade de Monte Alto, SP, Brasil, mantenedora do Museu.

4. RESULTADOS

4.1 O MUSEU DE PALEONTOLOGIA DE MONTE ALTO

O Museu de Paleontologia "Prof. Antonio Celso de Arruda Campos" foi inaugurado em 22 de julho de 1992 com uma museografia única, composta por uma apresentação de fósseis locais que perdurou por quase 25 anos. Entre 2016 e 2018, o Museu passou por uma reforma para adequação das estruturas físicas de seu prédio e modernização dos espaços expositivo e de pesquisa (Figuras 2 e 3). É gerido pela Prefeitura Municipal de Monte Alto e recebe o nome do seu fundador, Prof. Antonio Celso de Arruda Campos (Figura 4). A equipe da instituição é composta por servidores públicos diretamente alocados no Museu.

A prospecção, coleta, preparação e estudo dos fósseis são realizadas por equipe própria, em parceria com paleontólogos de diversas instituições brasileiras (universidades e museus) (Figura 5). Sua finalidade é a preservação do acervo paleontológico regional, a pesquisa científica na área de Geologia e Paleontologia e a difusão da ciência no interior de São Paulo.

O Museu de Paleontologia de Monte Alto ganhou notoriedade e tornou-se reconhecido no estado de São Paulo e em todo o Brasil graças a seus achados e avanços no campo da pesquisa científica paleontológica.

Em sua região, o Museu de Paleontologia de Monte Alto destaca-se como um destino cultural e educacional de referência, contribuindo para a disseminação do conhecimento científico e despertando o interesse por descobertas inovadoras.

Figura 5. Equipe do Museu em trabalho de prospecção e coleta de fósseis no município de Monte Alto, SP, Brasil. A, busca de fósseis em uma estrada rural do município de Monte Alto. B, retirada de um bloco de rocha contendo fósseis. C, preparação de bloco de rocha com fósseis para transporte.

Figura 6. Fósseis de *Arrudatitan maximus* expostos no Museu de Paleontologia de Monte Alto, SP, Brasil.

Figura 7. Fósseis do "Titanossauro do Campestre". A, primeiro fóssil do "Titanossauro do Campestre" no campo de escavação em 1985. B, Prof. Antonio Celso de Arruda Campos próximo ao fóssil do "Titanossauro do Campestre" exposto no Museu de Paleontologia de Monte Alto, SP, Brasil. C, vitrine com fósseis e reconstrução artística do "Titanossauro do Campestre".

4.2 PESQUISA E PRESERVAÇÃO: OS FÓSSEIS DO MUSEU DE PALEONTOLOGIA DE MONTE ALTO

A exposição do Museu explora os fósseis e materiais elucidativos dos dinossauros locais, como o gigante herbívoro *Arrudatitan* com seu pescoço e cauda longos, vinte e dois metros de comprimento e dez toneladas de peso, assim como o carnívoro *Kurupi itaata* com seus cinco metros de comprimento. Destacam-se na coleção também restos de outros dinossauros coletados pelo Museu na Formação São José do Rio Preto, dentre eles o holótipo de *Thanos simonattoi*, uma vértebra caudal de Megaraptora e espécimes referidos de *Ibirania parva*.

Além do holótipo de *Arrudatitan maximus*, (Figura 6) composto por elementos axiais e apendiculares parcialmente articulados, destacam-se outros indivíduos preliminarmente atribuídos a titanossauros, pelo menos dois da Formação Marília, informalmente chamados de "Titanossauros do Campestre" (Figura 7), e um terceiro da Formação Adamantina, o "Titanossauro da Trilha" (Figura 8). Os registros de terópodes na região estão limitados a alguns dentes isolados de abelissauros da Formação Adamantina (Figura 9) (Tavares *et al*, 2014) e ao holótipo de *Kurupi itaata* (Figura 10), composto por algumas vértebras caudais e cintura pélvica de um abelissaurídeo da Formação Marília.

Figura 8. André Giacherini, o ciclista que encontrou os fósseis do "Titanossauro da Trilha" no campo de escavação, na área rural de Monte Alto, SP, Brasil.

Figura 9. Dente de abelissaurídeo da Formação Adamantina do acervo do Museu de Paleontologia de Monte Alto, SP, Brasil Escala: 5 mm

4.3 DIVULGAÇÃO DOS DINOSSAUROS POR MEIO DE AÇÕES EDUCATIVAS LÚDICAS

A coleção de fósseis de dinossauros do Museu de Paleontologia de Monte Alto atrai mais de 1.000 visitantes por mês (Figura 11) e representa uma porta de entrada para o trabalho com diversas áreas temáticas, como a apresentação da paleofauna local (dinossauros, crocodiliformes, quelônios, esquamados, anuros, peixes e biválvios), além do processo de fossilização e outras abordagens paleontológicas de maneira interdisciplinar.

O Museu desenvolve ações educativas para um público com idades diversas, seja através das divulgações dos trabalhos acadêmicos, como também por meio de atividades pedagógicas que abordam o mundo dos dinossauros de maneira lúdica, tornando um tema complexo como a Paleontologia acessível a todas as pessoas que queiram entender como a vida na Terra sofreu mudanças ao longo do tempo geológico. Dentre elas, estão as atividades educativas que envolvem oficinas de artes, jogos, contação de história, rodas de conversas, lançamento de livros, debates, oficinas de culinária, entre outras (Figura 12)

5. DISCUSSÃO

As pesquisas realizadas no Museu de Paleontologia de Monte Alto confirmam que este espaço se consolidou como referência regional de produção científica e preservação do patrimônio paleontológico, ultrapassando a mera característica de local expositivo, que marca parte dos museus de pequeno porte brasileiros.

Desde sua fundação, em 1992, teve sua atuação fundamentada em dois eixos fundamentais, sendo estes a coleta, preservação e curadoria do patrimônio paleontológico local; e a produção de conhecimento científico com base na escavação, no preparo e na análise dos fósseis.

Figura 10. Fósseis do holótipo de *Kurupi itaata* composto por algumas vértebras caudais e cintura pélvica expostos no Museu de Paleontologia de Monte Alto, SP, Brasil.

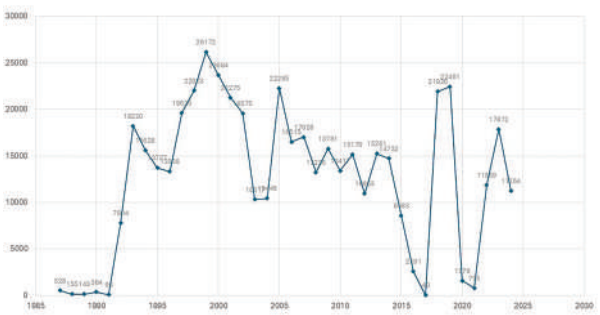


Figura 11. Gráfico mostrando o total de visitantes anualmente no Museu de Paleontologia de Monte Alto no período de 1985 a 2025.

A identificação e a descrição de holótipos, tais quais *Arrudatitan maximus, Kurupi itaata* e *Thanos simonattoi*, demonstram a relevância e a singularidade do registro fossilífero local. Estes achados têm implicações diretas na compreensão da diversidade de vertebrados do Cretáceo Superior na Bacia Bauru na região de Monte Alto.

Na área da divulgação científica, o Museu mantém um programa bastante estruturado de ações educativas que traduzem achados científicos em linguagem acessível, por meio de exposições, oficinas, contação de histórias e atividades interativas. Essa estratégia, apoiada na atenção que os dinossauros exercem sobre diferentes públicos, amplia o alcance social da instituição e estimula a curiosidade científica, contribuindo para a formação de capital cultural e científico na comunidade.

6. CONCLUSÃO

O Museu de Paleontologia de Monte Alto possui a responsabilidade de preservar, valorizar e democratizar o patrimônio científico regional, bem como o estímulo e reconhecimento permanente à produção e sistematização de novos conhecimentos. O Museu é, ainda, ferramenta educacional para a popularização do conhecimento paleontológico e para o desenvolvimento sociocultural regional, atuando como instrumento de transformação e inclusão social, considerando as diversidades e especificidades locais.

7. AGRADECIMENTOS

À Prefeitura Municipal de Monte Alto pelo apoio financeiro e de ações para a melhoria do espaço expositivo do Museu. À equipe do Museu de Paleontologia Prof. Antonio Celso de Arruda Campos e

Figura 12. Ação Educativa no Museu de Paleontologia de Monte Alto, SP, Brasil. A e B, réplica de fósseis por meio de impressão 3D sendo usada para ensinar sobre antomia de um crocodilo da época dos dinossauros. , um material didático que auxilia na explicação sobre o Processo de Fossilização. C, simulação de escavação de fósseis.

colaboradores voluntários. Aos diversos pesquisadores de múltiplas universidades e instituições museológicas. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq 304246/2024-7) e Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (Faperj E-26/200.998/2024).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AURELIANO, T.; GHILARDI, A.M.; NAVARRO, B.A.; FERNANDES, M.A.; RICARDI-BRANCO, F. e WEDEL, M.J. (2021). Exquisite air sac histological traces in a hyperpneumatized nanoid sauropod dinosaur from South America. *Scientific Reports*, 11(1): 1-9. https://doi.org/10.1038/s41598- 021-03689-8

BANDEIRA, K.L.N.; SIMBRAS, F.M; MACHADO, E.B.; CAMPOS, D.A.; OLIVEIRA, G.R. e KELLNER, A.W. (2016). A new giant Titanosauria (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous Bauru Group, Brazil. *PloS one*, 11(10): e0163373. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163373

BATEZELLI, A. (1999). Análise da Sedimentação Cretácea na Depressão de Uberaba e sua Correlação com o Território Paulista. In: *II Seminário da Pós-graduação em Geociências*, 1999, Rio Claro. Boletim de Projetos em Andamento, 1999.

BATEZELLI, A. (2003). *Análise da sedimentação cretácea no Triângulo Mineiro e sua correlação com áreas adjacentes.* Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Tese de Doutoramento, 183 p.

BATEZELLI A.; GOMES N. S. e PERINOTTO J.A. DE J. (2005). Petrografia e Evolução Diagenética dos Arenitos da Porção Norte e Nordeste da Bacia Bauru (Cretáceo Superior). *Revista Brasileira de Geociências*, 35(3):311-322.

BATEZELLI A., PERINOTTO J.A.J., ETCHEBEHERE M.L.C., FULFARO V.J. & SAAD A.R. (1999). Redefinição litoestratigráfica da unidade Araçatuba e da sua extensão regional na Bacia Bauru, Estado de São Paulo, Brasil. In: *UNESP, Simp. Cretáceo do Brasil*, 5, Boletim, 195-200

CHIAPPE, L. M., NAVALÓN, G., MARTINELLI, A. G., CARVALHO, I. D. S., MILONI SANTUCCI, R., WU, Y. H., e FIELD, D. J. (2024). Cretaceous bird from Brazil informs the evolution of the avian skull and brain. *Nature,* 635(8038), 376-381.

CUNHA, F.L.S.; REGO, D.D. e CAPILLA, R. (1987). Nova ocorrência de répteis cretácicos, no "Sítio Myzobuchi" da Formação Bauru, em Álvares Machado, SP In: SBP, *Congresso Brasileiro De Paleontologia*. Rio de Janeiro, Anais, 1: 143-154.

DAL BÓ, P. F.; SOARES, M. V. T.; BASILICI, G; RODRIGUES, A. G.; MENEZES, M. N. (2019) Spatial variations in distributive fluvial system architecture of the Upper Cretaceous Marília Formation, SE Brazil. *Geological Society, London, Special Publications,* v. 488, p. 97-118.

DELCOURT, R.; IORI, F.V. (2018). A new Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from São José do Rio Preto Formation, Upper Cretaceous of Brazil and comments on the Bauru Group fauna. *Historical Biology,* 32(7): 917-924. https://doi.org/10.1080/08912963.2 018.1546700

DIAS-BRITO, D.; MUSACCHIO, E. A.; DE CASTRO, J. C.; MARANHÃO, M. S. A. S., SUÁREZ, J. M. E RODRIGUES, R. (2001). Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo no Brasil-concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. *Revue de Paléobiologie*, 20(1), 245-304.

FERNANDES, L.A. (1992). *A cobertura cretácea suprabasáltica no Paraná e Pontal do Paranapanema (SP): os grupos Bauru e Caiuá*. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Dissertação de Mestrado, 129 p.

FERNANDES, L. A.; COIMBRA, A. M. (1994). O grupo Caiuá (Ks): revisão estratigráfica e contexto deposicional *Revista Brasileira de Geociências,* v. 24, n. 3, p. 164-176.

FERNANDES, L. A.; COIMBRA, A. M. (1996). A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil) Anais da Academia Brasileira de Ciências. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 68(2), 195-205.

FERNANDES, L. A.; COIMBRA A. M. (2000). Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (neocretaceo). *Revista Brasileira de Geociências*, v. 30, n. 4, p. 717-728.

IORI, F.V.; ARAÚJO-JÚNIOR, H.I.; TAVARES, S.A.S.; MARINHO, T.S. e MARTINELLI, A.G. (2021). New theropod dinosaur from the Late Cretaceous of Brazil improves abelisaurid diversity. *Journal of South American Earth Sciences*, 112(1): 103551. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103551

IORI, F. V.; TAVARES, S. A. S.; CARVALHO, I. S. (2019). Montealtosuchus arrudacamposi: Um crocodiliforme gregário do Cretáceo brasileiro (Bacia Bauru - Formação Adamantina). In: XXVI Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2019, Uberlândia. *Paleontologia em Destaque,* v. Esp

KELLNER, A.W.; AZEVEDO, S.D. (1999). A new sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Brazil. *National Science Museum Monographs*, 15: 111-142.

LANGER, M.; DELCOURT , R. ; MONTEFELTRO , F. C.; SILVA JÚNIOR , J. C. G.; SOLER, M. G.; FERREIRA, G. S e BATEZELLI, A. (2022). A Bacia Bauru no Estado de São Paulo e seus tetrápodes. *Derbyana,* 43, e776. https://doi.org/10.14295/derb.v43.776

MACHADO, E.B.; CAMPOS, D.A.; CALVO, J.O. e KELLNER, A.W.A. (2013). A new abelisauroid from the upper cretaceous of Brazil. *Revista Mexicana de Ciencias Geologicas,* 30: 446- 452.

NAVARRO, B.A.; GHILARDI, A.M.; AURELIANO, T.; DÍAZ, V.D.; BANDEIRA, K.L.N.; CATTARUZZI, A.G.S.; IORI, F.V.; MARTINE, A.M.; CARVALHO, A.B.; ANELLI, L.E.; FERNANDES, M.A. e ZAHER, H. (2022). A new nanoid titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Ameghiniana*, 59(5): 317-354. https://doi.org/10.5710/AMGH.25.08.2022.3477

SANTUCCI, R.M.; ARRUDA CAMPOS, A.D. (2011). A new sauropod (Macronaria, Titanosauria) from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of Brazil and the phylogenetic relationships of Aeolosaurini. *Zootaxa*, 3085(1): 1-33. https:// doi.org/10.11646/zootaxa.3085.1.1

SANTUCCI, R.M.; BERTINI, R.J. (2006). A new titanosaur from western São Paulo state, upper Cretaceous Bauru Group, south-east Brazil. *Palaeontology*, 49(1): 59-66. https:// doi.org/10.1111/j.1475-4983.2005.00527.x

SILVA JUNIOR, J.C.; MARTINELLI, A.G.; IORI, F.V.; MARINHO, T.S.; HECHENLEITNER, E.M. e LANGER, M.C. (2021). Reassessment of *Aeolosaurus maximus*, a titanosaur dinosaur from the Late Cretaceous of Southeastern Brazil. *Historical Biology,* 34(3): 403-411. https://doi.or g/10.1080/08912963.2021.1920016

SOARES, P.C.; LANDIM, P.M.B.; FULFARO, V.J., SOBREIRO NETO, A.F. (1980). Ensaio de caracterização estratigráfica do Cretáceo no Estado de São Paulo: Grupo Bauru. *Brazilian Journal of Geology,* v. 10, n. 3, p. 177- 185.

TAVARES, S.A.S.; RICARDI-BRANCO F. e SANTUCCI, R.M. (2014). Theropod teeth from the Adamantina Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), Monte Alto, São Paulo, Brazil. *Cretaceous Research,* 50: 59-71. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2014.03.021

Registo osteológico de dinossauros ornitópodes da Formação de Papo Seco (Cabo Espichel): estudo preliminar de um novo espécime e seu enquadramento micropaleontológico

SILVÉRIO DOMINGUES FIGUEIREDO[1]*, ISMAR DE SOUZA CARVALHO[2], XABIER PEREDA SUBERBIOLA[3], PEDRO PROENÇA CUNHA[4], MÁRCIA MENDES[5], ZÉLIA PEREIRA[5]

RESUMO

A Formação de Papo Seco (Barremiano inferior, Cretácico Inferior), no Cabo Espichel (Bacia Lusitânica, Portugal), apresenta um registo osteológico e icnológico de ornitópodes notável pela sua diversidade. Neste trabalho é apresentado o registo fóssil conhecido de ornitópodes desta formação, incluindo dados obtidos a partir de material inédito. São descritos novos restos pós-cranianos de um iguanodontídeo de grande porte, provenientes do sítio paleontológico da Boca do Chapim, preservados em margas intermareais. O conjunto, composto por 41 elementos ósseos, representa o espécimen de ornitópode mais completo conhecido do Cretácico de Portugal. Os ossos deste espécimen apresentam características típicas

[1] Centro Português de Geo-História e Pré-História, Largo de São Caetano, 2150-265 Golegã, Portugal. silverio.figueiredo@cpgp.pt; Instituto Politécnico de Tomar, Quinta do Contador, Estrada da Serra, 2300-313 Tomar, Portugal. silverio.figueiredo@ipt.pt; Centro de Geociências, Portugal. ORCID: 0000-0002-6197-375X

[2] Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Geociências, Av. Athos da Silveira Ramos 274, CCMN, 21910-200 Cidade Universitária, Ilha do Fundão – Rio de Janeiro, RJ, Brasil. ismar@geologia.ufrj.br; Centro de Geociências da Universidade de Coimbra, Portugal. ORCID: 0000-0002-1811-0588

[3] Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Geología, Apartado 644, 48080 Bilbao, Espanha.ORCID: 0000-0002-7336-7167

[4] Universidade de Coimbra, MARE - Centro de Ciências do Mar e do Ambiente, Departamento de Ciências da Terra, Portugal. pcunha@dct.uc.pt. ORCID: 0000-0002-9956-4652

[5] Laboratório Nacional de Energia e Geologia, LNEG, Portugal. marcia.mendes@lneg.pt; zelia.pereira@lneg.pt.

*Autor correspondente

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.10

de iguanodontianos, algumas observadas especialmente no ílio, nas vértebras e nos chevrons, que diferem das observadas noutros grandes ornitópodes do Barremiano europeu. Os sedimentos são interpretados como depósitos mistos (carbonatados e siliciclásticos) de estuário, predominantemente salobre, sob clima tropical seco. A análise palinológica das margas associadas aos fragmentos ósseos, identificou uma associação dominada por pólenes de coníferas e quistos de dinoflagelados, compatível com um intervalo cronológico do Barremiano inicial a médio e indicativa e também indicativa de predominante água salobre. A integração de dados reforça a importância do novo achado para a compreensão da diversidade taxonómica, paleoecológica e paleoambiental dos ornitópodes ibéricos do Cretácico Inferior.

Palavras-chave: *Barremiano, Iguanodontia, Styracosterna, Palinologia, Bacia Lusitânica*.

The Papo Seco Formation (lower Barremian, Lower Cretaceous) at Cape Espichel (Lusitanian Basin, Portugal) preserves a remarkably diverse osteological and ichnological record of ornithopods. This study presents, in an integrated approach, the known fossil record of ornithopods from this formation, including new data obtained from previously unpublished material. We describe new postcranial remains of a large-bodied iguanodontian from the Boca do Chapim palaeontological site, preserved in intertidal marls. The assemblage, comprising 41, represents the most complete ornithopod specimen known from the Cretaceous of Portugal. The bones of this specimen display typical iguanodontian features, some of which, particularly in the ilium, vertebrae, and chevrons, differ from those observed in other large ornithopods from the Barremian of Europe. The sediments are interpreted as estuarine mixed carbonate–siliciclastic deposits, mainly brackish, developed under a dry tropical climate. Palynological analysis of the marls revealed an assemblage dominated by conifer pollen and dinoflagellate cysts, consistent with an early to mid-Barremian age and indicative of brackish waters. These combined data underscore the significance of this new find for understanding the taxonomic diversity, palaeoecology, and palaeoenvironmental context of Iberian ornithopods during the Early Cretaceous.

Keywords: Barremian, Iguanodontia, Styracosterna, Palynology, Lusitanian Basin.

1. INTRODUÇÃO

O Cretácico Inferior constitui um período crucial da história evolutiva dos dinossauros, marcado pela diversificação e evolução de vários grupos, incluindo os Ornithopoda, um clado de herbívoros que desempenhou um papel importante nos ecossistemas terrestres do Mesozoico (Norman, 2004, 2013, Paul, 2008). Assim, o Barremiano destaca-se por importantes transformações paleoambientais e paleobiogeográficas, permitindo um contexto privilegiado para estudar a evolução dos ornitópodes durante o Cretácico Inicial (Norman, 2004, 2013; Paul, 2008; Gasulla *et al.*, 2015; Gasca *et al.*, 2014, 2015, 2017; Figueiredo *et al.*, 2022a).

Os ornitópodes do Barremiano da Península Ibérica constituem um grupo diversificado e importante para compreender a evolução dos iguanodontianos basais e a transição para formas mais derivadas, como os hadrossauros. Especialmente as formações do leste de Espanha ao centro-oeste de Portugal, oferecem um registo fóssil relativamente rico para este intervalo temporal (Ruiz-Omeñaca, *et al.*, 2012; Gasca *et al.*, 2014; Figueiredo *et al.*, 2022a, b; Medrano-Aguado, *et al.*, 2023; Berrocal-Casero *et al.*, 2025; Bertozzo *et al.*, 2025).

Em Portugal, a Formação de Papo Seco, especialmente aflorante no Cabo Espichel (centro-sul da Bacia Lusitânica), tem fornecido uma fauna de vertebrados, rica e diversificada, com fósseis de peixes, tartarugas, crocodilomorfos, pterossauros e dinossauros, incluindo terópodes, saurópodes e, em particular, ornitópodes (Sauvage, 1897-1898; Lapparent e Zbyszewski, 1957; Buffetaut, 2007; Mateus *et al*., 2011; Figueiredo *et al*., 2015, 2022b, 2023; Mateus e Estraviz-López, 2022).

A Formação de Papo Seco integra depósitos do Barremiano inferior (Cretácico Inferior), de estuário (água principalmente salobre), em clima tropical seco. Os fósseis estão numa espessa camada de marga (Figueiredo *et al*., 2015, 2021, 2022a,b, 2023). Os ornitópodes identificados nesta formação representam vários indivíduos, mas a sua classificação taxonómica exata continua incerta. Apesar de no passado terem sido atribuídos a *Iguanodon* ou *Mantellisaurus*, os exemplares atualmente conhecidos estão classificados como Ornithopoda indet. ou Iguanodontia indet. A morfologia dentária e o tamanho dos restos encontrados na arriba da Praia da Areia do Mastro apontam para a presença de Styracosterna, enquanto as pegadas atribuídas ao icnogénero Caririchnium reforçam a presença significativa destes grandes herbívoros no ecossistema local, possivelmente relacionados com táxons contemporâneos da Península Ibérica e do sul de França (Figueiredo *et al*., 2015, 2022b).

O papel ecológico dos ornitópodes no ecossistema barremiano do Cabo Espichel é importante, integrando-se na fauna vertebrada local, onde, em conjunto com predadores terópodes, pequenos herbívoros e outros grupos, contribuem para a interpretação do contexto ecológico, participando nos ciclos de produção primária e de predação (Figueiredo *et al*., 2022b). Estas interações são cruciais para se entender a dinâmica das comunidades de dinossauros do Cretácico Inicial e a sua resposta a pressões ambientais, como alterações climáticas e, consequentes, mudanças na vegetação e paleogeografia.

Este estudo apresenta: (1) o registo osteológico de dinossauros ornitópodes do Barremiano inferior (Cretácico Inferior) da Formação de Papo Seco e a contextualização estratigráfica; (2) descreve as principais características osteológicas de um esqueleto parcial de um grande iguanodontídeo do tipo Styracosterna, descoberto em 2007 no sítio da Boca do Chapim (Figueiredo, 2010); (3) uma comparação com outros grandes iguanodontianos europeus, para determinar a sua afinidade; (4) a realização de uma análise palinológica da jazida, para determinar o contexto paleoambiental e cronoestratigráfico; (5) discute o papel ecológico destes dinossauros no contexto dos ecossistemas do Cretácico Inicial da Bacia Lusitânica, integrando dados osteológicos, icnológicos e palinológicos.

Esta abordagem multidisciplinar permite ampliar o conhecimento sobre a diversidade, as afinidades sistemáticas e as implicações paleoecológicas dos ornitópodes do Barremiano.

2. ESTADO DA ARTE

Os primeiros registos de fósseis de vertebrados do Cabo Espichel remontam ao século XIX, quando Sauvage (1897–1898) identificou restos de dinossauros e crocodilos nos depósitos do Barremiano. Desde então, diversas campanhas permitiram recuperar novos fósseis, incluindo peixes, tartarugas, crocodilomorfos,

pterossauros e vários grupos de dinossauros (Lapparent e Zbyszewski, 1957; Buffetaut, 2007; Mateus *et al.*, 2011; Figueiredo *et al.*, 2015, 2022b, 2023).

Desde 1998, os trabalhos de campo realizados pelo Centro Português de Geo-História e Pré-História (CPGP) permitiram identificar novos fósseis na Formação de Papo Seco. No sítio paleontológico de Boca do Chapim foi descoberto, em 2007, um esqueleto parcial de ornitópode, composto por elementos pós-cranianos (Figueiredo, 2010; Figueiredo *et al.*, 2022b). Na Praia do Areia do Mastro, nesta formação, foram recuperados fragmentos de mandíbula e dentes isolados atribuídos a ornitópodes semelhantes a iguanodontídeos (Figueiredo *et al.*, 2015, 2022b). Na Praia do Guincho, destacam-se uma pré-zigapófise de vértebra e um molde natural de pegada de ornitópode (Figueiredo *et al.*, 2017, 2022b). Recentemente, na Praia do Areia do Mastro, também nesta formação, foi identificado um fragmento de costela pertencente a um grande ornitópode, expandindo assim o conjunto osteológico disponível.

Os primeiros restos de ornitópodes encontrados na Boca do Chapim, no final do século XIX e durante a primeira metade do século XX, foram inicialmente atribuídos a *Iguanodon mantelli* (Lapparent e Zbyszewski, 1957), sendo posteriormente reclassificados como *Iguanodon* cf. *atherfieldensis* (Crespo, 2001) ou *Iguanodon* sp. (Mateus e Antunes, 2003). Estudos mais recentes sugerem que estes materiais apenas podem ser atribuídos a Styracosterna indet. (Figueiredo *et al.*, 2022b).

Os ornitópodes identificados na Formação de Papo Seco (Fig. 1) correspondem a indivíduos distintos; contudo a presença de *Iguanodon* (Sauvage, 1897-1898; Lapparent e Zbyszewski, 1957; Crespo, 2001; Antunes e Mateus, 2003) ou *Mantellisaurus* (Figueiredo *et al.*, 2015) permanece incerta. Os ossos recuperados ao longo do tempo, tanto os mais antigos como os mais recentes, encontram-se atualmente classificados de forma mais genérica como Ornithopoda indet. e Iguanodontia indet. (Figueiredo *et al.*, 2022b). A morfologia dos dentes e o tamanho relativo dos restos provenientes da Praia da Areia do Mastro sugerem a pertença a um representante do clade Styracosterna, apresentando características típicas de Iguanodontia, enquanto alguns dentes da Boca do Chapim podem ser atribuídos a Styracosterna indet. (Figueiredo *et al.*, 2022b).

Além dos restos ósseos, foram identificadas pegadas atribuídas ao icnogénero *Caririchnium* (Figueiredo *et al.*, 2022a) nos sítios da Boca do Chapim e da Praia da Areia do Mastro. Este icnogénero está normalmente associado a iguanodontídeos, podendo corresponder a membros basais de Ankylopollexia ou a Styracosterna primitivos. Na Praia do Guincho, o molde natural de uma pegada de ornitópode, também atribuído ao icnogénero *Caririchnium*, reforça a presença destes herbívoros no ambiente local (Figueiredo *et al.*, 2017, 2022a). Os fósseis de ornitópodes provêm de vários níveis estratigráficos, indicando que estes animais integravam um recorrente ecossistema, que incluía invertebrados marinhos, plantas, peixes, crocodilomorfos, pterossauros, tartarugas e outros dinossauros (Figueiredo *et al.*, 2015, 2022b). A abundância de pegadas de ornitópodes sugere um ambiente de planície litoral, onde estes grandes herbívoros provavelmente pastavam (Figueiredo *et al.*, 2021, 2022a). Um novo dinossauro ornitópode foi recentemente descrito com base num crânio excepcionalmente preservado proveniente da Formação de Papo Seco. Este espécime representa um novo táxon, formalmente designado *Cariocecus bocagei* (Bertozzo *et al.*, 2025). A descrição detalhada do material craniano permitiu reconhecer um conjunto de características diagnósticas que distingue claramente este táxon de outros ornitópodes ibéricos contemporâneos (Bertozzo

et al., 2025), contribuindo assim para uma melhor compreensão da diversidade e das relações filogenéticas dos iguanodontianos do Cretácico Inferior europeu.

Estudos recentes (Figueiredo *et al.*, 2022a) descrevem pegadas na Formação de Areia do Mastro, unidade litostratigráfica imediatamente inferior à Formação de Papo Seco, que fornecem informações importantes sobre o comportamento destes dinossauros. O elevado número de trilhos sugere que estes ornitópodes não eram animais solitários, mas que se deslocavam em grupos, possivelmente em resposta a variações sazonais na vegetação (Lockley *et al.*, 1994a,b; Myers e Fiorillo, 2009; Moreno *et al.*, 2012; Figueiredo *et al.*, 2021, 2022a).

3. CONTEXTO GEOLÓGICO

A Formação de Papo Seco aflora entre os sítios da Boca do Chapim (a sul) e da Praia do Guincho (a norte; Fig. 1), Concelho de Sesimbra, a cerca de 40 km a sul de Lisboa, no setor sudoeste da Península de Setúbal (coordenadas: 38°26'14.3"N, 9°12'34.4"W) (Fig. 1).

A designação formal "Formação de Papo Seco" foi proposta por Rey (1992). Na literatura geológica mais antiga, esta unidade foi referida como "Grès marneux à grands sauriens" (Choffat, 1904) e "Grès à Dinosauriens" (Rey, 1972). Sauvage (1897-1898) e Choffat (1904), assim como Lapparent e Zbyszewski (1957), consideraram inicialmente esta unidade e a sua fauna como de idade Aptiano a Albiano. Contudo, a Formação de Papo Seco é atualmente atribuída ao Barremiano inferior (Rey, 1992; Manuppella *et al.*, 1999). Estratigraficamente, está posicionada entre a Formação de Areia do Mastro (subjacente) e a Formação da Boca do Chapim (sobrejacente) (Fig. 2).

Na área estudada, destacam-se três sítios paleontológicos principais: Boca do Chapim, Praia do Areia do Mastro e Praia do Guincho, situados a cerca de 2 km a norte do Cabo Espichel, nas arribas costeiras do anticlinal deste cabo. A Formação de Papo Seco possui uma espessura de ~20 m e está inclinada para norte. É composta por espessas camadas de marga verde a cinzenta, com níveis de carvão, ocorrências de enxofre (associado a matéria orgânica) e por cristais de selenite, intercaladas com camadas de arenito de grão grosseiro a médio, amarelo, com laminação entrecruzada côncava e geometria de canal. Os fósseis encontrados incluem principalmente restos de vertebrados, localizados nas camadas de arenitos de grão grosseiro, bem como invertebrados (bivalves, gastrópodes e ostracodos) provenientes das margas. A divisão estratigráfica superior desta formação é constituída por camadas siltosas calcárias bioturbadas, contendo conchas de ostras (Manuppella *et al.*, 1999). As características sedimentológicas e paleontológicas indicam um paleoambiente estuarino (Manuppella *et al.*, 1999; Rey *et al.*, 2003; Figueiredo *et al.*, 2015, 2016, 2017, 2020a; Dinis *et al.*, 2016).

O material descrito neste estudo foi encontrado na espessa camada PS2, de marga cinzenta (Figueiredo, 2010) (Fig. 2). Com base em características tafonómicas e sedimentológicas (ver discussão), sugere-se que a carcaça do ornitópode terá sido depositada num contexto costeiro, de baixa energia. Pode ter permanecido exposta, pelo menos parcialmente, durante algum tempo antes do soterramento gradual, por decantação de finos.

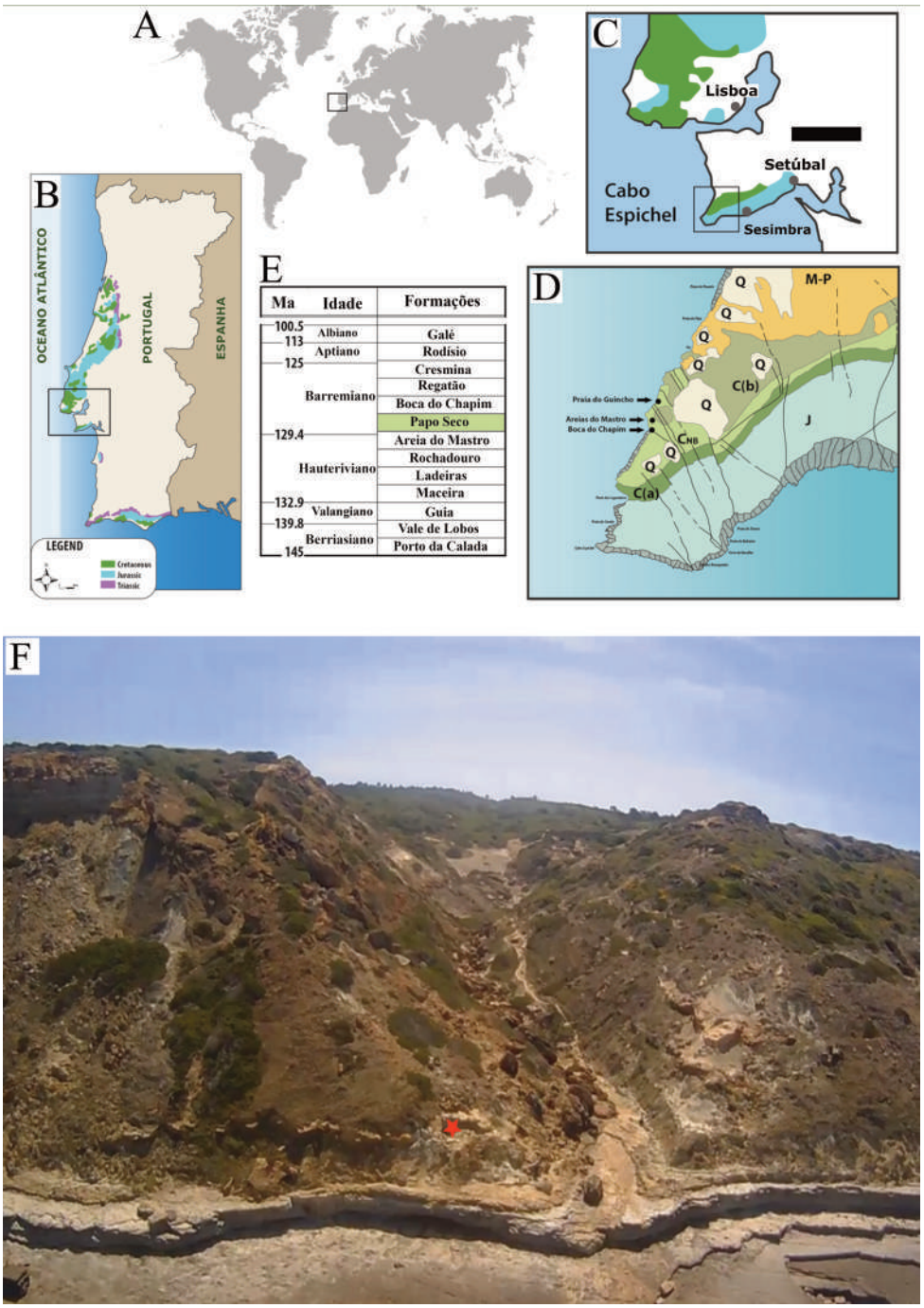


Figura 1 – Localizações e Geologia: A - localização de Portugal no mapa-mundo; B - localização das penínsulas de Lisboa e de Setúbal; C - localização do Cabo Espichel, na Península de Setúbal; D - geologia da zona do Cabo Espichel e localização dos sítios com fósseis de Orinitópodes do Espichel; E - enquadramento cronostratigráfico da formação de Papo Seco, na sequência estratigráfica do Cretácico Inferior de Portugal; F - localização da ocorrência CPGP.2.07 (Estrela) em fotografia do sítio Da Boca do Chapim. Siglas: J - Jurássico; C(a) - Valangiano a Hauteriviano; C(HB) - Hauteriviano a Barremiano; C(b) - Aptiano a Albiano; MP Mio-Pliocénico; Q - Quaternário.

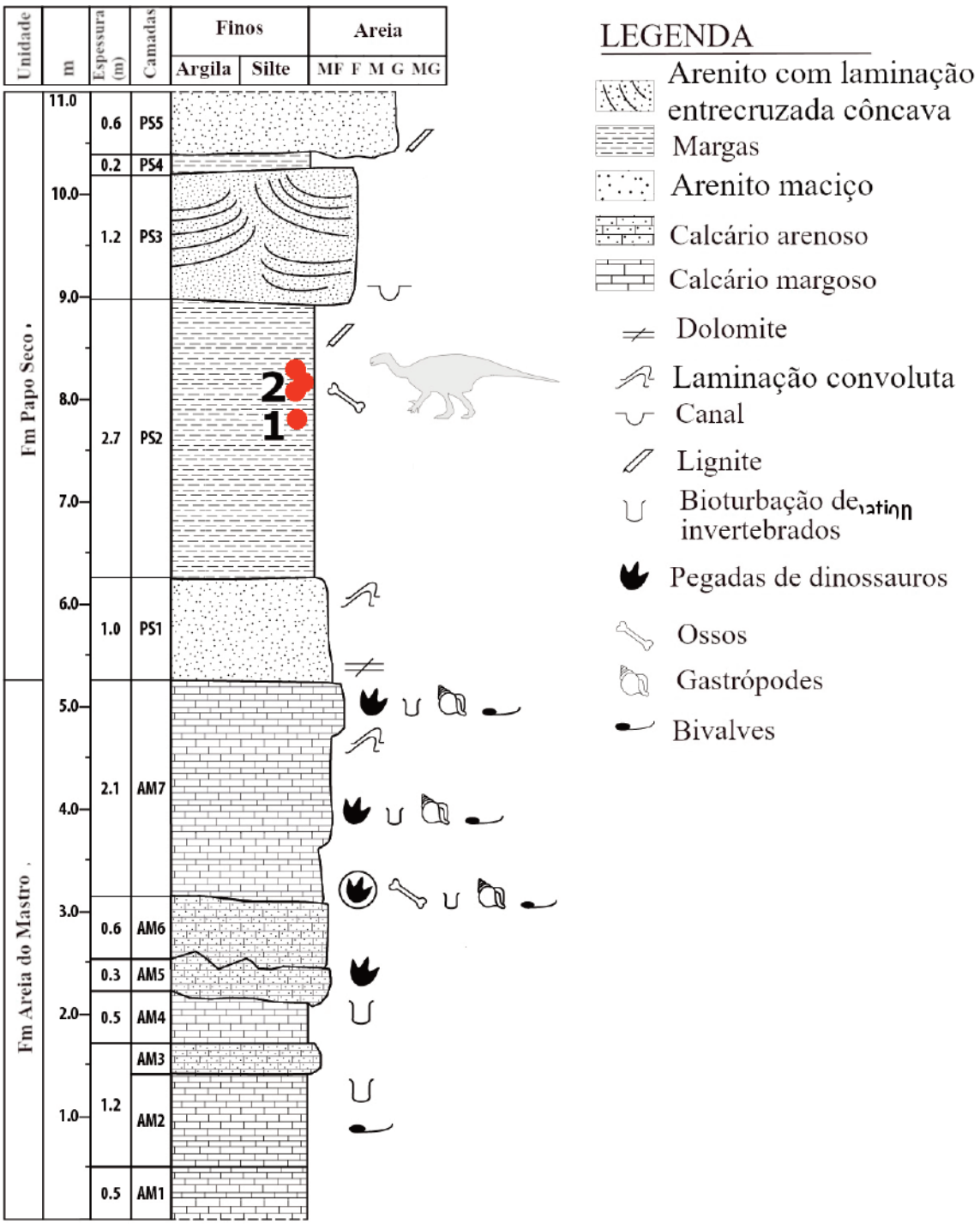


Figura 2 – Coluna estratigráfica da transição entre a Formação de Areia do Mastro e a Formação de Papo Seco, com indicação do nível de ocorrência do novo espécimen de Ornithopoda, e da recolha das amostras para análise de micropaleontologia: 1 - amostra "Ptero"; 2 - amostras "Dino 1", "Dino 2" e "Dino 3.

4. MATERIAIS E MÉTODOS

4.1 MICROPALEONTOLOGIA

A análise micropaleontológica, nomeadamente palinológica, foi realizada a partir de quatro amostras sedimentares recolhidas na mesma camada fossilífera, designadas por "Dino 1", "Dino 2", "Dino 3" e "Ptero", com o objetivo de detalhar a idade e o paleoambiente. O processamento seguiu os protocolos palinológicos padrão (Riding e Warny, 2008; Wood *et al.*, 1996). Inicialmente, o tratamento químico envolveu a remoção da fração carbonatada (HCl, 37%), seguida da remoção da fração silicatada (HF, 48%). Após a remoção completa da fração mineral, a solução foi neutralizada, submetida a decantação e filtrada com um filtro de 20 µm. Os resíduos orgânicos finais foram montados em lâminas de microscópio utilizando uma resina de montagem acrílica, como Entelan®. A análise das amostras foi realizada com recurso a um microscópio de luz transmitida e fluorescência de luz azul (Nikon Eclipse Ci), equipado com uma câmara fotomicrográfica DS-Fi3 e o software Nis Elements D para captura e processamento de imagens. Das quatro amostras processadas, apenas a amostra Ptero revelou a presença de palinomorfos fósseis, embora, de modo geral, mal preservados, dificultando a sua identificação taxonómica. Todavia, foram tentativamente classificados, considerando estudos anteriores na Bacia Lusitânica (e.g., Berthou *et al.*, 1981; Berthou e Hasenboehler, 1982; Berthou e Lauverjat, 1979; Hasenboehler, 1981; Moron, 1981; Trincão, 1985; Trincão *et al.*, 1989). Todas as amostras, resíduos orgânicos e lâminas delgadas foram arquivados na Litoteca do LNEG (em S. Mamede de Infesta), constituindo parte integrante da Coleção de Palinologia dos Serviços Geológicos de Portugal.

4.2. MACROPALEONTOLOGIA

Este estudo baseia-se em restos pós-cranianos (esqueleto axial e apendicular) de um indivíduo, totalizando 41 elementos ósseos. Estes materiais foram encontrados *in situ* em 2007, durante a investigação paleontológica realizada pelo CPGP na Formação de Papo Seco. Ulteriormente, entre 2008 e 2014, foi realizada uma escavação numa área de 6 m² (Figueiredo, 2010, 2014). A maioria dos ossos pertence à cauda e cintura pélvica. Todo o material descrito encontra-se sob custódia no Museu do CPGP. A escavação (Fig. 3) decorreu até 2014, tendo o processo de preparação e recuperação óssea sido efetuado em laboratório, entre 2015 e 2023. Outros fósseis associados, encontrados na mesma camada, incluem dentes de terópodes, uma falange de pterossauro, fragmentos de carapaça de tartaruga, bivalves e restos de vegetais (fragmentos de lignite) (Figueiredo, 2010; 2014; Figueiredo *et al.* 2018, 2020, 2023).

A escavação seguiu uma grelha de 1x1 m, com os ossos registados em três dimensões num caderno de campo e fotografados em várias fases da escavação com câmara digital. Devido à fragilidade dos ossos, estes foram consolidados em campo com uma solução a 7% de Paraloid B72 em acetona e protegidos com gaze, posteriormente envolvidos em gaze embebida em gesso líquido. Alguns ossos foram encontrados fragmentados; cada fragmento foi catalogado por número de osso e fragmento, para ulterior colagem e reconstituição em laboratório. No laboratório, os ossos fragmentados foram montados, colados e reconstituídos. Os restantes ossos foram cuidadosamente removidos da camada protetora de gesso e consolidados. Para a colagem dos ossos foi utilizada uma solução a 30% de Paraloid B72 em acetona,

complementada com Milliput e massa de modelar branca DAS, para preencher lacunas. As reconstituições foram pintadas para corresponder à cor do fóssil, mas em tom ligeiramente diferente, de modo a distinguir claramente as áreas reconstituídfas, das originais fossilizadas. O estudo dos novos fósseis foi realizado no Laboratório de Arqueozoologia e Paleontologia do CPGP e as análises palinológicas no LNEG. A nomenclatura osteológica seguiu a terminologia anatómica padronizada baseada no *Handbook of Avian Anatomy* (Baumel e Witmer, 1993), na *Nomina Anatomica Veterinaria* (NAV), publicada pela *World Association of Veterinary Anatomists* (WAVA) e Ramírez-Velasco e Alvarado-Ortega (2022).

5. RESULTADOS

5.1. MICROPALEONTOLOGIA

A análise do conteúdo palinológico da amostra Ptero revelou uma grande diversidade de palinomorfos, incluindo esporos frequentes (17%), pólenes abundantes (40%), quistos de dinoflagelados abundantes (39%) e raras algas de água doce (3%), apesar de se encontrarem, em geral, mal preservados (Figs. 4 e 5). Esta má preservação, dificultou a distinção de muitas das suas características morfológicas em luz branca transmitida, pelo que a utilização de luz azul fluorescente, uma ferramenta complementar amplamente empregue no estudo e análise de palinofácies, mostrou-se essencial para a identificação de alguns destes palinomorfos. Assim, dos esporomorfos observados na amostra Ptero, destacam-se os esporos de pteridófitas tais como cf. *Appendicisporites* sp., *Cicatricosisporites* spp., *Plicatella potomacensis, Deltoidospora* sp. (Schizaeaceae), *Leiotriletes* sp. (Cyatheaceae/Dicksoniaceae), cf. *Baculatisporites* sp. (Osmundaceae), *Gleicheniidites senonicus, Gleicheniidites* spp. (Gleicheniaceae) e *Murospora* sp., *Patellasporites tavaredensis, Pilosisporites trichopapillosus*, e *Pilosisporites* sp. Foram ainda documentados raros esporos de filicópsidas(?) como *Granulatisporites* spp., briófitas como *Staplinisporites telatus* e ainda raras licófitas como *Densoisporites velatus (Pleuromeiaceae/Selaginellaceae)*. Relativamente aos pólenes, foram observados abundantes pólenes de coníferas assinalados a abundantes pólenes bissacados *Podocarpidites multesimus* e *Podocarpidites* spp. (Podocarpaceae) e raros de *Abietineaepollenites* sp., *Cedripites* sp. (Pinaceae). Inclui ainda raros pólenes de *Araucariacites australis, Callialasporites dampieri Callialasporites trilobatus* e *Callialasporites* sp. (Araucariaceae) e *Classopollis* spp. (Cheirolepidiaceae). Foi ainda identificado um único espécimen atribuído a *Bennettitales*, cf. *Exesipollenites* sp. (Taxodiaceae). Observaram-se ainda raros pólenes mal preservados, com características morfológicas pouco definidas, os quais foram atribuídos a uma origem incerta, mas possivelmente pertencentes a angiospérmicas, devido ao seu tamanho e ao possível especto reticulado da exina. Relativamente aos palinomorfos de origem aquática, em particular de origem tipicamente marinha, destacam-se os abundantes quistos de dinoflagelados, tais como os abundantes *Gonyaulacales Canningia reticulata, Canningia* spp., *Circulodinium* spp., *Cribroperidinium tenuiceras, Cribroperidinium* sp., *Ctenidodinium* sp., cf. *Florentinia* sp., cf. *Gonyaulacysta* sp., *Hystrichodinium ramoides, Impletosphaeridium* sp., *Kiokansium* spp., *Oligosphaeridium albertense, Oligosphaeridium pulcherrimum, Oligosphaeridium* sp., *Pterodinium* sp., *Sentusidinium* sp., *Spiniferites* sp. e *Systematophora* sp. Foram ainda identificados frequentes Peridiniales como *Subtilisphaera perlucida, Subtilisphaera scabrata* e *Subtilisphaera* sp.. Além disso, foram observadas raras algas de água doce pertencentes aos géneros *Botryococcus* sp., *Pterospermella* sp., e *Schizosporis* sp.

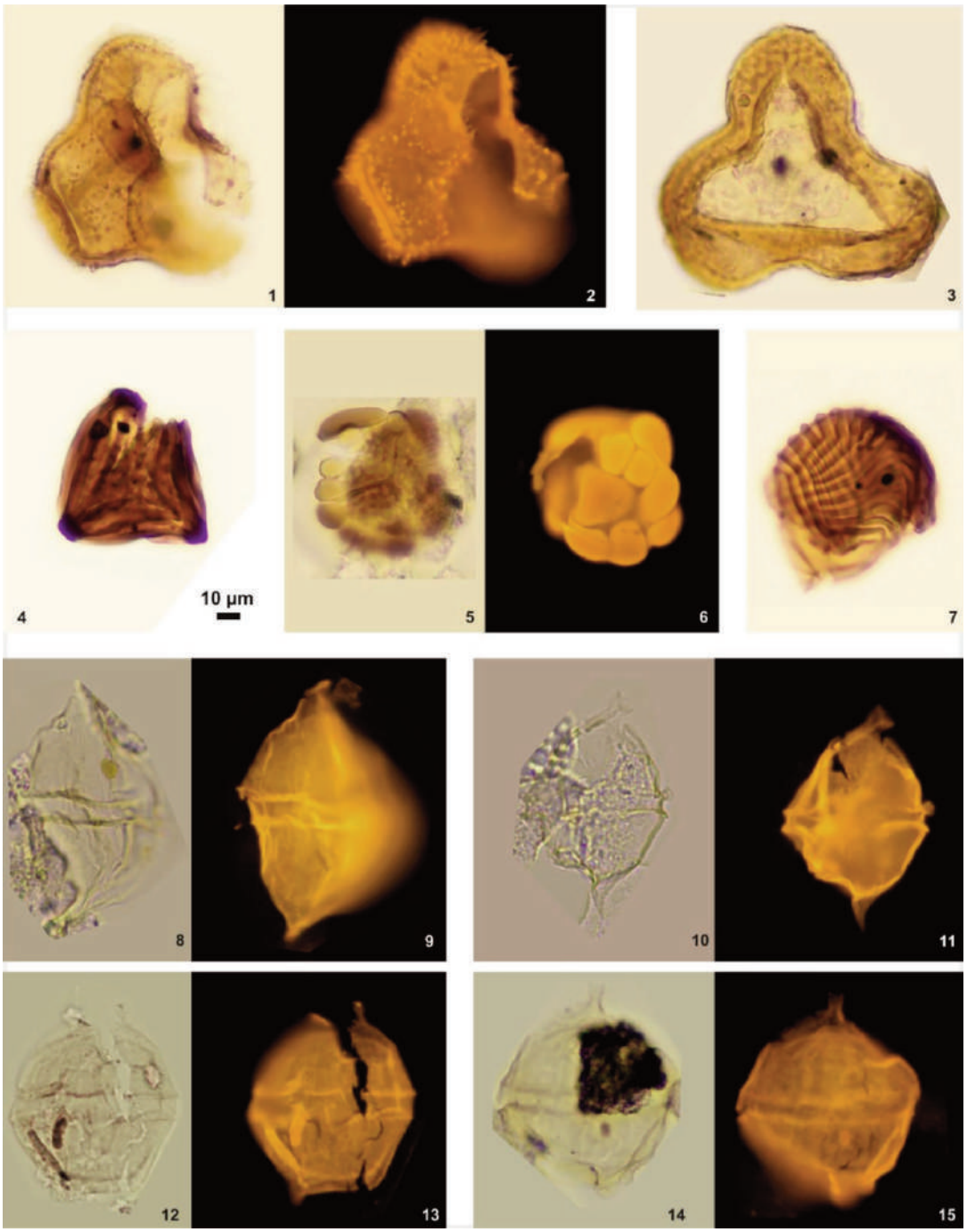


Figura 3 - Fotomicrografias selecionadas de esporomorfos (1-7) e quistos de dinoflagelados (8-15), escala de 10 µm; LBT – Luz Branca Transmitida; LF – Luz Azul Fluorescente. 1. *Pilosisporites trichopapillosus* (LBT); 2. *Pilosisporites trichopapillosus* (LF); 3. *Granulatisporites* sp.; 4. *Plicatella potomacensis* (LBT); 5. *Patellasporites tavaredensis* (LBT); 6. *Patellasporites tavaredensis* (LF); 7. *Cicatricosisporites* sp.; 8. *Subtilisphaera perlucida* (LBT); 9. *Subtilisphaera perlucida* (LF); 10. *Subtilisphaera perlucida* (LBT) 11. *Subtilisphaera perlucida* (LF); 12. *Subtilisphaera scabrata* (LBT); 13. *Subtilisphaera scabrata* (LF); 14. *Subtilisphaera scabrata* (LBT); 15. *Subtilisphaera scabrata* (LF).

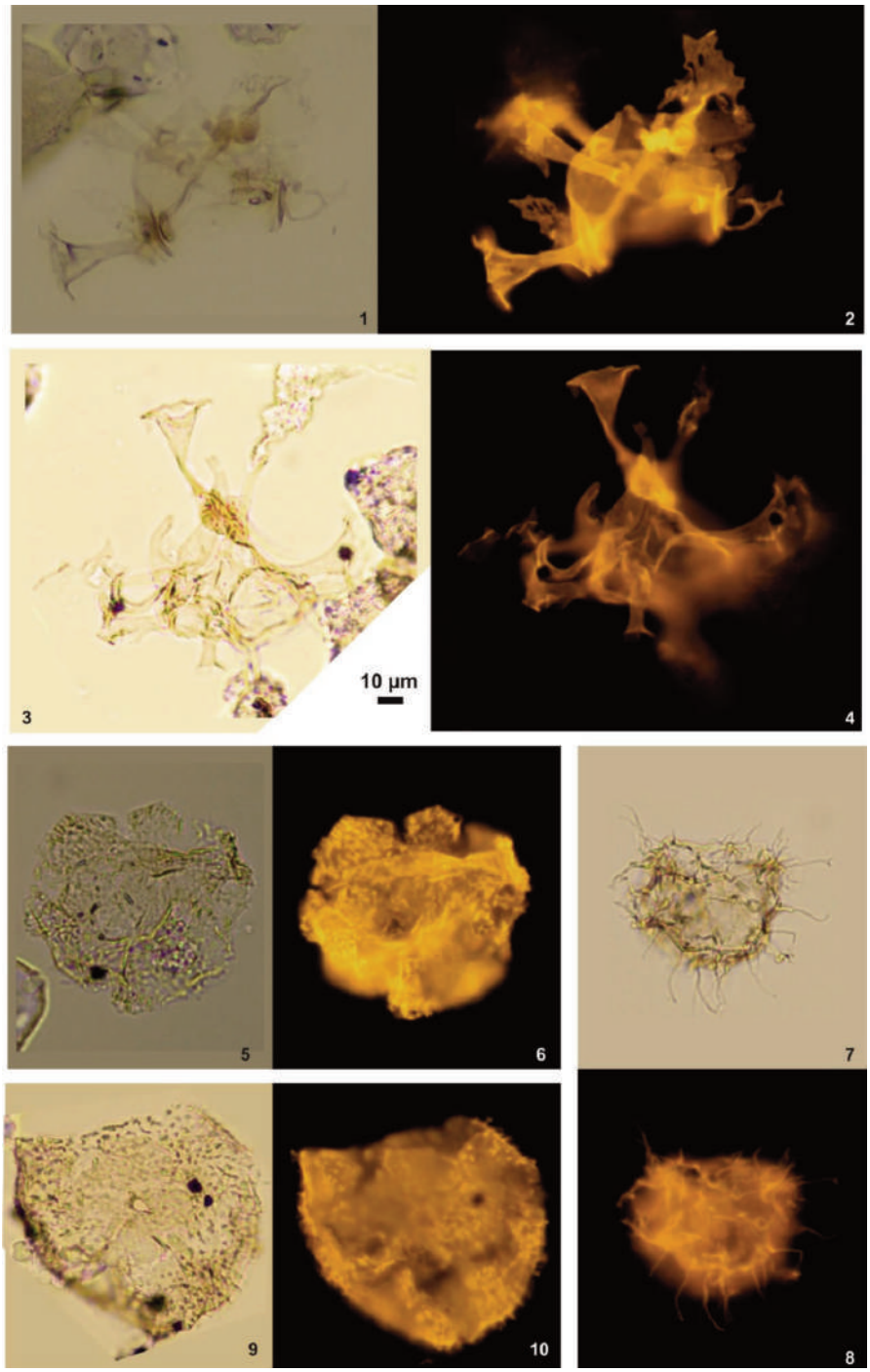


Figura. 4 - Fotomicrografias selecionadas de quistos de dinoflagelados, escala de 10 µm; LBT – Luz Branca Transmitida; LF – Luz Azul Fluorescente. 1. *Oligosphaeridium pulcherrimum* (LBT); 2. *Oligosphaeridium pulcherrimum* (LF); 3. *Oligosphaeridium albertense* (LBT); 4. *Oligosphaeridium albertense* (LF); 5. *Canningia reticulata* (LBT); 6. *Canningia reticulata* (LF); 7. *Systematophora* sp. (LBT); 8. *Systematophora* sp. (LBT); 9. *Sentusidinium* sp.(LBT); 10. *Sentusidinium* sp. (LF).

5.2- O REGISTO OSTEOLÓGICO DE DINOSSAUROS ORNITÓPODES DO BARREMIANO INFERIOR DA FORMAÇÃO DE PAPO SECO

Como anteriormente referido, os restos de ornitópodes da Formação de Papo Seco, particularmente do sítio da Boca do Chapim, têm uma longa história de investigação. Inicialmente atribuídos a *Iguanodon mantelli* (Lapparent e Zbyszewski, 1957) e subsequentemente reclassificados como *Iguanodon cf. atherfieldensis* (Crespo, 2001) ou *Iguanodon sp.* (Mateus e Antunes, 2003) ou, conforme os estudos mais recentes indicam, estes materiais devem ser referidos a *Styracosterna indet.* (Figueiredo *et al.*, 2022b). Estes fósseis provêm de vários níveis estratigráficos e indicam a presença de uma fauna diversificada de ornitópodes nesta formação.

Entre 2007 e 2013 foi escavado um novo espécime de ornitópode proveniente do sítio da Boca do Chapim (CPGP.2.07.1), constituído por um esqueleto parcial axial e apendicular composto por ossos desarticulados de um único indivíduo (Fig. 7). O exemplar, atualmente depositado no Museu do CPGP, inclui um total de 41 elementos ósseos, dos quais 33 estão suficientemente preservados para descrição neste trabalho. O material é composto por uma costela; dez vértebras (sete quase completas), um processo transverso, uma pós-zigapófise, dois centros vertebrais não identificados, duas espinhas neurais dorsais, duas lâminas sacrais, doze chevrons, uma escápula, um ísquio, duas falanges e oito fragmentos ósseos não identificáveis.

5.3. O ESPÉCIME CPGP.2.07

Sistematica paleontológica

Dinosauria Owen, 1842

Ornithischia Seeley, 1887 (sensu Madzia *et al.*, 2021)

Ornithopoda Marsh, 1881 (sensu Madzia *et al.*, 2021)

Iguanodontia Sereno, 1986 (sensu Madzia *et al.* 2021)

Ankylopollexia Sereno, 1986 (sensu Madzia *et al.* 2021)

Styracosterna Sereno, 1986 (sensu Madzia *et al.* 2021)

Localidade: Boca do Chapim (Cabo Espichel, centro-sudoeste de Portugal), Bacia Lusitânica.

Horizonte: PS2: camada de marga perto da base da Formação de Papo Seco (Barremiano, Cretácico Inferior).

Descrição

Esqueleto axial: Do espécime CPGP.2.07 apenas foram recuperadas uma vértebra sacro-caudal e várias vértebras caudais (Fig. 6-A,B,C), que exibem características de iguanodontianos (Norman, 1980, 2004, 2013; Paul, 2008; Gasulla *et al.*, 2015; Gasca *et al.*, 2014, 2015), e, em particular, de Styracosterna (Sereno, 1986; Lockwood *et al.*, 2021, 2024; Figueiredo *et al.*, 2022a). Em conjunto, as características das vértebras indicam que a vértebra sacro-caudal e as caudais associadas de CPGP.2.07 apresentam uma morfologia consistente com a de iguanodontianos

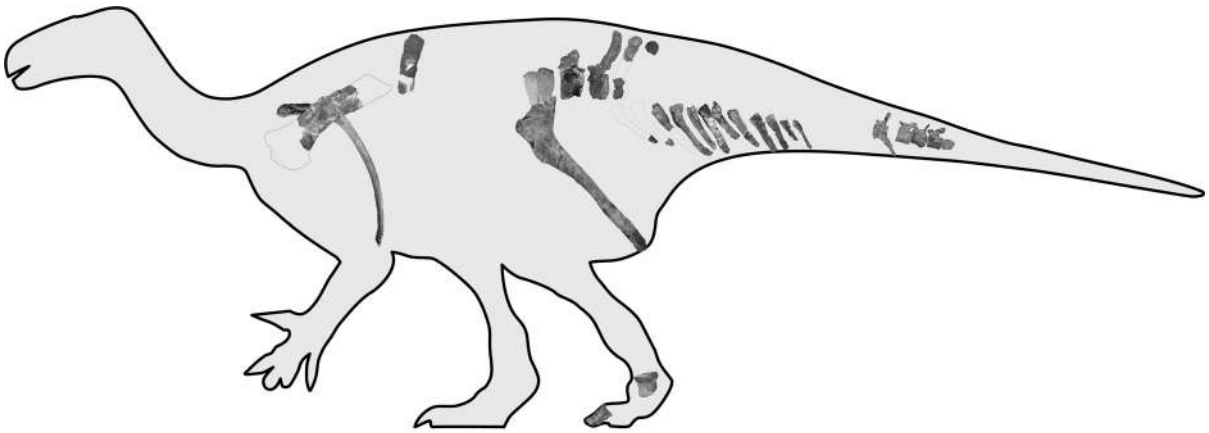


Figura 5 – Representação dos elementos esqueléticos do espécimen CPGP.2.07, cuja posição anatómica pôde ser determinada com base na morfologia e comparações com táxons relacionados. Os ossos estão destacados nas respetivas posições ao longo da silhueta do animal.

de grande porte, distinguindo-se pela combinação de centros alongados, faces articulares ligeiramente côncavas, processos transversos robustos e espinhas neurais proporcionalmente desenvolvidas.

Os chevrons (Fig. 6-F) do espécime CPGP.2.07 distinguem-se pela combinação de bases proximais transversalmente expandidas, canal hemal profundo e estreitamento distal marcado, refletindo uma morfologia robusta típica da região anterior da cauda de Styracosterna (Sereno, 1986). A presença de facetas articulares fundidas e subdivididas por cristas pouco proeminentes, bem como a variação na curvatura e robustez das espinhas hemal, sugere adaptações posicionais ao longo da série caudal.

A costela (Fig. 6-D) destaca-se pela presença do sulco longitudinal bem definido no colo, uma característica pouco comum que pode ter implicações funcionais ou taxonómicas. Além disso, a crista anterolateral da diáfise, originada na base do tubérculo e prolongando-se até ao ângulo da costela, configura uma morfologia distintiva que facilita a sua identificação e comparação com outras costelas de taxa relacionados.

Foram recuperadas duas lâminas sacrais incompletas, caracterizadas pela sua largura, espessura e robustez notáveis. A largura e espessura pronunciadas, aliadas à ampla superfície rugosa de contacto, sugerem uma estrutura óssea especialmente reforçada, que contribui para a rigidez da região pélvica e a transmissão eficaz das forças entre a coluna vertebral e a pelve.

Esqueleto apendicular: As características da escápula (Fig. 6-E) indicam que este espécime apresenta uma morfologia consistente com a de um Styracosterna: a lâmina é alongada e relativamente estreita, com margens dorsal e ventral quase paralelas ao longo da sua extensão preservada. Em vista lateral, apresenta uma ligeira curvatura, conferindo-lhe um perfil suavemente arqueado, enquanto a superfície é subplana a levemente côncava.

O ísquio (Fig. 6-G) distingue-se pela combinação da extremidade proximal anteroposteriormente expandida e comprimida lateralmente, aliada à presença de uma crista longitudinal proeminente na face lateral da haste. A margem acetabular relativamente reta e a superfície rugosa do pedúnculo púbico, de contorno triangular.

As falanges (Fig. 6-H) pertencem ao dígito III do pé e apresentam características morfológicas distintas que facilitam a sua identificação e interpretação funcional. A primeira falange destaca-se pela robustez e largura superior ao comprimento, associadas à presença de uma crista longitudinal mesial pouco proeminente e uma face proximal profundamente côncava com margens espessadas, sugerindo adaptação a suportar cargas e inserção muscular significativa. A falange ungueal é compacta e robusta, com sulco longitudinal ventral bem definido e margens articulares desenvolvidas, indicando uma estrutura adaptada ao suporte e à estabilidade do "casco", possivelmente refletindo funções de apoio e tração no dígito III.

6. DISCUSSÃO

A composição palinológica do nível sedimentar da amostra Ptero sugere assim uma idade compatível com o intervalo entre o Barremiano inicial e o início do Barremiano médio. A presença dos apagar dinoflagelados *Oligosphaeridium albertense, Subtilisphaera perlucida, Hystrichodinium ramoides* confirmam a atribuição ao Cretácico Inferior. Embora *Hystrichodinium ramoides* seja mais comum em depósitos do Barremiano superior, a sua ocorrência rara (aproximadamente 1%) na amostra Ptero é consistente com registos igualmente escassos no Barremiano inferior europeu (Riding e Schiøler, comunicação pessoal; Leereveld, 1997).

A presença de *Subtilisphaera scabrata* é particularmente significativa, pois esta espécie delimita o intervalo entre o Barremiano inicial e o início do médio, conforme descrito por Leereveld (1997). A ausência de *Odontochitina operculata* e de outros indicadores típicos de intervalos pós-Barremiano reforça esta faixa temporal para a amostra. Essas conclusões corroboram dados previamente publicados para a Formação de Papo Seco (Aillud, 2001; Dinis *et al*., 2008; Figueiredo *et al*., 2020; Manuppella *et al*., 1999; Rey, 1972; Rey *et al*., 2003).

No que diz respeito às características paleoambientais, a amostra Ptero é dominada por pólenes de coníferas e quistos de dinoflagelados, com quase total ausência de algas de água doce, o que sugere um ambiente deposicional costeiro, com águas salobres a marinhas costeiras, com significativo acarreio terrígeno, geralmente fino. O contexto paleoambiental favoreceu a preservação dos palinomorfos mais resistentes (pólenes e quistos), enquanto os mais frágeis, como de algas de água doce, foram pouco preservados.

A presença do grupo Subtilisphaera indica ambiente costeiro restrito e de baixa salinidade (salobre), de estuário, próximos a áreas terrestres vegetadas (Davey, 1970; Harding, 1986; Jain e Millepied, 1975a, 1975b; Piasecki, 1984; van Helmond *et al*., 2014). O predomínio de pólenes de coníferas, como *Podocarpidites, Abietineaepollenites*, aponta para a existência de florestas temperadas a subtropicais nas proximidades, enquanto a presença de pólenes de gimnospérmicas como *Classopollis* e *Araucariacites*, sugere zonas terrestres costeiras vegetadas em climas mais quentes e relativamente secos (Duane, 1997; Schrank e Mahmoud, 1998; Vakhrameyev, 1982).

As amostras dos palinomorfos podem exibir uma diversidade reduzida ou uma preservação subótima, o que limita a atribuição cronológica e a interpretação paleoambiental. Tais limitações podem estar associadas a condições de maior turbulência, responsáveis pelo transporte e abrasão aquática desses palinomorfos, dificultando a recuperação de uma associação palinológica mais diversa e bem preservada.

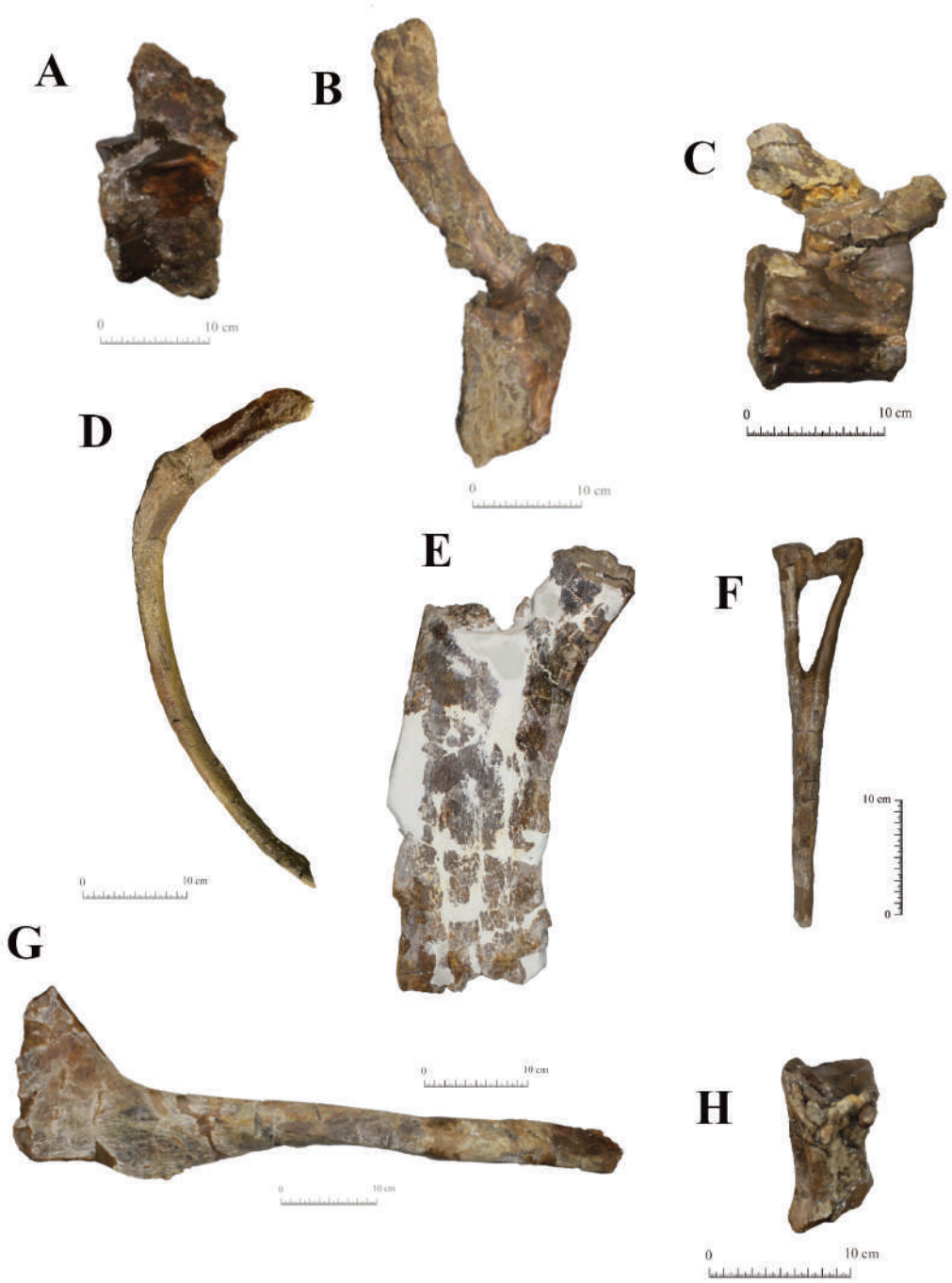


Figura 6 – Alguns dos ossos do conjunto osteológico mais importante do CPGP.2.07: A – vértebra sacro-caudal (vista lateral); B – vértebra caudal anterior (vista lateral); C – vértebra caudal mesial (vista lateral); D – Chevron (vista anterior); E – costela (vista lateral); F – escápula (vista lateral); G – ísquio (vista lateral); H – falange ungual (vista lateral). Escala: 10 cm

As características sedimentológicas da sucessão e as palinológicas da camada fossilífera da Formação de Papo Seco, onde ocorrem os ossos aqui descritos, apontam para um ambiente deposicional estuarino, desenvolvido sob clima tropical seco, com sedimentação mista (carbonatada micrítica e areno-argilosa) em planície intermareal, bem como arenosa em canais estuarinos. A estrutura desorganizada do conjunto fossilífero, evidenciada pela disposição caótica e pela ausência de orientação preferencial dos elementos esqueléticos (Fig. 6), também indica fraca influência de correntes ou de eventos de retrabalhamento.

A aparente contradição entre alguns dados palinológicos e as interpretações sedimentares e tafonómicas pode ser explicada pelo transporte eólico dos palinomorfos, de áreas mais interiores e afastadas do local de depósito dos fósseis. A combinação de desarticulação, ausência de orientação dos ossos e presença de marcas compatíveis com predação ou necrofagia, sugere que a carcaça terá sido parcialmente consumida antes da sua deposição final num contexto de fraca energia hidrodinâmica.

No que respeita à presença de fósseis de ornitópodes no Barremiano do Cabo espichel, a ocorrência de pegadas atribuídas ao icnogénero *Caririchnium* identificadas nos sítios da Boca do Chapim e da Praia do Areia do Mastro (Figueiredo *et al.*, 2022a) fornecem evidências relevantes sobre a presença e comportamento de ornitópodes nesta região, durante o Barremiano. Estas pegadas, geralmente associadas a iguanodontídeos, podem corresponder a membros basais de Ankylopollexia ou a representantes primitivos de *Styracosterna*, refletindo a diversidade morfológica e taxonómica destes dinossauros herbívoros. De modo semelhante, o molde natural de uma pegada de ornitópode registado na Praia do Guincho, na Formação de Papo Seco, em calcários de grão grosseiro (Figueiredo *et al.*, 2017), reforça esta atribuição ao mesmo icnogénero (Figueiredo *et al.*, 2022a), ampliando a distribuição paleogeográfica e paleoambiental destes vestígios.

Os fósseis de ornitópodes recuperados em diferentes níveis estratigráficos indicam que estes animais integravam um ecossistema complexo, onde coexistiam com outros dinossauros, invertebrados marinhos e salobres, plantas, peixes, crocodilomorfos, pterossauros e tartarugas (Figueiredo *et al.*, 2015, 2022b). A abundância de pegadas de ornitópodes é coerente com a interpretação de um ambiente lagunar de águas rasas, cujas margens vegetadas poderiam servir como zonas de pasto para estes grandes herbívoros (Figueiredo *et al.*, 2021, 2022a).

A diversidade de restos osteológicos de ornitópodes da Formação de Papo Seco é notável (Lapparent e Zbyszewski, 1957; Figueiredo *et al.*, 2022b), destacando-se o achado de um esqueleto parcial de grande porte que partilha características anatómicas com táxons barremianos europeus (Figueiredo *et al.*, 2022b). Estas semelhanças sugerem afinidades biogeográficas com outras formas contemporâneas da Península Ibérica e do sul de França, apontando para uma fauna relativamente homogénea na região durante o Barremiano (Figueiredo *et al.*, 2022b).

Nos níveis superiores da Formação de Areia do Mastro — unidade imediatamente subjacente à Formação de Papo Seco — foram igualmente descritas novas pegadas e trilhos que oferecem informações valiosas sobre o comportamento locomotor e social destes dinossauros (Figueiredo *et al.*, 2022a). A elevada densidade de trilhos indica que os ornitópodes não seriam animais solitários, mas sim gregários, deslocando-se em bandos possivelmente em busca de alimento em zonas costeiras sucessivamente vegetadas ou em resposta a variações sazonais na disponibilidade de recursos vegetais.

No contexto paleoecológico mais amplo, os ornitópodes desempenhariam um papel fundamental na estrutura e dinâmica dos ecossistemas barremianos do Cabo Espichel. Em conjunto com predadores terópodes, pequenos herbívoros e outros vertebrados, estes dinossauros contribuíam para a estabilidade ecológica e para o ciclo de produção primária e de predação (Figueiredo *et al.*, 2022b). Compreender estas interações é essencial para reconstruir as comunidades de dinossauros do Cretácico Inferior e para avaliar as suas respostas às pressões ambientais, incluindo variações climáticas e mudanças na vegetação.

A disposição caótica e desarticulada dos elementos esqueléticos do dinossauro observada no conjunto fossilífero da Formação de Papo Seco (Fig. 6), sem qualquer orientação preferencial, ainda compatível com deposição em ambiente de baixa energia, com água salobre de circulação restrita, bem como escassa influência de correntes ou eventos de retrabalhamento por transporte sedimentar. Tais características tafonómicas são coerentes com um contexto protegido da ondulação marinha, em estuário, onde a decomposição e desarticulação ocorrem com mínima perturbação hidrodinâmica (Martill, 1993; Zhou *et al.*, 2003).

O espécime CPGP.2.07 apresenta vértebras caudais, costelas, lâminas sacrais, ísquio, escápula e falanges pedais com características consistentes com iguanodontianos basais do Barremiano europeu. As vértebras caudais anteriores apresentam os processos transversos dorsolateralmente inclinados, semelhantes a *Morelladon beltrani* (Gasulla *et al.*, 2015; Verdú *et al.*, 2015) e distintos de *Iguanodon bernissartensis*, mais robustos (Norman, 1980). As caudais médias tornam-se anficélicas, com sulco ventral e processos transversos robustos e laterais, como em *I. bernissartensis* (Norman, 1980), *Mantellisaurus atherfieldensis* (Norman, 2015; Bonsor, *et al.*, 2023) ou *Brighstoneus simmondsi* (Lockwood *et al.*, 2021). As lâminas sacrais são robustas e amplas, adaptadas à transmissão de forças para a pelve, como em *I. bernissartensis* (Norman, 1980; Maidment e Barrett, 2012) e Mantellisaurus (McDonald, 2012b).

O ísquio revela um conjunto de traços morfológicos singulares que o tornam particularmente informativo em termos comparativos. A configuração expandida da região proximal, associada à compressão lateral e à presença de uma crista bem marcada ao longo da haste, confere-lhe um perfil distintivo face a outros exemplares conhecidos. É reto, gracil, sem expansão distal e com crista longitudinal, aproximando-se de *Mantellisaurus* (Norman, 1986; Paul, 2007; Norman, 2015) e de outros iguanodontianos ibéricos (*Morelladon, Delapparentia Magnamanus*: Ruiz-Omeñaca, 2011; Gasca *et al.*, 2014; Gasulla *et al.*, 2015; Verdú *et al.*, 2015; Fuentes-Vidarte *et al.*, 2016; Medrano-aguado *et al.*, 2023) mas distinto de *I. bernissartensis* (Norman, 1980; Verdú *et al.*, 2017), de *I. galvensis* (Verdú *et al.*, 2015) ou de *Comptonatus chasei* (Lockwood *et al.*, 2024). Em conjunto, estas particularidades estruturais reforçam a importância diagnóstica do elemento e poderão refletir adaptações anatómicas com valor filogenético no seio dos grandes iguanodontianos.

A falange ungueal pedal III é robusta, subquadrangular, truncada distalmente e com sulcos laterais acentuados, distinguindo-se de *I. bernissartensis* (Norman, 1980; 2010; McDonald, 2012b), *Mantellisaurus* (Norman, 1998; 2010; McDonald, 2012b) e *Morelladon* (Gasulla *et al.*, 2015) pela forma e ornamentação, podendo refletir diferenças funcionais (Paul, 2008).

7. RELAÇÕES COM OUTROS ORNITÓPODES DO BARREMIANO EUROPEU

Neste estudo, apresentamos uma comparação preliminar do ornitópode de Boca do Chapim com base em Paul (2007), McDonald (2012a,b), McDonald *et al.* (2012a, 2017), Gasulla *et al.* (2012), Gasca *et al.* (2015), Boyd (2015). CPGP.2.07 apresenta uma combinação de características morfológicas que o inserem firmemente no clade dos Styracosterna. A análise das vértebras evidencia traços plesiomórficos, nomeadamente centros vertebrais com morfologia opistocélica e anficélica, processos transversos pronunciados e espinhas neurais robustas, elementos estes típicos de grupos basais dentro do Iguanodontia (Norman, 2004; 2011; Lockwood *et al.*, 2024), e ainda observáveis em membros primitivos dos *Styracosterna* (Norman, 2010; McDonald, 2012a,b). A morfologia pélvica, em particular a configuração do ísquio, revela uma estrutura reta e delgada, contrastando com a forma mais robusta e levemente curvada, observada em *Iguanodon bernissartensis* (Norman, 1980), e aproximando-o de formas mais basais, como *Mantellisaurus atherfieldensis, Morelladon beltrani* e *Proa valdearinnoensis*, cujos ísquios são relativamente retos, estreitos e lateralmente comprimidos (Norman, 1980, 2011; McDonald *et al.*, 2013; Gasulla *et al.*, 2015). Este detalhe anatómico, associado às características específicas da falange ungueal pedal, aproxima o espécime CPGP.2.07 de *Mantellisaurus atherfieldensis*, sugerindo uma relação filogenética mais próxima deste do que do género *Iguanodon* (Norman, 1980; 2015; 2015; McDonald, 2012a,b).

No que respeita às distinções relativamente a *Iguanodon bernissartensis* e *I. galvensis*, o CPGP.2.07 distingue-se pela ausência da curvatura e robustez no ísquio, bem como por diferenças morfológicas nos processos vertebrais, indicando uma divergência evolutiva significativa em relação a estes táxons mais derivados (Norman, 2010; McDonald, 2012a). Manifesta também características que apontam para uma posição ligeiramente mais derivada do que alguns iguanodontianos ibéricos, nomeadamente em traços específicos do ísquio e na morfologia dos processos vertebrais caudais médios, ainda que não atinja o nível de derivação apresentado por *Iguanodon* (McDonald *et al.*, 2010).

Assim, o CPGP.2.07 representa um iguanodontiano basal do Barremiano europeu que, apesar das suas afinidades com *Mantellisaurus* e alguns táxones ibéricos, se mantém claramente distinto dos iguanodontianos mais derivados. Enquanto se aguarda a análise filogenética, este espécime parece situar-se numa posição intermediária dentro do clade Styracosterna, entre os iguanodontianos basais mais primitivos, como *Morelladon* e outros representantes ibéricos, e as formas mais avançadas deste grupo (Norman, 2011; McDonald, 2012 a), contribuindo para o entendimento da evolução e diversidade dos iguanodontianos durante o Cretácico Inferior, podendo ser uma nova espécie de ornitópode do Barremiano europeu.

8. CONCLUSÃO

Os afloramentos da Formação de Papo Seco, do Barremiano inferior, têm fornecido importantes restos fósseis de vertebrados, incluindo dinossauros (como terópodes, saurópodes e ornitópodes), crocodiliformes, pterossauros, tartarugas e peixes ósseos. Os restos destes dinossauros terão se depositado numa planície intermareal a submareal estuarina. Os fósseis de ornitópodes, encontrados em três locais

principais, maioritariamente compreendem restos e pós-cranianos, com destaque para um esqueleto parcial encontrado no sítio de Boca do Chapim. Esses restos foram atribuídos a Ornithopoda indeterminados, Iguanodontia indeterminados e cf. Styracosterna indeterminados, com características dentárias e morfológicas que indicam a presença do clade Styracosterna.

Este estudo descreve preliminarmente os elementos pós-cranianos do exemplar CPGP.2.07, expandindo o registo deste grupo de dinossauros no Cretácico Inferior da Península Ibérica.

A análise do ísquio, da escápula e de elementos vertebrais revela um conjunto de características anatómicas que, apesar de partilharem traços com táxons bem conhecidos como *Mantellisaurus atherfieldensis* e *Morelladon beltrani*, apresentam combinações morfológicas inéditas que ampliam o espectro de variação conhecido para este clade.

Adicionalmente, a análise palinológica dos sedimentos revelou uma associação dominada por quistos de dinoflagelados, com marcadores bioestratigráficos que confirmam o Barremiano inicial a médio. A predominância destes quistos e o pólen de coníferas sugerem um ambiente costeiro de baixa salinidade, reforçando a hipótese de transporte dos fósseis de ambiente costeiro de transição. Este trabalho representa o primeiro registo de elementos pós-cranianos diagnósticos de um iguanodontiano na Formação do Papo Seco, contribuindo assim para a diversidade, paleobiogeografia e filogenia dos ornitópodes não-hadrossauróides da Bacia Lusitânica durante o Cretácico Inferior, fortalecendo o conhecimento paleontológico na Península Ibérica.

9. AGRADECIMENTOS

Os autores gostariam de agradecer a Fernanda Sousa e a Patrícia Bôto pela ajuda e melhoria das figuras dos ossos do espécime estudado. Este trabalho foi financiado pelo Centro Português de Geo-História e Pré-História, no âmbito do projeto VBCE/PAL06/26 e por fundos nacionais, através da Fundação para a Ciência e Tecnologia (FCT), no âmbito dos projetos: UIDP/00073/2025 (Centro de Geociências), UIDP/04292/2025 (https://doi.org/10.54499/UIDB/04292/2025, https://doi.org/10.54499/UIDP/04292/2025) MARE - Marine and Environmental Sciences Centre; LA/P/0069/2025 (https://doi.org/10.54499/LA/P/0069/2025) ARNET -- Aquatic Research Network; e do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (processo CNPq 304246/2024-7) e da Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (processo E--26/200.998/2024). A investigação de XPX é financiada pelo Governo Basco (grupo IT1485-22).

REFERÊNCIAS

AILLUD, G. F. (2001). *Palaeoecology, Palaeoenvironmental Analysis and Their Application to Sequence Stratigraphy: Lower Cretaceous, Lusitanian Basin*. Tese de doutoramento, Universidade de Plymouth.

ANTUNES, M.T., MATEUS, O. (2003). Dinosaurs of Portugal. *Comptes Rendus Palevol* 2, 77–95.

BAUMEL, J. J., & WITMER, L. M. (1993). *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium* (2nd ed.). Publications of the Nuttall Ornithological Club, No. 23.

BERROCAL-CASERO, M., BARROSO-BARCENILLA, F., CALLAPEZ, P.M., PIMENTEL, R., ALCALDE-FUENTES, M.R., PRIETO, I. (2025) New Ornithopod Remains from the Upper Barremian (Lower Cretaceous) of Vadillos-1 (Cuenca, Spain). *Fossil Studies*, 3, 5. https://doi.org/10.3390/fossils3010005

BERTHOU, P. Y., & HASENBOEHLER, B. (1982). Les kystes de Dinoflagellés de l'Albien et du Cénomanien de la région de Lisbonne (Portugal). Répartition et Intéret Stratigraphique. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 8, 761–779.

BERTHOU, P. Y., & LAUVERJAT, J. (1979). Éssai de synthèse paléogéographique et paléobiostratigraphique du bassin occidental portugais au cours du Crétacé supérieur. *Ciências Da Terra* (UNL), 5, 121–144.

BERTHOU, P. Y., HASENBOEHLER, B., & MORON, J. M. (1981). Apports de la palynologie fi la stratigraphie du Crétacé moyen et supérieur du bassin occidental portugais. *Memórias e Notícias de Coimbra*, 91–92, 183–221.

BERTOZZO, F., CAMILO, B., ARAÚJO, R., MANUCCI, F., KULLBERG, J. C., CERIO, D. G., CARVALHO, V. F., MARRECAS, P., FIGUEIREDO, S. D., GODEFROIT, P. (2025). Cariocecus bocagei, a new basal hadrosauroid from the Lower Cretaceous of Portugal. *Journal of Systematic Palaeontology*, 23(1). https://doi.org/10.1080/14772019.2025.2536347

BOYD (2015), The systematic relationships and biogeographic history of ornithischian dinosaurs. *PeerJ* 3:e1523, DOI 10.7717/peerj.1523

BONSOR, J. A., LOCKWOOD, J. A. F., LEITE, J. V., SCOTT-MURRAY, A., E MAIDMENT, S. C. R. (2023). The osteology of the holotype of the British iguanodontian dinosaur Mantellisaurus atherfieldensis. *Monographs of the Palaeontographical Society*, 177 (665): 1–63. https://doi.org/10.1080/02693445.2023.2234156

BUFFETAUT E. 2007. The spinosaurid dinosaur *Baryonyx* (Saurischia, Theropoda) in the Early Cretaceous of Portugal. *Geological Magazine*, 144(6):1021–1025. doi:10. 1017/S0016756807003883.

CRESPO, E. G. (2001). *Paleo-Herpetofauna de Portugal*. Museu Bocage – M.N.H.N., Lisboa, 183 p.

DAVEY, R. J. (1970). Non-Calcareous Micro Plankton From The Cenomanian Of England Northern France And North America Part 2. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, 18(8), 333–397.

DINIS, J. L., REY, J., CUNHA, P. P., CALLAPEZ, P., & PENA DOS REIS, R. (2008). Stratigraphy and allogenic controls of the western Portugal Cretaceous: an updated synthesis. *Cretaceous Research,* 29(5–6), 772–780. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2008.05.027

DUANE, A. M. (1997). Taxonomic investigations of palynomorphs from the byers group (upper Jurassic-Lower Cretaceous), Livingston and Snow islands, Antarctic Peninsula. *Palynology,* 21(1), 123–144. https://doi.org/10.1080/01916122.1997.9989491

EBERTH, D. A., & CURRIE, P. J. (2005). Vertebrate taphonomy and taphonomic modes. In P. J. Currie & E. B. Koppelhus (Eds.), *Dinosaur Provincial Park: A Spectacular Ancient Ecosystem Revealed*. Indiana University Press, 453–477.

FIGUEIREDO, S. D. (2010). Breve notícia sobre a descoberta de um novo dinossauro ornitópode no Cabo Espichel. *Boletim do Centro Português de Geo-História e Pré-História*, III(4), 7–15.

FIGUEIREDO, S. D. 2014. *Os Dinossáurios em Território Português: as espécies, as jazidas e os fósseis*. Chiado Editora, Lisboa.

FIGUEIREDO, S. D., CARVALHO, I. S., PEREDA-SUBERBIOLA, X., CUNHA, P. P., ANTUNES, V., & DÍAZ-MARTÍNEZ, I. (2022a). New ornithopod footprints from the Areia do Mastro Formation (Lower Cretaceous), Espichel Cape

(Portugal, Western Iberia) and their context in the Iberian ichnological ornithopod record. *Cretaceous Research*, 131, 105069. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.105069

FIGUEIREDO, S. D., ROSINA, P. & FIGUTI, L. (2015). Dinosaurs and other vertebrates from the Papo-Seco Formation (Lower Cretaceous) of southern Portugal. *Journal of Iberian Geology*, 41(3), 301–314. https://doi.org/10.5209/rev_JIGE.2015.v41.n3.47828

FIGUEIREDO, S. D., ROSINA, P., STRANTZALI, I., ANTUNES, V., & FIGUEIREDO, S. (2020). Paleoenvironmental Approach on the Lower Cretaceous Sequences of Areia do Mastro (Cabo Espichel, Southern Portugal). *Journal of Environmental Science and Engineering A*, 9(2). https://doi.org/10.17265/2162-5298/2020.02.003

FIGUEIREDO, S. D., SILVA, C. M., ROSA, I. M., CUNHA, P. P., & SOUZA CARVALHO, I. (2023). Sauropod dinosaur remains from the Papo-Seco Formation (lower Barremian, Lusitanian Basin, Cabo Espichel, Portugal): previous and new discoveries. *Cretaceous Research*, 151, 105657. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105657

FIGUEIREDO, S. D., SOUZA CARVALHO, I., PEREDA-SUBERBIOLA, X., CUNHA, P. P., STRANTZALI, I. B., & ANTUNES, V. (2022b). Ornithopod dinosaur remains from the Papo Seco Formation (lower Barremian, Lusitanian Basin, Portugal): A review of old and new finds. *Historical Biology*, 35(7), 1–12. https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2138372

FUENTES VIDARTE, C., MEIJIDE CALVO, M., MEIJIDE FUENTES, F., & MEIJIDE FUENTES, M. (2016). Un nuevo dinosaurio estiracosterno (Ornithopoda: Ankylopollexia) del Cretácico Inferior de España. *Spanish Journal of Palaeontology*, 31(2), 407–446. https://doi.org/10.7203/sjp.31.2.17163

GASCA, J., CANUDO, J. I., MORENO-AZANZA, M., (2014) On the diversity of Iberian iguanodont dinosaurs: New fossils from the lower Barremian, Teruel province, Spain. *Cretaceous Research*, 50: 264-272. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2014.05.009.

GASCA J., MORENO-AZANZA M., RUIZ-OMEÑACA J.I., CANUDO J.I. (2015). New material and phylogenetic position of the basal iguanodont dinosaur Delapparentia turolensis from the Barremian (Early Cretaceous) of Spain. *Journal of Iberian Geology*, 41(1): 57-70. https://doi.org/10.5209/rev_JIGE.2015.v41.n1.48655

GASCA PÉREZ, J. M., MORENO-AZANZA, M., BÁDENAS, B., DÍAZ-MARTÍNEZ, I., CASTANERA, D., CANUDO, J. I., AURELL, M. (2017). Integrated overview of the vertebrate fossil record of the Ladruñán anticline (Spain): Evidence of a Barremian alluvial-lacustrine system in NE Iberia frequented by dinosaurs. Palaeogeography, Palaeoclimatology, *Palaeoecology*, 472, 192-202. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.01.050

GASULLA, J., ESCASO, F., ORTEGA, F., & SANZ, J. L. (2015). A new styracosternan hadrosauriform (Dinosauria: Ornithopoda) from the Lower Cretaceous of Morella (Spain). *PLoS ONE*, 10(12), e0144167. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144167

HARDING, I. C. (1986). An early Cretaceous dinocyst assemblage from the Wealden of Southern England. In D.J. Batten & D.E.G. Briggs (Eds.), *Studies in Palaeobotany and Palynology in Honour of N.F. Hughes*. Special Papers in Palaeontology, Vol. 35, 95–110.

HASENBOEHLER, B. (1981). Etude Paléobotanique et Palynalogique de l'AIbien et du Cénamanien au Sud de l'accident de Nazaré (Province d'Estremadure, Portugal). *Ibése 3é Cycle. París, Mémoires Des Sciences de La Terre*, 81/29, 1–317.

JAIN, K. P., & MILLEPIED, J. (1975a). Cretaceous microplankton from the Senegal. Basin, W. Africa, Pt. II. Systematics and Biostratigraphy. *Geophytology*, 5(5), 126–171.

LAPPARENT, A. F., ZBYSZEWSKI, G. (1957). *Les dinosauriens du Portugal*. Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, 63 pp.

LEEREVELD, H. (1997). Upper Tithonian-Valanginian (Upper Jurassic-Lower Cretaceous) dinoflagellate cyst stratigraphy of the western Mediterranean 1. *Cretaceous Research*, 18: 385–420.

LOCKLEY, M. G., FARLOW, J. O., MEYER, C. A., (1994b). *Brontopodus* and *Parabrontopodus* ichnogen. nov. and the significance of wide- and narrow-gauge sauropod trackways. In: Lockley, M.G., dos Santos, V.F., Meyer, C.A., Hunt, A. (Eds.), Aspects of Sauropod Paleobiology, *Gaia* 10: 135 - 145.

LOCKLEY, M. G., MEYER, C. A., SANTOS, V. F., (1994a). Trackway evidence for a herd of juvenile sauropods from the Late Jurassic of Portugal. In: Lockley, M.G., Santos, V.F., Meyer, C.A., Hunt, A.P. (Eds.), Aspects of Sauropod Paleobiology, *Gaia* 10: 27 - 35.

LOCKWOOD, J. A. F., MARTILL, D. M., & MAIDMENT, S. C. R. (2024). Comptonatus chasei, a new iguanodontian dinosaur from the Lower Cretaceous Wessex Formation of the Isle of Wight, southern England. *Journal of Systematic Palaeontology*, 22(1). https://doi.org/10.1080/14772019.2024.2346573

LOCKWOOD, J. A. F., MARTILL, D. M., & MAIDMENT, S. R. M. (2021). A new hadrosauriform dinosaur from the Wessex Formation, Wealden Group (Early Cretaceous), of the Isle of Wight, southern England, *Journal of Systematic Palaeontology*, 19, 847–888.

MADZIA, D., ARBOUR, V. M., BOYD, C. A., FARKE, A. A., CRUZADO-CABALLERO, P., & EVANS, D. C. (2021). The phylogenetic nomenclature of ornithischian dinosaurs. *PeerJ*, 9, e12362.

MAIDMENT, S.C. AND BARRETT, P.M. (2012). Osteological correlates for quadrupedality inornithischian dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59: 53 - 70 https://doi.org/10.4202/app.2012.0065

MANUPELLA, G., ANTUNES, M. T., PAIS, J., RAMALHO, M. M., & REY, J. (1999). Notícia Explicativa da Carta Geológica de Setúbal Folha 38-B. *Serviços Geológicos de Portugal*, 1–143.

MARTILL, D. M. (1993). Fossils of the Santana and Crato formations, Brazil. *Palaeontological Association Field Guides to Fossils*, 5, 1–158.

MATEUS O, ARAÚJO R, NATÁRIO C, CASTANHINHA R. 2011. A new specimen of the theropod dinosaur Baryonyx from the early Cretaceous of Portugal and taxonomic validity of *Suchosaurus*. *Zootaxa*. 2827(1):54–68. doi:10.11646/zootaxa.2827.1.3.

MATEUS O., ESTRAVIZ-LÓPEZ, D. (2022). A new theropod dinosaur from the early cretaceous (Barremian) of Cabo Espichel, Portugal: Implications for spinosaurid evolution. *PLoS ONE* 17(2): e0262614. https://doi.org/10.1371/journal. pone.0262614

MCDONALD, A. T. (2012a). Phylogeny of basal iguanodonts (Dinosauria: Ornithischia): an update. *PLoS ONE*, 7(5): e36745.

MCDONALD, ANDREW T. (2012b). The status of Dollodon and other basal iguanodonts (Dinosauria: Ornithischia) from the upper Wealden beds (Lower Cretaceous) of Europe. *Cretaceous Research*. 33: 1–6. doi:10.1016/j.cretres.2011.03.002

MCDONALD, A.T., ESPILEZ, E., MAMPEL, L., KIRKLAND, J.I., AND ALCALA, L. (2013). An unusual new basal iguanodont (Dinosauria: Ornithopoda) from the Lower Cretaceous of Teruel, Spain. *Zootaxa*, 3595:61-76. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3595.1.3

MEDRANO-AGUADO, E, PARRILLA-BEL, J., GASCA, J. M., ALONSO, A., CANUDO, J. I. (2023). Ornithopod diversity in the Lower Cretaceous of Spain: New styracosternan remains from the Barremian of the Maestrazgo Basin (Teruel province, Spain), *Cretaceous Research*, 144, 105458.https://doi.org/10.1016/j.cretres.2022.105458.

MYERS, T.S., FIORILLO, A.R. (2009). Evidence for gregarious behaviour and age segregation in sauropods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 274: 96 - 104.

MORENO, K., DE VALAIS, S., BLANCO, N., TOMLINSON, A.J., JACAY, J., CALVO, J.O. (2012). Large theropod dinosaur footprint associations in western Gondwana: behavioural and palaeogeographic implications. *Acta Palaeontologica Polonica* 57 (1): 73 - 83.

MORON, J. (1981). *Etude paléobotanique et palynologique de l'Albien et du Cenomanien du «Bassin ocidental porrugais au sud de l'accident de Nazaré (province d'Esrremadure, Porrugal)*. These de 3° Cycle, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 3–287.

NORMAN, D. B. (1980). On the ornithopod dinosaur Iguanodon bernissartensis from the Lower Cretaceous of Bernissart (Belgium). *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 178, 1–103.

NORMAN, D. B. (1986). On the anatomy of Iguanodon atherfieldensis (Ornithischia: Ornithopoda). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 39(1), 1–62.

NORMAN, D. B. (2004). Basal Iguanodontia. In D. B. Norman *et al*. (Eds.), *The Dinosauria* (2nd ed., University of California Press, 413–437.

NORMAN, D. B. (2010). A taxonomy of iguanodontian (Dinosauria: Ornithopoda) from the lower Wealden Group (Cretaceous: Valanginian) of southern England. *Zootaxa*. 2489: 47–66. doi:10.11646/zootaxa.2489.1.3

NORMAN D. B. (2011) On the osteology of the lower Wealden (Valanginian) ornithopod Barilium dawsoni (Iguanodontia: Styracosterna). *Special Papers in Palaeontology* 86: 165–194.

PAUL, G. S. (2007). Turning the old into the new: a separate genus for the gracile iguanodont from the Wealden of England. In: Carpenter, K. (ed.), Horns and Beaks: *Ceratopsian and Ornithopod Dinosaurs*. Indiana University Press.

PAUL, G. S. (2008). A revised taxonomy of the iguanodont dinosaur genera and species. *Cretaceous Research*, 29(2), 192–216. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2007.04.009

PIASECKI, S. (1984). Dinoflagellate cyst stratigraphy of the Lower Cretaceous Jydegård Formation, Bornholm, Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 32/3-4, pp. 145-161.

RAMÍREZ-VELASCO, A. A. e ALVARADO-ORTEGA, J. (2022) Guía osteológica de los dinosaurios hadrosauroideos (Ornithopoda, Hadrosauroidea), primera parte: esqueleto postcraneano. *Boletín del Instituto de Geología,* 124 (1): 1 – 43

REY, J. (1972). Cherches géologiques sur le Crétacé inférieur de l'Estremadura (Portugal). *Memórias Dos Serviços Geológicos de Portugal*, 21, 1–477.

REY, J., GRACIANSKY, P. C. DE, & JACQUIN, TH. (2003). Les séquences de dépôt dans le Crétacé inférieur du Bassin Lusitanien. *Comunicações Do Instituto Geológico e Mineiro*, 90, 15–42.

RIDING, J. B., & WARNY, S. (2008). Palynological Techniques. 2nd Edition Clair A. Brown J.B. Riding, S. Warny, eds. *American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation*, 1–137.

RUIZ-OMEÑACA, J. I. (2011). *Delapparentia turolensis* nov. gen et sp., un nuevo dinosaurio iguanodontoideo (Ornithischia: Ornithopoda) en el Cretácico Inferior de Galve. *Estudios Geológicos*, 67(1), 83–110 https://doi.org/10.3989/egeo.l.40276.124

RUIZ-OMEÑACA, J. I., CANUDO, J. I., CUENCA-BESCÓS, G., CRUZADO-CABALLERO, P., & GASCA, J. M. (2012). Ornithopoda. In: Canudo, J. I. & Gasca, J. M. (Eds.), Dinosaurs and other vertebrates from the Galve area, Spain. *Instituto de Estudios Turolenses*, 139–165.

SAUVAGE H.-E. (1897-1998). *Vertébres fossils du Portugal. Contribuition à l'étude des Poisson et des Reptiles du Jurassique et Crétacique.* Direção dos Trabalhos Geológicos de Portugal, 98 pp.

SCHRANK, E. & MAHMOUD, M. S. (1998). Palynology (pollen, spores and dinoflagellates) and cretaceous stratigraphy of the Dakhla Oasis, central Egypt. *Journal of African Earth Sciences,* 26(2), 167–193. https://doi.org/10.1016/S0899-5362(98)00004-9

SERENO, P. C. (1986). Phylogeny of the bird-hipped dinosaurs (Order Ornithischia). *National Geographic Research*, 2, 234–256.

TRINCÃO, P. (1985). Estudo palinostratigráfico do Cretácio inferior português ante–albiano. *Centro de Geociências da Universidade de Coimbra*, INIC, Coimbra, 1–102.

TRINCÃO, P., PENA DOS REIS, R., PAIS, J., & CUNHA, P. P. (1989). Palinomorpfos ante–cenomanianos do «Grés do Buçaco» (Louça, Portugal). *Ciências Da Terra (UNL). Lisboa,* 10, 51–64.

VAKHRAMEYEV, V. A. (1982). Classopollis pollen as an indicator of Jurassic and Cretaceous climate. *International Geology Review*, 24(10), 1190–1196. https://doi.org/10.1080/00206818209451058

VAN HELMOND, N. A. G. M., SLUIJS, A., REICHART, G. J., DAMSTÉ, J. S. S., SLOMP, C. P., & BRINKHUIS, H. (2014). A perturbed hydrological cycle during Oceanic Anoxic Event 2. *Geology*, 42(2), 123–126. https://doi.org/10.1130/G34929.1

VERDÚ, F. J., ROYO-TORRES, R., COBOS, A., ALCALÁ, L. (2015). Perinates of a new species of Iguanodon (Ornithischia: Ornithopoda) from the lower Barremian of Galve (Teruel, Spain). *Cretaceous Research*, 56: 250-264. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.05.010

VERDÚ, F. J., ROYO-TORRES, R., GODEFROIT, P., ROYO-TORRES, R., COBOS, A., ALCALÁ, L. (2017). Individual variation in the postcranial skeleton of the Early Cretaceous *Iguanodon bernissartensis* (Dinosauria: Ornithopoda). *Cretaceous Research*, 74: 65-86. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.02.006

WAVA (World Association of Veterinary Anatomists). (2017). *Nomina Anatomica Veterinaria* (6th ed.). International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature.

WOOD, G. D., GABRIEL, A. M., & LAWSON, J. C. (1996). Palynological techniques-processing and microscopy. In: J. Jansonius, D.C. Mcgregor, Eds., Palynology: Principles and applications. *American Association of Stratigraphic Palynologists*, 1, 29–50.

ZHOU, Z., BARRETT, P. M., & HILTON, J. (2003). An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. *Nature,* 421(6925), 807–814. https://doi.org/10.1038/nature01420

Nuevos restos de dinosaurios ornitópodos del Cretácico inferior de la Sierra de la Demanda (Burgos), España

NATANEL JIMÉNEZ CORREDOR[1*], FIDEL TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR[2]

RESUMEN

Se describe un maxilar izquierdo de dinosaurio, procedente del Barremiense superior - Aptiense inferior de la Sierra de la Demanda, provincia de Burgos, España. El fósil está casi completo salvo fracturas en el proceso dorsal, los dos procesos rostrales y la falta de algunos dientes. Sus características permiten proponer su identificación como un ornitópodo iguanodontio. Se realiza una comparación con clados y taxones contemporáneos, con el objetivo de clasificarlo y relacionarlo con el registro actual de dinosaurios ornitópodos en el Cretácico inferior ibérico, y el análisis de la diversidad de la fauna de dinosaurios existente en esa época.

Palabras clave: *Maxilar, dientes, filogenia, Barremiense, Aptiense.*

A dinosaur left maxilla is described from the Upper Barremian - Lower Aptian of the Sierra de la Demanda, province of Burgos, Spain. The fossil is almost complete except for fractures in the dorsal process, the two rostral processes, and the lack of some teeth. Its characteristics allow its identification as an iguanodontian ornithopod. A comparison is made with contemporary clades and taxa, with the aim of classifying and relating it to the current record of ornithopod dinosaurs from the Early Cretaceous of Iberia, and analyzing the diversity of the dinosaur fauna existing at that time.

Key words: Maxilla, teeth, phylogeny, Barremian, Aptian.

[1] Universidad de Zaragoza. Paleontología, Facultad de Ciencias 50008, Zaragoza, España. natanel.jimenez@gmail.com.

[2] Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes y Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas (C.A.S.), Burgos, España. fideltorcida@gmail.com

* Autor corresponsal

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.11

1. INTRODUCCIÓN

En 1841 Richard Owen creó un nuevo grupo de reptiles, Dinosauria ("lagartos terribles"), con el objetivo de incluir en él tres reptiles fósiles: *Megalosaurus* (Buckland, 1824), *Hylaeosaurus* (Mantell, 1833) e *Iguanodon* (Mantell, 1825). Este último fue nombrado a partir de una serie de dientes, y se convirtió en el segundo dinosaurio de la historia. Hoy sabemos que esos dientes pertenecieron a un reptil fitófago de unos 8-10 m. de longitud que vivió en el periodo Cretácico en lo que hoy es Inglaterra, cuyos restos están agrupados en el suborden Ornithopoda y dentro de la división Iguanodontia, subdivisión Ankyllopollexia e infradivisión Styracosterma según las clasificaciones filogenéticas más recientes (Norman, 2015; McDonald *et al*., 2017). El género *Iguanodon* actualmente está formado por dos especies, *Iguanodon bernissartensis* e *Iguanodon galvensis*, la primera de ellas siendo la mejor fundamentada y diagnosticada.

Desde su descubrimiento se han encontrado restos semejantes a *Iguanodon* por casi todo el planeta, incluida la Península Ibérica, en la que se han descrito varias especies de ornitópodos iguanodontios como *Proa valdearinnoensis* (McDonald, 2012), *Iguanodon galvensis* (Verdú *et al*., 2015) y *Magnamanus soriaensis* (Fuentes-Vidarte *et al*., 2016). Pese al descubrimiento de nuevos taxones y al desarrollo de nuevas hipótesis filogenéticas que procesan una gran cantidad de datos anatómicos, persiste la falta de consenso en la comunidad científica acerca de la clasificación filogenética de los iguanodontios. Desde finales del siglo XX hasta fechas recientes se ha revisado en profundidad el clado Iguanodontia, proponiéndose hipótesis filogenéticas divergentes, por lo que el debate sobre taxonomía y evolución de los iguanodontios permanece sin cerrar (Norman, 2004, 2010, 2012, 2013, 2015; Paul, 2007, 2008, 2012; McDonald, 2012a, 2012b; McDonald *et al*., 2010a, 2010b, 2017; Godefroit *et al*., 2012; Wu y Godefroit, 2012; Bertozzo *et al*., 2017).

El objetivo de este trabajo es describir un maxilar izquierdo, no descrito anteriormente. El fósil procede de la provincia de Burgos, en concreto de la formación Castrillo de la Reina (Barremiense superior - Aptiense), además se comparará morfológicamente con diversos taxones con el objetivo de asignarle una categoría filogenética lo más inclusiva posible.

2. MARCO GEOLÓGICO

El yacimiento Camino Salas-Villanueva está localizado en la provincia de Burgos, cerca del pueblo de Villanueva de Carazo y a pocos kilómetros de Salas de los Infantes (Fig. 1; Houssaye *et al*., 2013). Geológicamente, este yacimiento se encuentra en la Formación Castrillo de la Reina, de edad Barremiense superior-Aptiense inferior, una de las formaciones integrantes del Grupo Urbión, que a su vez forma parte de uno de los cinco grupos que componen el sector occidental de la Cuenca de Cameros (Beuther, 1966).

Esta cuenca comenzó su formación en el Jurásico Tardío en un contexto de rifting intraplaca (Martín-Closas y Alonso Millán, 1998), siendo la cuenca más interna del sistema ibérico de rifts que conectaba el Tetis con el Atlántico Norte (Houssaye *et al*., 2013; Salas, 1993; Salas *et al*., 2001). Dividida en dos sectores, el sector oriental

de la cuenca, parcialmente afectado por metamorfismo de bajo grado, presenta las mayores potencias -de entre 8000 y 9000 metros en su depocentro- (Clemente, 2010; Mas, 1993; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2017) y restos de vida marina interpretados como incursiones; mientras que su sección occidental es mucho más delgada -hasta 3000 metros- y no fue marina hasta el Cenomaniense (Clemente, 2010; Houssaye *et al.*, 2013). En esta parte de la cuenca, durante el intervalo Titónico-Barremiense se desarrollaron cinco secuencias deposicionales, perteneciendo nuestro yacimiento a la última de ellas (Houssaye *et al.*, 2013; Martín-Closas y Alonso Millán, 1998). La Formación Castrillo de la Reina equivale a parte del grupo Urbión en la zona de Salas de los Infantes (Beuther *et al.*, 1966). Esta formación es un depósito de ambientes fluviales medios o distales que tiene de 100 a 600 metros de espesor y está compuesta mayoritariamente por capas de lutita roja y arenisca blanca o amarilla entre las que hay niveles ocasionales con incrustaciones de carbonato (Clemente, 2010; Houssaye *et al.*, 2013; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2017). En esta se han encontrado y descrito múltiples restos de vertebrados; por ejemplo, *Arcanosaurus*, un varanoide contemporáneo (Dieudonné *et al.*, 016; Houssaye *et al.*, 2013; Pereda-Suberbiola *et al.*, 2003; Pérez-García *et al.*, 2011; Torcida Fernández-Baldor, 2006; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2005, 2008, 2011, 2015, 2017). Su edad asignada es Barremiense superior-Aptiense inferior, basada en la palinoflora (Clemente, 1990, 2010) y la posición estratigráfica de esta formación, ya que, por el momento, no se han encontrado en ella ostrácodos (Schudack, 2009) ni carófitas con valor estratigráfico (Martín-Closas y Alonso Millán, 1998).

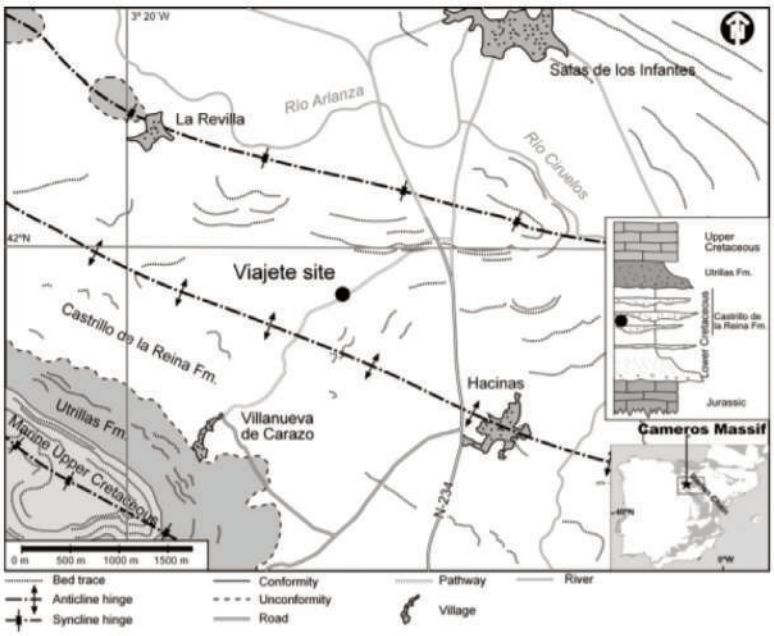


Figura 1. Mapa geológico del área del yacimiento (Houssaye *et al.*, 2013).

3. DESCRIPCIÓN

MDS-CSV,1 es un maxilar izquierdo casi completo, con una longitud anteroposterior de 28 cm y una altura máxima de 8,3cm. Tiene forma triangular baja enmascarada por la pérdida de parte del borde dorsal en vista lateral. Oclusalmente se encuentran los alvéolos dentarios, que forman una línea de trazado rectilíneo salvo en el extremo posterior, en el que se curvan ligeramente hacia el lateral. El extremo rostral ha sufrido la pérdida de la mayoría del proceso rostroventral, excepto en su arranque proximalmente al primer diente; también se puede ver el comienzo del proceso rostrodorsal (Head, 1998; Gasulla *et al.*, 2014). Lateralmente, el margen dental forma una curva ligeramente cóncava en la parte anterior de la maxila, tomando

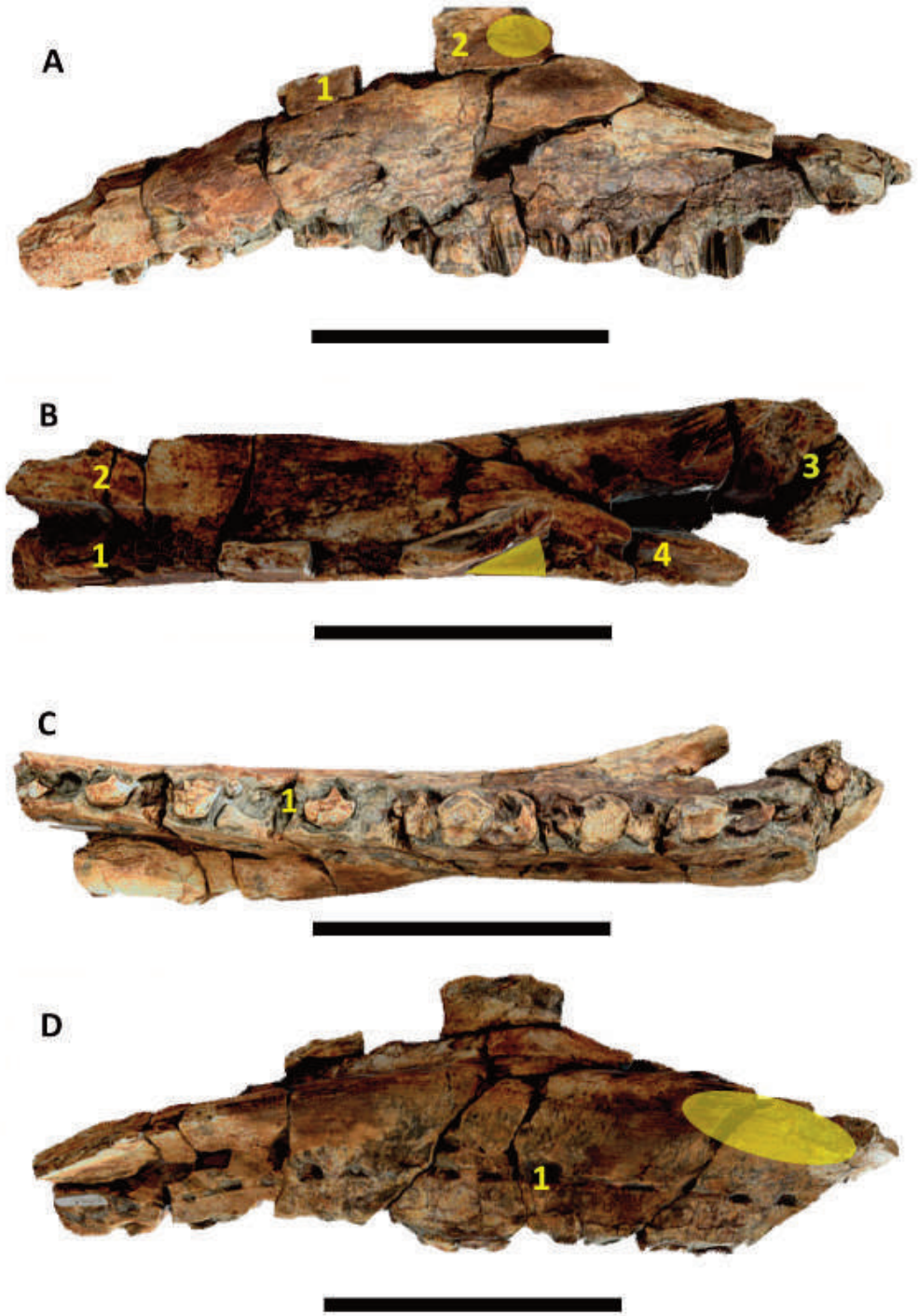


Figura 2. Vistas de MDS-CSV,1. A: vista lateral. 1: proceso dorsal; 2: fenestra anteorbital. Zona sombreada: fosa anteorbital. B: vista dorsal. 1: proceso rostroventral; 2: proceso rostrodorsal; 3. Plataforma del ectopterigoides; 4: proceso yugal. Zona sombreada: fosa anteorbital. C: vista ventral. 1: alveolos dentales. D: vista medial. 1: surco neurovascular. Zona sombreada: unión con el palatino. Escala: 10 cm.

posteriormente un trazado recto en una posición ligeramente anterior al tercer foramen lateral. Hay un total de tres forámenes en esta superficie, que probablemente cumplirían con la función de soporte mediante la conducción de haces neurovasculares (Norman, 1986; Weishampel *et al*., 2003).

La superficie lateral (Fig. 2 A) presenta una suave convexidad en la parte anterior. A la altura de la mitad de su longitud anteroposterior (donde se encuentra el tercer foramen lateral) se pueden distinguir dos partes, una primera parte dorsal que continúa con la misma curvatura convexa, que se prolonga en sentido dorsal y forma el proceso dorsal, que se ha perdido en gran parte. Tiene forma triangular y forma una sutura larga y oblicua con el premaxilar a lo largo de su borde dorsal, y en su parte posterior forma parte de la fenestra anteorbital junto con el proceso yugal (el resto lo formaría el lacrimal). La parte dorsal continúa hacia la parte posterior y forma el proceso yugal, que consiste en un saliente corto con forma de dedo y una depresión en su superficie dorsal que presenta una rugosidad consistente en varias crestas y surcos someros que corresponden a su articulación con el hueso yugal. Este proceso comienza en la base posterior del proceso dorsal y continúa en dirección lateroventral hacia la parte caudal de la maxila. En segundo lugar, la parte ventral es recta en su extremo anterior y cóncava en el posterior, y se extiende caudalmente, de modo que la superficie lateral de la maxila, en vista oclusal, forma un hueco para las mejillas, a lo largo de cuyo borde dorsal se abren los forámenes laterales. La parte ventral también forma la superficie lateral de la plataforma del ectopterigoide, en posición caudomedial respecto al proceso yugal. La superficie de la plataforma del ectopterigoide presenta una serie de rugosidades en su parte dorsal que se prolonga hacia su superficie medial y que corresponde a la articulación entre ambos huesos.

En vista dorsal (Fig. 2 B) el hueso es recto casi la totalidad de su longitud salvo en su parte caudal, en la que se curva lateralmente. En la parte rostral de la superficie dorsal se extiende la plataforma medial, que se hace más estrecha a medida que se prolonga hacia la parte caudal del hueo, y forma parte del suelo de la cavidad nasal. Está formada por el principio del proceso rostroventral, que se encuentra en el lateral, y lo que parece ser el comienzo del proceso rostrodorsal en el lado medial (Head, 1998; Gasulla *et al*., 2014), marcado por una cresta que divide rostrocaudalmente la plataforma en dos mitades; la mitad lateral forma un surco poco profundo, que se estrecha a medida que avanza caudalmente (acaba aproximadamente en la base del proceso dorsal), y que recibe el proceso ventrolateral de la premaxila, lo que, junto a la sutura oblicua con el proceso dorsal, forma la articulación entre los dos huesos. En la zona media del extremo caudal se sitúa la plataforma del ectopteriogoide, que se curva lateroventralmente y cuya superficie dorsal pasa de ser horizontal a adquirir caudalmente una orientación lateroventral; en el lateral se encuentra el proceso yugal, descrito anteriormente. Entre la plataforma medial y el proceso yugal hay un surco profundo, que se extiende hasta casi alcanzar el extremo caudal del proceso yugal.

Ventralmente (Fig. 2 C) se sitúan los alvéolos dentales; son aproximadamente 18, de los cuales 5 están vacíos. El resto presenta dientes más o menos completos (Fig. 3), que tienen forma de hoja y cuya superficie lateral se encuentra esmaltada y surcada por una gran cresta media primaria desplazada ligeramente hacia su margen distal. A ambos lados de la misma hay una serie de crestas secundarias, en el caso de la superficie mesial desde dos hasta cinco, si bien solamente dos parecen estar desarrolladas en toda la longitud de la corona, mientras que las restantes se limitan a la zona apical o mitad superior de la corona, no siendo tan prominentes como las otras; en la superficie distal cuando aparecen están débilmente

Figura 3. Dientes de MDS- CSV,1: cresta primaria; 2: cresta secundaria; 3: dentículos.

marcadas, de dos a tres crestas. En vista medial está su superficie oclusal, con una faceta de desgaste inclinada medialmente, o bien dos facetas, una de ellas inclinada distomedialmente. El borde de las coronas dentales posee dentículos de pequeñas dimensiones que se continúan en la corona por unas finas crestas de esmalte de desarrollo apicobasal.

En vista medial (Fig. 2 D) la superficie del maxilar se divide en dos mitades por su curvatura: una rostral que se extiende más o menos hasta la mitad del hueso y es cóncava debido a una plataforma que se extiende en vista dorsal, y una posterior recta que se extiende desde el margen dental en dirección dorsomedial. Hay un gran número de forámenes: 17, que recorren la totalidad de la superficie medial en sentido rostrocaudal de la maxila, uno detrás de otro y conectados por un surco neurovascular o surco transverso, que probablemente marcaba el camino del vaso sanguíneo principal y los nervios que los abastecían (Norman, 1980; Godefroit*et al.*, 2017). El surco neurovascular marca el borde superior del parapeto alveolar. En la mitad caudal estos forámenes discurren a lo largo de una línea ligeramente ventral a la mitad dorsoventral de su superficie, mientras que en la rostral van acercándose progresivamente al borde ventral, en el que sobresale la superficie oclusal de algunos dientes.

4. DISCUSIÓN

MDS-CSV,1 perteneció a un dinosaurio ornitópodo en base al cumplimiento de los caracteres definidos por Norman (2004): fosa anteorbital grande en comparación con el tamaño total del cráneo que formaba

una depresión en forma de bolsillo en el lateral del maxilar, extendiéndose en ocasiones hasta el proceso yugal; la parte anterior de la maxila se une a la premaxila gracias a un proceso y en algunos casos podría desarrollarse un segundo proceso rostral para esta articulación; lateralmente, la maxila presenta una sutura para su unión con el lacrimal y el yugal además de varios forámenes; la parte medial y dorsal muestra la sutura con la que se une al palatino; ventralmente están los alveolos dentarios con un número variable de entre 11 a más de 20, formando un receso con la superficie lateral que daría a la estructura aspecto de mejillas carnosas; los dientes son variables: pueden presentar capa de esmalte por sus dos partes, ser más gruesa en la labial o solo estar presente en ese lado; el número de dentículos también varía, igual que el tamaño de la corona (por ejemplo su punto más elevado, que puede estar en el centro de su longitud rostrodorsal o ligeramente desplazado caudalmente), aunque generalmente presenta una forma parecida a una hoja; no se distinguen crestas primarias y secundarias en algunos, mientras que en otros esa distinción es clara debido al mayor tamaño de la primera; y, por último, la superficie oclusal puede estar más o menos inclinada.

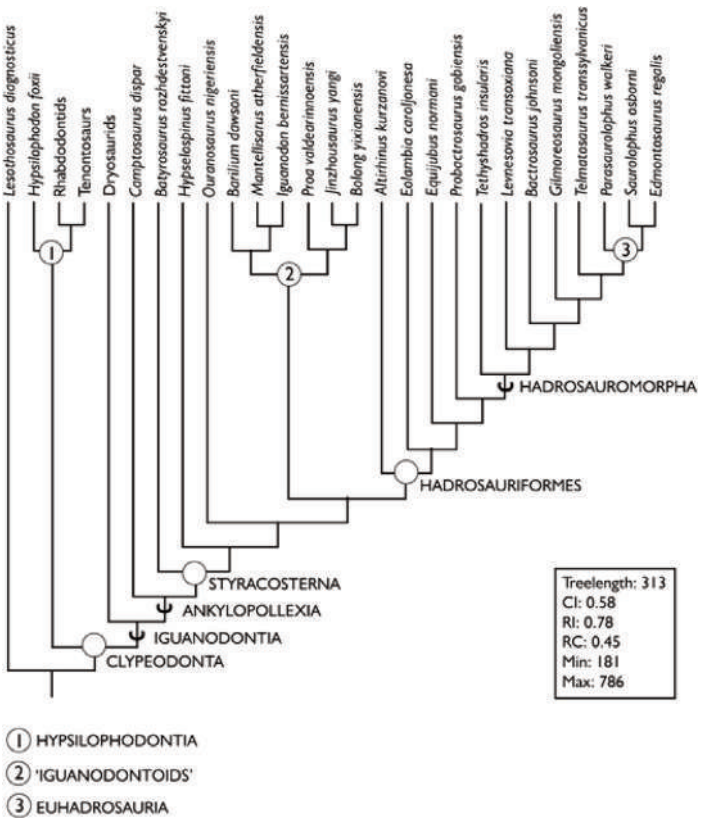


Figura 4. Árbol filogenético de Ornithopoda (Norman, 2015).

Para asignar a MDS-CSV,1 una categoría filogenética lo más inclusiva posible dentro del clado Ornithopoda, se seguirá la clasificación descrita por Norman (2015) mostrada en la figura 4.

El maxilar MDS-CSV,1 se asigna a Clypeodonta por su pequeña fenestra anteorbital con forma subcircular, facetas de uso continuas a lo largo de las coronas adyacentes, dentículos marginales en forma de lengua, coronas maxilares con múltiples crestas labiales y coronas maxilares transversalmente comprimidas con forma de escudo sin cresta primaria (Norman, 2014) (su posesión de cresta primaria podría considerarse un carácter derivado).

MDS-CSV,1 se caracteriza dentro de Iguanodontia por el siguiente conjunto de caracteres: proceso dorsal estrecho, proceso rostral bifurcado, dientes maxilares con dentículos marginales, coronas de los dientes maxilares con una cresta primaria muy prominente y desplazada distalmente, dentículos conforma de hoja (Sereno, 1996), esmalte restringido a la mitad distal del lado medial de las coronas maxilares (Sereno, 1986), apertura externa de la fosa anteorbital relativamente pequeña o ausente (Sereno, 1986), coronas

maxilares con forma de diamante y esquinas redondeadas (Sereno, 1986), lado medial de las coronas maxilares sin esmalte (Sereno, 1986) y coronas maxilares apicobasalmente elongadas (Norman, 2014).

El maxilar MDS-CSV,1 se identifica como Ankylopollexia por las siguientes características: los dientes contactan a lo largo de la fila sin espacios entre la base de las coronas de dientes funcionales (Sereno, 1986), presenta ornamentación en el margen apical de los dentículos (Sereno, 1986), la fosa anteorbital es circular u ovalada (Coria, 1996), la apertura externa de la fosa anteorbital corresponde a un 10 por ciento o menos de la longitud total del cráneo (Coria, 1996), las coronas dentales son altas (Coria, 1996) y muestra un segundo proceso maxilar (Coria, 1996).

Por último, MDS-CSV,1 se incluye dentro de la Styracosterna debido a que la unión entre la maxila y el yugal forma una ranura con forma de dedo, los dentículos marginales en las coronas maxilares forman bordes curvados con mamelones y las coronas maxilares tienen morfología lanceolada (Sereno, 1986).

Siguiendo a Paul (2007), MDS-CSV,1 cumple los siguientes caracteres del clado "Iguanodontoidea": el punto más alto de la maxila se encuentra en posición posterior; la fosa y la fenestra anteorbital se presentan más reducidas; posee entre 19 y 29 dientes maxilares; y los dientes son estrechos, en vista labial asimétricos con cresta primaria desplazada distalmente.

Se descarta la inclusión de MDS-CSV,1 en Hadrosauriformes por no poseer los caracteres de este clado según Norman (2015), de modo que el maxilar MDS-CSV,1 queda identificado como un styracosterno no hadrosauriforme.

Se ha considerado de interés realizar una comparación con diversos taxones styracosternos y clados de la Península Ibérica de edad similar.

4.1. CLYPEODONTA

Para estudiar su posible pertenencia a este infraorden, cuyo nombre significa dientes con forma de escudo, se analizan las siguientes características:

1- Una pequeña fenestra anteorbital con forma subcircular, con una pequeña fosa asociada.

2- Facetas de uso continuas a lo largo de las coronas adyacentes.

3- Dentículos marginales en forma de lengua.

4- Coronas maxilares con múltiples crestas labiales.

5- Coronas maxilares transversalmente comprimidas con forma de escudo, sin cresta primaria (Norman, 2014).

MDS-CSV,1 se clasificaría como un clypeodonto, pues comparte los caracteres citados, salvo el primero y parte del quinto, ya que, aunque parece que la fosa es pequeña, no conserva la totalidad de la fenestra y por tanto no es posible asegurar su forma ni su tamaño; es clara la presencia de una cresta primaria, así pues, podría considerarse como un carácter derivado para los dientes maxilares de este estudio.

Dentro de Clypeodonta se identifican dos divisiones, Hypsilophodontia e Iguanodontia.

4.2. HYPSILOPHODONTIA

Se descarta la pertenencia de MDS-CSV,1 a este grupo, puesto que la superficie lateral del proceso rostral no está deformada por un foramen y posee dientes con una cresta principal y varias secundarias (Norman, 2015).

4.3. IGUANODONTIA

Dentro de esta división se encuentran los driosáuridos y ankylopollexios. Los caracteres que permiten identificarlo como perteneciente a esta agrupación son los siguientes (Norman, 2015):

1- El proceso ascendente (dorsal) es estrecho.

2- El proceso rostral sufre una bifurcación.

3- Dentículos marginales en los dientes maxilares.

4- Las coronas de los dientes maxilares poseen una cresta primaria muy prominente desplazada distalmente.

5- Dentículos con forma de hoja (Sereno, 1986).

6- Esmalte restringido a la mitad distal del lado medial de las coronas maxilares (Sereno, 1986).

7- La apertura externa de la fosa anteorbital es relativamente pequeña o está ausente (Sereno, 1986).

8- Coronas maxilares y dentales en forma de diamante y las maxilares con las esquinas redondeadas (Sereno, 1986).

9- Sin esmalte en el lado medial de las coronas maxilares (Sereno, 1986).

10- Coronas maxilares apicobasalmente elongadas (Norman, 2014).

Los caracteres 8, 9 y 10 son sinapomorfías del clado Dryomorpha, pero se incluyen aquí ya que es un grupo topológicamente equivalente a Iguanodontia (Norman, 2015).

Cumple todas las condiciones, si bien hay que señalar varios matices: hay una parte del proceso ascendente fracturada y, por tanto, no presente en el fósil, aunque la porción preservada parece tener poca anchura; el proceso rostral muestra indicios que señalan su bifurcación en dos procesos; y no hay esmalte en el lado medial de las coronas maxilares.

Como en el caso anterior, no se puede asegurar completamente su pertenencia a esta división sin más material, pero se considera su identificación como Iguanodontia con base en las características que comparte con dicho clado.

4.4. ANKYLOPOLLEXIA

Subdivisión caracterizada por (Norman, 2015):

1- Proceso ascendente con forma de dedo.

2- Forma de las coronas maxilares (comparada con la de las coronas dentales).

3- Dientes contactan a lo largo de la fila eliminando espacios entre la base de las coronas de dientes funcionales (Sereno, 1986).

4- Cresta primaria prominente en el lado lateral de los dientes maxilares (Sereno, 1986).

5- Ornamentación en el margen apical de los dentículos (Sereno, 1986).

6- Apertura externa de la fosa anteorbital relativamente muy pequeña o ausente (Sereno, 1986).

7- Las crestas confluyen con dentículos marginales en los dientes de las mejillas (Coria, 1996).

8- Forma de la fosa anteorbital circular u ovalada (Coria, 1996).

9- Apertura externa de la fosa anteorbital 10 por ciento o menos de la longitud total del cráneo (Coria, 1996).

10- Sin esmalte en el lado medial de los dientes maxilares (Coria, 1996).

11- Cresta primaria lateral presente en los dientes (Coria, 1996).

12- Coronas dentales altas (Coria, 1996).

13- Segundo proceso maxilar (Coria, 1996).

La hipótesis filogenética de Coria y Salgado (1996) es diferente a la seguida por este trabajo, ya que dichos autores incluyen Ankylopollexia dentro de Dryomorpha (equivalente a Iguanodontia en Norman (2014), que a su vez se emplaza dentro de Euiguanodontia, clado que caracterizan como más derivado de Iguanodontia.

Se desconoce la forma del proceso ascendente ya que se encuentra fracturado, y pese a conocer las coronas maxilares se carece de restos en los que las dentales estén presentes por lo que no es posible hacer ninguna comparación. Por otra parte, cumple los demás caracteres así que MDS-CSV,1 se clasifica dentro de esta categoría.

4.5. STYRACOSTERNA

La siguiente agrupación es la infradivisión Styracosterna, con los siguientes caracteres (Norman, 2015):

1- Fenestra y fosa anteorbital reducidas.

2- La unión entre la maxila y el yugal forma una ranura con forma de dedo.

3- Dentículos marginales en las coronas maxilares y dentales forman bordes curvados con mamelones.

4- Coronas maxilares lanceoladas (Sereno, 1986).

MDS-CSV,1 comparte los caracteres salvo el primero, ya que el fósil se encuentra fracturado y no se puede asegurar completamente la forma de la fosa ni de la fenestra anteorbital.

Por el momento no es posible asignar con seguridad los restos a grupos más derivados ya que, por ejemplo, los caracteres derivados y compartidos por los "Iguanodontoides" (Norman, 2015) no corresponden a ninguna parte del maxilar, a diferencia de los propuestos por Paul (2007):

1- Punto más alto de la maxila en posición posterior.

2- Fosa y fenestra anteorbital más reducidas.

3- Entre 19 y 29 dientes maxilares.

4- Dientes estrechos, en vista labial asimétricos con cresta primaria desplazada distalmente.

Todos estos rasgos se cumplen, por lo que podemos considerar que MDS-CSV,1 pertenece al clado "Iguanodontoidea" descrito por Paul (2007), quien lo incluye en Iguanodontidae.

4.6. HADROSAURIFORMES

Se descarta su pertenencia a esta infrasubdivisión con base en la ausencia de las siguientes características (Norman, 2015):

1- Cierre de la fenestra anteorbital.

2- Fenestra anteorbital no visible lateralmente, probablemente situada en la sutura de la maxila con la premaxila.

3- La morfología del proceso yugal de la maxila es proyectada caudolateralmente, con un hueco en forma de dedo en la maxila (McDonald *et al.*, 2017).

4- Bifurcación del proceso ascendente en los procesos lacrimales medial y lateral (McDonald *et al.*, 2017).

5- Articulación en forma de bolsillo entre el maxilar y el yugal (Norman, 2004).

6- Mamelones en los dentículos (Norman, 2004).

En el trabajo de Norman (2004), el grupo es llamado "Iguanodontoidea" o Hadrosauriformes indistintamente, ya que el primer nombre fue asignado por Sereno (1986) emplazándolo entre Hypsilophodontia y Hadrosauridae y cambiado por él mismo en 1997 sin explicación (Norman, 2004). Además, no aparece Styracosterna en este análisis, lo que puede ser la razón de que el quinto y sexto caracteres, en ese grupo, aparezcan en publicaciones posteriores (Norman, 2015).

Pese a que MDS-CSV,1 no posee la fenestra anteorbital completa, esta parece abierta. Con respecto al segundo carácter, la fenestra anteorbital sí que es visible en norma lateral y no parece estar situada sobre dicha sutura. Sí cumple el tercer, quinto y sexto carácter, pero la fractura del proceso dorsal impide saber si cumple también el cuarto.

Por lo tanto, al descartar su pertenencia a este grupo, también queda descartada su asignación a grupos más derivados como Hadrosauromorpha o Euhadrosauria.

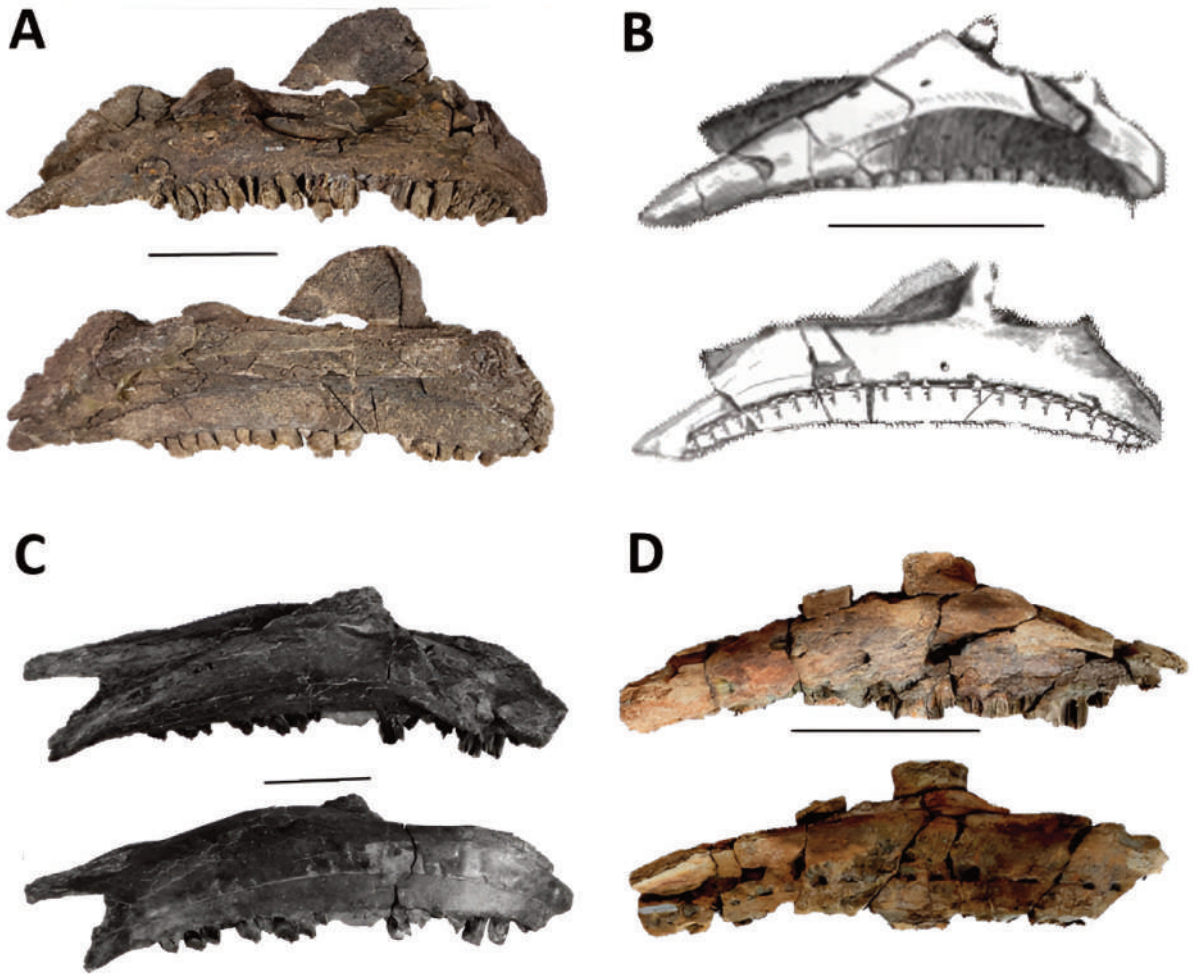


Figura 5. Comparación entre MDS-CSV,1 y maxilares de los taxones encontrados en la Península. A: *Proa valdearinnoensis* en vista lateral (arriba) y medial (abajo) (McDonald *et al*., 2012); B: *Mantellisaurus atherfieldensis* en vista lateral (arriba) y medial (abajo) (Hooley, 1925); C: *Iguanodon bernissartensisen* vista lateral (arriba) y medial (abajo) (Gasulla *et al*., 2014); D: MDS-CSV,1 en vista lateral (arriba) y medial (abajo). Escala: 10 cm.

Se ha considerado de interés realizar una comparación con diversos taxones styracosternos y clados de la Península Ibérica de edad similar.

4.7. *PROA VALDEARINNOENSIS* (MCDONALD *ET AL*., 2012)

Este ornitópodo, procedente de la Formación Escucha, en Teruel, Albiense temprano, presenta una clasificación filogenética similar a nuestro maxilar ("Iguanodontoideos").

Su maxilar (Fig. 5 A) carece de proceso rostrodorsal, aunque sí posee una pequeña depresión con forma circular, la fenestra anteorbital, al igual que MDS-CSV,1. Además, la forma cóncava del margen ventral que sostiene los dientes, el proceso yugal y el surco neurovascular son similares en ambos especímenes. *Proa*

no posee proceso rostrodorsal, a diferencia del ejemplar burgalés. Por último, dado que MDS-CSV,1 presenta fracturado su proceso dorsal, no es posible realizar una comparación del mismo, el cual se encuentra más completo en *Proa*. Adicionalmente, hay que destacar que los dos especímenes que comparamos son de edades diferentes.

Con respecto a los dientes maxilares, presentan una cresta primaria desplazada caudalmente con varias crestas secundarias en posición mesial y distal, al igual que el maxilar aquí descrito.

4.8. *MANTELLISAURUS ATHERFIELDENSIS* (NORMAN, 1986)

Nombrado inicialmente como *Iguanodon atherfieldensis,* este ornitópodo del Barremiense-Aptiense inferior pertenece también al grupo de los "iguanodontoideos". Se han encontrado sus restos en distintas partes de Europa como España, Bélgica o Inglaterra (Norman, 1986; Gasulla *et al*., 2014).

El maxilar de *Mantellisaurus* (Fig. 5 B) presenta una serie de diferencias con respecto a MDS-CSV,1: se encuentra ausente el proceso rostrodorsal, posee un canal alveolar continuo, medialmente tiene una superficie interior vertical y cuenta con un parapeto alveolar texturizado. Los dientes son parecidos a MDS-CSV,1 salvo en el número de filas, ya que posee 23.

4.9. *IGUANODON BERNISSARTENSIS* (NORMAN, 1980) (GASULLA ET AL., 2014)

Hallado por primera vez en el pueblo de Bernissart (Bélgica) y posteriormente en varios yacimientos repartidos por el planeta, entre los que está España, es un dinosaurio "iguanodontoideo" del Hauteriviense-Aptiense inferior.

Su maxilar (Fig. 5 C) muestra muchas semejanzas con MDS-CSV,1, si bien también algunas diferencias: la superficie medial del maxilar es vertical y lisa, posee fosa anteorbital, el área entre los forámenes y el margen alveolar forma un parapeto alveolar delgado cuya superficie está cubierta por una ornamentación fina y baja y sólo está presente un proceso en el extremo anterior del maxilar. El maxilar posee 29 filas maxilares de dientes, que son muy similares a los de MDS-CSV,1 variando únicamente en el número de crestas a ambos lados de la primaria, pues *I. bernissartensis* tiene al menos una cresta terciaria y otras adicionales en la superficie mesial del diente, pero no tiene crestas terciarias en la superficie distal (Norman, 2004; Gasulla *et al*., 2013).

4.10. "IGUANODONTOIDEA" INDET. (CANUDO *ET AL*., 2010)

Dientes procedentes del yacimiento de La Cantalera en Teruel, Hauteriviense superior-Barremiense inferior.

Pertenecen a "Iguanodontoidea"/Hadrosauriformes (Norman, 2004), por lo que en este trabajo se clasificarán como styracosternos, en base a los caracteres anteriormente discutidos. Son prácticamente idénticos a los presentes en MDS-CSV,1, lo que apoya la pertenencia de este último a este grupo de ornitópodos. Algunas de las características en común son: presencia de dentículos marginales y una cresta

primaria vertical bastante prominente desplazada distalmente, además de varias secundarias usualmente localizadas mesialmente; estas son variables en número y pueden incluso estar superpuestas a la primaria. MDS-CSV,1 es posterior en el tiempo al iguanodontoideo de Teruel (Canudo *et al.*, 2010).

4.11. HADROSAURIFORMES INDET. (ESCANERO ET. AL., 2024)

Predentario, dentario y dientes hallados en el yacimiento de Los Terrenos – Altollano en Salas de los Infantes, Burgos, Barremiense superior - Aptiense inferior.

De los styracosternos descritos en la Sierra de la Demanda solo un hadrosauriforme basal procedente de El Altollano (Fm. Castrillo de la Reina) conserva dientes maxilares, los cuales solo tienen una cresta secundaria en la mitad distal de la superficie labial de la corona, un carácter derivado que difiere de MDS-CSV,1 cuyos dientes maxilares poseen dos crestas en la mitad mesial y hasta tres crestas secundarias en la mitad distal de la corona.

5. CONCLUSIÓN

Se ha descrito y comparado un maxilar de dinosaurio ornitópodo procedente del Barremiense - Aptiense de Burgos. A pesar de la inexistencia de un acuerdo unánime sobre la clasificación filogenética de los miembros del clado Iguanodontia, debido a la existencia de marcadas diferencias, así como abundantes similitudes entre ellos, las hipótesis filogenéticas existentes ofrecen un amplio abanico de rasgos con los que poder definir casi cualquier resto hallado.

MDS-CSV,1 se identifica como un dinosaurio ornitópodo styracosterno, muy probablemente "Iguanodontoideo", no hadrosauriforme, de acuerdo con los caracteres que describen este último clado, así como los de taxones contemporáneos suyos de la Península Ibérica. No es posible asignarle con seguridad el nivel de especie o género, para lo cual se requeriría un mayor número de restos del mismo yacimiento en el que se encontró. Este fósil aporta más información sobre la abundancia y diversidad de los styracosternos en la Cuenca de Cameros, sector occidental.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BEUTHER, A., DAHM, H., KNEUPER-HAACK, F., MENSIK, H., TISCHER, G., BRINKMANN, R., DUPUY DE LÔME, und HERBERT, L. (1966). Der Jura und Wealden in Nordost Spanien. *Beiheftezum Geologischen Jahrbuch*, 44, 1-224.

BERTOZZO, F., DALLA VECHIA, F. M. and FABBRI, M. (2017). The Venice specimen of *Ouranosaurus nigeriensis* (Dinosauria: Ornithopoda). *PeerJ,* 5:e3403.

BUCKLAND, W. 1824. Notice on the *Megalosaurus* or great fossil lizard of Stonesfield. *Transactions of the Geological Society,* 21, 390-397.

CANUDO, J. I., GASCA1, J. M., AURELL, M., BADIOLA, A., BLAIN, A. H-A., CRUZADO-CABALLERO, P., GÓMEZ-FERNÁNDEZ, D., MORENO-AZANZA, M., PARRILLA, J., RABAL-GARCÉS, R. y RUIZ-OMEÑACA, J. I. (2010). La Cantalera: an exceptional window onto the vertebrate biodiversity of the Hauterivian-Barremian transition in the Iberian Peninsula. *Journal of Iberian Geology,* 36 (2), 205-224.

CLEMENTE. P. y ALONSO. A. (1990). Estratigrafía y sedimentología de las facies continentales del Cretácico inferior en el borde meridional de la Cuenca de Cameros. *Estudios geológicos,* 46, 257-276.

CLEMENTE VIDAL MP. 2010. Review of the upper Jurassic-lower Cretaceous stratigraphy in western Cameros Basin, Northern Spain. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 23, 101-143.

CORIA, R. A. and SALGADO, L. (1996). A basal iguanodontian (Ornithischia:Ornithopoda) from the Late Cretaceous of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16 (3), 445-457.

DIEUDONNÉ P-E, TORTOSA, T., TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F,. CANUDO, J. I. and 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), Article e0156251.

ESCANERO-AGUILAR, D., TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F., PEREDA-SUBERBIOLA, X. and HUERTA, P. (2024). Skull material of an Early Cretaceous hadrosauriform dinosaur (Ornithopoda) from Salas de los Infantes (Burgos, Spain). *Journal of Iberian Geology*, 50, 67–82.

FUENTES VIDARTE, C., MEIJIDE CALVO, M., MEIJIDE FUENTES, F. y MEIJIDE FUENTES, M. (2020). Un nuevo dinosaurio estiracosterno (Ornithopoda: Ankylopollexia) del Cretácico Inferior de España. [A new estiracostern dinosaur (Ornithopoda: Ankylopollexia) from the Lower Cretaceous of Spain]. *Spanish Journal of Palaeontology*, 31 (2), 407-446.

GALTON, P. M. 1973a. The cheeks of ornithischian dinosaurs. *Lethaia*, 6, 67–89.

GASULLA, J. M., ESCASO, F., ORTEGA, F. and SANZ, J. L. (2014). New hadrosauriform cranial remains from the Arcillas de Morella Formation (lower Aptian) of Morella, Spain. *Cretaceous Research,* 47, 19-24.

GODEFROIT, P., ESCUILLIÉ, F., BOLOTSKY, Y. L. and., LAUTERS, P. (2012). A new basal hadrosauroid dinosaur from the Upper Cretaceous of Kazakhstan. En: *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems.* (Godefroit, P., ed.). Bloomington: Indiana University Press, 334–358.

GODEFROIT, P., GARCIA, G., GOMEZ, B., STEIN, K., AUDE CINCOTTA, A., LEFÈVRE, U. and VALENTIN, X. (2017). Extreme tooth enlargement in a new Late Cretaceous rhabdodontid dinosaur from Southern France. *Scientific Reports* 7, 13098.

HEAD, J. J. (1998). A new species of basal hadrosaurid (Dinosauria: Ornithischia) from the Cenomanian of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology,* 18, 718–738.

HOOLEY, R. W. (1925). On the skeleton of *Iguanodon atherfieldensis* sp. nov., from the Wealden shales of Atherfield (Isle of Wight). *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 81, 1–61.

LULL, R. S. and WRIGHT, N. E. (1942). Hadrosaurian dinosaurs of North America. S*pecial Paper of the Geological Society of America*, 40, 1–242.

MANTELL, G. (1825). Notice on the *Iguanodon*, a newly discovered fossil reptile, from the sandstone of the Tilgate Forest, in Sussex. P*hilosophical Transactions of the Royal Society*, 115, 179-186.

MANTELL, G. (1833). Memoir on the *Hylaeosaurus*, a newly discovered fossil reptile from the strata of Tilgate Forest. *Geology of the South East of England*. London.

MARTÍN-CLOSAS, C. y ALONSO MILLÁN, A. (1998). Estratigrafía y Bioestratigrafía (Charophyta) del Cretácico inferior en el sector occidental de la Cuenca de Cameros (Cordillera Ibérica). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 11 (3-4), 253-269.

MAS, J. R., ALONSO, A. y GUIMERÁ, J. (1993). Evolución tectonosedimentaria de una cuenca extensional intraplaca: La cuenca finijuráscia-eocretácica de Los Cameros (La Rioja-Soria). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 6, 129–44.

MCDONALD, A. T. (2012a). The status of *Dollodon* and other basal iguanodonts (Dinosauria: Ornitischia) from the Lower Cretaceous of Europe. *Cretaceous Research,* 33 (1), 1-6.

MCDONALD, A. T. (2012b). Phylogeny of Basal Iguanodonts (Dinosauria: Ornithischia): An Update. *PLoS ONE,* 7 (5), Article e36745.

MCDONALD, A. T., BARRETT, P. M. and CHAPMAN, S. D. (2010a). A new basal iguanodont (Dinosauria: Ornitischa) from the Wealden (Lower Cretaceous) of England. *Zootaxa* 2569, 1-43.

MCDONALD, A. T., ESPÍLEZ, E., MAMPEL, L., KIRKLAND, J. I. and ALCALÁ, L. (2012). An unusual new basal iguanodont (Dinosauria: Ornithopoda) from the Lower Cretaceous of Teruel, Spain. *Zootaxa*, 3595, 61–76.

MCDONALD, A.T., GATES, T. A., ZANNO, L. E. and MAKOVICKY, P. J. (2017). Anatomy, taphonomy, and phylogenetic implications of a new specimen of *Eolambia caroljonesa* (Dinosauria: Ornithopoda) from the Cedar Mountain Formation, Utah, USA. *PloS ONE*, 12 (5), Article e0176896.

MCDONALD, A. T., KIRKLAND, J.I., DEBLIEUX, D.D., MADSEN, S.K., CAVIN, J., MILNER, A.R.C., *et al.* (2010b). New Basal Iguanodonts from the Cedar Mountain Formation of Utah and the Evolution of Thumb-Spiked Dinosaurs. *PLoSONE*, 5 (11), Article e14075.

NORMAN, D. B. (1980). On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* from Belgium. *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 178, 1–105.

NORMAN, D. B. (1986). On the anatomy of *Iguanodon atherfieldensis* (Ornithischia: Ornithopoda). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 56, 281–372.

NORMAN, D. B. (2004). Basal Iguanodontia. En: *The Dinosauria*. (Weishampel, D. B., Dodson, P., Osmolska, H., eds.). Berkeley: University of California, 413–437.

NORMAN, D. B. (2010). A taxonomy of iguanodontians (Dinosauria: Ornithopoda) from the lower Wealden Group (Cretaceous: Valanginian) of southern England. *Zootaxa*, 2489, 47-66.

NORMAN, D. B. (2012). Iguanodontian taxa (Dinosauria: Ornitischia) from the Lower Cretaceous of Britain and Belgium. En: *Bernissart dinosaurs and early Cretaceous terrestrial ecosystems*. (Godefroit, P. ed.). Indiana University Press, Bloomington & Indianapolis, 174-212.

NORMAN, D. B. (2013). On the taxonomy and diversity of Wealden iguanodontian dinosaurs (Ornitischia: Ornithopoda). *Revue de Paléobiologie*, 32, 385-404.

NORMAN, D. B. (2014). Iguanodonts from the Wealden of England: do they contribute to the discussion concerning hadrosaur origins? En: *Hadrosaurs*. (Evans D, Eberth D, eds.). Indiana University Press, Bloomington, 10–43.

NORMAN, D. B. (2015). On the history, osteology, and systematic position of the Wealden (Hastings group) dinosaur *Hypselospinus fittoni* (Iguanodontia: Styracosterna), *Zoological Journal of the Linnean Society*, 173, 92–189.

NORMAN, D. B., SUES, H-D., WITMER, L. M., CORIA, R. A. (20049. Basal Ornithopoda. En: *The Dinosauria, 2nd edition*. (Weishampel, D. B., Dodson, P., Osmólska, H., eds.). Berkeley: University of California Press, 393–412.

PAUL, G. S. (2007). Turning the old into new: a separate genus for the gracile iguanodont from the Wealden of England. En: *Horns and Beaks*. (Carpenter, K., ed.). Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis, 69-77.

PAUL, G. S. (2008). A revised taxonomy of the iguanodont dinosaur genera and species. *Cretaceous Research*, 29, 192–216.

PAUL, G. S. (2012). Notes on the rising diversity of Iguanodon taxa, and Iguanodonts named after Darwin, Huxley, and evolutionary science. En: *Actas de V Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. (Hurtado, P. H. *et al*., eds.). Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas, C. A. S., Salas de Los Infantes, Burgos, 5, 123-133.

PEREDA-SUBERBIOLA, X., TORCIDA, F., IZQUIERDO, L. A., HUERTA, P., MONTERO, D. and PÉREZ, G. (2003). First rebbachisaurid dinosaur (Sauropoda, Diplodocoidea) from the early Cretaceous of Spain: palaeobiogeographical implications. *Bulletin de la Societé Géologique de France*, 174, 471-479.

PÉREZ-GARCÍA, A., MURELAGA, X., HUERTA, P. and TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F. (2011). Turtles from the lower Cretaceous of the Cameros Basin (Iberian Range, Spain) *Cretaceous Research*, 33, 146-158.

SALAS, R. and CASAS, A. (1993). Mesozoic extensional tectonics, stratigraphy and crustal evolution during the Alpine cycle of the eastern Iberian basin. *Tectonophysics,* 228, 33-55.

SALAS, R., GUIMERÀ, J., MAS, R., MARTÍN-CLOSAS, C., MELÉNDEZ, A. and ALONSO, A. (2001). Evolution of the Mesozoic central Iberian Rift System and its Cainozoic inversion (Iberian chain) *Mémories du Muséum National d'Histoire Naturelle,* Peri-Tethys Memories, 6, 145-185.

SCHUDACK, U. and SCHUDACK, M. (2009). Ostracod biostratigraphy in the lower Cretaceous of the Iberian chain (eastern Spain) *Journal of Iberian Geology,* 35, 141-168.

SERENO, P. C. (1986). Phylogeny of the bird-hipped dinosaurs. *National Geographic Research,* 2, 234–256.

SERENO, P. C. (1997). The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Reviews of Earth and Planetary Sciences*, 25, 435–489.

TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F. (2006). Restos directos de dinosaurios en Burgos (Sistema Ibérico): un balance provisional. En: *Actas de las III Jornadas Internacionales Sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. (Torcida Fernández-Baldor F.y Huerta P., eds.). Salas de los Infantes: Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas, 105-128.

TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F., CANUDO, J. I., HUERTA, P., MONTERO, D., SUBERBIOLA, X. P. and SALGADO, L. (2011). *Demandasaurus darwini,* a new rebbachisaurid sauropod from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56, 535-552.

TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F., CANUDO, J. I., HUERTA, P., MORENO-AZANZA, M. and MONTERO, D. (2017). *Europatitan eastwoodi*, a new sauropod from the lower Cretaceous of Iberia in the initial radiation of somphospondylans in Laurasia. *PeerJ,* 5, Article e3409.

TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F., CONTRERAS-IZQUIERDO, R., HUERTA, P., MONTERO HUERTA, D., PÉREZ-MARTÍNEZ, G. y URIÉN MONTERO, V. (2008). Un dinosaurio ornitópodo de gran talla en el tránsito Jurásico-Cretácico de Burgos (España) *Studia Geologica Salmanticensia*, 8, 85-94.

TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F., DÍAZ-MARTÍNEZ, I., CONTRERAS, R., HUERTA, P., MONTERO, D. and URIÉN, V. (2015). Unusual sauropod tracks in the Jurassic–Cretaceous transition. Cameros Basin (Burgos, Spain) *Journal of Iberian Geology*, 41, 141-154.

TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F., RUIZ-OMEÑACA, J. I., IZQUIERDO MONTERO, L., MONTERO HUERTA, D., HUERTA HURTADO, P. y URIÉN MONTERO, V. (2005). Dientes de un enigmático dinosaurio ornitópodo en el Cretácico Inferior de Burgos (España). *Revista Española de Paleontología*, 10, 73-81.

VERDÚ, F. J., ROYO-TORRES, R., COBOS, A. and ALCALÁ, L. (2015). Perinates of a new species of *Iguanodon* (Ornitischia: Ornithopoda) from the lower Barremian of Galve (Teruel, Spain). *Cretaceous Research*, 56, 250-264.

WEISHAMPEL, D. B., JIANU, C. M., CSIKI, Z. and NORMAN, D. B. (2003). Osteology and phylogeny of *Zalmoxes* (n.g.), an unusual euornithopod dinosaur from the latest Cretaceous of Romania. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1, 65–123.

WU, W. and GODEFROIT, P. (2012). Anatomy and relationships of *Bolong yixianensis*, an Early Cretaceous iguanodontoid Dinosaur from Western Liaoning, China. En: *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems*. (Godefroit, P. ed.). Indiana University Press, Bloomington, pp. 293–333.

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

FIDEL TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR*[1], MARTIN JÁUREGUI VALMALA[2], XAVIER PEREDA-SUBERBIOLA[3], PEDRO HUERTA[4], JOSE IGNACIO CANUDO[5]

RESUMEN

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Key words: Dorsal vertebrae, Sauropoda, Systematics, Barremian

1. INTRODUCCIÓN

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

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

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

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

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

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

2. MATERIAL Y MÉTODOS

El material descrito en este trabajo consta de dos vértebras dorsales anteriores, MDS-RVII,1 y MDS-RVII,5, depositadas en el Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes (Burgos, España). MDS-RVII,1 y MDS-RVII,5 proceden del yacimiento Tenadas de los Vallejos II, próximo a la localidad de Ahedo de la Sierra (Burgos). Se hallaron muy próximos entre sí, en unas prospecciones del Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas (C.A.S.) en 1998, junto al fémur izquierdo MDS-RVII, 16 de *Demandasaurus darwini,* en la superficie del yacimiento, pero no fueron integrados en el estudio de descripción de dicha especie porque previamente fueron asignados de forma tentativa a un terópodo espinosáurido (Tocida Fernández-Baldor *et al.*, 2011) Durante los años 2002-2004 se realizaron campañas de excavaciones en dicho yacimiento, recuperando cerca de 800 restos fósiles, entre ellos huesos y dientes, en una superficie aproximada de 60 m^2 (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2012). La mayoría de los fósiles del yacimiento pertenecía a un esqueleto incompleto de un solo individuo, que se identificó como un rebaquisáurido, y constituyó el holotipo de *Demandasaurus darwini* (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011). Aparte de los restos de *Demandasaurus*, se encontraron fósiles de un ornitópodo de pequeño tamaño y de un crocodilomorfo. Los fósiles estudiados fueron preparados y tratados para su conservación en el laboratorio de restauración del Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes (Burgos), donde se exponen al público. La nomenclatura anatómica utilizada y los términos usados para estructuras anatómicas se basan en Wilson (2006) y Wilson *et al.* (2011).

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

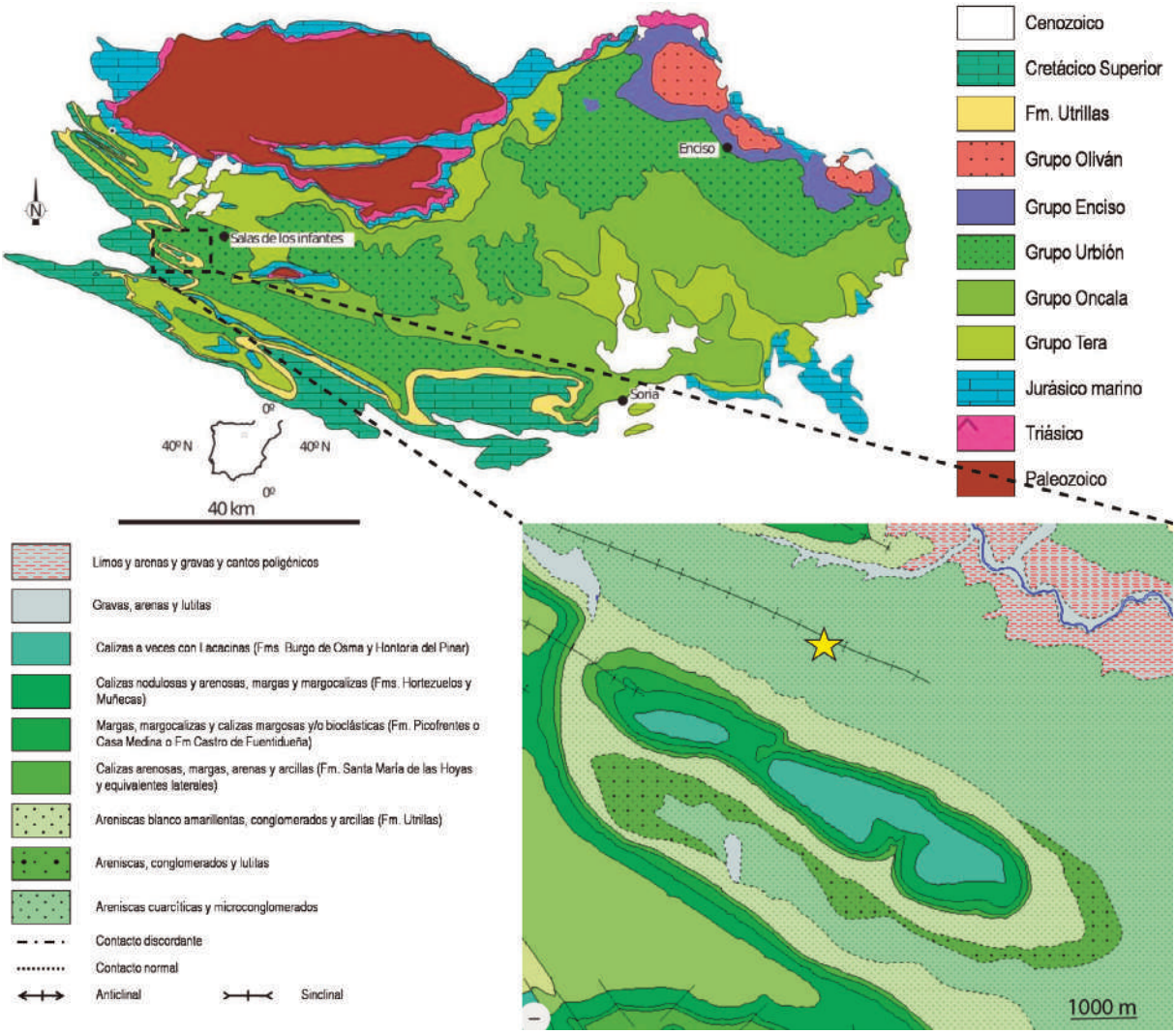


Figura 1. Localización geológica del yacimiento Tenadas de los Vallejos II (Burgos). A) Mapa cartográfico de la Cuenca de Cameros con el yacimiento Tenadas de los Vallejos II (señalado dentro de un recuadro) y leyenda. B) Mapa geológico del entorno del yacimiento Tenadas de los Vallejos II (señalado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

3. CONTEXTO GEOLÓGICO

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

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

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

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

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

4. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Saurischia Seeley, 1887

Sauropodomorpha Huene, 1932

Sauropoda Marsh, 1878

Neosauropoda Bonaparte, 1986

Diplodocoidea Marsh, 1878 *sensu* Upchurch, 1995

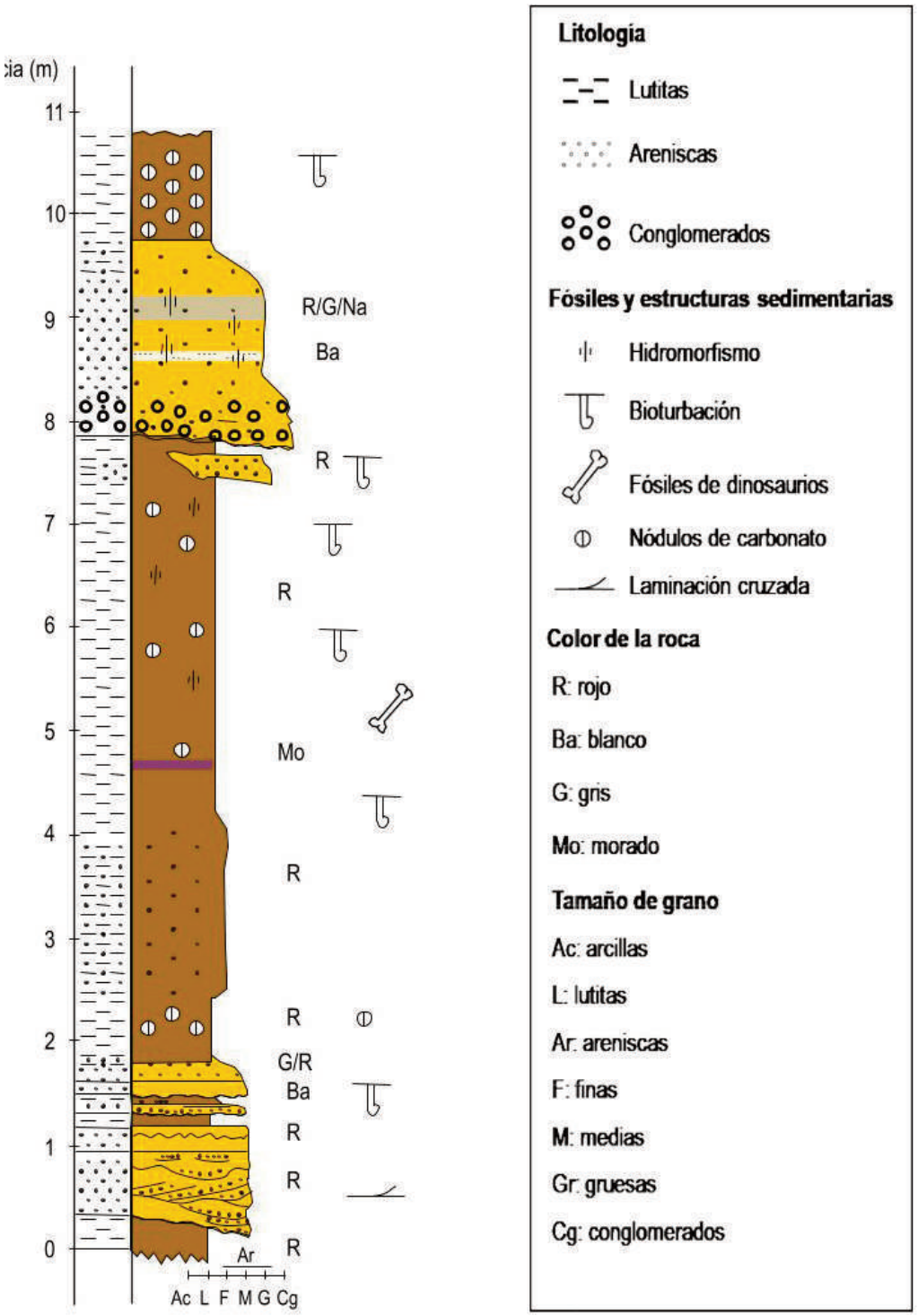


Figura 2. Columna estratigráfica del yacimiento Tenadas de los Vallejos II (Burgos) con leyenda.

Diplodocimorpha Calvo y Salgado, 1995

Rebbachisauridae Bonaparte, 1997

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

5. RESULTADOS

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

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

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

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

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

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

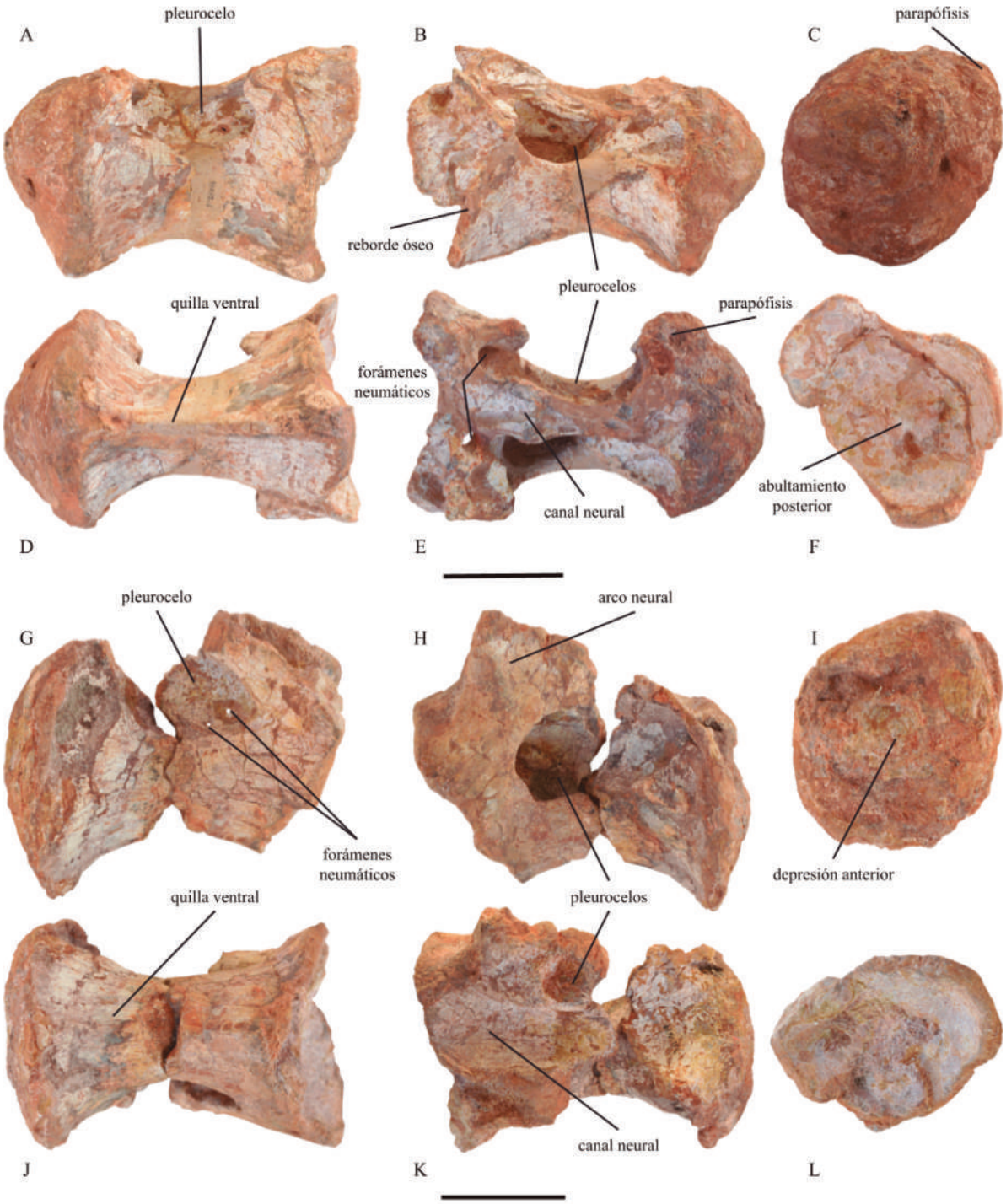


Figura 3. Vértebras dorsales anteriores de *Demandasaurus darwini*. MDS-RVII,1 (A-F) y MDS-RVII,5 (G-L). Vistas A) y G) lateral izquierda; B) y H) lateral derecha; C) e I) anterior; D) y J) ventral; E) y K) dorsal; y F) y L) posterior. Escala: 5 cm.

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

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

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

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

6. DISCUSIÓN

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

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

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

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

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

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

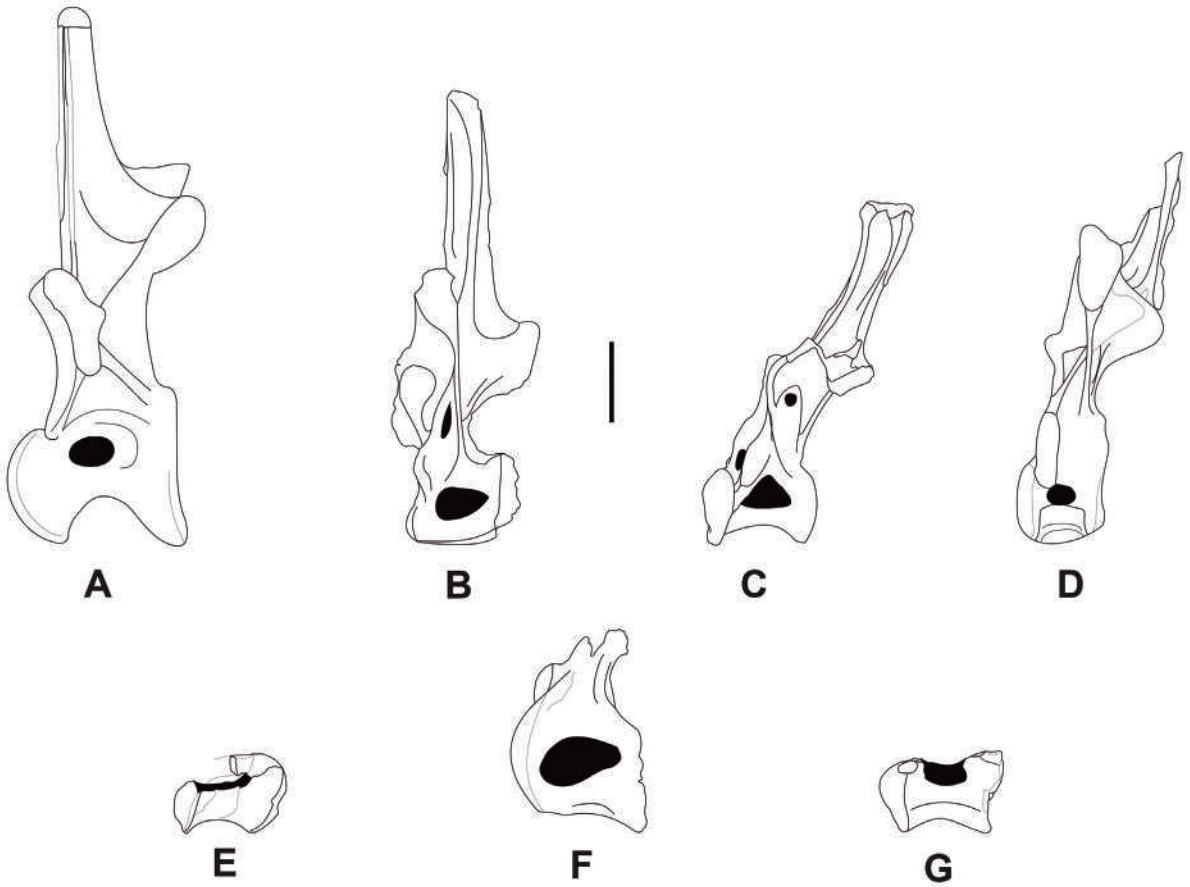


Figura 4. Vértebras dorsales anteriores de rebaquisáuridos: A) Limaysaurus tessonei; B) MMCH-Pv-49, Rebbachisauridae indet.; C) Isla de Wight (R. U.), Rebbachisauridae indet.; D) *Comahuesaurus windhauseni*; E) *Amazonsaurus maranhensis*; F) *Katepensaurus goicocheai*; G) *Demandasaurus darwini,* MDS-RVII,1.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

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

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

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

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

7. CONCLUSIONES

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

8. AGRADECIMIENTOS

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

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

APESTEGUÍA, S., GALLINA, P.A. y HALUZA, A. (2010). Not just a pretty face: anatomical peculiarities in the postcranium of rebbachisaurids (Sauropoda: Diplodocoidea). *Historical Biology*, 22 (1–3), 165–174.

BEUTHER, A. (1966). Geologische Untersuchungen in Wealden und Utrillasim Westteil der Sierra de los Cameros (nordwestliche Iberische Ketten, Spanien). *Beihefte geologisches Jahrbuch*, 44, 103–122.

CALVO, J.O. y SALGADO, L. (1995). *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. A new Sauropoda from the Albian Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. *Gaia*, 11, 13–33.

CANUDO, J.I., BARCO, J.L., PEREDA–SUBERBIOLA, X., RUIZ–OMEÑACA, J.I., SALGADO, L., TORCIDA FERNÁNDEZ –BALDOR, F., y GASULLA, J.M. (2009). What Iberian dinosaurs reveal about the bridge said to exist between Gondwana and Laurasia in the Early Cretaceous. *Bulletin de la Société Géologique de France,* 180, 5–11.

CARBALLIDO, J.L., SALGADO, L., POL, D., CANUDO, J I., y GARRIDO, A.C. (2012). A new basal rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Early Cretaceous of the Neuquén Basin; evolution and biogeography of the group. *Historical Biology*, 24 (6), 631–654.

CARPENTER, K. (2018). *Maraapunisaurus fragillimus*, ng (formerly *Amphicoelias fragillimus*), a basal rebbachisaurid from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Colorado. *Geology of the Intermountain West*, 5, 227–244.

CARVALHO, I.S., DOS SANTOS AVILLA, L., y SALGADO, L. (2003). *Amazonsaurus maranhensis* gen. and sp. nov. (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Lower Cretaceous (Aptian-Albian) of Brazil. *Cretaceous Research*, 24 (6), 697–713.

CLEMENTE, P. y PÉREZ ARLUCEA, M. (1993). Depositional architecture of the Cuerda del Pozo Formation, Lower Cretaceous of extensional Cameros Basin, North Central Spain. *Journal of Sedimentology and Petrology*, 6 (3), 427-452.

DALLA VECHIA, F.M. (1998). Remains of Sauropoda (Reptilia, Saurischia) in the Lower Cretaceous (Upper Hauterivian / Lower Barremian) Limestones of SW Istria (Croatia). *Geologia Croatica*, 51/2, 105-134.

DALLA VECCHIA, F. M. (1999). Atlas of the sauropod bones from the Upper Hauterivian–Lower Barremian of Bale/Valle (SW Istria, Croatia). *Natura Nascosta*, 18, 6–41.

D'EMIC M.D. (2012). The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166 (3), 624–671. DOI 10.1111/j.1096-3642.2012.00853.x.

FANTI, F., CAU, A., CANTELLI, L., HASSINE, M. y AUDITORE, M. (2015). New information on *Tataouinea hannibalis* from the Early Cretaceous of Tunisia and implications for the tempo and mode of rebbachisaurid sauropod evolution. *PloS One*, 10 (4), e012347

FANTI, F., CAU, A., HASSINE, M. y CONTESSI, M. (2013). A new sauropod dinosaur from the Early Cretaceous of Tunisia with extreme avian-like pneumatization. *Nature Communication*s, 4 (1), 1–7.

GILMORE, C.W. (1936). Osteology of *Apatosaurus* with special reference to specimens in the Carnegie Museum. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 11, 175-300.

HATCHER, J.B. (1901). *Diplodocus* (Marsh): its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. *Memoirs of the Carnegie Museum*, I (1), 1-63.

IBIRICU, L.M., CASAL, G.A., MARTÍNEZ, R.D., LAMANNA, M.C., LUNA, M., y SALGADO, L. (2015). New material of *Katepensaurus goicoecheai* (Sauropoda: Diplodocoidea) and its significance for the morphology and evolution of Rebbachisauridae. *Ameghiniana*, 52 (4), 430–446.

LARKIN, N., GREEN, M., LOMAX, D., COCKS, A. y SCHOUTEN, R. (2019). A complete record of Early Cretaceous (late Barremian – early Aptian) Rebbachisaur (Sauropoda, Rebbachisauridae) remains found on the Isle of Wight, UK, including unpublished material. *The Annual Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy 2019*, Posters, Isle of Wight.

LAVOCAT, R. (1954). Sur les dinosauriens du continental intercalaire des Kem-Kem de la Daoura. *Comptes Rendus 19° International Geological Congress* (65–68). Paris, France.

MANNION, P.D. (2009). A rebbachisaurid sauropod from the Lower Cretaceous of the Isle of Wight, England. *Cretaceous Research*, 30 (3), 521–526.

MANNION, P.D., UPCHURCH, P. y HUTT, S. (2011). New rebbachisaurid (Dinosauria: Sauropoda) material from the Wessex Formation (Barremian, Early Cretaceous), Isle of Wight, United Kingdom. *Cretaceous Research*, 32 (6), 774–780.

MARTÍN-CLOSAS, C. y ALONSO MILLÁN, A. (1998). Estratigrafía y bioestratigrafía (Charophyta) del Cretácico Inferior en el sector occidental de la Cuenca de Cameros (Cordillera Ibérica). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 11, 253-270.

MAS, R., GARCÍA, A., SALAS, R., MELÉNDEZ, A., ALONSO, A., AURELL, M., BÁDENAS, B., BENITO, M.I., CARENAS, B., GARCÍA-HIDALGO, J.F., GIL, J. y SEGURA, M. (2004). Segunda fase del rifting: Jurásico Superior-Cretácico Inferior. En: *Geología de España* (Vera, J.A., ed.). SGE-IGME, 503-510. ISBN: 978-84-7840-546-6.

NICHOLS, G. (1999). *Sedimentology and Stratigraphy*. Blackwell, Oxford, 355 pp., ISBN: 978-1-4051-3592-4.

PEREDA-SUBERBIOLA, X., TORCIDA, F., IZQUIERDO, L.A., HUERTA, P., MONTERO, D. y PÉREZ, G. (2003). First rebbachisaurid dinosaur (Sauropoda, Diplodocoidea) from the early Cretaceous of Spain: palaeobiogeographical implications. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 174 (5), 471–479.

SALAS, R., GUIMERÀ, J., MAS, R., MARTÍN-CLOSAS, C., MELÉNDEZ, A. y ALONSO, A. (2001). Evolution of the Mesozoic central Iberian Rift System and its Cainozoic inversion (Iberian Chain). En: *Peri-Tethyan Rift/Wrench Basins and Passive Margins* (Ziegler, P.A., Cavazza, W., Robertson, A.H.F. y Crasquin-Soleau, S., eds.). *Mémoires du Musée national des Histoires naturelles de Paris*, 186, 145-185.

SALGADO, L., CARVALHO DE SOUZA, I., y GARRIDO, A.C. (2006). *Zapalasaurus bonapartei,* un nuevo dinosaurio saurópodo de la Formación La Amarga (Cretácico Inferior), noroeste de Patagonia, Provincia de Neuquén, Argentina. *Geobios*, 39 (5), 695–707.

SALGADO, L., CORIA, R.A., y CALVO, J.O. (1997). Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, 34, 3–32.

SCHUDACK, U. y SCHUDACK, M. (2009). Ostracod biostratigraphy in the Lower Cretaceous of the Iberian chain (eastern Spain). *Journal of Iberian Geology*, 35, 141e169.

SERENO, P.C., BECK, A L., DUTHEIL, D.B., LARSSON, H.C.E., LYON, G.H., MOUSSA, B., SADLEIR, R.W., SIDOR, C.A., VARRICCHIO, D.J., WILSON, G.P. y WILSON, J.A. (1999). Cretaceous Sauropods from the Sahara and the Uneven Rate of Skeletal Evolution among Dinosaurs. *Science*, 286 (5443), 1342–1347.

SERENO, P.C., WILSON, J.A., WITMER, L.M., WHITLOCK, J.A., MAGA, A., *et al.* (2007). Structural Extremes in a Cretaceous Dinosaur. *PLoS ONE* 2 (11): e1230.

TAYLOR, M.P. (2018). *Xenoposeidon* is the earliest known rebbachisaurid sauropod dinosaur. *PeerJ*, 6, e5212.

TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F. (2012). *Sistemática, filogenia y análisis paleobiogeográfico de* Demandasaurus darwini *(Sauropoda, Rebbachisauridae) del Barremiense superior-Aptiense de Burgos (España)*. Tesis doctoral Universidad de Zaragoza, 392 p.

TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F., CANUDO, J.I., HUERTA, P., MONTERO, D., PEREDA-SUBERBIOLA, X. y SALGADO, L. (2011). *Demandasaurus darwini*, a new rebbachisaurid sauropod from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56, 535–552.

UPCHURCH, P., BARRETT, P.M., y DODSON, P. (2004). Sauropoda. En: *The Dinosauria*, Second Edition (D.B. Weishampel, P. Dodson, y H. Osmólska, eds.). University of California Press, 295–322.

WHITLOCK, J.A. (2011). A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161 (4), 872–915.

WILSON, J.A. (2002). Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 13, 215–275.

WILSON, J.A. (2006). Anatomical nomenclature of fossil vertebrates: standardized terms of "lingua franca"? *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26 (3), 511–518.

WILSON, J.A. y ALLAIN, R. (2015). Osteology of *Rebbachisaurus garasbae* Lavocat, 1954, a diplodocoid (Dinosauria, Sauropoda) from the early Late Cretaceous–aged Kem Kem beds of southeastern Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35 (4), e1000701.

WILSON, J.A., D'EMIC, M.D., IKEJIRI, T, MOACDIEH, E.M. y WHITLOCK, J.A. (2011). A Nomenclature for Vertebral Fossae in Sauropods and Other Saurischian Dinosaurs. *PLoS ONE*, 6 (2): e17114.

XU, X., UPCHURCH, P., MANNION, P.D., BARRETT, P.M., REGALADO-FERNÁNDEZ, O.R., MO, J., MA, J. y LIU, H. (2018). A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod Dinosaurs. *Nature Communications*, 9, 2700.

Estudio de la evolución de la extremidad posterior en Titanosauriformes (dinosauria, sauropoda) mediante morfometría geométrica 3D

ADRIÁN PÁRAMO[1]*

RESUMEN

Los saurópodos titanosauriformes experimentan un proceso evolutivo en el que adquieren una variante innovadora de la locomoción graviportal, extendiendo las extremidades lateralmente respecto al eje de simetría corporal. En este proceso adquieren lo que se ha propuesto como postura de vía ancha, que permitiría un rango dinámico mucho mayor. No obstante, aún se desconoce la evolución de la extremidad posterior en posición anatómica, responsable del soporte principal de la masa corporal del animal. Tampoco se conoce el impacto de la adquisición de esta postura innovadora en el modelo de cascada evolutiva que permitió a los saurópodos adquirir el gigantismo, representado en casos extremos en Titanosauria. En este estudio se observa la tendencia filética al arqueamiento de la extremidad, desligada al aumento de la masa corporal entre titanosauriformes de ramificación profunda. Además, puede ser que algunos titanosaurios pudiesen adquirir de manera secundaria una postura de extremidades más columnar pese al arqueamiento de las extremidades.

Palabras clave: *Postura de vía ancha, Paleontología computacional, Graviportalidad, Semilandmarks de superficie.*

Titanosauriform sauropods underwent an evolutionary process in which they acquired an innovative variant of graviportal locomotion, extending their limbs laterally with respect to the body sagittal plane. In this process, they developed what has been proposed as a wide-gauge stance, which has been proposed to allow them for a much greater dynamic range. However, the evolution of the hind limb in anatomical

[1] Instituto en Investigaciones en Computación Científica (SCRIUR). Universidad de La Rioja, C Madre de Dios 53, 26004, Logroño, La Rioja (España).

* Autor de correspondencia. Email: adrian.paramo@unirioja.es

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.13

position, which is responsible for bearing the principal share of the animal body mass, remains unknown. The impact of the acquisition of this innovative posture on the current evolutionary cascade model that enabled sauropods to attain gigantism, expressed in extreme cases within Titanosauria, is likewise not yet understood. This study reports a phyletic trend toward limb bowing, decoupled from increases in body mass among deeply branching titanosauri forms. Moreover, it is possible that some titanosaurs may have secondarily adopted a more columnar limb posture despite exhibiting the characteristics limb bowing arching.

Keyworks: Wide-gauge posture, computational paloentology, Graviportal, Surface semilandmarks.

1. INTRODUCCIÓN

El plan corporal de los dinosaurios saurópodos es bastante característico y conservativo a lo largo del árbol evolutivo de Sauropodomorpha desde el desarrollo de la locomoción cuadrúpeda y postura graviportal (Bates *et al*., 2016; Sander, 2013; Vidal *et al*., 2020). Sin modificar la estructura básica de un cuello elongado con cabeza pequeña, cuerpo masivo soportado por cuatro patas y una cola alargada, se pueden reconocer varios cambios evolutivos clave que han repercutido en un cambio general de la postura del animal (Sander, 2013). Una tendencia evolutiva de Sauropoda mantenida a lo largo del tiempo profundo es el desarrollo del gigantismo, cuya hipótesis evolutiva se puede resumir con un modelo de cascada multifactorial (Sander, 2013). Otra de las innovaciones evolutivas más importantes es el desarrollo de una postura graviportal particular conocida como postura de vía ancha o de "*wide-gauge*", por la que las extremidades se encuentran más separadas lateralmente del eje de simetría corporal y con una morfología arqueada en taxones de ramificación más profunda dentro de Titanosauriformes (Bates *et al*., 2016; Sander, 2013; Wilson & Carrano, 1999). Esta separación de las extremidades del plano corporal es aún poco comprendida, especialmente su importancia en el desarrollo del gigantismo (Bates *et al*., 2016; Sander, 2013), su relación con la postura general del esqueleto axial (Vidal *et al*., 2020), así como sus implicaciones para la locomoción (Klinkhamer *et al*., 2018). Hay autores que apuntan a la ventaja que supone una morfología arqueada de las extremidades para la distribución del peso (Carrano, 2005; Wilson & Carrano, 1999). Es especialmente relevante en el caso de la extremidad posterior como principal apoyo de la masa corporal del animal dado que el centro de masa de estos organismos se encuentra en la región posterior del cuerpo, incluso entre aquellos saurópodos cuyo centro de masa está desplazado anteriormente (ej. *Giraffatitan brancai, Sauroposeidon proteles*; Bates *et al*., 2016; Henderson, 2006; Ullmann *et al*., 2017). Pudiese ser esperable que la tendencia a la adquisición de un mayor tamaño corporal fuese correlativa a la de una mayor separación mediolateral de las extremidades con respecto al plano sagital corporal. No obstante, estudios recientes centrados en formas de ramificación profunda dentro de la filogenia de Sauropoda parecen indicar que la tendencia al gigantismo extremo disminuye en Titanosauria (Bates *et al*., 2016; aunque también ver Benson *et al*., 2018), o incluso pudiera producirse una inversión en esa tendencia inicial hacia el gigantismo (de Souza & Santucci, 2014). Además, los taxones con las extremidades más arqueadas y desplazadas lateralmente son saurópodos de pequeño tamaño que están bajo condicionantes filéticos específicos como insularidad (ej., *Saltasaurus loricatus, Neuquensaurus australis*;

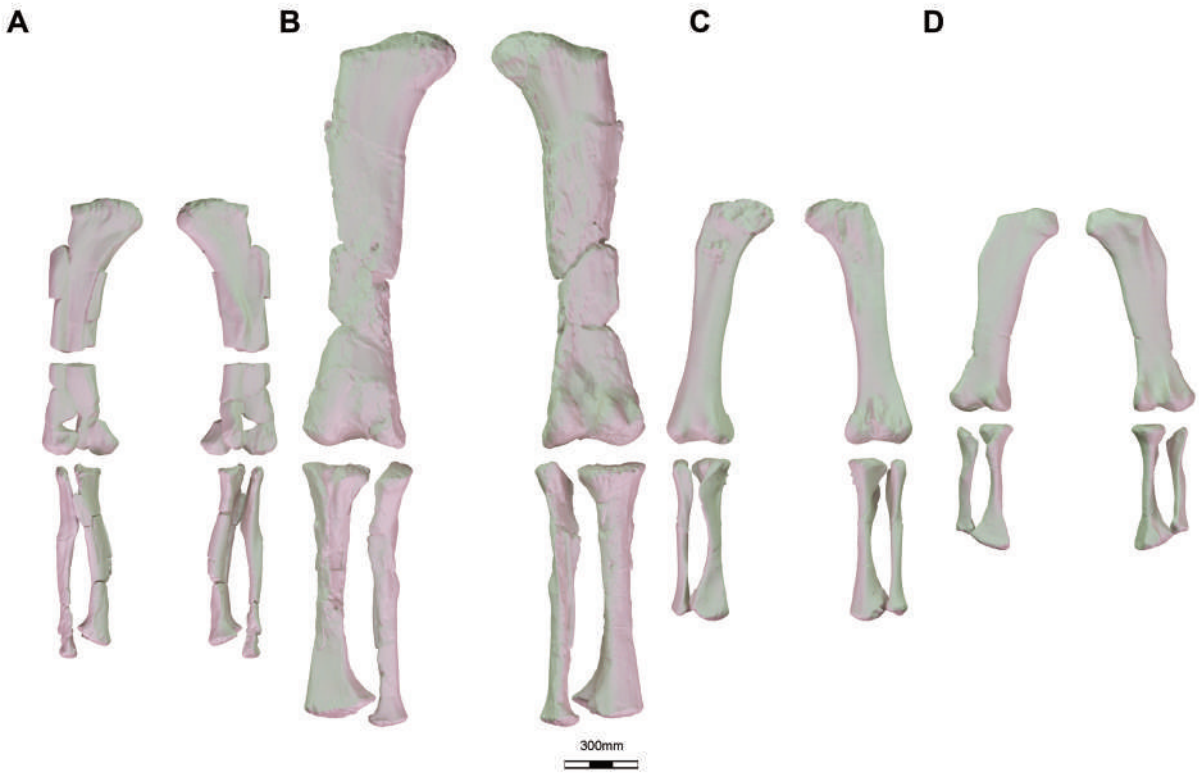


Figura 1. Reconstrucciones tridimensionales de las extremidades posteriores de saurópodos macronarios en postura anatómica, en sentido de ramificación temprana (Marcronaria no-Titanosauriformes) a ramificación más profunda (Titanosauria, Saltasauridae). A. *Oceanotitan dantasi*. B. *Drednoughtus schrani*. C. *Lohuecotitan pandafilandi*. D. *Saltasaurus loricatus*.

ver figura 1). En este trabajo se trata de comprobar si los saurópodos Titanosauriformes contravienen la regla de Cope (los linajes tienden a incrementar el tamaño en tiempo evolutivo, ej. Hone *et al.*, 2005), al contrario de los resultados de análisis previos (ver Benson *et al.*, 2018) y si el arqueamiento de la extremidad posterior está correlacionado con la evolución del tamaño corporal en estos animales. También se pretende conocer cómo ha sido la evolución de la extremidad posterior, la rotación de las articulaciones y el desarrollo de las zonas de inserción de los principales grupos musculares.

2. METODOLOGÍA

Este estudio se puede considerar una ampliación de Páramo *et al.* (2025), como parte de la línea de investigación que actualmente se está desarrollando en el Instituto de Computación Científica e Innovación Tecnológica en evolución del plan corporal y aspectos dinámicos de dinosaurios saurópodos. Se analizó la morfología de la extremidad posterior de 18 taxones de dinosaurios saurópodos dentro del clado Macronaria (tabla 1). 17 de estos taxones son representantes de Titanosauriformes, desde Somphospondyli basales a titanosaurios del subclado Saltasauridae, siendo *Diamantinasaurus matildae* el nuevo saurópodo

Taxón	Subclado	L extremidad posterior
Aeolosaurus	Aeolosaurini	1839
Ampelosaurus	Lirainosaurinae	1411
Antarctosaurus	Colossosauria*	2351
Bonatitan	Lithostrotia[a]	963
Bonitasaura	Lithostrotia[a]	1987
Diamantinasaurus	Lithostrotia[a]	2290
Dreadnoughtus	Titanosauria[o]	3184
Euhelopus	Euhelopodidae	1683
Jainosaurus	Colossosauria*	2188
Ligabuesaurus	Somphospondyli[#]	2866
Lirainosaurus	Lirainosaurinae	1074
Lohuecotitan	Lirainosaurinae	1120
Magyarosaurus	Lithostrotia[a]	803
Mendozasaurus	Colossosauria*	2334
Muyelensaurus	Colossosauria*	1450
Neuquensaurus	Saltasauridae	1200
Oceanotitan	Macronaria[&]	1892
Saltasaurus	Saltasauridae	1230

Tabla 1. Muestra de taxones empleada en este estudio. L - Longitud medida en mm. &Macronaria no-Titanosauriformes, Titanosauria no-Colossosauria, no-Lithostrotia, *Colossosauria no-Aeolosaurini, [a]Lithostrotia no-Saltasauridae, no-Lirainosaurinae.

sonfospóndilo incorporado a la muestra previa. El macronario no-Titanosauriformes *Oceanotitan dantasi* se incluyó en este estudio como outgroup con el que polarizar filogenéticamente los análisis.

Para el análisis de la morfología de la extremidad se emplearon técnicas de morfometría geométrica 3D por sus ventajas para cuantificar la morfología, identificar aspectos sutiles de la varianza morfológica, visualizar los datos, así como reducir factores de confusión (ej. capacidad de extraer las diferencias en orientación o tamaño entre ejemplares de las variaciones de forma, Zelditch *et al.*, 2012) o capacidad de aplicar test estadísticos para comprobar hipótesis evolutivas (Lefebvre *et al.*, 2022; Ullmann *et al.*, 2017). Se digitalizaron tridimensionalmente las extremidades posteriores (fémur, tibia y fíbula montadas en posición anatómica) de los 18 taxones de saurópodos mediante fotogrametría a partir de los ejemplares originales. En el caso de los taxones con múltiples ejemplares referidos, se utilizaron las propias técnicas de morfometría geométrica 3D para obtener una configuración de coordenadas geométricas o landmarks, y una malla 3D del ejemplar promedio de fémur, tibia y fíbula previamente al montaje en posición anatómica (cf. Unidad Taxonómica Operativa, OTU). Para la articulación de los elementos se asumió la separación producida por la enorme capa de cartílago articular que existe entre las articulaciones apendiculares en saurópodos (Schwarz *et al.*, 2007), asumiendo un 2% de volumen adicional de cada elemento (de acuerdo a Voegele *et al.*, 2022; ver

Figura 1). Es habitual que los ejemplares fósiles estén incompletos por ausencia de preservación, procesos diagenéticos posteriores a su fosilización o a veces la propia erosión (Arbour & Brown, 2014). Es necesario completar los ejemplares de manera virtual, y para evitar incrementar el error de muestreo e incorporar sesgos de reconstrucción de los ejemplares, se utilizaron de nuevo los propios métodos de morfometría geométrica 3D y métodos de imputación múltiple de datos para estimar las coordenadas ausentes una vez muestreados los ejemplares en lugar de técnicas de modelado 3D manual (Arbour & Brown, 2014). Estudios recientes discuten la pertenencia de algunos ejemplares del estudio previo referidos a los taxones utilizados en el este estudio, pudiendo pertenecer en realidad a otros morfotipos no descritos en su lugar (*Ampelosaurus atacis*, Díez Díaz *et al*., 2023; *Neuquensaurus* spp., Otero, 2010). En estos casos, se decidió reconstruir la extremidad posterior de la OTU *Ampelosaurus* basada en el material apendicular referido en Le Loeuff (2005), omitiendo el resto de ejemplares hallados en el área de Bellevue, y omitir los ejemplares de *"Neuquensaurus robustus"* en la estimación del ejemplar promedio de la OTU *Neuquensaurus*. En el caso de *Magyarosaurus* spp. se han digitalizado los ejemplares atribuidos de las colecciones del barón Nopsca depositadas en el Natural History Museum de Londres (ver Nopsca, 1915). No obstante, un reestudio reciente de las faunas del Haţeg indica que muchos de estos ejemplares pudieran ser atribuidos a distintos morfotipos que no se corresponden con el único taxón válido de este género, *Magyarosaurus dacus* (Díez Díaz *et al*., 2025). La extremidad posterior de la OTU *Magyarosaurus* se ha reconstruido mediante los ejemplares N y O de Díez Díaz *et al*. (2025), asumiendo que estos individuos de la Formación Sînpetru pertenezcan a un morfotipo de cf. *Magyarosaurus dacus* cercano en la filogenia. Una vez reconstruidas las extremidades posteriores en montaje anatómico virtual, se procedió al muestreo de las coordenadas landmarks en las principales estructuras anatómicas (ej., puntos que definen el contorno de la articulación de la cabeza femoral, cuarto trocánter femoral, proceso ascendente anterior del distal de la tibia, etc.; ver Anexo B para definición de landmark y también las definiciones de las distintas coordenadas usadas en este estudio) y en el caso de crestas longitudinales, estructuras curvas o contornos (ej., el propio contorno de las articulaciones proximal y distal del fémur) mediante semilandmarks (Gunz *et al*., 2005; Zelditch *et al*., 2012; ver definición de término y las curvas empleadas en este estudio en Anexo B). Los landmarks tienen una cualidad de homología a lo largo de la muestra al estar definidos sobre una estructura anatómica concreta, no obstante, los semilandmarks requieren de un proceso de normalización (y correspondiente pseudohomología) para ser comparables entre sí a lo largo de toda una muestra (Gunz *et al*., 2005). Este proceso conocido como deslizado o "sliding" de los semilandmarks a lo largo de la superficie del modelo tridimensional para procurar una cierta equidistancia a lo largo de la curvatura común entre todos los ejemplares de estudio se realizó siguiendo la metodología propuesta por Botton-Divet *et al*. (2015). Se modeló en 3D una extremidad posterior de saurópodo teórica, esculpida manualmente en Blender® v.2.79b (Blender Online Community, 2018) para utilizar como plantilla para el "sliding" de semilandmarks en las curvas definidas sobre los ejemplares. Esta plantilla también se empleó para la reconstrucción de las extremidades posteriores tras el proceso de estimación de las coordenadas de landmarks en ejemplares incompletos. La plantilla con los 28 landmarks, 12 curvas de semilandmarks (n=250) así como los 2471 semilandmarks de superficie (ver más abajo) definidos para este estudio se pueden ver en la figura 2.

Los landmarks y curvas de semilandmarks se muestrearon mediante el software Slicermorph® v.5.8.1 (Rolfe *et al*., 2021). Las coordenadas tridimensionales de landmarks y semilandmarks se analizaron por

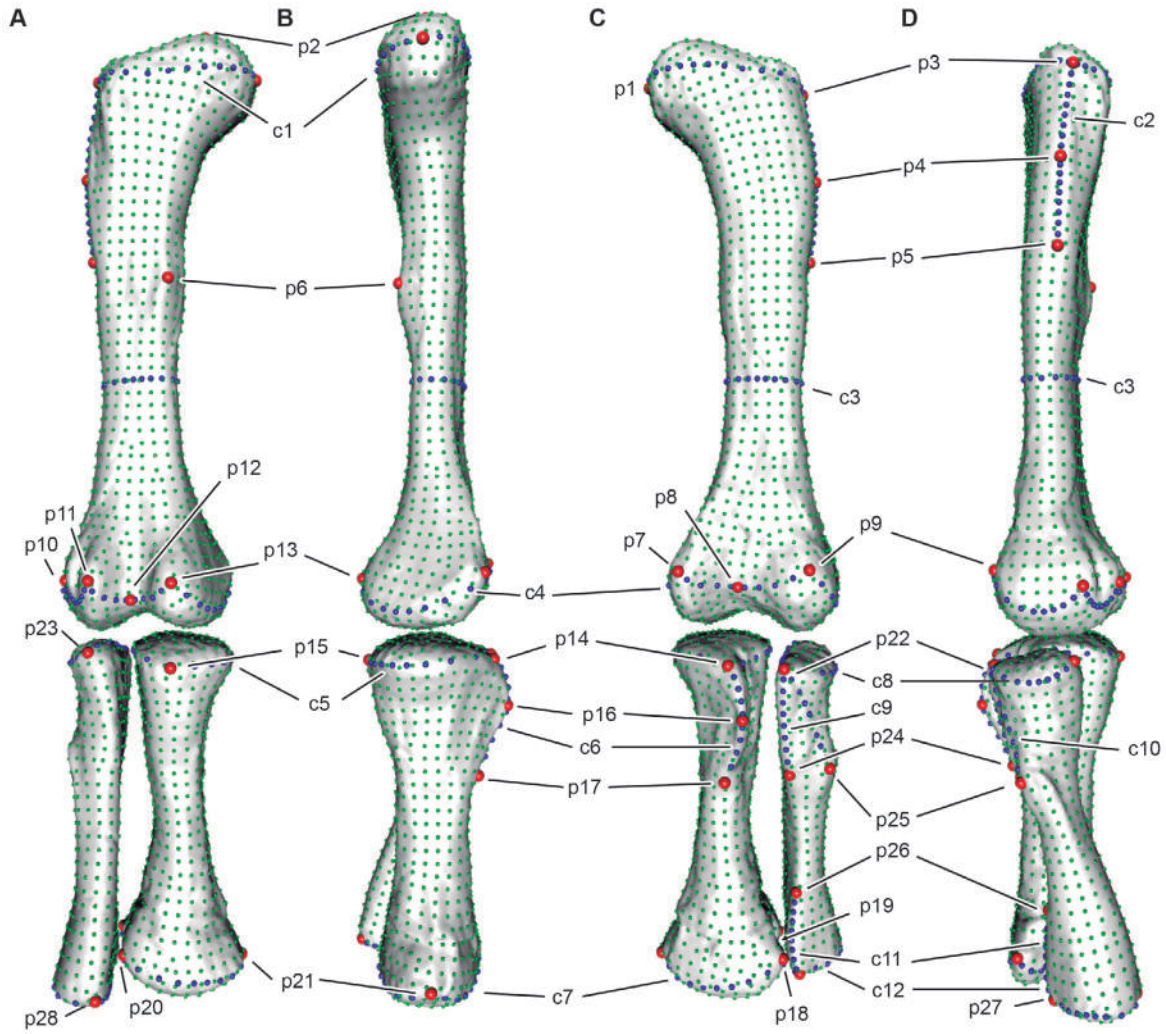


Figura 2. Plantilla de landmarks, curvas de semilandmarks y semilandmarks de superficie definidos para este estudio. p – punto, c – curva.

morfometría geométrica en el entorno de programación R v.4.4 (R Core Team, 2022) mediante los paquetes "Morpho" v.2.12 (Schlager, 2017) y "geomorph" v.4.0.6 (Adams *et al.*, 2019). Las correlaciones incorporando la topología del árbol filogenética se realizaron empleando también el paquete "ape" v.5.7 (Paradis & Schliep, 2018). Para poder correlacionar y discutir las relaciones de los cambios morfológicos a lo largo de la filogenia, se empleó una topología de superárbol de consenso (de acuerdo a Bininda-Emonds *et al.*, 2007) basada en filogenias recientes a partir de Páramo *et al.* (2025). Estudios recientes presentan hipótesis filogenéticas innovadoras muy diferentes a la topología de árboles en estudios previos en sistemática de titanosaurios de ramificación profunda (Díez Díaz *et al.*, 2025; Mocho *et al.*, 2024; Vila *et al.*, 2022). En este estudio se emplearon las hipótesis filogenéticas más actuales para los saurópodos propuestas por Navarro *et al.* (2022), Poropat *et al.* (2023) y Mocho *et al.* (2024). Se omitió provisionalmente la filogenia de Díez Díaz *et al.* (2025) porque queda parcialmente recogida en Navarro *et al.* (2022), y presenta una posición conflictiva del subclado Lirainosaurinae

con respecto al resto de hipótesis filogenéticas hasta la fecha utilizadas en este estudio, dificultando la obtención de una topología congruente de superárbol filogenético. La longitud de las ramas del superárbol podado a los taxones empleados en este estudio se calculó mediante la edad de los nodos y ramas por el método de presencia más antigua y más moderna de cada OTU (Bapst, 2014). Los árboles filogenéticos empleados y el superárbol resultante completo pueden encontrarse en el apéndice A. El superárbol podado a las OTUs empleadas en este estudio se puede observar en figura 3. Como una aproximación al tamaño corporal de las distintas especies se empleó la estimación del tamaño corporal a partir de la fórmula de Campione (2017) con el paquete "MASSTIMATE" v.2.0 (Campione, 2015), y el tamaño del centroide obtenido durante el análisis generalizado Procrustes para ecualizar las configuraciones de landmarks y semilandmarks. Los resultados no tuvieron variaciones significativas entre ambos métodos de aproximar el tamaño del dinosaurio.

Para poder analizar la evolución de los principales grupos musculares, aproximados por la morfología de las áreas donde sería más probable su inserción en el caso de aquellas que no tienen una inserción cartilaginosa ligada a trocánteres, se acudió a semilandmarks de superficie (ver Páramo *et al.*, 2020). En este estudio el uso de superficies permite analizar con mayor precisión que en estudios anteriores (Lefebvre *et al.*, 2022; Páramo *et al.*, 2025) la evolución de algunos caracteres y regiones localizadas de la extremidad posterior que carecen de inserciones en forma de trocánteres o protuberancias y por tanto impiden fijar coordenadas homólogas concretas. El método de definición de la plantilla de semilandmarks de superficie se describe en detalle en el apéndice B. Un total de 2471 semilandmarks de superficie fueron proyectados en cada ejemplar de extremidad posterior en este estudio (y por tanto pseudohomólogos) para su correspondiente análisis.

Una recopilación exhaustiva de los resultados puede encontrarse en el apéndice B (PCAs) y C (tests estadísticos). El código para este estudio se puede encontrar en el apéndice D.

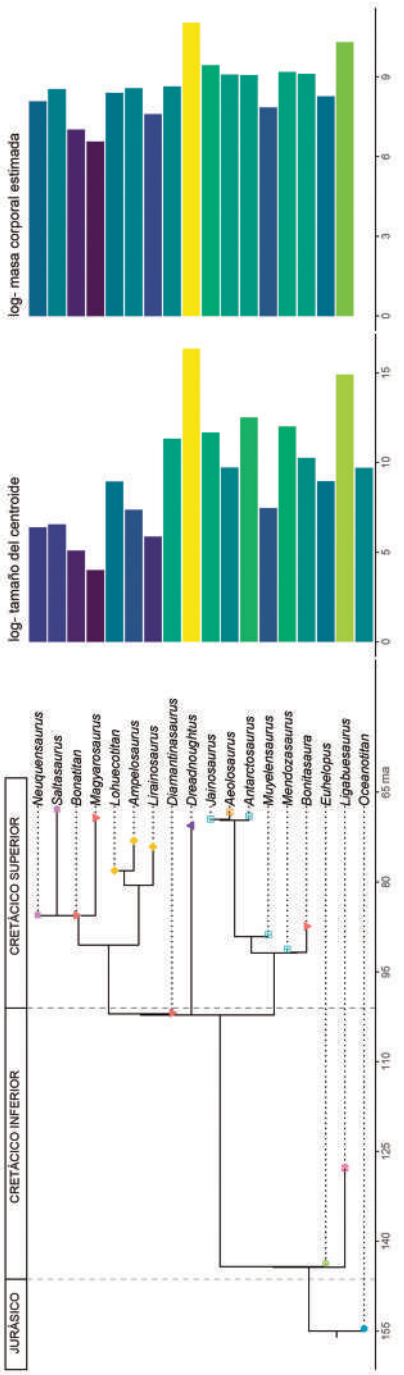


Figura 3. Hipótesis filogenética calibrada temporalmente empleada en este estudio, derivada de un superárbol filogenético podado para los taxones de la muestra. Tamaño del centroide y masa corporal estimada en escala logarítmica. ma – millones de años

3. RESULTADOS

Los resultados de los PCA (figura 4) sobre la configuración de coordenadas Procrustes de los landmarks y curvas resumen la varianza

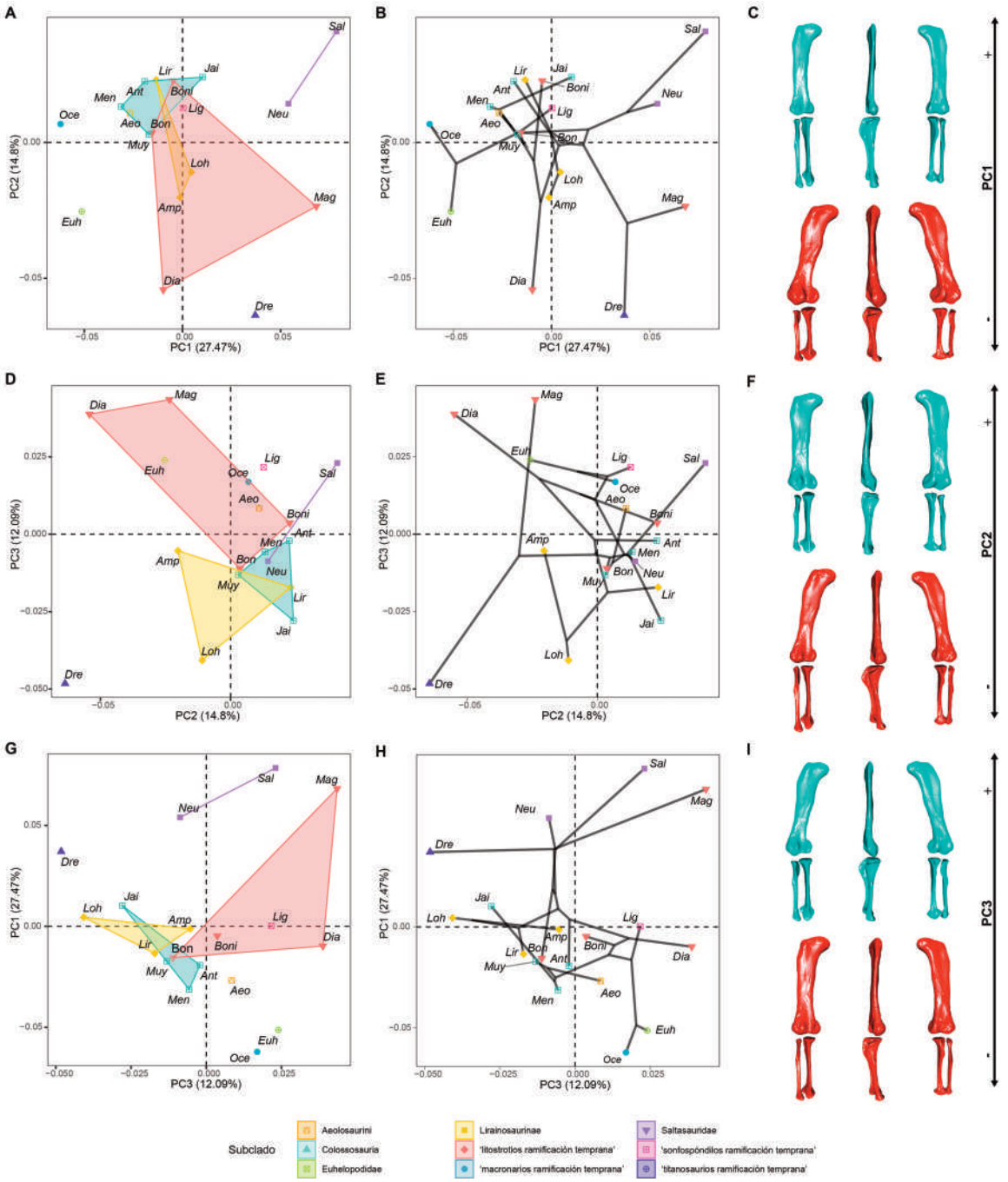


Figura 4. PCA sobre las coordenadas Procrustes de landmarks y curvas. A. Morfoespacio PC1-PC2. B. Filomorfoespacio PC1-PC2 con filogenia sobreimpuesta. C. Variación de morfología a lo largo de PC1. D. Morfoespacio PC2-PC3. E. Filomorfoespacio PC2-PC3 con filogenia sobreimpuesta. F. Variación de morfología a lo largo de PC2. G. Morfoespacio PC1-PC3. H. Filomorfoespacio PC1-PC3 con filogenia sobreimpuesta. I. Variación de morfología a lo largo de PC3. Aeo – *Aeolosaurus*, Amp – *Ampelosaurus*, Ant – *Antarctosaurus,* Bon – *Bonatitan*, Boni – *Bonitasaura*, Dia – *Diamantinasaurus,* Dre – *Dreadnoughtus*, Euh – *Eubelopus,* Jai – *Jainosaurus*, Lig – *Ligabuesaurus*, Lir – *Lirainosaurus*, Loh – *Lohuecotitan*, Mag – *Magyarosaurus*, Men – *Mendozasaurus*, Muy – *Muyelensaurus*, Neu – *Neuquensaurus*, Sal – *Saltasaurus*.

en 18 componentes principales (PCs), de los cuales los 7 primeros PCs capturan más del 80% de la varianza de la muestra (tabla 2). Por brevedad se describirán aquí los tres primeros PCs (resumen 54.36% de la varianza total). El PC1 (representa 27.47% de la varianza total) permite observar la variación entre extremidades columnares, con el fémur menos curvado mediolateralmente y menor expansión tanto mediolateral como anteroposterior de la cabeza femoral y articulación distal del fémur, proximal de la tibia y distal de la tibia en valores negativos de PC1 (figura 4a-c). También en los valores negativos se proyectan ejemplares en los que se observan extremidades con los elementos distales más alargados, con la cresta cnemial tibial más flexionada hacia lateral y una fíbula orientada proximodistalmente recta con el trocánter lateral poco desplazado hacia la zona anterior (figura 4a-c). Por otro lado, en valores positivos de PC1 encontramos proyectados los ejemplares con una extremidad mucho más desplazada hacia el lateral, por una flexión de la diáfisis del fémur. Los ejemplares representados en valores positivos de PC1 tienen también una expansión mucho mayor de las caras articulares de los elementos, un fémur y tibia mucho más robustos, con una cresta cnemial de la tibia dirigida más anterolateral que lateralmente y una fíbula ligeramente rotada en vista lateral, con la articulación proximal y trocánter anterior adelantados (figura 4a-c). Observando los filomorfoespacios, los taxones de ramificación temprana están proyectados en valores negativos de PC1, mientras que progresivamente los titanosaurios de ramificación más profunda se proyectan hacia valores positivos de PC1 (figura 4b). Algunos ejemplares de lithostrotios no-saltasaurinos de ramificación temprana y algunos subclados de ramificación más profunda, como los ejemplares referidos a Lirainosaurinae, se pueden observar representados en posiciones ligeramente más cercanas a valores negativos de PC1 (figura 4b). Mientras que ejemplares de Saltasauridae ocupan los valores más positivos de PC1 (figura 4b).

El PC2 (resume 14.8% de la varianza total) permite observar la variación entre ejemplares proyectados en valores negativos de PC2 con una extremidad mucho más columnar, ligera proyección hacia ventral del cóndilo fibular del fémur ligado a una fíbula dorsoventralmente corta (figura 4d-f). Además, los ejemplares representados en valores negativos exhiben una cabeza femoral flexionada anteriormente, una tibia mediolateralmente comprimida con la articulación proximal en el mismo eje que la articulación distal, y la cresta cnemial anteroposteriormente corta en vista lateral, junto con una fíbula verticalizada (figura 4f). Mientras tanto, los ejemplares representados en valores positivos de PC2 presentan una extremidad más arqueada respecto al eje mediolateral, con elementos ligeramente más anchos anteroposteriormente (figura 4d-f). También se puede observar que los ejemplares representados en valores positivos de PC2 presentan una tibia con una cresta cnemial más expandida anteriormente en vista lateral, y una fíbula ligeramente más sigmoidal, con la región proximal proyectada anteriormente (figura 4f). Este PC no reproduce exactamente el PC1, sino que los elementos más arqueados representados en valores positivos de PC2 representarían extremidades en posición casi columnar, puesto que los elementos distales estarían proyectados medialmente, especialmente debido al alargamiento proximodistal de la fíbula en estos ejemplares (figura 4e). Observando el filomorfoespacio de PC2, podemos observar que miembros de ramificación más temprana de Macronaria estarían proyectados en valores próximos a 0 y tenderían a valores más negativos de PC2 (figura 4e). No obstante, subclados de ramificación más tardía, como Lithostrotia, estarían representados en valores que solapan con taxones más primitivos dentro de Macronaria, como *Oceanotitan*, y se representarían progresivamente hacia valores más positivos de PC2 (figura 4e).

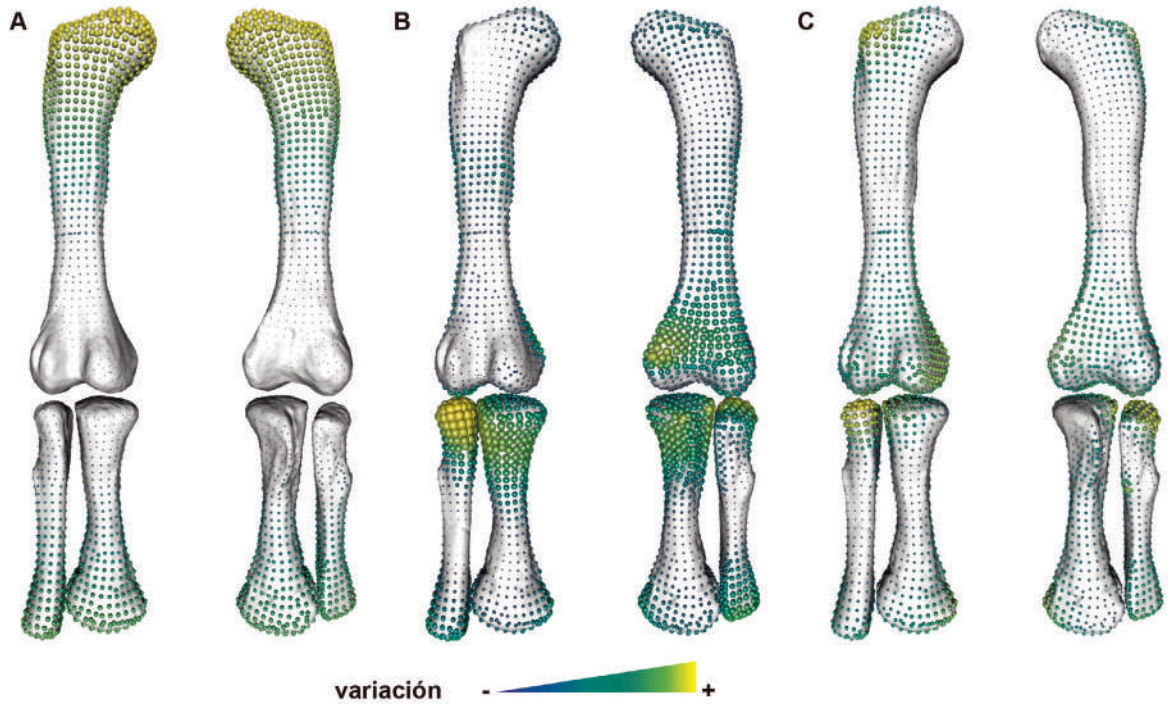


Figura 5. Rango de variación en cada eje de PCA sobre coordenadas Procrustes incluyendo semilandmarks de superficie. A. Variación a lo largo de PC1. B. Variación a lo largo de PC2. C. Variación a lo largo de PC3. Escala semicualitativa a partir de las distancias euclídeas entre coordenadas en valores máximos y mínimos de cada PC.

El PC3 (resume el 12.09% de la varianza total) representa en valores negativos de PC3 ejemplares con la extremidad más arqueada en el eje mediolateral, más grácil en términos generales, con la diáfisis del fémur mucho más comprimida anteroposteriormente y las articulaciones proximales y distales de todos los elementos más reducidas anteroposteriormente en vista lateral (figura 4g-i). Los ejemplares representados en valores negativos de PC3 también presentan una comba lateral del fémur reducida proximodistal y mediolateralmente, una cresta cnemial de la tibia mucho más expandida tanto anteriormente como proximodistalmente en vista lateral y una fíbula recta con un trocánter lateral expandido (figura 4i). Por otra parte, los ejemplares representados en valores positivos de PC3 presentan una extremidad más columnar y robusta, con una expansión anteroposterior mucho mayor de las caras articulares, especialmente del fémur, al igual que otras inserciones de los principales grupos musculares y la comba lateral (figura 4g-i). Los ejemplares proyectados en valores positivos de PC3 también presentan una tibia y fíbula ligeramente proyectadas hacia la región anterior en vista lateral, con una articulación de la fíbula en la cresta cnemial ligeramente rotada, una cresta cnemial de la tibia anteroposteriormente estrecha, pero en general una fíbula recta, en lugar de sigmoidal como cabría esperar con este desplazamiento, y solo ligeramente rotada en vista anterior con el proximal adelantado (figura 4i). Observando el filomorfoespacio, los ejemplares de taxones de ramificación temprana en Macronaria estarían representados en valores positivos de PC3 (figura 4h) y taxones de ramificación más profunda estarían proyectados hacia valores más negativos (figura 4h). Solo Saltasauridae + *Magyarosaurus*, entre los taxones de ramificación más profunda, estarían representados de nuevo hacia valores positivos de PC3 (figura 4h).

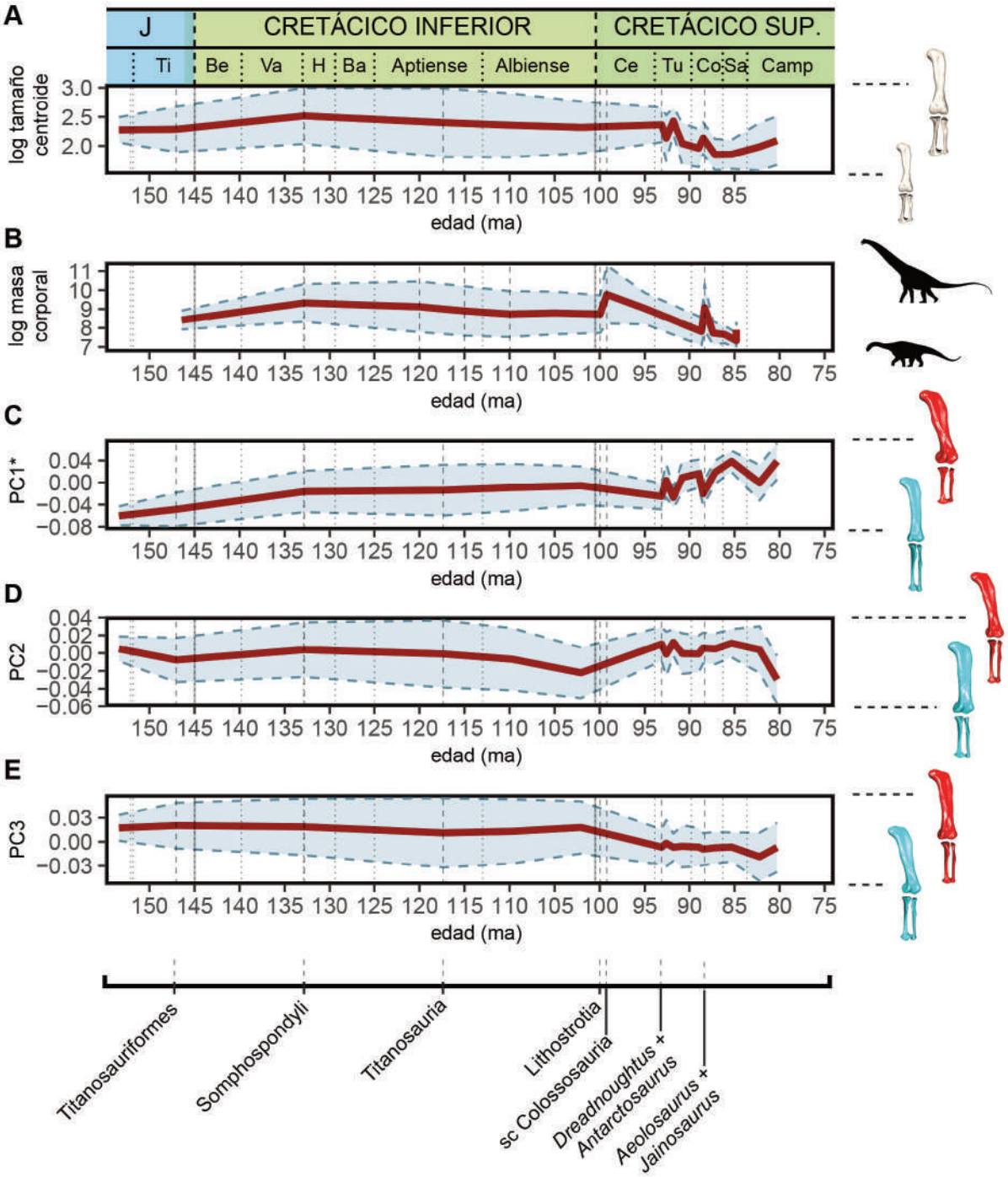


Figura 6. Evolución del tamaño y variables de forma en Titanosauriformes. A. Estimación de Caracteres Ancestrales (ACE) para el tamaño del centroide. B. ACE para la masa corporal estimada. C. ACE para PC1 sobre las coordenadas Procrustes de landmarks y curvas. D. ACE para PC2. E. ACE para PC3. * - señal filogenética estadísticamente significativa para p<0.05, log – logaritmo, ma – millones de años, sc - subclado. Ba – Barremiense, Be – Berriasiense, Camp – Campaniense, Ce – Cenomaniense, Co – Conaciense, H – Hauteriviense, Sa – Santoniense, Ti – Titónico, Tu – Turoniense.

El PCA sobre las coordenadas Procrustes de todos los landmarks, incluyendo superficies, capturó toda la varianza muestral en 18 PCs, de los cuales los primeros 5 resumen el 80.88% de la varianza total. El PC1 (50.94% de la varianza total de la muestra) muestra que la mayor parte de variación se concentra en la cabeza femoral, el tercio proximal de la diáfisis del fémur y el tercio distal del par tibia-fíbula (figura 5a). El PC2 (10.58% de la varianza total de la muestra) permite observar la mayor parte de la variación restante influye en la morfología de parte posterior de la fíbula respecto al tercio proximal de la tibia, incluyendo la cresta cnemial, así como la porción posterolateral del cuarto distal del fémur (figura 5b). También se observa algo de variación en la zona de la cresta anterolateral de la fíbula en distal (figura 5b). El PC3 (7.46% de la variación total de la muestra) permite observar que la restante variación entre los ejemplares se concentra en la morfología del trocánter mayor del fémur y la articulación proximal de la fíbula, y en menor medida de la tibia (figura 5c). Se pueden observar con más detalle todos los PCs en el apéndice B.

El test de la señal filogenética sobre el tamaño de centroide, longitud femoral, masa corporal estimada y las variables de forma encontró que tan solo los PC1 ($\lambda = 0.862$, p-valor < 0.001), PC5 ($\lambda = 0.795$, p-valor $= 0.001$) y PC7 ($\lambda = 0.493$, p-valor $= 0.005$) muestran señal filogenética (Apéndice C) para un valor de significancia de 0.05. Entre las variables de forma que mantenían una señal significativa. Además, se puede observar que todos los cambios son hacia valores positivos para PC1 hacia los lithostrotios más profundamente ramificados (figura 6; tablas en Apéndice C).

4. DISCUSIÓN

Los resultados permiten observar una tendencia filética al arqueamiento de las extremidades posteriores previamente identificada para los saurópodos titanosauriformes (Bates *et al.*, 2016; Lefebvre *et al.*, 2022; Salgado *et al.*, 1997; Ullmann *et al.*, 2017; Wilson & Carrano, 1999) y que se expresaría de manera extrema en los taxones de Saltasauridae, subclado de ramificación profunda en Titanosauria. Al contrario que en un estudio previo, esta tendencia se mantiene de manera significativa incluso entre los titanosaurios (ver tabla 8 en Páramo *et al.*, 2025). Además, los análisis permiten observar un proceso interesante cuando se tienen en cuenta las variables de forma que explican menores cantidades de varianza residual (PC2–PC5). Se puede observar una tendencia a la verticalización de la extremidad posterior entre los tipos de extremidad más arqueados con los cóndilos distales del fémur desplazados respecto a la cabeza femoral en medial (ej., PC3, figura 4 y 6). Esto contrasta con la condición plesiomórfica en Neosauropoda no-Titanosauriformes de ramificación temprana, en los cuales la extremidad mantiene una estructura columnar con poco o ningún desplazamiento lateral (Lefebvre *et al.*, 2022; Ullmann *et al.*, 2017; Wilson & Carrano, 1999).

Esta verticalización de la extremidad posterior se lograría por una posición ligeramente rotada medialmente desde vista anterior, y una fíbula alargada en algunos casos sobrepasando la longitud de la tibia, además de exhibir poca rotación lateral en vista lateral (figura 4). Este puede ser el caso de ejemplares como *Jainosaurus* cf. *septentrionalis, Muyelensaurus pecheni* o *Lohuecotitan pandafilandi*. Todos ellos muestran una fíbula alargada, del mismo tamaño o ligeramente más larga proximodistalmente respecto a la tibia

(figura 4g-h). Pese a disponer de una extremidad posterior más verticalizada y separada del plano sagital del cuerpo en posición anatómica, cada elemento muestra todas las características de titanosaurios de ramificación profunda asociadas típicamente con la postura arqueada de vía ancha (sensu Wilson & Carrano, 1999). Esto podría influir en la postura que podría tener la extremidad, permitiendo que por rotación medial vuelva a disponerse en una posición mucho más parasagital que otros taxones de ramificación profunda como por ejemplo Saltasauridae. O incrementar el rango de posturas posibles, dado que hoy en día sabemos que un mismo individuo de saurópodo puede producir variaciones en una misma rastrillada que dificultan su determinación como paso de vía ancha o estrecha (Castanera *et al.*, 2012). Las explicaciones que se han buscado a este tipo de variaciones suelen ser extrínsecas, ligadas a aspectos dinámicos condicionados por el sustrato, preservación o tipo de terreno (ej., Wilson & Carrano, 1999). No obstante, nuestros análisis permiten plantear que sea también una adaptación de la extremidad arqueada, que admite una mayor amplitud de movimiento mediolateral de la extremidad. A falta de más datos especialmente en la zona del astrágalo, elemento no muestreado en este estudio, no podemos saberlo con seguridad y va más allá de los objetivos presentes.

Sí es cierto que los resultados de los análisis de superficie evidencian que hay una elevada variación residual concentrada en la morfología de las articulaciones proximal y distal de la tibia y fíbula, así como el tamaño relativo de la fíbula respecto a la tibia, una vez se aíslan los cambios morfológicos filéticos relacionados con el arqueamiento de las extremidades (figura 5b-c). Los análisis también permiten observar que existe también cierta variación en la zona del cóndilo distal tibial en vista posterior del fémur, donde se puede observar un grado de rotación en taxones como *Lohuecotitan pandafilandi* o *Dreadnoughtus schrani*, en los que no está orientado perpendicular al eje de la diáfisis. En menor medida, el cóndilo fibular también presenta cierta variación en su altura proximodistal relativa, y ambas características pudieran estar relacionadas con la mencionada amplitud de rango de posiciones que puede adoptar la extremidad con la longitud y posición fibular. Desgraciadamente, pensamos que la variación registrada en el cóndilo fibular del fémur está afectada por un grado de error inducido por la deformación tafonómica de *D. schrani*, así que no se discutirá el impacto que tiene esta característica en las variaciones morfológicas de la extremidad posterior.

Con las nuevas hipótesis filogenéticas, la evolución del tamaño y masa corporal de estos animales no es tan clara, al contrario que estudios previos donde se observaba un decrecimiento del tamaño filético (Páramo *et al.*, 2025). Aunque los resultados de las variables de forma reproducen resultados parecidos a estudios previos, no hay una tendencia filética clara con el tamaño corporal dada la nueva posición de algunos taxones. Esto es debido a que tanto Aeolosaurini como algunos taxones previamente considerados Titanosauria de ramificación temprana, como *Antarctosaurus* spp., ahora son considerados Colossosauria, titanosaurios de ramificación mucho más profunda respectivamente. Aunque sigue habiendo un decrecimiento del tamaño de la extremidad y la masa corporal estimada (ver Apéndice C), estos no tienen señal filogenética significativa. Por tanto, no podemos asegurar que la hipótesis de un decrecimiento filético del tamaño en Titanosauriformes de ramificación profunda sea cierta. Sería necesario aumentar la muestra a tenor de los cambios en las hipótesis filogenéticas más recientes y ver cómo son las variaciones en la masa corporal estimada en tiempo profundo a lo largo de la ramificación de Neosauropoda.

5. CONCLUSIONES

La extremidad posterior, el principal soporte de la masa corporal en los dinosaurios saurópodos, experimenta un proceso evolutivo de arqueamiento con posible distanciamiento del plano sagital del cuerpo en Titanosauriformes de ramificación más profunda. Los resultados de este estudio son congruentes con esta hipótesis. No obstante, entre las variables de forma que no muestran señal filogenética, se puede observar una convergencia morfológica entre subclados muy diversos de Titanosauriformes de ramificación profunda no Saltasauridae. En este estudio se propone que algunos taxones con extremidades arqueadas dentro de Titanosauria pudieran tener una extremidad posterior más verticalizada debido a la rotación del fémur y disposición de la parte distal del arco que describe la extremidad más próxima al eje parasagital gracias a una fíbula más alargada y menos rotada anteroposteriormente en vista lateral. No se puede asegurar que sea un verdadero caso de convergencia evolutiva, puesto que, aunque reúne algunos requisitos como la ausencia de señal filogenética clara, la muestra es demasiado pequeña y está condicionada por deformación tafonómica en algunos taxones. El uso de semilandmarks de superficie permite acotar las zonas donde se produce la mayor parte de los cambios morfológicos en la evolución de la extremidad posterior. Por último, los resultados impiden aceptar la hipótesis de un decrecimiento de la masa corporal en Titanosauria de ramificación profunda en base a las nuevas hipótesis filogenéticas presentes.

6. AGRADECIMIENTOS

El autor quiere agradecer a S. Poropat (CU, Australia) por ceder los datos tridimensionales de *Diamantinasaurus matildae*, así como extender el agradecimiento a todos los investigadores y conservadores que han permitido el acceso a los saurópodos muestreados en este estudio.

Este estudio ha sido posible gracias al proyecto DINOIBERIAK PID2023-148083NB-I00 financiado por el Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades; y el proyecto PaleoComp-25 OTCA250509 financiado por un plan de investigación del Instituto de Estudios Riojanos.

DISPONIBILIDAD DE DATOS

Los datos, métodos y código empleados en este estudio pueden encontrarse en los apéndices de este artículo o en el repositorio Github: https://github.com/AdrPB/Paramo_etal_2025_PalaDino_Evolution-hindlimb-Titanosauriformes_surfaces.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS (INCLUIDAS LAS DE LOS APÉNDICES)

ADAMS, D. C., COLLYER, M. L., & KALIONTZOPOULOU, A. (2019). *Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 3.1.0.* https://cran.r-project.org/package=geomorph

ALLISON, P. D. (2000). Multiple Imputation for Missing Data. *Sociological Methods & Research*, 28(3), 301-309. https://doi.org/10.1177/0049124100028003003

ARBOUR, J. H., & BROWN, C. M. (2014). Incomplete specimens in geometric morphometric analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(1), 16-26. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12128

BAPST, D. W. (2012). paleotree: An R package for paleontological and phylogenetic analyses of evolution. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 803-807. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00223.x

BAPST, D. W. (2014). Assessing the effect of time-scaling methods on phylogeny-based analyses in the fossil record. *Paleobiology*, 40(3), 331-351. https://doi.org/10.1666/13033

BATES, K. T., MANNION, P. D., FALKINGHAM, P. L., BRUSATTE, S. L., HUTCHINSON, J. R., OTERO, A., SELLERS, W. I., SULLIVAN, C., STEVENS, K. A., & ALLEN, V. (2016). Temporal and phylogenetic evolution of the sauropod dinosaur body plan. *Royal Society Open Science*, 3(3), 150636. https://doi.org/10.1098/rsos.150636

BENSON, R. B. J., CAMPIONE, N. E., CARRANO, M. T., MANNION, P. D., SULLIVAN, C., UPCHURCH, P., & EVANS, D. C. (2014). Rates of Dinosaur Body Mass Evolution Indicate 170 Million Years of Sustained Ecological Innovation on the Avian Stem Lineage. *PLOS Biology*, 12(5), e1001853. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001853

BENSON, R. B. J., HUNT, G., CARRANO, M. T., & CAMPIONE, N. E. (2018). Cope's Rule and the Adaptative Landscape of Dinosaur Body Size Evolution. *Palaeontology*, 61(1), 13-48. https://doi.org/10.1111/pala.12329

BININDA-EMONDS, O. R. P. (2004). The evolution of supertrees. *Trends in ecology & evolution*, 19(6), 315-322. https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.03.015

BININDA-EMONDS, O. R. P., GITTLEMAN, J. L., & PURVIS, A. (2007). Building large trees by combining phylogenetic information: A complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Reviews*, 74(2), 143-175. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1999.tb00184.x

BLENDER ONLINE COMMUNITY. (2018). *Blender—A 3D modelling and rendering package* [Software]. Blender Institute. http://www.blender.org

BONNAN, M. F. (2007). Linear and Geometric Morphometric Analysis of Long Bone Scaling Patterns in Jurassic Neosauropod Dinosaurs: Their Functional and Paleobiological Implications. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 290(9), 1089-1111. https://doi.org/10.1002/ar.20578

BONNAN, M. F., SANDRIK, J. L., NISHIWAKI, T., WILHITE, R. D., ELSEY, R. M., & VITTORE, C. (2010). Calcified cartilage shape in archosaur long bones reflects overlying joint shape in stress-bearing elements: Implications for nonavian dinosaur locomotion. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 293(12), 2044-2055. https://doi.org/10.1002/ar.21266

BOOKSTEIN, F. L. (1991). *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9780511573064

BOTTON-DIVET, L., HOUSSAYE, A., HERREL, A., FABRE, A.-C., & CORNETTE, R. (2015). Tools for quantitative form description; an evaluation of different software packages for semi-landmark analysis. *PeerJ,* 3, e1417. https://doi.org/10.7717/peerj.1417

BROWN, C. M., ARBOUR, J. H., & JACKSON, D. A. (2012). Testing of the effect of missing data estimation and distribution in morphometric multivariate data analyses. *Systematic Biology,* 61(6), 941-954. https://doi.org/10.1093/sysbio/sys047

BUTLER, R. J., & GOSWAMI, A. (2008). Body size evolution in Mesozoic birds: Little evidence for Cope's rule. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(6), 1673-1682. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01594.x

CAMPIONE, N. E. (2015). Package *'MASSTIMATE'*.

CAMPIONE, N. E. (2017). Extrapolating body masses in large terrestrial vertebrates. *Paleobiology,* 43(4), 693-699. https://doi.org/10.1017/pab.2017.9

CAMPIONE, N. E., & EVANS, D. C. (2012). A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. *BMC Biology*, 10. https://doi.org/10.1186/1741-7007-10-60

CAMPIONE, N. E., & EVANS, D. C. (2020). The accuracy and precision of body mass estimation in non-avian dinosaurs. *Biological Reviews,* 95(6), 1759-1797. https://doi.org/10.1111/brv.12638

CARRANO, M. T. (2005). The Evolution of Sauropod Locomotion. En K. A. Curry Rogers & J. A. Wilson (Eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology* (pp. 229-250). University of California Press.

CASTANERA, D., PASCUAL, C., CANUDO, J. I., HERNÁNDEZ, N., & BARCO, J. L. (2012). Ethological variations in gauge in sauropod trackways from the Berriasian of Spain: *Gauge variations in sauropod trackways. Lethaia*, 45(4), 476-489. https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2012.00304.x

COLLINS, K. S., & GAZLEY, M. F. (2017). Does my posterior look big in this? The effect of photographic distortion on morphometric analyses. *Paleobiology,* 43(3), 508-520. https://doi.org/10.1017/pab.2016.48

CSIKI, Z., CODREA, V. A., JIPA-MURZEA, C., & GODEFROIT, P. (2010). A partial titanosaur (Sauropoda, Dinosauria) skeleton from the Maastrichtian of Na'lat-Vad, Hateg Basin, Romania. *Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie - Abhandlunge*n, 258(3), 297-324. https://doi.org/10.1127/0077-7749/2010/0098

DE SOUZA, L. M., & SANTUCCI, R. M. (2014). Body size evolution in Titanosauriformes (Sauropoda, Macronaria). *Journal of Evolutionary Biology*, 27(9), 2001-2012. https://doi.org/10.1111/jeb.12456

DÍEZ DÍAZ, V., MALLISON, H., ASBACH, P., SCHWARZ, D., & BLANCO, A. (2021). Comparing surface digitization techniques in palaeontology using visual perceptual metrics and distance computations between 3D meshes. *Palaeontology*, 64(2), 179-202. https://doi.org/10.1111/pala.12518

DÍEZ DÍAZ, V., MANNION, P., CSIKI-SAVA, Z., & UPCHURCH, P. (2025). Revision of Romanian sauropod dinosaurs reveals high titanosaur diversity and body-size disparity on the latest Cretaceous Haţeg Island, with implications for titanosaurian biogeography. *Journal of Systematic Palaeontology*, 23. https://doi.org/10.1080/14772019.2024.2441516

DÍEZ DÍAZ, V., VILA, B., SELLÉS, A., & LE LOEUFF, J. (2023, junio). *On the taxonomy and diversity of the Upper Cretaceous titanosaurian bonebed of Bellevue (France)*. 20th European Association of Vertebrate Paleontologists Conference, Sabadell, Spain.

GORSCAK, E., LAMANNA, M. C., SCHWARZ, D., DÍEZ DÍAZ, V., SALEM, B. S., SALLAM, H. M., & WIECHMANN, M. F. (2022). A new titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) from the Upper Cretaceous (Campanian) Quseir Formation of the Kharga Oasis, Egypt. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 42(6), e2199810. https://doi.org/10.1080/02724634.2023.2199810

GUNZ, P. (2005). *Statistical and geometric morphometric reconstruction of hominid crania. Reconstructing autralopithecine ontogeny.* University of Vienna.

GUNZ, P., MITTEROECKER, P., & BOOKSTEIN, F. L. (2005). Semilandmarks in three dimensions. En D. E. Slice (Ed.), *Modern Morphometrics in Physical Anthropology* (pp. 73-98). KLUWER ACADEMIC PUBL.

GUNZ, P., MITTEROECKER, P., NEUBAUER, S., WEBER, G. W., & BOOKSTEIN, F. L. (2009). Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *Journal of Human Evolution,* 57(1), 48-62. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.04.004

HENDERSON, D. M. (2006). Burly gaits: Centers of mass, stability, and the trackways of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(4), 907-921. https://doi.org/10.1671/0272-4634(2006)26

HONE, D. W. E., KEESEY, T. M., PISANI, D., & PURVIS, A. (2005). Macroevolutionary trends in the Dinosauria: Cope's rule. *Journal of evolutionary biology*, 18(3), 587-595. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00870.x

IKEJIRI, T. (2004). *Anatomy of* Camarasaurus lentus *(Dinosauria: Sauropoda) from the Morrison Formation (Late Jurassic), Thermopolis, central Wyoming, with Determination and Interpretation of Ontogenetic, Sexual Dimorphic and Individual Variation in the Genus: Vol. MSc*. Fort Hays State University.

JAKOB, W., TARINI, M., PANOZZO, D., & SORKINE-HORNUNG, O. (2015). Instant Field-Aligned Meshes. *ACM Transactions on Graphics (Proceedings of SIGGRAPH Asia 2015)*, 1-15.

KLINKHAMER, A. J., MALLISON, H., POROPAT, S. F., SINAPIUS, G. H. K., & WROE, S. (2018). Three-Dimensional Musculoskeletal Modeling of the Sauropodomorph Hind Limb: The Effect of Postural Change on Muscle Leverage. *The Anatomical Record*, 301(12), 2145-2163. https://doi.org/10.1002/ar.23950

LE LOEUFF, J. (2005). Osteology of *Ampelosaurusatacis* (Titanosauria) from Southern France. En *Thunder-Lizards: The Sauropodomorph Dinosaurs* (1st ed., pp. 115-140). Indiana University Press.

LEFEBVRE, R., HOUSSAYE, A., MALLISON, H., CORNETTE, R., & ALLAIN, R. (2022). A path to gigantism: Three-dimensional study of the sauropodomorph limb long bone shape variation in the context of the emergence of the sauropod bauplan. *Journal of Anatomy.* https://doi.org/10.1111/joa.13646

MALLISON, H. (2011). Digitizing Methods for Paleontology: Applications, Benefits and Limitations. En A. Elewa (Ed.), *Computational Paleontology* (pp. 7-43). Springer.

MANNION, P. D., UPCHURCH, P., JIN, X., & ZHENG, W. (2019). New information on the Cretaceous sauropod dinosaurs of Zhejiang Province, China: Impact on Laurasiantitanosauriform phylogeny and biogeography. *Royal Society Open Science*, 6(8). https://doi.org/10.1098/rsos.191057

MAZZETTA, G., CHRISTIANSEN, P., & FARIÑA, R. (2004). Giants and Bizarres: Body Size of Some Southern South American Cretaceous Dinosaurs. *Historical Biology*, 16(2-4), 71-83. https://doi.org/10.1080/08912960410001715132

MOCHO, P., ESCASO, F., MARCOS-FERNÁNDEZ, F., PÁRAMO, A., SANZ, J. L., VIDAL, D., & ORTEGA, F. (2024). A Spanish saltasauroid titanosaur reveals Europe as a melting pot of endemic and immigrant sauropods in the Late Cretaceous. *Communications Biology*, 7(1), 1016. https://doi.org/10.1038/s42003-024-06653-0

MOCHO, P., ROYO-TORRES, R., & ORTEGA, F. (2019). A new macronarian sauropod from the Upper Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39(1), 1-23. https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1578782

MORRIS, T. P., WHITE, I. R., & ROYSTON, P. (2014). Tuning multiple imputation by predictive mean matching and local residual draws. *BMC Medical Research Methodology,* 14(1). https://doi.org/10.1186/1471-2288-14-75

NAVARRO, B. A., GHILARDI, A. M., AURELIANO, T., DÍAZ, V. D., BANDEIRA, K. L. N., CATTARUZZI, A. G. S., IORI, F. V., MARTINE, A. M., CARVALHO, A. B., ANELLI, L. E., FERNANDES, M. A., & ZAHER, H. (2022). A new nanoid titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Ameghiniana*, 59(5), Article 5. https://doi.org/10.5710/AMGH.25.08.2022.3477

NOPSCA, B. F. (1915). Die dinosaurier der Siebenbürgischen landesteile Ungarns. *Ungarischen Geologischen Reichsanstalt*, 23, 1-24.

OTERO, A. (2010). Comments on the taxonomic status of *Neuquensaurus robustus* (Huene) (Sauropoda, Titanosauria). *X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía -VII Congreso Latinoamericano de Paleontología*.

PAGEL, M. (1999a). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401(6756), 877-884. https://doi.org/10.1038/44766

PAGEL, M. (1999b). The Maximum Likelihood Approach to Reconstructing Ancestral Character States of Discrete Characters on Phylogenies. *Systematic Biology*, 48(3), 612-622. https://doi.org/10.1080/106351599260184

PAGEL, M., MEADE, A., & BARKER, D. (2004). Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. *Systematic biology,* 53(5), 673-684. https://doi.org/10.1080/10635150490522232

PARADIS, E., & SCHLIEP, K. (2018). ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in {R}. *Bioinformatics*, 35, 526-528.

PÁRAMO, A. (2020). *The appendicular skeleton variability of the Sauropoda Titanosauria from the Upper Cretaceous of Lo Hueco (Cuenca, Spain)*. Universidad Autónoma de Madrid.

PÁRAMO, A., MOCHO, P., ESCASO, F., & ORTEGA, F. (2025). *Evolution of hind limb morphology of Titanosauriformes (Dinosauria, Sauropoda) analyzed via 3D Geometric Morphometrics reveals wide-gauge posture as an exaptation for gigantism*. eLife Sciences Publications, Ltd. https://doi.org/10.7554/elife.92498

PÁRAMO, A., MOCHO, P., & ORTEGA, F. (2020). Three-dimensional analysis of the titanosaurian limb skeleton: Implications for systematic analysis. *Journal of Iberian Geology*, 46, 369-402. https://doi.org/10.1007/s41513-020-00139-8

POROPAT, S. F., MANNION, P. D., RIGBY, S. L., DUNCAN, R. J., PENTLAND, A. H., BEVITT, J. J., SLOAN, T., & ELLIOTT, D. A. (2023). A nearly complete skull of the sauropod dinosaur *Diamantinasaurus matildae* from the Upper Cretaceous Winton Formation of Australia and implications for the early evolution of titanosaurs. *Royal Society Open Science*, 10(4), 221618. https://doi.org/10.1098/rsos.221618

R CORE TEAM. (2022). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. https://www.R-project.org/

REVELL, L. J. (2012). phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217-223.

ROLFE, S., PIEPER, S., PORTO, A., DIAMOND, K., WINCHESTER, J., SHAN, S., KIRVESLAHTI, H., BOYER, D., SUMMERS, A., & MAGA, A. M. (2021). SlicerMorph: An open and extensible platform to retrieve, visualize and analyse 3D morphology. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(10), 1816-1825. https://doi.org/10.1111/2041-210X.13669

ROYSTON, P. (2004). Multiple Imputation of Missing Values. *The Stata Journal: Promoting communications on statistics and Stata*, 4(3), 227-241. https://doi.org/10.1177/1536867X0400400301

SALGADO, L., CORIA, R. A., & CALVO, J. O. (1997). Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, 34(1), 3-32.

SALLAM, H. M., GORSCAK, E., O'CONNOR, P. M., EL-DAWOUDI, I. A., EL-SAYED, S., SABER, S., KORA, M. A., SERTICH, J. J. W., SEIFFERT, E. R., & LAMANNA, M. C. (2018). New Egyptian sauropod reveals Late Cretaceous dinosaur dispersal between Europe and Africa. *Nature Ecology & Evolution*, 2(3), 445-451. https://doi.org/10.1038/s41559-017-0455-5

SANDER, P. M. (2013). An Evolutionary Cascade Model for Sauropod Dinosaur Gigantism—Overview, Update and Tests. *PLoS ONE*, 8(10), e78573. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078573

SCHLAGER, S. (2017). Morpho and Rvcg – Shape Analysis in R. En G. Zheng, S. Li, & G. Szekely (Eds.), *Statistical Shape and Deformation Analysis* (pp. 217-256). Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-810493-4.00011-0

SCHLIEP, K., POTTS, A. J., MORRISON, D. A., & GRIMM, G. W. (2017). Intertwining phylogenetic trees and networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 1212-1220.

SCHLUTER, D., PRICE, T., MOOERS, A. Ø., & LUDWIG, D. (1997). Likelihood of ancestor states in adaptive radiation. *Evolution,* 51(6), 1699-1711. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb05095.x

SCHWARZ, D., WINGS, O., & MEYER, C. A. (2007). Super sizing the giants: First cartilage preservation at a sauropod dinosaur limb joint. *Journal of the Geological Society*, 164(1), 61-65. https://doi.org/10.1144/0016-76492006-019

ULLMANN, P. V., BONNAN, M. F., & LACOVARA, K. J. (2017). Characterizing the Evolution of Wide-Gauge Features in Stylopodial Limb Elements of Titanosauriform Sauropods via Geometric Morphometrics. *The Anatomical Record,* 300(9), 1618-1635. https://doi.org/10.1002/ar.23607

ULLMANN, P. V., & LACOVARA, K. J. (2016). Appendicular osteology of Dreadnoughtusschrani, a giant titanosaurian (Sauropoda, Titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology,* 36(6). https://doi.org/10.1080/02724634.2016.1225303

UPCHURCH, P., BARRETT, P. M., & DODSON, P. (2004). Sauropoda. En D. B. Weishampel, P. Dodson, & H. Osmolska (Eds.), The Dinosauria *(2a, pp. 259-322). University of California Press. http://eprints.ucl.ac.uk/36391/*

VAN BUUREN, S., & GROOTHUIS-OUDSHOORN, K. (2011). mice: Multivariate Imputation by Chained Equations in R. *Journal of Statistical Software*, 45(3), 1-67. https://doi.org/10.18637/jss.v045.i03

VIDAL, D., MOCHO, P., ABERASTURI, A., SANZ, J. L., & ORTEGA, F. (2020). High browsing skeletal adaptations in *Spinophorosaurus* reveal an evolutionary innovation in sauropod dinosaurs. *Scientific Reports*, 10(1), 6638. https://doi.org/10.1038/s41598-020-63439-0

VILA, B., SELLÉS, A., MORENO-AZANZA, M., RAZZOLINI, N. L., GIL-DELGADO, A., CANUDO, J. I., & GALOBART, À. (2022). A titanosaurian sauropod with Gondwanan affinities in the latest Cretaceous of Europe. N*ature Ecology & Evolution*. https://doi.org/10.1038/s41559-021-01651-5

VOEGELE, K. K., BONNAN, M. F., SIEGLER, S., LANGEL, C. R., & LACOVARA, K. J. (2022). Constraining Morphologies of Soft Tissues in Extinct Vertebrates Using Multibody Dynamic Simulations: A Case Study on Articular Cartilage of the Sauropod Dreadnoughtus. *Frontiers in Earth Science*, 10. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/feart.2022.786247

WILEY, D. F., AMENTA, N., ALCANTARA, D. A., GHOSH, D., KIL, Y. J., DELSON, E., HARCOURT-SMITH, W., ROHLF, F. J., JOHN, K. S., HAMANN, B., JOHN, K. S., HAMANN, B., JOHN, K. S., & HAMANN, B. (2005). Evolutionary Morphing. *Proceedings of IEEE Visualization 2005*, 1-8. https://doi.org/10.1109/VIS.2005.30

WILSON, J. A. (2002). Sauropod dinosaur phylogeny: Critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136(2), 215-275. https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2002.00029.x

WILSON, J. A., & CARRANO, M. T. (1999). Titanosaurs and the origin of «wide-gauge» trackways; a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology,* 25(2), 252-267.

ZELDITCH, M. L., SWIDERSKI, D. L., & SHEETS, H. D. (2012). *Geometric Morphometrics for Biologists* (2nd ed.). Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-386903-6.00001-0

APÉNDICE A – METODOLOGÍA y RESULTADOS DE PCA SOBRE VARIABLES DE FORMA

A1. METODOLOGÍA

A1.1. DIGITALIZACIÓN 3D, MUESTREO DE LANDMARKS Y RECONSTRUCCIÓN

A1.1.1. DIGITALIZACIÓN 3D

Para cada taxón de saurópodo muestreado en este estudio se realizó una reconstrucción tridimensional mediante fotogrametría (ver figura A.1) del fémur, tibia y fíbula de aquellos ejemplares en los que se pudo estimar un estadio ontogenético de adulto o subadulto basado en estudios paleohistológicos previos o en el estado de características osteológicas relativas a las principales inserciones musculares y las caras articulares (Ikejiri, 2004; Páramo, 2020). La reconstrucción mediante fotogrametría se realizó siguiendo una combinación de solape de fotografías en torno al ejemplar (Díez Díaz *et al*., 2021; Mallison, 2011) y ejemplar en mesa rotatoria (Mallison, 2011). Las fotografías se tomaron con las cámaras Canon EOS 1100D DSLR y Canon EOS 80D DSLR con objetivos Canon 18–55 mm f3.5, Canon 50 mm f1.8 y Sigma 17–50 mm f2.8. Los objetivos con rango variable se emplearon a una distancia focal entre 35 y 50 mm puesto que son las menos afectadas por deformación de lente (ej., Collins & Gazley, 2017). Las fotografías fueron obtenidas en formato RAW sin eliminación automática de la deformación de lente, ya que fue procesada posteriormente en el software Camera Raw® v.14.5+. Las fotografías fueron procesadas en el software Agisoft Metashape® Professional v.1.8.1, resultando en reconstrucciones 3D de los ejemplares exportadas en formato OBJ y con la topología corregida mediante el software Instant Meshes (Jakob *et al*., 2015) y el software Blender® v.2.79b (Blender Online Community, 2018). En el caso del ejemplar de *Diamantinasaurus matildae*, este fue reconstruido mediante tomografía computarizada (Poropat *et al*., 2023). A partir de estos modelos 3D se generaron los montajes de extremidades posteriores en posición anatómica. Para los taxones con más de un individuo o procedentes de yacimientos con múltiples ejemplares, se reconstruyeron todos los ejemplares de cada tipo de elemento referidos a ese taxón y se procedió luego a obtener una morfología intermedia a partir de los propios métodos de morfometría geométrica (ver abajo). Este método produciría una morfología media de la extremidad, por lo que epistémicamente sería similar a denominar una Unidad Operativa Taxonómica (OTU) que aglutinase todas las características osteológicas de una especie (ver Upchurch *et al*., 2004; Wilson, 2002).

A1.1.2. MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA 3D BASADA EN LANDMARKS

Los archivos OBJ de los elementos reconstruidos fueron la base para la muestra de coordenadas landmarks y semilandmarks en el software SlicerMorph® v.5.8.1 (Rolfe *et al*., 2021), utilizando la metodología de una plantilla para proyección de las curvas de semilandmarks y superficies (Botton-Divet *et al*., 2015). Las coordenadas de landmarks y curvas fueron importadas en el entorno estadístico R v.4.4 (R Core Team, 2022) mediante los paquetes *geomorph* v.4.0.6 (Adams *et al*., 2019) y *Morpho* v.2.12 (Schlager, 2017). Los landmarks son coordenadas homólogas ligadas a estructuras anatómicas referenciables en todos los

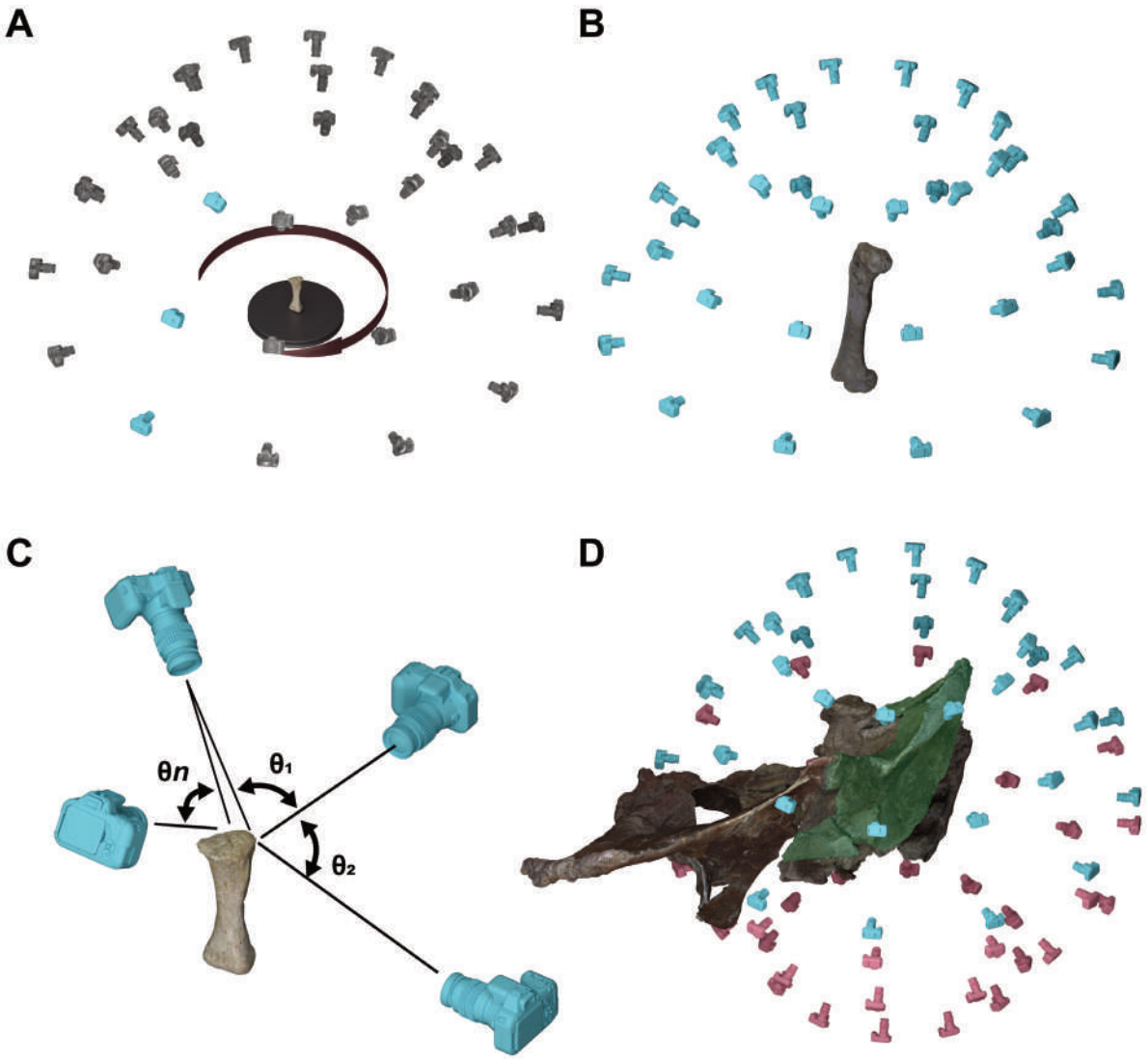


Figura A.1. Procedimiento de estereofotogrametría para reconstruir tridimensionalmente los ejemplares en gabinete. A. fotogrametría con ejemplar en base rotaria. B. fotogrametría con toma de fotografías rotando en torno al ejemplar. C. Diferencias de ángulos entre las fotografías para producir la triangulación de los píxeles. D. Ensamblado de varias secuencias de fotografías en torno al ejemplar para producir la reconstrucción 3D completa.

ejemplares de la muestra y por tanto cumplen un principio de homología (Zelditch *et al.*, 2012). No obstante, las curvas deben ser procesadas para asegurar la homología de coordenadas a lo largo de todos los ejemplares de la muestra.

Cada curva tiene definidos una serie de semilandmarks espaciados regularmente a lo largo de la longitud de esta que posteriormente se someten al procedimiento de *"sliding"* o deslizado sobre la superficie de la malla 3D del archivo OBJ para asegurar su espaciado regular en cada ejemplar (Gunz *et al.*, 2005) y por tanto pseudohomologizar todas las coordenadas de semilandmarks a lo largo de la muestra. Esto es, cada

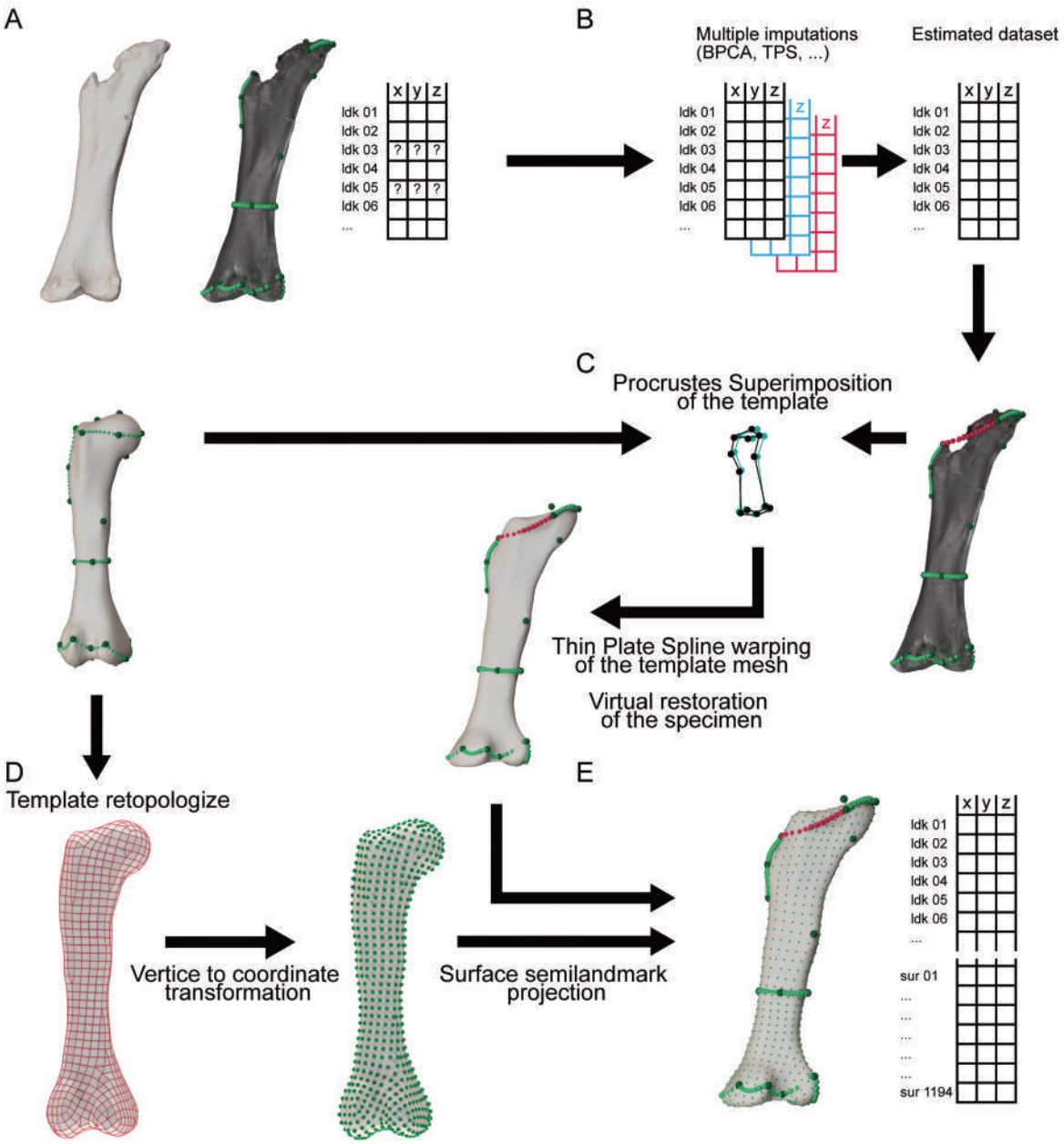


Figura A.2. Procedimiento de estimación de landmarks y semilandmarks ausentes a lo largo de estructuras no preservadas o fracturadas en ejemplar fósil. A. Las coordenadas originales. B. estimación de las coordenadas mediante métodos de imputación múltiple. C. la malla de la plantilla es deformada a esta nueva configuración completa para obtener una reconstrucción completa del modelo 3D. D. retopología de la malla plantilla al número deseado de semilandmarks de superficie para convertir los vértices en las coordenadas de semilandmarks de superficie.

semilandmark se asumiría que registra la misma estructura, como ocurre con los landmarks fijados en inserciones musculares, máximos de curvatura de una cara articular, etc. A partir de estas mismas coordenadas landmarks se obtuvo la morfología intermedia de cada tipo de elemento para los taxones de saurópodo muestreados en el caso de más de un ejemplar del mismo tipo de elemento.

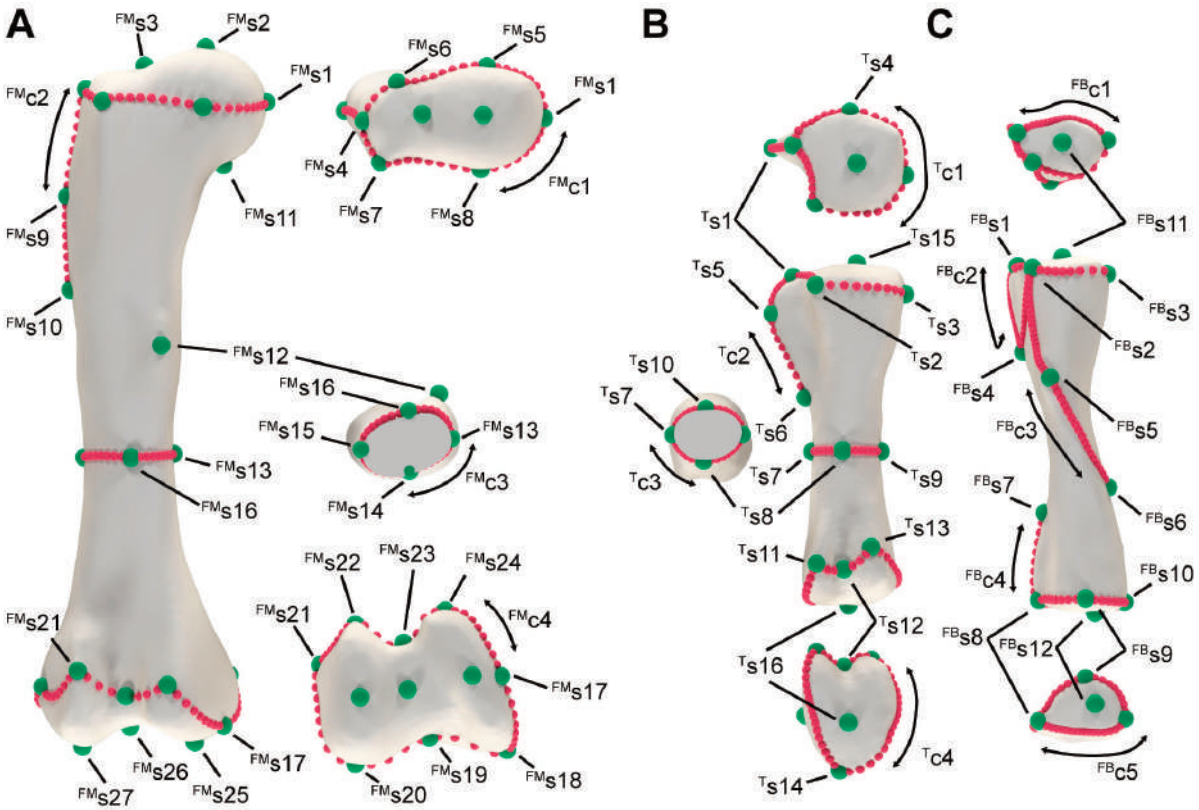


Figura A.3. Set de landmarks y curvas para estimación de landmarks, restauración virtual y cálculo de la morfología media en caso de OTUs con múltiples ejemplares del mismo tipo de elemento. A. Landmarks y curvas definidas en el fémur. B. tibia. C. fíbula.

A menudo muchos ejemplares anatómicos fósiles están incompletos debido a falta de preservación, fracturación, tafonomía o erosión (Brown *et al.*, 2012; ver también Ullmann & Lacovara, 2016). Para obtener la morfología media de cada tipo de elemento en las distintas OTUs se empleó un flujo de trabajo de Restauración Virtual de los elementos siguiendo la propuesta en el trabajo de Páramo *et al.* (2020) y resumida en la figura A.2. Las coordenadas de landmarks y curvas de semilandmarks se estiman empleando el mismo algoritmo de *"Thin Plate Spline"* (TPS; Gunz, 2005; Gunz *et al.*, 2009) empleado para el deslizado de los semilandmarks. Este algoritmo permite estimar la posición en la secuencia de las coordenadas ausentes a partir de la combinación de la correlación entre las coordenadas landmarks dentro de un mismo ejemplar y entre las coordenadas de todos los ejemplares de la muestra. Para este procedimiento preliminar se empleó un set de landmarks propuesto en estudios previos (ver Páramo, 2020; figura A.3).

En el caso de ejemplares muy incompletos como es *Oceanotitan dantasi*, cuyo fémur es fragmentario y falta la parte intermedia de la diáfisis (Mocho *et al.*, 2019), primero se emplearon métodos de imputación múltiple (Emparejamiento de media predictiva o PMM; Allison, 2000; Morris *et al.*, 2014; Royston, 2004) a partir de varias medidas lineales tomadas en los fémures de la muestra mediante el paquete mice v.3.16.0 (van Buuren & Groothuis-Oudshoorn, 2011). Una vez estimada la longitud proximodistal del ejemplar, se

Figura A.4. Reconstrucción de extremidad posterior tipo con elementos en posición anatómica. Vista anterior, medial, lateral y posterior. Se muestran los landmarks empleados para este estudio en rojo, y las curvas y respectivos semilandmarks en azul. Nótese la distancia entre los elementos proximales y distales de la extremidad, espacio que ocuparía en teoría la capa de cartílago articular sensu Voegele *et al*. (2022).

procedió al montaje virtual de los fragmentos del fémur para continuar con el proceso de muestreo de los landmarks y curvas, su importación en el entorno R y estimación de las coordenadas restantes.

Con este procedimiento preliminar se obtuvo un set completo de configuraciones de landmarks y curvas, así como mallas 3D reconstruidas para cada taxón. En el caso de taxones con múltiples ejemplares se estimó la morfología media de cada tipo de elemento, resultando en una morfología de fémur, tibia y fíbula unitaria de todos los ejemplares referidos a individuos en estado adulto o subadulto para un mismo taxón. Con estos ejemplares completos se procedió al montaje en posición anatómica de los elementos de la extremidad posterior y el muestreo de los landmarks y curvas de estudio. Hay que tener en cuenta que los dinosaurios en general, y saurópodos en particular, presentan una capa de cartílago de elevado espesor en torno a las articulaciones de los elementos apendiculares (Bonnan *et al*., 2010; Schwarz *et al*., 2007). Para este estudio se asumió la estimación más reciente de un 2% añadido al volumen de los elementos (Voegele *et al*., 2022) con un 4% adicional de la altura proximodistal total entre elementos de la extremidad. Una vez los elementos fueron montados en posición anatómica, se procedió a muestrear el set final de landmarks y curvas de estudio (figuras A.4–5).

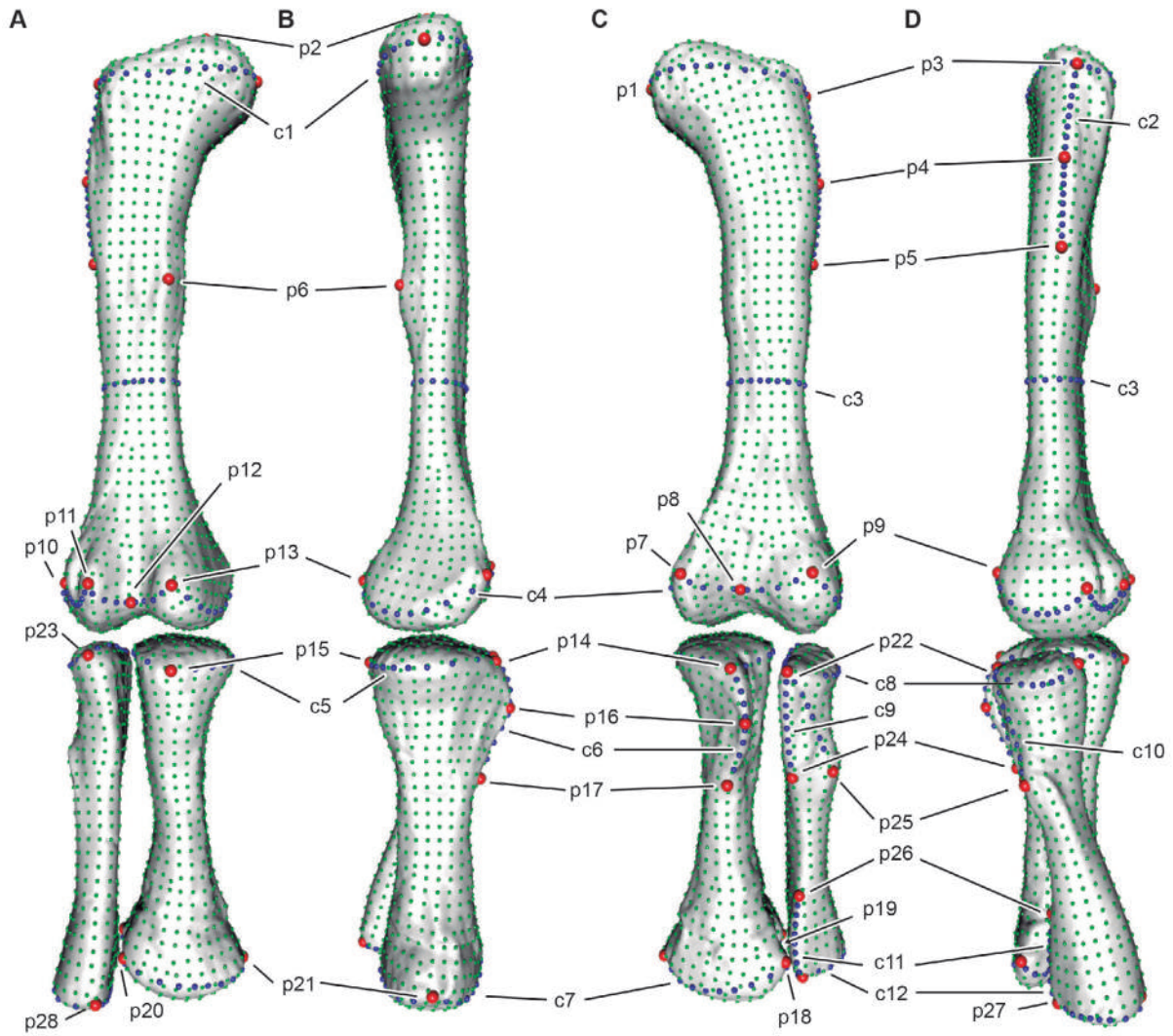


Figura A.5. Muestra de landmarks, curvas y superficies empleadas en este estudio. A. vista posterior. B. vista medial. C. vista anterior. D. vista lateral.

Para el despliegue de semilandmarks de superficie se procedió con la metodología propuesta por Botton-Divet *et al.* (2015) modificada por Páramo *et al.* (2020). Se realizó una retopología de la extremidad posterior teórica empleada como plantilla hasta el número deseado de vértices equivalente al número deseado de semilandmarks representativos de la superficie (ver figura A.2). La conversión de los vértices de esta malla simplificada en coordenadas de semilandmarks de superficie se llevó a cabo en R. Después se empleó el método de Botton-Divet *et al.* (2015) para proyectar los landmarks de la plantilla en el resto de los ejemplares mediante deslizado de semilandmarks en la superficie de las mallas 3D de las extremidades posteriores de los taxones para asegurar la homología a lo largo de la muestra.

Una vez obtenidas las muestras de landmarks, curvas y superficie, se realizó un análisis generalizado Procrustes para eliminar de la muestra los efectos de las diferencias de tamaño entre las OTUs, así como

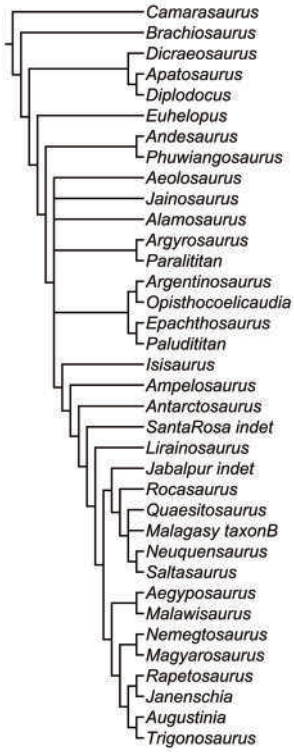


Figura A.6. Hipótesis filogenética de Csiki *et al.* (2010).

defectos de posición y rotación de los modelos 3D que interfieran en los análisis (Zelditch *et al.*, 2012). Las coordenadas Procrustes permiten que la comparativa entre los ejemplares de estudio sea solo relativa a la variación en la morfología entre las distintas OTUs. Para resumir y visualizar las variaciones morfológicas se realizó un análisis de componentes principales (PCA) sobre estas coordenadas Procrustes, obteniendo lo que se conoce como variables de forma (los componentes principales).

A1.1.3. HIPÓTESIS FILOGENÉTICA PARA TITANOSAURIA

Hasta la fecha no existe una hipótesis filogenética estable para los saurópodos titanosaurios (Díez Díaz *et al.*, 2025; Gorscak *et al.*, 2022; Mannion *et al.*, 2019; Mocho *et al.*, 2024; Navarro *et al.*, 2022; Sallam *et al.*, 2018) ni una única hipótesis que agrupe a todos los taxones muestreados (Páramo *et al.*, 2025). Por ello se decidió estimar una filogenia de consenso utilizando la metodología de superárbol filogenético mediante representación parsimoniosa de matrices (MRP; Bininda-Emonds, 2004) a partir de algunas de las hipótesis filogenéticas más recientes (Csiki *et al.*, 2010; Mocho *et al.*, 2024; Navarro *et al.*, 2022; ver figura B6–9). Se decidió omitir la hipótesis filogenética más reciente para *Magyarosaurus* spp. debido a la posición conflictiva de algunos taxones de Lirainosauridae, al igual que algunos taxones de titanosaurios no Lirainosauridae de ramificación profunda, y se optó por emplear la hipótesis filogenética en la que se basa anteriormente propuesta por Navarro *et al.* (2022). Las topologías originales de Csiki *et al.* (2010), hipótesis tras exclusión de taxones de Mocho *et al.* (2024) y la hipótesis de Navarro *et al.* (2022) se convirtieron en matrices con el método MRP mediante el paquete *phangorn* v.2.11.1 (Schliep *et al.*, 2017).

Después se utilizaron estas matrices para obtener un superárbol (figura B9) y se podaron las ramas a las OTUs empleadas en este estudio. Por último, se calculó la longitud de las ramas del árbol basado en la estimación de la edad de cada nodo por el método de presencia más antigua–más moderna (Bapst, 2014) mediante el paquete *paleotree* v.3.4.5 (Bapst, 2012). La hipótesis filogenética resultante puede observarse en la figura 3 del manuscrito.

A1.1.4. APROXIMACIONES AL TAMAÑO CORPORAL

El tamaño de la extremidad posterior de los dinosaurios saurópodos ofrece una buena aproximación al tamaño del organismo, ya que existe una buena correlación entre las proporciones de los elementos y la masa corporal (Benson *et al.*, 2014, 2018; Mazzetta *et al.*, 2004). Este fue aproximado a partir del centroide de la configuración de landmarks y semilandmarks, que es una suma de las distancias cuadráticas entre los mismos (Bookstein, 1991; Zelditch *et al.*, 2012). Este aglutina información en el tamaño tanto del elemento proximal (fémur) como de los distales (par tibia-fíbula). No obstante, el uso del centroide puede

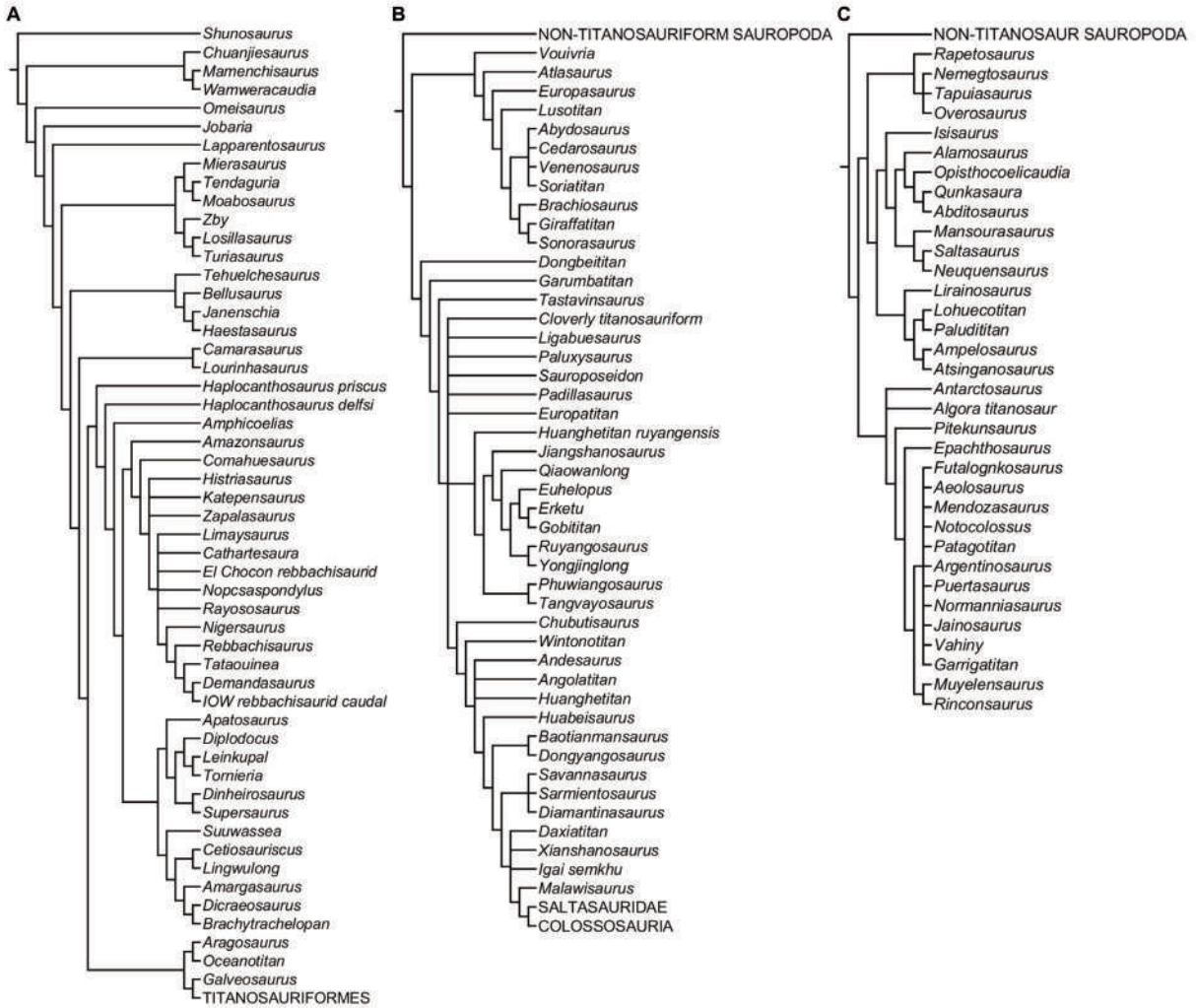


Figura A.7. Hipótesis filogenética de Mocho *et al*. (2024) basada en la matriz excluyendo taxonesindicados. A. saurópodos no titanosauriformes, B. titanosauriformes no saltasauridos, no colososaurios. C. titanosaurios.

ser problemático debido a que es independiente de la forma (ecuación del tamaño de centroide y procedimiento de análisis generalizado Procrustes, Zelditch *et al*., 2012) y que puede depender del número de landmarks (y semilandmarks) entre ejemplares (ver también Zelditch *et al*., 2012). Como la configuración empleada en este estudio es similar entre todos los taxones muestreados, no hay problemática de variaciones en función del número de landmarks. Pero puede complicar las comparaciones con otros estudios futuros que utilicen otras configuraciones y, por ende, número de landmarks y semilandmarks. Por ello también se empleó la longitud proximodistal del fémur como aproximación al tamaño (ej., Bonnan, 2007), y la estimación de la masa corporal. Para la estimación de la masa corporal, el método más correcto emplea ecuaciones alométricas cuadráticas basada en la combinación de datos de la extremidad anterior y posterior dado que se trata de organismos cuadrúpedos (Campione & Evans, 2020). Aunque la metodología más precisa empleada actualmente es a partir de modelos volumétricos totales utilizando la

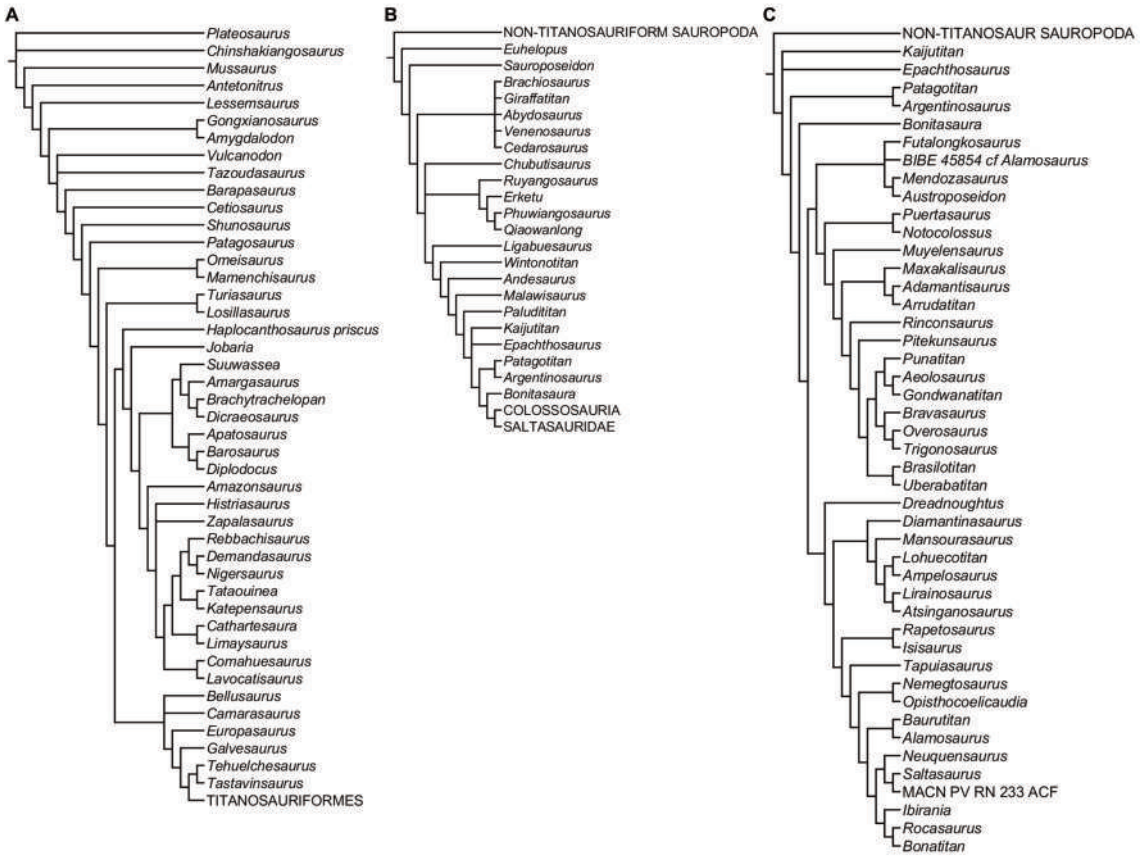


Figura A.8. Hipótesis filogenética de Navarro *et al.* (2022). A. saurópodos no titanosauriformes, B. titanosauriformes no saltasauridos, no colososaurios, C. titanosaurios.

reconstrucción tridimensional de todo el esqueleto (Bates *et al.*, 2016), el uso de ecuaciones alométricas es una buena aproximación. Además, por desgracia no se ha preservado el esqueleto completo de todos los taxones muestreados en este estudio. Por ello, se estimó la masa corporal a partir de ecuaciones alométricas utilizando medidas lineales del húmero y fémur de los ejemplares de estudio siguiendo la propuesta de Campione y Evans (2012, 2020) mediante el paquete *MASSTIMATE* v.2.0 (Campione, 2015).

A1.1.5. ESTIMACIÓN DE CARACTERES ANCESTRALES Y TEST DE SEÑAL FILOGENÉTICA

Para saber si existen tendencias filéticas observables en las variaciones en las características osteológicas identificadas por medio de los análisis, o las aproximaciones al tamaño corporal, se estimó la lambda de Pagel (λ; Pagel, 1999a). La λ de Pagel se estimó mediante el paquete *phytools* v.2.0-3 (Revell, 2012) bajo un modelo sencillo de evolución dinámica Browniana, calculando si es significativa para un valor de alfa de 0.05. Los resultados de estas estimaciones pueden encontrarse en el Anexo C. Para observar los cambios evolutivos estimaron los caracteres ancestrales (ACE; Pagel, 1999b) utilizando la hipótesis filogenética del superárbol podado a las OTUs de estudio mediante un modelo de máxima similitud y evolución por

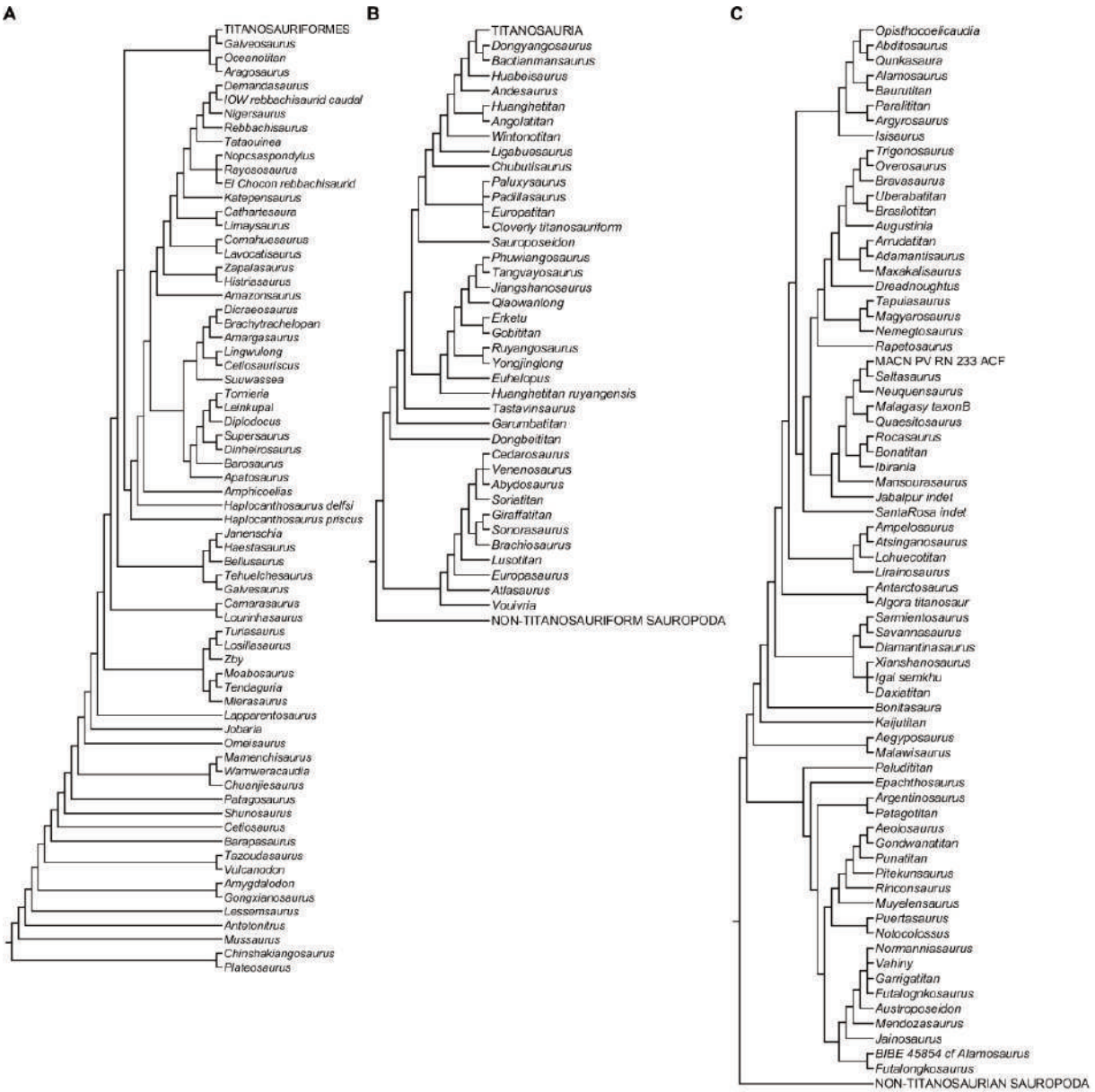


Figura A.9. Superárbol resultante.A. saurópodos no titanosauriformes, B. titanosauriformes no titanosaurios, C. Titanosauria.

dinámica Browniana sencilla (Pagel, 1999b; Pagel *et al.*, 2004; Schluter *et al.*, 1997) similar al empleado para el cálculo de la λ de Pagel.

Esta estimación permite visualizar los cambios temporales que ha experimentado un carácter cuantitativo, sea una variable de forma o el tamaño (con las diversas aproximaciones empleadas en este estudio; ver figura 6 en manuscrito principal). Además, también permite comprobar la hipótesis de tendencias significativas a lo largo de la filogenia. No obstante, la muestra es pequeña como para realizar un modelo

de alometría filogenética o tests más avanzados. En su lugar empleamos el método de Butler y Goswami(2008) que consiste en un test de X^2 de bondad de ajuste entre los cambios experimentados a lo largo de los nodos de la hipótesis filogenética para saber si hay un cambio a misma frecuencia (50-50%) o la frecuencia difiere positiva o negativamente de manera estadísticamente significativa para un valor alfa de 0.05. Se evaluaron las diferencias en el logaritmo del tamaño del centroide, el logaritmo de la longitud proximodistal del fémur, el logaritmo de la masa corporal estimada, y las variables de forma (PCs del análisis sobre las coordenadas Procrustes de landmarks y curvas solamente) entre los nodos internos de Titanosauriformes, Somphospondyli, Titanosauria y Lithostrotia en nuestra hipótesis filogenética. La suma de cambios, media, mediana y los cambios positivos y negativos se pueden encontrar en el Anexo C junto al test de bondad de ajuste.

A2. RESULTADOS DE ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

A2.1. PCA SOBRE COORDENADAS PROCRUSTES DE LANDMARKS Y CURVAS

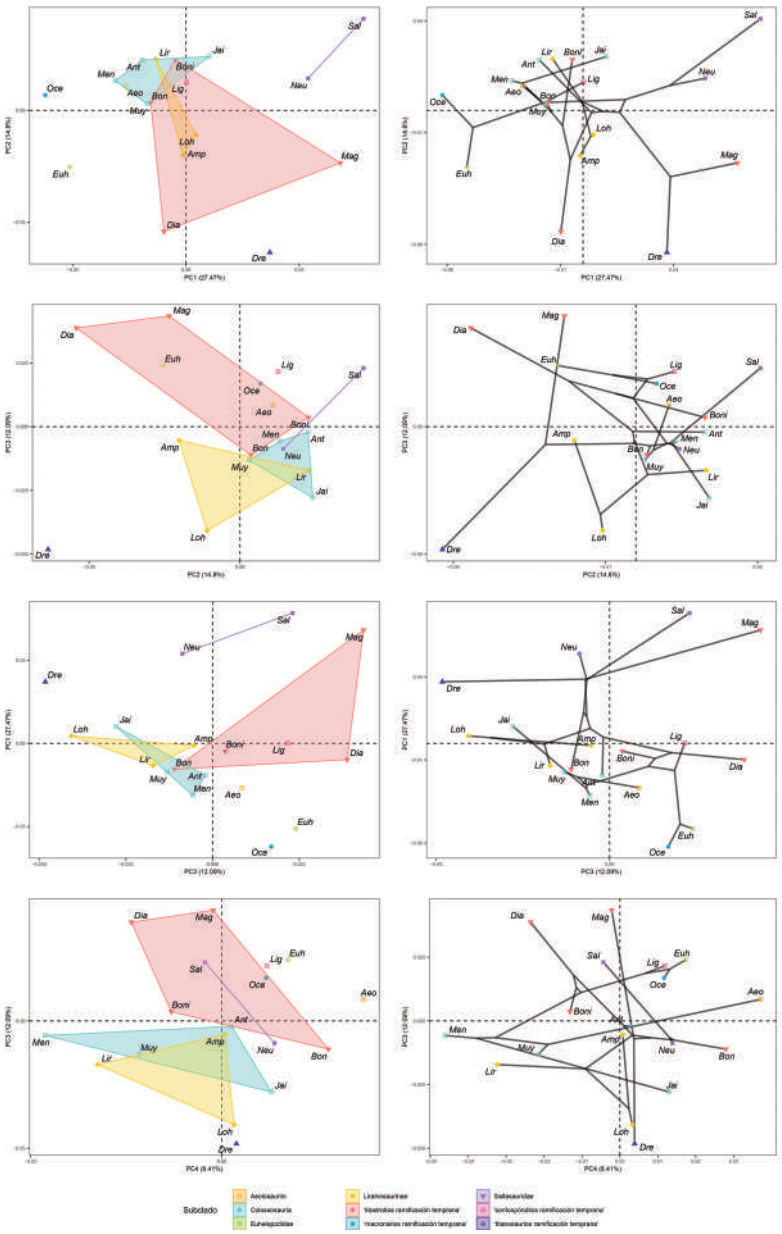


Figura A.10. PCA sobre las coordenadas Procrustes de landmarks y curvas de la muestra de estudio. Derecha los gráficos de morfoespaciosbicomponentes de PC1-PC4, izquierda filomorfoespacios con hipótesis filogenética sobreimpuesta.Aeo – *Aeolosaurus*, Amp – *Ampelosaurus*, Ant – *Antarctosaurus,* Bon – *Bonatitan*, Boni – *Bonitasaura*, Dia – *Diamantinasaurus*, Dre – *Dreadnoughtus*, Euh – *Eubelopus*, Jai – *Jainosaurus*, Lig – *Ligabuesaurus*, Lir – *Lirainosaurus*, Loh – *Lohuecotitan*, Mag – *Magyarosaurus*, Men – *Mendozasaurus*, Muy – *Muyelensaurus,* Neu – *Neuquensaurus*, Sal – *Saltasaurus*.

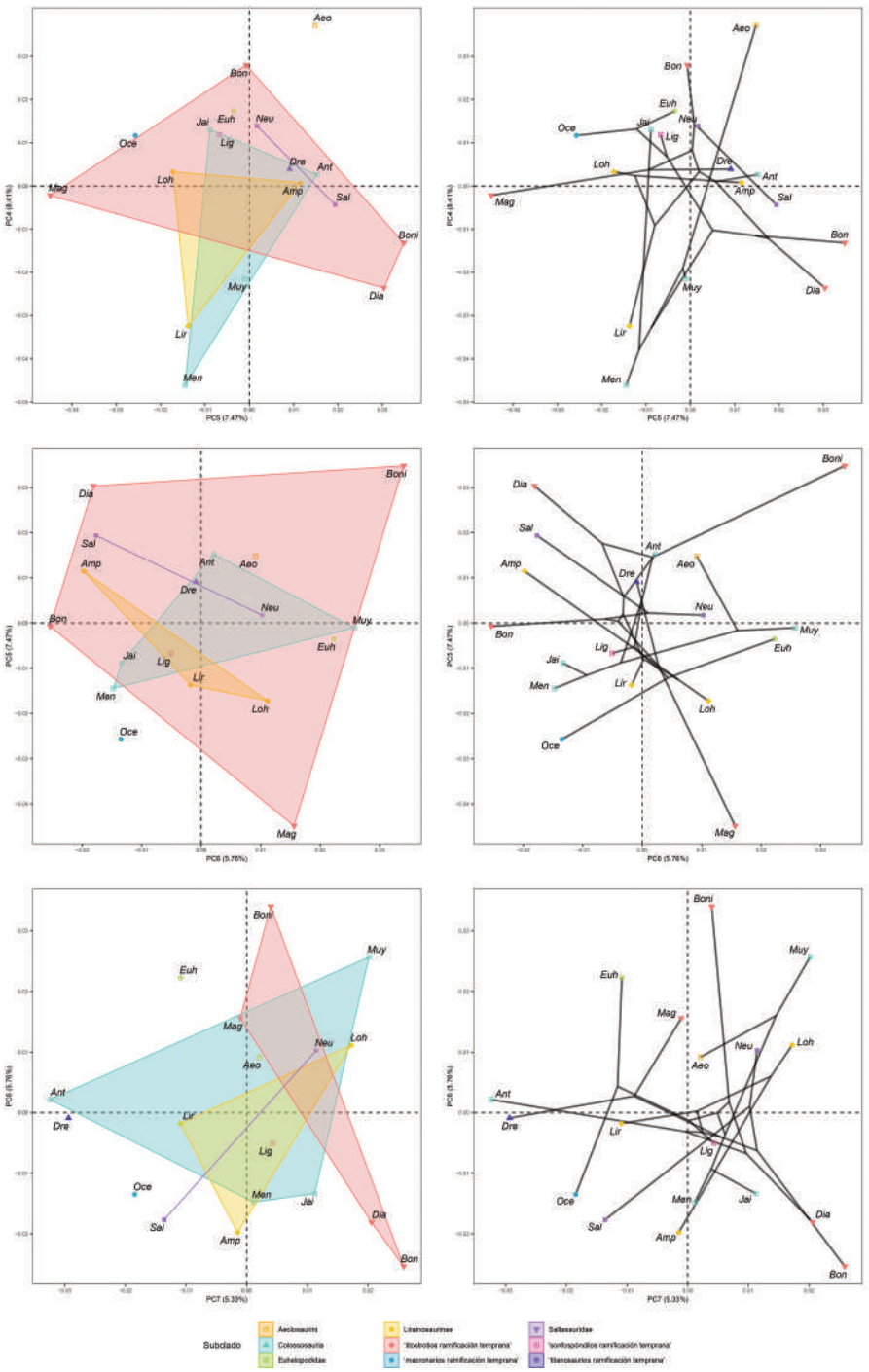


Figura A.11. PCA sobre las coordenadas Procrustes de landmarks y curvas de la muestra de estudio. Derecha los gráficos de morfoespaciosbicomponentes de PC5-PC7, izquierda filomorfoespacios con hipótesis filogenética sobreimpuesta.Aeo – *Aeolosaurus*, Amp – *Ampelosaurus*, Ant – *Antarctosaurus*, Bon – *Bonatitan,* Boni – *Bonitasaura*, Dia – *Diamantinasaurus*, Dre – *Dreadnoughtus*, Euh – *Euhelopus*, Jai – *Jainosaurus*, Lig – *Ligabuesaurus*, Lir – *Lirainosaurus*, Loh – *Lohuecotitan*, Mag – *Magyarosaurus*, Men – *Mendozasaurus*, Muy – *Muyelensaurus*, Neu – *Neuquensaurus*, Sal – *Saltasaurus*.

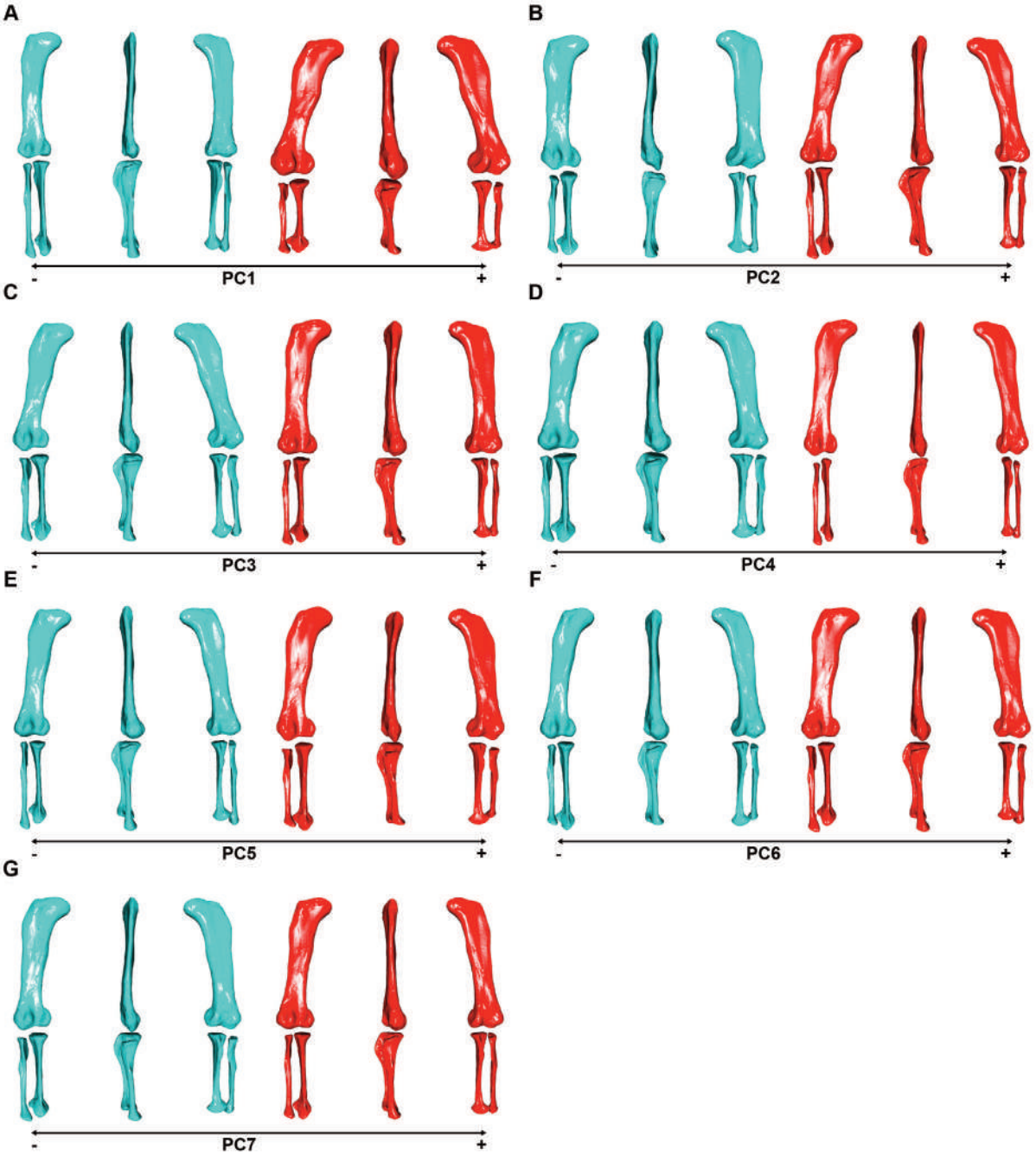


Figura A.12. Variación morfológica resumida por el PCA sobre las coordenadas Procrustes de landmarks y curvas de la muestra de estudio. A. PC1 en vistas posterior, lateral y anterior respectivamente. B. PC2 en vistas posterior, lateral y anterior respectivamente. C. PC3 en vistas posterior, lateral y anterior respectivamente. D. PC4 en vistas posterior, lateral y anterior respectivamente. E. PC5en vistas posterior, lateral y anterior respectivamente. F. PC6 en vistas posterior, lateral y anterior respectivamente. G. PC7en vistas posterior, lateral y anterior respectivamente.

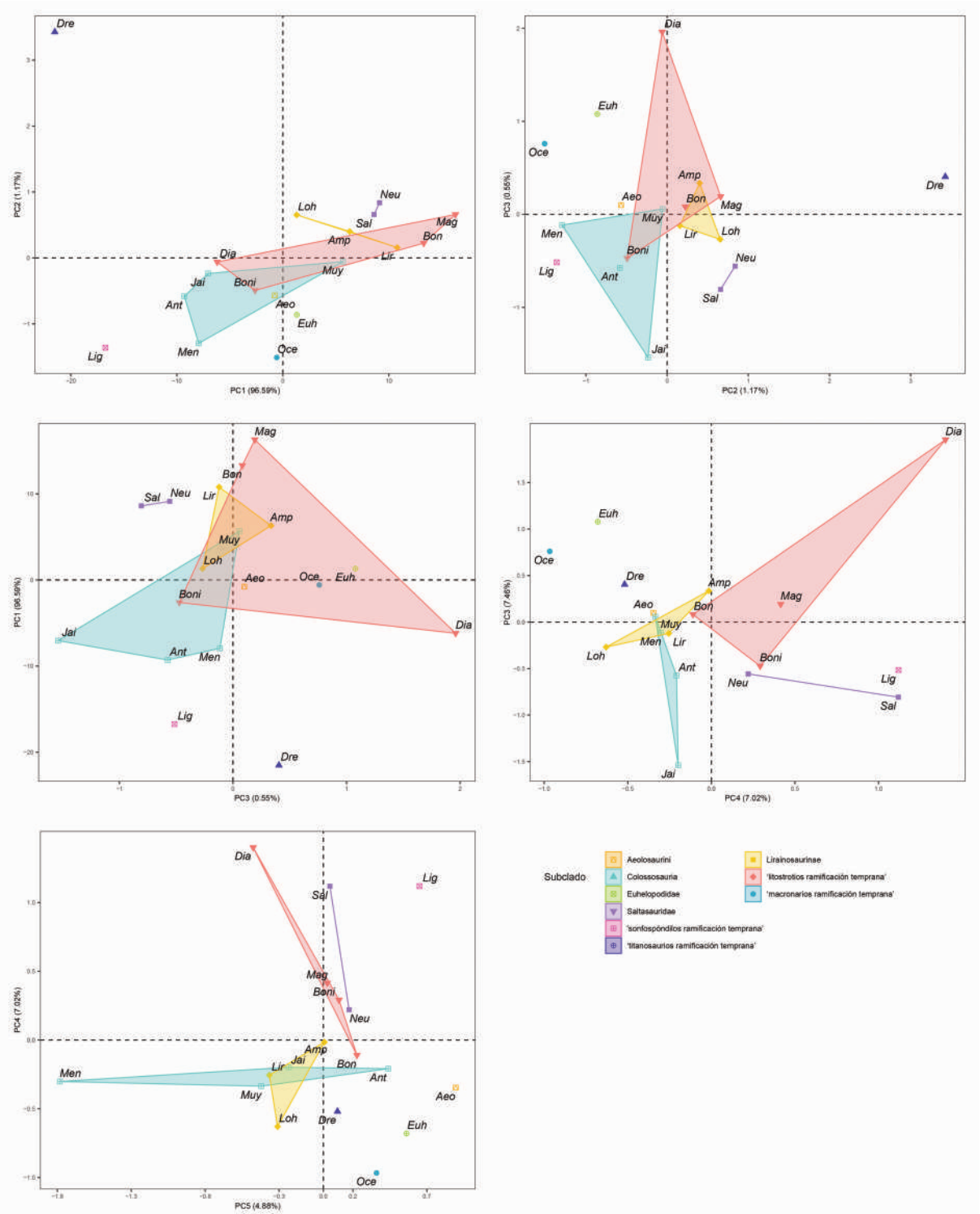


Figura A.13. PCA sobre las coordenadas Procrustes de landmarks, curvas y semilandmarks de superficie. Variables de PC1-PC5.

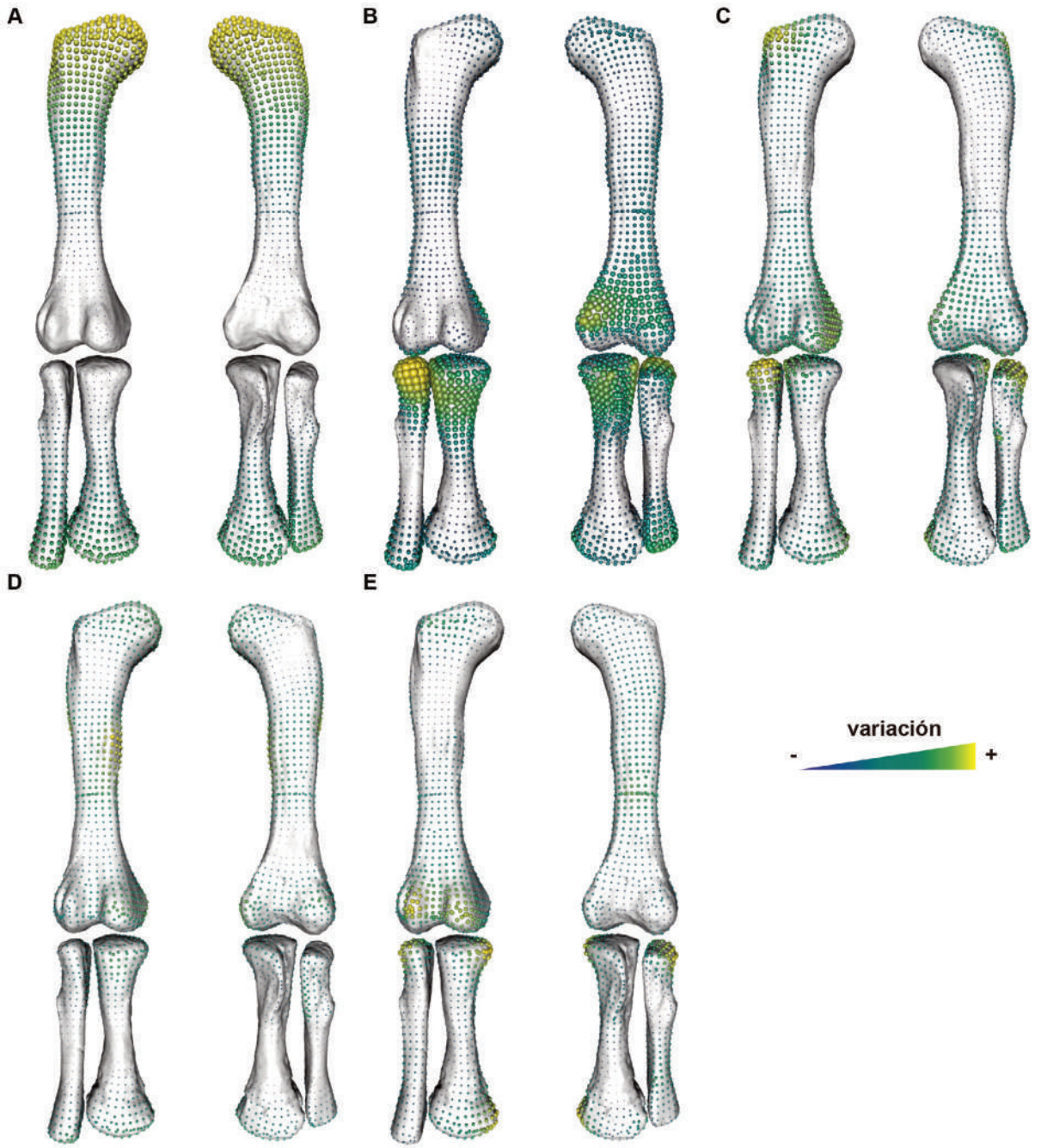


Figura A.14. Rango de variación en cada eje de PCA sobre coordenadas Procrustes incluyendo semilandmarks de superficie.Escala semicualitativa a partir de las distancias euclídeas entre coordenadas en valores máximos y mínimos de cada PC. A. Variación a lo largo de PC1. B. Variación a lo largo de PC2. C. Variación a lo largo de PC3. D. Variación a lo largo de PC4. E. Variación a lo largo de PC5.

APÉNDICE B – RESULTADOS DE LOS TESTS

En este anexo se aportan los resultados de los test de señal filogenética, estimación de caracteres ancestrales y cambios experimentados en los respectivos nodos de la filogenia.

Variable	lambda	p-valor
log-tamaño centroide	0,020	0,915
log-longitud femoral	0,015	0,935
log-masa corporal	0,000	1,000
PC1	0,862	<0,001*
PC2	1,000	0,556
PC3	0,307	0,076
PC4	0,167	0,256
PC5	0,795	0,001*
PC6	0,713	0,084
PC7	0,493	0,005*

Tabla B1. Test de señal filogenética. *Estadísticamente significativo para p<0.05

Variables	Subclado	Media	Suma	Sesgo	Mediana	nodos internos + taxones terminales	Cambios positivos	Cambios negativos	Chi^2	p-valor
log-tamaño de centroide	Titanosauriformes	-0,097	-3,302	-0,334	-0,084	34	14	20	1,059	0,303
	Somphospondyli	-0,114	-3,637	-0,269	-0,113	32	13	19	1,125	0,289
	Titanosauria	-0,357	-10,704	-0,208	-0,372	30	3	27	19,2	<0.001*
	Lithostrotia	-0,269	-7,538	-0,197	-0,266	28	6	22	9,143	0.002*
log-longitud femoral	Titanosauriformes	-0,101	-3,444	0,096	-0,12	34	11	22	3,667	0,056
	Somphospondyli	-0,111	-3,537	0,154	-0,125	32	10	22	4,5	0.034*
	Titanosauria	-0,366	-10,981	0,221	-0,389	30	3	27	19,2	<0.001*
	Lithostrotia	-0,218	-6,114	0,244	-0,239	28	7	21	7	0.008*
log-masa corporal estimada	Titanosauriformes	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Somphospondyli	-	-	-	-	32	5	29	16,941	<0.001*
	Titanosauria	-1,025	-6,151	0,514	-1,192	6	0	6	6	0.014*
	Lithostrotia	-0,769C	-1,539	0	-0,769	2	0	2	2	0,157

Tabla B2. Test de Godall de bondad de ajuste en los cambios evolutivos entre nodos del árbol evolutivo.

PC1º	Titanosauriformes	0,059	2,013	0,587	0,056	34	33	1	30,118	<0.001*
	Somphospondyli	0,051	1,628	0,864	0,046	32	31	1	28,125	<0.001*
	Titanosauria	0,021	0,63	1,011	0,016	30	23	7	8,533	0.003*
	Lithostrotia	0,019	0,542	0,933	0,013	28	19	8	4,481	0.034*
PC2	Titanosauriformes	-0,006	-0,197	-0,939	-0,001	34	14	19	0,758	0,384
	Somphospondyli	0,007	0,218	-0,931	0,012	32	23	9	6,125	0.013*
	Titanosauria	-0,004	-0,125	-0,984	0	30	14	14	0	1
	Lithostrotia	0	0,007	-0,93	0,005	28	16	9	1,96	0,162
PC3	Titanosauriformes	-0,018	-0,618	-0,077	-0,023	34	8	25	8,758	0.003*
	Somphospondyli	-0,022	-0,717	0,037	-0,026	32	5	27	15,125	<0.001*
	Titanosauria	-0,022	-0,671	0,182	-0,025	30	4	26	16,133	<0.001*
	Lithostrotia	-0,016	-0,456	0,327	-0,018	28	5	23	11,571	0.001*
PC4	Titanosauriformes	-0,014	-0,471	-0,457	-0,009	34	8	24	8	0.005*
	Somphospondyli	-0,016	-0,511	-0,343	-0,012	32	5	25	13,333	<0.001*
	Titanosauria	-0,011	-0,32	-0,271	-0,006	30	8	22	6,533	0.011*
	Lithostrotia	0,006	0,168	-0,24	0,011	28	18	10	2,286	0,131
PC5º	Titanosauriformes	0,023	0,79	-0,125	0,023	34	32	2	26,471	<0.001*
	Somphospondyli	0,013	0,406	-0,204	0,012	32	27	4	17,065	<0.001*
	Titanosauria	0,006	0,185	-0,274	0,006	30	19	11	2,133	0,144
	Lithostrotia	-0,004	-0,117	-0,271	-0,005	28	10	18	2,286	0,131
PC6	Titanosauriformes	0,011	0,369	0,481	0,01	34	27	7	11,765	0.001*
	Somphospondyli	-0,004	-0,134	0,447	-0,005	32	9	23	6,125	0.013*
	Titanosauria	0,001	0,021	0,508	0	30	14	14	0	1
	Lithostrotia	0	-0,012	0,462	-0,002	28	12	15	0,333	0,564
PC7º	Titanosauriformes	0,02	0,666	-0,737	0,021	34	31	3	23,059	<0.001*
	Somphospondyli	0,015	0,471	-0,943	0,016	32	29	3	21,125	<0.001*
	Titanosauria	0,003	0,103	-1,038	0,005	30	22	8	6,533	0.011*
	Lithostrotia	-0,001	-0,034	-0,961	0	28	14	14	0	1

Par	Ancestro	Descendiente	log-tamaño centroide	log-longitud femoral	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
1	19	20	0,01	0,003	0,012	-0,013	0,003	0,001	0,012	0,015	0,006
2	19	15	-0,002	0	-0,002	0,002	0	0	-0,002	-0,002	-0,001
3	19	21	0,241	0,246	0,044	-0,001	0,001	-0,005	0,019	0,01	0,018
4	19	1	-0,083	-0,103	0,009	-0,03	0,007	0,005	0,02	0,033	0,007

Tabla B3. Comparación por pares de los cambios evolutivos producidos entre los nodos internos del árbol evolutivo entre Titanosauriformes.

5	19	22	0,126	0,071	0,046	-0,006	-0,006	-0,022	0,029	0,011	0,022
6	19	10	0,427	0,47	0,061	0,008	0,004	0	0,017	0,006	0,022
7	19	23	0,089	0,102	0,035	0,005	-0,024	-0,045	0,015	0,007	0,024
8	19	26	0,08	-0,026	0,051	-0,012	-0,004	-0,023	0,038	0,013	0,024
9	19	24	-0,142	-0,123	0,04	0,001	-0,027	-0,031	0,022	0,027	0,032
10	19	25	0,151	0,167	0,033	0,007	-0,024	-0,05	0,012	0,002	0,021
11	19	27	0,043	-0,163	0,055	-0,027	0,001	-0,024	0,042	0,004	0,027
12	19	16	0,053	0,101	0,056	0,018	-0,014	-0,025	0,059	0,045	0,021
13	19	2	-0,001	-0,011	0,034	0,006	-0,009	0,025	0,039	0,02	0,02
14	19	13	-0,265	-0,24	0,043	-0,002	-0,03	-0,033	0,023	0,037	0,038
15	19	12	0,212	0,232	0,029	0,008	-0,023	-0,058	0,009	-0,004	0,019
16	19	3	0,183	0,171	0,071	0,019	-0,045	0,001	0,015	-0,002	0,029
17	19	28	-0,14	-0,174	0,064	-0,006	-0,019	-0,011	0,03	0,008	0,017
18	19	14	0,154	-0,29	0,051	-0,059	0,021	-0,035	0,054	-0,007	0,038
19	19	29	-0,233	-0,242	0,069	-0,005	-0,023	-0,009	0,026	0,008	0,02
20	19	5	0,253	0,267	0,041	0,018	-0,019	-0,009	0,039	0,013	-0,015
21	19	30	-0,29	-0,279	0,06	-0,001	-0,036	-0,021	0,016	0,011	0,019
22	19	32	-0,315	-0,301	0,076	-0,006	-0,024	-0,004	0,024	0,007	0,023
23	19	31	-0,122	-0,118	0,064	-0,017	-0,052	-0,009	0,011	0,017	0,031
24	19	6	-0,505	-0,47	0,047	0,018	-0,034	-0,044	0,01	0,009	0,007
25	19	33	-0,183	-0,121	0,099	-0,035	-0,024	-0,008	0,014	0,014	0,009
26	19	34	-0,424	-0,399	0,079	0	-0,025	0,002	0,025	0,005	0,029
27	19	4	-0,278	-0,249	0,059	-0,025	-0,023	-0,011	0,035	-0,009	0,016
28	19	11	-0,084	-0,085	0,065	-0,016	-0,058	-0,009	0,007	0,022	0,035
29	19	9	-0,89	-0,797	0,128	-0,028	0,026	-0,014	-0,021	0,027	0,016
30	19	17	0,52	0,605	0,097	-0,068	-0,066	-0,008	0,033	0,01	-0,012
31	19	35	-0,374	0,099	0,006	-0,024	-0,066	0,001	0,026	0,012	0,028
32	19	18	-0,65	-0,644	0,045	-0,001	-0,028	0,016	0,023	-0,014	0,043
33	19	8	-0,396	-0,315	0,139	0,036	0,006	-0,016	0,043	-0,007	0,004
34	19	x7	-0,42	-0,355	0,114	0,009	-0,026	0,002	0,026	0,021	0,029

Par	Ancestro	Descendiente	log-tamaño centroide	log-longitud femoral	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
1	20	21	0,231	0,244	0,032	0,012	-0,002	-0,006	0,007	-0,006	0,012
2	20	1	-0,093	-0,106	-0,003	-0,018	0,004	0,004	0,009	0,018	0,001
3	20	22	0,115	0,068	0,035	0,007	-0,009	-0,023	0,017	-0,004	0,016
4	20	10	0,417	0,467	0,049	0,02	0,001	-0,001	0,005	-0,009	0,016
5	20	23	0,078	0,1	0,024	0,018	-0,027	-0,046	0,003	-0,008	0,018
6	20	26	0,07	-0,029	0,04	0,001	-0,007	-0,025	0,027	-0,003	0,018
7	20	24	-0,152	-0,126	0,028	0,013	-0,03	-0,032	0,01	0,012	0,026
8	20	25	0,141	0,165	0,022	0,02	-0,027	-0,051	0,001	-0,014	0,015
9	20	27	0,033	-0,165	0,043	-0,014	-0,002	-0,025	0,03	-0,011	0,021
10	20	16	0,043	0,098	0,044	0,03	-0,017	-0,026	0,047	0,03	0,016
11	20	2	-0,011	-0,014	0,022	0,019	-0,012	0,024	0,027	0,005	0,014
12	20	13	-0,275	-0,243	0,031	0,011	-0,033	-0,035	0,011	0,021	0,032
13	20	12	0,202	0,229	0,017	0,021	-0,026	-0,059	-0,002	-0,019	0,013
14	20	3	0,173	0,168	0,059	0,032	-0,048	0	0,003	-0,018	0,023
15	20	28	-0,15	-0,177	0,052	0,007	-0,022	-0,012	0,018	-0,007	0,011
16	20	14	0,143	-0,293	0,039	-0,047	0,018	-0,037	0,043	-0,022	0,032
17	20	29	-0,244	-0,244	0,058	0,007	-0,026	-0,01	0,014	-0,008	0,014
18	20	5	0,243	0,264	0,029	0,03	-0,022	-0,011	0,027	-0,002	-0,021
19	20	30	-0,3	-0,282	0,048	0,012	-0,039	-0,022	0,004	-0,004	0,013
20	20	32	-0,325	-0,304	0,065	0,007	-0,027	-0,005	0,013	-0,008	0,017
21	20	31	-0,132	-0,121	0,052	-0,004	-0,055	-0,011	0	0,002	0,025
22	20	6	-0,516	-0,473	0,035	0,031	-0,037	-0,046	-0,002	-0,006	0,001
23	20	33	-0,193	-0,124	0,087	-0,022	-0,027	-0,009	0,003	-0,002	0,003
24	20	34	-0,435	-0,402	0,067	0,012	-0,028	0,001	0,013	-0,011	0,023
25	20	4	-0,289	-0,252	0,047	-0,013	-0,026	-0,012	0,024	-0,024	0,01
26	20	11	-0,094	-0,088	0,053	-0,003	-0,061	-0,01	-0,005	0,007	0,029
27	20	9	-0,9	-0,799	0,117	-0,016	0,023	-0,015	-0,033	0,011	0,011
28	20	17	0,51	0,602	0,086	-0,056	-0,069	-0,009	0,021	-0,005	-0,018
29	20	35	-0,431	-0,377	0,087	0,019	-0,027	0	0,014	-0,003	0,022
30	20	18	-0,66	-0,647	0,033	0,011	-0,031	0,015	0,011	-0,03	0,037
31	20	8	-0,406	-0,318	0,127	0,049	0,003	-0,018	0,032	-0,022	-0,002
32	20	7	-0,43	-0,358	0,103	0,022	-0,029	0,001	0,014	0,006	0,023

Tablea B4. Comparación por pares de los cambios evolutivos producidos entre los nodos internos del árbol evolutivo entre Somphospondyli.

Par	Ancestro	Descendiente	log-masa corporal estimada
1	18	19	-0,326
2	18	1	-0,51
3	18	20	-0,598
4	18	10	0,73
5	18	21	-0,8
6	18	24	-1,942
7	18	22	-1,734
8	18	23	-1,845
9	18	25	-2,284
10	18	15	-1,18
11	18	2	-1,727
12	18	13	-1,006
13	18	12	-1,308
14	18	3	-0,487
15	18	26	-1,696
16	18	14	-0,143
17	18	27	-0,784
18	18	5	-1,042
19	18	28	-0,857
20	18	30	-0,487
21	18	29	-0,591
22	18	6	-0,467
23	18	31	0,274
24	18	32	NA
25	18	4	-0,388
26	18	11	-1,983
27	18	9	1,465
28	18	16	-2,566
29	18	33	NA
30	18	17	-0,919
31	18	8	-3,015
32	18	7	-1,503

Tabla B5. Comparación por pares de los cambios evolutivos producidos entre los nodos internos del árbol evolutivo entre Somphospondyli solo para la estimación de la masa corporal estimada.

Par	Ancestro	Descendiente	log-tamaño centroide	log-longitud femoral	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
1	21	22	-0,116	-0,176	0,002	-0,005	-0,008	-0,017	0,01	0,001	0,005
2	21	10	0,186	0,224	0,017	0,009	0,003	0,005	-0,001	-0,004	0,004
3	21	23	-0,152	-0,144	-0,009	0,006	-0,025	-0,04	-0,004	-0,002	0,006
4	21	26	-0,161	-0,272	0,007	-0,011	-0,006	-0,018	0,02	0,003	0,007
5	21	24	-0,383	-0,37	-0,004	0,002	-0,028	-0,026	0,004	0,017	0,014
6	21	25	-0,09	-0,079	-0,011	0,008	-0,025	-0,045	-0,006	-0,008	0,004
7	21	27	-0,198	-0,409	0,011	-0,026	-0,001	-0,019	0,023	-0,005	0,009
8	21	16	-0,188	-0,146	0,012	0,019	-0,015	-0,02	0,04	0,035	0,004
9	21	2	-0,242	-0,257	-0,01	0,007	-0,01	0,03	0,02	0,01	0,002
10	21	13	-0,506	-0,486	-0,001	-0,001	-0,032	-0,028	0,004	0,027	0,02
11	21	12	-0,029	-0,014	-0,015	0,009	-0,024	-0,053	-0,009	-0,013	0,001
12	21	3	-0,058	-0,076	0,027	0,02	-0,047	0,006	-0,004	-0,012	0,011
13	21	28	-0,381	-0,42	0,02	-0,005	-0,021	-0,006	0,011	-0,002	-0,001
14	21	14	-0,088	-0,536	0,007	-0,058	0,02	-0,03	0,036	-0,017	0,02
15	21	29	-0,475	-0,488	0,025	-0,004	-0,024	-0,003	0,007	-0,002	0,002
16	21	5	0,012	0,021	-0,003	0,019	-0,021	-0,004	0,021	0,003	-0,033
17	21	30	-0,531	-0,526	0,016	0	-0,038	-0,016	-0,003	0,002	0,001
18	21	32	-0,556	-0,548	0,032	-0,005	-0,025	0,001	0,006	-0,003	0,005
19	21	31	-0,363	-0,364	0,02	-0,016	-0,053	-0,004	-0,007	0,007	0,014
20	21	6	-0,747	-0,717	0,003	0,019	-0,036	-0,039	-0,008	0	-0,011
21	21	33	-0,424	-0,368	0,055	-0,034	-0,026	-0,003	-0,004	0,004	-0,009
22	21	34	-0,666	-0,645	0,035	0,001	-0,026	0,007	0,006	-0,005	0,011
23	21	4	-0,52	-0,496	0,015	-0,024	-0,024	-0,006	0,017	-0,018	-0,002
24	21	11	-0,325	-0,331	0,021	-0,015	-0,059	-0,003	-0,012	0,012	0,017
25	21	9	-1,131	-1,043	0,084	-0,027	0,025	-0,009	-0,04	0,017	-0,001
26	21	17	0,279	0,358	0,053	-0,067	-0,067	-0,003	0,014	0	-0,03
27	21	35	-0,662	-0,62	0,055	0,007	-0,025	0,006	0,007	0,002	0,01
28	21	18	-0,891	-0,89	0,001	0	-0,03	0,021	0,005	-0,024	0,026
29	21	8	-0,637	-0,562	0,095	0,037	0,004	-0,011	0,025	-0,016	-0,014
30	21	7	-0,661	-0,601	0,07	0,01	-0,027	0,007	0,007	0,012	0,011

Tabla B6. Comparación por pares de los cambios evolutivos producidos entre los nodos internos del árbol evolutivo entre Titanosauria.

Par	Ancestro	Descendiente	log-masa corporal estimada
1	19	22	-1,408
2	19	23	-1,519
3	19	2	-1,401
4	19	13	-0,68
5	19	12	-0,982
6	19	3	-0,161

Tabla B7. Comparación por pares de los cambios evolutivos producidos entre los nodos internos del árbol evolutivo entre Titanosauria solo para la estimación de la masa corporal estimada.

Par	Ancestro	Descendiente	log-tamaño centroide	log-longitud femoral	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
1	22	23	-0,037	0,032	-0,011	0,011	-0,018	-0,023	-0,014	-0,004	0,001
2	22	26	-0,045	-0,097	0,005	-0,006	0,002	-0,001	0,009	0,002	0,002
3	22	24	-0,267	-0,194	-0,006	0,007	-0,02	-0,009	-0,007	0,016	0,01
4	22	25	0,026	0,097	-0,013	0,013	-0,018	-0,028	-0,017	-0,009	-0,001
5	22	27	-0,083	-0,233	0,008	-0,021	0,007	-0,002	0,013	-0,007	0,005
6	22	16	-0,072	0,03	0,009	0,024	-0,008	-0,003	0,03	0,034	-0,001
7	22	2	-0,127	-0,082	-0,013	0,012	-0,003	0,047	0,01	0,009	-0,003
8	22	13	-0,391	-0,311	-0,003	0,004	-0,024	-0,011	-0,006	0,026	0,015
9	22	12	0,086	0,161	-0,017	0,014	-0,017	-0,036	-0,02	-0,015	-0,004
10	22	3	0,058	0,1	0,024	0,025	-0,039	0,023	-0,014	-0,013	0,006
11	22	28	-0,265	-0,245	0,018	0	-0,013	0,011	0,001	-0,003	-0,005
12	22	14	0,028	-0,361	0,004	-0,053	0,028	-0,013	0,025	-0,018	0,016
13	22	29	-0,359	-0,312	0,023	0	-0,017	0,014	-0,003	-0,003	-0,002
14	22	5	0,127	0,196	-0,005	0,023	-0,013	0,013	0,01	0,002	-0,037
15	22	30	-0,415	-0,35	0,013	0,005	-0,03	0,001	-0,013	0	-0,003
16	22	32	-0,441	-0,372	0,03	0	-0,018	0,018	-0,005	-0,004	0,001
17	22	31	-0,247	-0,189	0,017	-0,011	-0,046	0,013	-0,018	0,006	0,009
18	22	6	-0,631	-0,541	0	0,024	-0,028	-0,022	-0,019	-0,002	-0,016
19	22	33	-0,309	-0,192	0,052	-0,029	-0,018	0,014	-0,015	0,003	-0,014
20	22	34	-0,55	-0,47	0,033	0,006	-0,019	0,024	-0,004	-0,006	0,007
21	22	4	-0,404	-0,32	0,013	-0,019	-0,017	0,011	0,006	-0,02	-0,006
22	22	11	-0,209	-0,156	0,018	-0,01	-0,052	0,014	-0,022	0,011	0,012
23	22	9	-1,016	-0,867	0,082	-0,023	0,032	0,008	-0,05	0,016	-0,006

Tabla B8. Comparación por pares de los cambios evolutivos producidos entre los nodos internos del árbol evolutivo entre Lithostrotia.

24	22	17	0,395	0,534	0,051	-0,063	-0,059	0,014	0,004	-0,001	-0,034
25	22	35	-0,547	-0,445	0,052	0,012	-0,018	0,023	-0,003	0,001	0,005
26	22	18	-0,776	-0,715	-0,002	0,005	-0,022	0,038	-0,006	-0,025	0,021
27	22	8	-0,521	-0,386	0,092	0,042	0,012	0,006	0,014	-0,018	-0,019
28	22	7	-0,546	-0,426	0,068	0,015	-0,02	0,024	-0,003	0,01	0,007

Par	Ancestro	Descendiente	log-masa corporal estimada
1	20	2	-1,13
2	20	13	-0,409

Tabla B9. Comparación por pares de los cambios evolutivos producidos entre los nodos internos del árbol evolutivo entre Lithostrotia solo para la estimación de la masa corporal estimada.

APÉNDICE C – CÓDIGO

El código para los análisis en el lenguaje estadístico R. El siguiente código debe copiarse en formato texto plano tal y como se provee aquí a un blog de notas o interfaz en la que se trabaje.

https://github.com/AdrPB/Paramo_2025_PalaDino_Evolution-hindlimb-Titanosauriformes_surfaces/blob/cf28129e751e3e1192e7c3a88b56f89f6697017b/Paramo_PalaDino_Appendix_C_code.R

Bacias fanerozoicas do Brasil e dinossauros cretáceos: esqueletos e rastos

GIUSEPPE LEONARDI[1, 2]

RESUMO

Este ensaio oferece uma breve síntese sobre os dinossauros no Brasil, limitadamente ao Cretáceo, explorando tanto restos ósseos quanto icnofósseis (pegadas e pistas). Com um enfoque nas diversas bacias sedimentares do país, o texto destaca a diversidade taxonômica, as adaptações ecológicas e as implicações paleobiogeográficas associadas à fragmentação do supercontinente Gondwana. É importante considerar que a República Federativa do Brasil tem uma área de 8.510.767.049 km², e que as bacias sedimentares, de todos os tamanhos, e as sub-bacias das maiores, são várias dezenas, e ocupam, juntas, cerca de 80% da superfície do país (cerca de 6.808.614.247 km²). Algumas de suas bacias maiores ultrapassam o meio milhão de km², como a bacia do Amazonas, ou até quase um milhão e meio de km², como a Bacia do Paraná.

Palavras Chave: *Bacias fanerozoicas, Dinosauria, Cretáceo, Brasil, Icnologia de tetrápodes*

This essay offers a brief overview of dinosaurs in Brazil, limited to the Cretaceous period, exploring both bone remains and ichnofossils (footprints and trackways). Focusing on the country's various sedimentary basins, the text highlights the taxonomic diversity, ecological adaptations and palaeobiogeographical implications associated with the fragmentation of the supercontinent Gondwana. It is important to consider that the Federative Republic of Brazil has an area of 8,510,767,049 km², and that the sedimentary basins, of all sizes, and sub-basins of the largest ones, occupy together about 80% of the country's surface area (about 6,808,614,247 km²). Some of its largest basins exceed half a million km², such as the Amazon basin, or even almost one and a half million km², such as the Paraná basin (Carvalho, 2022).

Keywords: Phanerozoic basins, Dinosauria, Cretaceous, Brazil, Tetrapod ichnology

[1] Istituto Cavanis, Dorsoduro 898, 30123, Venezia, VE, Italy. leonardigiuseppe879@gmail.com

[2] Universidade Federal do Rio de Janeiro, CCMN, Instituto de Geociências - Departamento de Geologia, Cidade Universitária, Ilha do Fundão, 21949-900 Rio de Janeiro, RJ, Brazil.

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.14

1. INTRODUÇÃO E CONTEXTO GEOLÓGICO E PALEOGEOGRÁFICO

O Brasil, com uma área de 8.510.767.049 km², é rico em bacias sedimentares,com uma área global de cerca de 6.808.614.247 km² (Carvalho, 2022), a maioria delas com sedimentos do Cretáceo, e são classificadas como sinéclises intracratônicas ou como bacias de rifte. Estas estruturas resultaram de eventos tectônicos associados à fragmentação do Gondwana e à abertura do Atlântico Sul. As sinéclises intracratônicas incluem grandes bacias como Paraná, Bauru, Amazonas, Parnaíba, Sanfranciscana e Parecis, enquanto as bacias de rifte, menores, incluem Araripe, Potiguar, Rio do Peixe e muitas outras principalmente no Nordeste do País (Ibid.).

2. PRINCIPAIS BACIAS SEDIMENTARES E SEUS REGISTROS DE DINOSSAUROS

2.1 BACIA DO PARANÁ

Esta bacia apresenta uma quantidade de dinossauros mais antigos, e inclusive pode ser considerada o berço dos Dinosauria. Mas, no que toca sinais da presença de dinossauros em sedimentos Cretáceos, do ponto de vista das pegadas, a mais importante é a Formação Botucatu (Cretáceo inferior): esta unidade é conhecida por seu registro icnológico excepcional, com pegadas preservadas em arenitos eólicos, em ambiente de paleoerg. Apesar da ausência absoluta de restos ósseos, foram identificadas inúmeras pegadas de pequenos mamíferos primitivos, juntamente a outras atribuídas a pequenos terópodes e alguns ornitópodes; entre os primeiros, é notável *Farlowichnus rapidus*, Leonardi, Fernandes, Carvalho, Schutzer e Silva, 2024 (Figura 1). Faltam saurópodes, provavelmente devido às condições hiperáridas do paleoambiente, que explicam também a ausência de restos ósseos; mas as pegadas fornecem dados valiosos sobre a presença, o comportamento e a ecologia dos dinossauros locais.

2.2. BACIA DE BAURU

Parcialmente sobreposta à Bacia do Paraná, ela é a bacia mais significativa para restos ósseos de dinossauros (e de outros clados também) no Brasil, abrangendo formações como Adamantina, Uberaba e Marília (Coniaciano-Maastrichtiano) e outras que tem mais significado local. Juntas, elas constituem o Grupo Bauru. O registro inclui uma ampla variedade de saurópodes (principalmente Titanosauria), dos quais citamos apenas *Maxakalisaurus topai* Kellner, Campos, Azevedo, Trotta, Henriques, Craik e Silva, 2006 (Figura 2); e *Uberabatitan ribeiroi* Salgado e Carvalho 2008); além de terópodes Abelisauridae, como por exemplo *Kurupiitaata* Iori, Araújo-Jr., Tavares, Simionato, Marinho e Martinelli, 2021 e alguns Noasauridae.

No Grupo Caiuá, como ossos, foi encontrado um Noasauridae, *Vespersaurus paranaensis* Langer, Martins, Manzig, Ferreira, Marsola, Fortes, Lima, Sant'ana,Vidal, Lorençato & Ezcurra, 2019; quanto às pistas, as pegadas de terópodes estão associadas a uma prevalência de mamíferos primitivos (Leonardi 1977, 1994). A ausência de ornitísquios, quer no Grupo Caiuá, quer no Grupo Bauru, é surpreendente; com exceção de algumas pegadas recentemente encontradas (2024) e atribuídas a pequenos ornitísquios.

Figura 1 - O paleoerg Botucatu. Um trackmaker da pista *Farlowichnus rapidus* Leonardi *et al*., 2024 encontrou uma presa, que é um trackmaker de *Brasilichnium elusivum* Leonardi, 1981, fora de sua toca imprudentemente. Arte por Guilherme Gehr

2.3. BACIA DO AMAZONAS

Dentes de dinossauros foram encontrados na Formação Alter do Chão, datados do Cretáceo Superior (Price, 1960, 1961). Pegadas atribuídas a terópodes foram registradas na Formação Corda, no Guamá (Leonardi, 1994), mas o potencial paleontológico da região ainda é pouco explorado devido a dificuldades de acesso. Há pegadas fósseis de dinossauros variados no graben de Tacutu (Roraima)(Carvalho e Leonardi (eds), 2024).

2.4. BACIA DE ARARIPE

Chegamos assim às bacia do araripe. Esta grande bacia é reconhecida por sua riqueza em fósseis ósseos e icnofósseis. Pterossauros, peixes e dinossauros têm registros abundantes. Entre os dinossauros, destacam-se *Irritator challengeri* (Kellner e Campos, 1996; Martill *et al*., 1996) e *Santanaraptor placidus* Kellner, 1999. Pegadas foram identificadas nas formações Mauriti, Crato e Exu, principalmente atribuídas a terópodes (Carvalho e Leonardi [eds], 2024). A chapada do Araripe, com seus arenitos e calcários, é um local único para investigações paleontológicas.

2.5. BACIAS DO RIO DO PEIXE

Trata-se de quatro pequenas bacias sedimentares de rift (Sousa, Triunfo, Pombal e Vertentes; no estado da Paraíba), a bacia de Sousa é rica em pegadas de dinossauros. Apenas nestas pequenas bacias, em 43

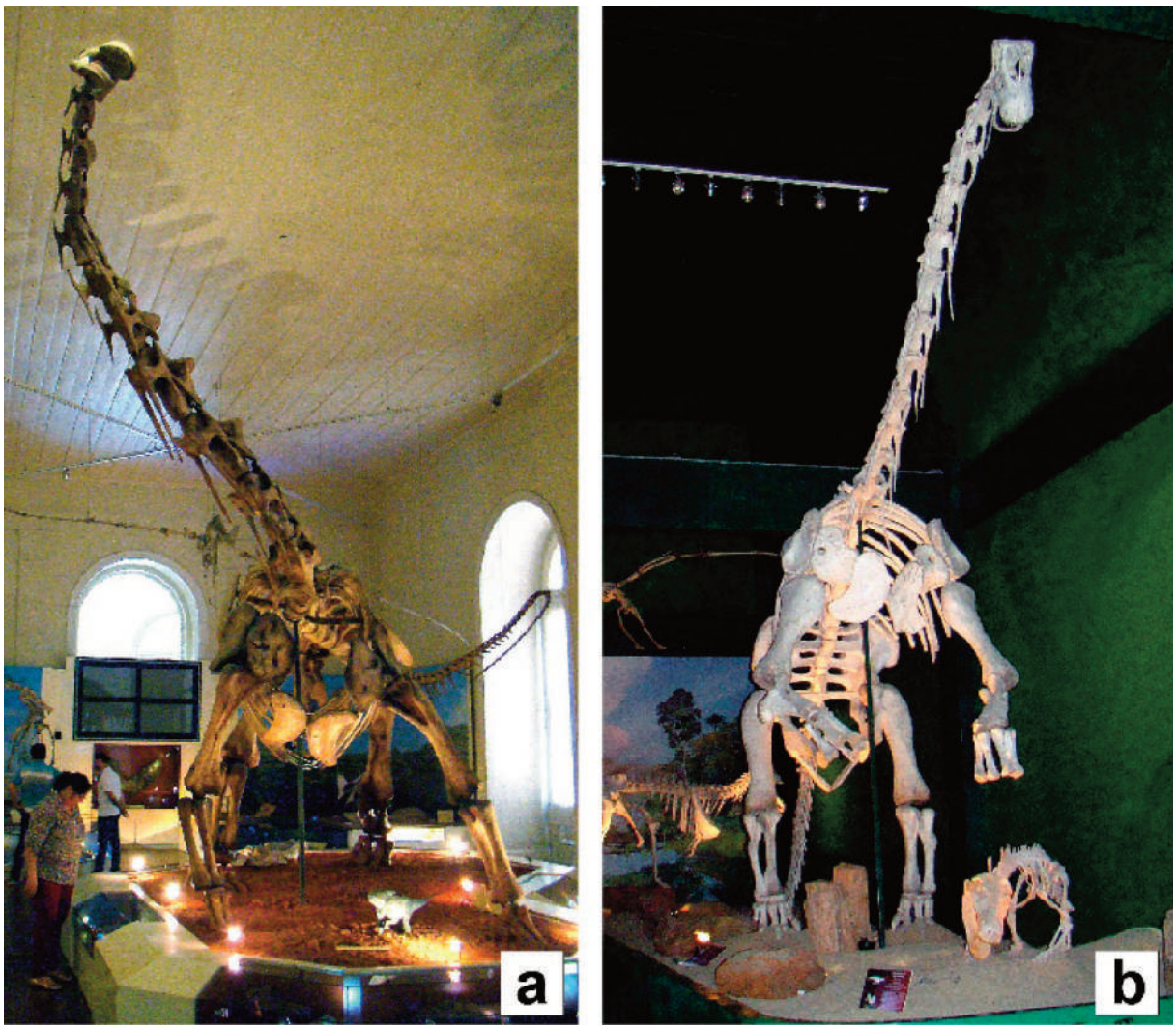


Figura 2 -a) *Maxakalisaurus topai* Kellner *et al.*, 2006 do Grupo Bauru no salão de dinossauros do Museu Nacional do Rio de Janeiro. Foi fotografada pelo autor em 2016, antes do infeliz incêndio que destruiu o museu em 2 de setembro de 2018. b) *Uberabatitan ribeiroi* Salgado & Carvalho, 2008, do Estado de Minas Gerais, Bacia e Grupo Bauru. Está no Museu da Geodiversidade - UFRJ, Rio de Janeiro, Brasil. Foto cortesia: Ismar de Souza Carvalho. Ajuda técnica de Marco Spezzamonte.

icnosítios e 98 níveis estratigráficos, foram documentadas mais de 600 pistas individuais, representando outros tantos indivíduos e 98 associações dinossaurianas,, incluindo registros de terópodes, saurópodes, ornitópodes e até anquilossauros (Leonardi e Carvalho, 2021, 2024; Carvalho e Leonardi, 2024; Gomes *et al.*, 2024). Os rastros de anquilossauros foram o primeiro sinal da presença deste clado no continente sul-americano (Leonardi, 1984) quando descobertos, em 1979. As pegadas oferecem dados sobre locomoção, comportamento individual e social e sobre paleoecologia, como velocidade de deslocamento e preferência por ambientes semiáridos (Leonardi e Carvalho, 2021).

3. CONEXÕES GONDWÂNICAS, AFINIDADES PALEOBIOGEOGRÁFICAS, PALEOAMBIENTES E PALEOCLIMA

O registro de dinossauros brasileiros mostra claras conexões com faunas africanas, como evidenciado pela presença de grupos compartilhados (Titanosauria e Abelisauridae) e similaridades nas pegadas de ornitísquios com formas africanas, como *Ouranosaurus*. Tais dados reforçam a ideia de um intercâmbio faunístico antes da separação final dos continentes.

As condições climáticas do Cretáceo variaram de áridas a semiáridas, favorecendo a preservação de pegadas em arenitos eólicos e outras formações sedimentares. Na Bacia do Paraná: clima hiperárido, com preservação abundante de restos ósseos, e rica em icnofósseis, conforme as diversas unidades estratigráficas; na Bacia de Araripe: Transição entre ambientes fluviais e lacustres, com evidências de incursões marinhas. Bacia de Bauru: Ambientes continentais diversos, em geral semiáridos, desde sistemas fluviais a áreas eólicas, com rica fauna de dinossauros. Bacia do Rio do Peixe: ecossistemas semiáridos, mas com regiões lacustres, ideais para a preservação de pegadas (Carvalho e Leonardi, 2024).

4. CONCLUSÕES

O estudo das bacias sedimentares brasileiras é fundamental para compreender a evolução e diversidade dos dinossauros do Cretáceo no Brasil e no mundo. Enquanto os restos ósseos oferecem uma visão anatômica e taxonômica, as pegadas revelam também aspectos comportamentais e ecológicos que enriquecem nossa compreensão. Muitas vezes, em bacias nas quais não se encontra algum fóssil corporal (resíduos ósseos), as pegadas fósseis revelam grandes e variadas faunas dinossaurianas. É todo um mundo que vive. Além disso, a conexão com faunas africanas destaca a importância do Brasil no contexto paleobiogeográfico do Gondwana.

AGRADECIMENTOS

Agradeço de coração aos organizadores do Congresso de Pala-Dino, em particular aos meus colegas Félix Pérez-Lorente e Fidel Torcida Fernández-Baldor; O Governo de La Rioja, o Instituto de Estudios Riojanos e a Universidade de La Rioja (UR), por me convidarem a participar do Congresso, arcando com minhas despesas, bem como pela revisão da publicação.

RIFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

CARVALHO, I.S. (2022). Paleogeografia. Cenários da Terra. *Interciência*. ISBN: 9786589367482

CARVALHO, I.S. e LEONARDI, G. (2024). *Dinosaur Tracks of Mesozoic Basins in Brazil: Impact of Paleoenvironmental and Paleoclimatic Changes*. Springer Nature. Switzerland.

GOMES, Z.T., ERICKSON, R.F., AURELIANO T. e GHILARDI A.M. (2024). A new ichnosite and ichnogenus from the Lower Cretaceous Rio do Peixe Basin, Brazil, with novel insights into the evolution of Titanosauriformes, *Historical Biology* https://doi.org/10.1080/08912963.2024.2385613

IORI, F.V., ARAÚJO-JR, H.I., TAVARES, S.A.S., SIMIONATO, S.A., MARINHO, T.S. e MARTINELLI A.G. (2021). New theropod dinosaur from the Late Cretaceous of Brazil improves abelisaurid diversity. *Journal of South American Earth Sciences*. 112:103551. https:// doi.org/ 10.1016/j.jsames.2021.103551

KELLNER A.W.A. e CAMPOS D.A. (1996). First Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil with comments on *Spinosauridae*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 199(2): 151–166.

KELLNER, A.W.A, CAMPOS, D.A., AZEVEDO, S.A.K., TROTTA, M.N.F., HENRIQUES, D.D.R., CRAIK, M.M.T. e SILVA H.P. (2006). Late cretaceous tetrapods diversity of the Triângulo Mineiro region (Minas Gerais state, Brazil). *Boletim do Museu Nacional de Geologia*, 74:1-31.

LANGER, M., MARTINS, N.O., MANZIG, P.C., FERREIRA, G.S., MARSOLA, J.S.A., FORTES, E., LIMA, R. SANT'ANA, L.C.F., VIDAL, L.S., LORENÇATO, L.H.S., SILVA, R.H e EZCURRA, M.D. (2019). A new desert-dwelling dinosaur (Theropoda, Noasaurinae) from the Cretaceous of south Brazil. *Scientific Reports*, 9,9379.

LEONARDI, G. (1977). Two new Ichnofaunas (Vertebrates and Invertebrates) in the Eolian Cretaceous Sandstones of the Caiuá Formation in Northwest Paraná. Actas *1° Simpósio Geologia Regional, Sociedade brasileira de Geologia, Núcleo SP*: 112-128.

LEONARDI, G. (1994). *Annotated Atlas of South America Tetrapod footprints (Devonian to Holocene) with an appendix on Mexico and Central America*. Brasília, CPRM. Brasil

LEONARDI, G. e CARVALHO, I.S., 2021. *Dinosaur tracks from Brazil: a lost world of Gondwana*. Indiana University Press, Bloomington. Indiana. U.S.A.

LEONARDI, G. e CARVALHO, I.S. 2024. Walking in the Gondwanic Floodplains of Rio do Peixe Basins. In: Carvalho, I.S. e Leonardi, G. (eds) 2024. *Dinosaur Tracks of Mesozoic Basins in Brazil: Impact of Paleoenvironmental and Paleoclimatic Changes*. Springer Nature: 179-214.

LEONARDI, G., FERNANDES, M.A., CARVALHO, I.S., SCHUTZER, J.B. e SILVA, R.C. (2024). *Farlowichnus rapidus* new ichnogen., new ichnosp.: A speedy and small theropod in the Early Cretaceous Botucatu paleodesert (Paraná Basin), Brazil. *Cretaceous Research*, 153 105720.

MARTILL, D.M., CRUICKSHANK, A. R. I., FREY, E., SMALL, P. G. e CLARKE, M. A. (1996). A new crested maniraptoran dinosaur from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of Brazil, *Journal of the Geological Society,* 153: 5-8.

PRICE, L.I. (1960). Dentes de Theropoda num testemunho de sonda no estado do Amazonas. *Anais Academia Brasileira de Ciências*, 32: 79-84.

PRICE, L.I. (1961). Sobre os dinossáurios do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 33: xxviii-xxix.

SALGADO, L., CARVALHO, I.S. (2008). *Uberabatitan ribeiroi*, A new titanosaur from the Marília Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Palaeontology*, https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2008.00781.x

Icnitas ornitópodas muy pequeñas en el afloramiento 5PL de la Era del Peladillo. La Rioja (España)

ESPERANZA GARCÍA-ORTIZ[1, 6 *], NEREA JIMÉNEZ HERNÁNDEZ[2], PABLO NAVARRO-LORBÉS[3], ADRIÁN PÁRAMO[4], FÉLIX PÉREZ-LORENTE[5, 6], FIDEL TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR[7]

RESUMEN

Casanovas *et al.* (1997) estudiaron el afloramiento 5PL en el que encontraron sobre todo huellas saurópodas, ornitópodas y terópodas de las que los dos icnotipos primeros eran mayoritarios. Ya en este estudio documentaron cinco huellas ornitópodas muy pequeñas que también describieron. Las huellas mayoritarias saurópodas están por todo el afloramiento (5PL) mientras que las ornitópodas solo están en la parte occidental. Por la distribución de la dirección y sentido de marcha, la talla y la colocación de las huellas de los ornitópodos pequeños proponemos que fuera un grupo de comportamiento gregario el que holló este lugar. Se examina si: los icnopoyetas formaban un grupo de dinosaurios pequeños de una nidada (una camada); si eran de individuos de corta edad de varias nidadas o de individuos maduros de talla muy pequeña. También se muestra la orientación de todas las huellas y se compara con las huellas ornitópodas de mayor tamaño del afloramiento.

Palabras clave: *icnitas ornitópodas, dinosaurios, Cretácico Inferior, La Rioja, España*.

Casanovas et al. (1997) studied outcrop 5PL where they found mainly sauropod, ornithopod and theropod footprints of which the first two ichnotypes were the majority. Already in this study they documented five very small ornithopod tracks, which they also described. Most of the sauropod tracks are found throughout the outcrop (5PL) while the ornithopod tracks are only found in the western part. Looking at the arrangement

[1] Instituto de Estudios Riojanos (IER). C/ Portales nº 2, 26001, Logroño (La Rioja, España). E-mail: cloessense@hotmail.com

[2] Avda. de La Rioja, 31. 26525 Igea (La Rioja). E-mail: nereaigea@gmail.com

[3] Paleoymás S.L. Pol. Empresarium – C/Retama 17 Nave 24-C, 50720 – La Cartuja Baja (Zaragoza, España). pnavalorb@gmail.com

[4] Centro de Computación Científica e Innovación Tecnológica, C/ Madre de Dios 53, Edificio CTT, 26004, Logroño (La Rioja, España). Adrian.paramo@unirioja.es

[5] Universidad de La Rioja. Madre de Dios, 51-53. 26006, Logroño. E-mail: felix.perez@unirioja.es

[6] Amigos del Museo de Enciso. Portillo, 10-1º, 26586 Enciso (La Rioja)

[7] Museo de Dinosaurios. Plaza Jesús Aparicio, 9; 09600 Salas de los Infantes (Burgos, España). E-mail: fideltorcida@gmail.com

* Autor corresponsal

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.15

of the direction and the direction of travel, the size and placement of the tracks of the small ornithopods, we suggest that a group with gregarious behaviour was found at this site. We check out whether: the trackmakers formed a group of small dinosaurs from one brood (a litter); whether they were made by young individuals from several broods; or if they fall on mature individuals of very small size. The orientation of all the tracks is also shown and compared with the larger ornithopod tracks in the outcrop.

Key words: ornithopod footprints, dinosaurs, Lower Cretaceous, La Rioja, Spain.

1. INTRODUCCIÓN

La Era del Peladillo (PL) es uno de los yacimientos más interesantes con huellas de dinosaurio de La Rioja. Este yacimiento está dividido en sectores (1PL a 7PL) de los cuales el denominado 5PL (Casanovas *et al*., 1997) contiene huellas ornitópodas muy pequeñas (sensu Minguez Ceniceros *et al.,* 2024) que describimos en este trabajo. Estas huellas que se describieron con las siglas 5PL2 - siglas con las que los vamos a identificar - son exclusivas por su forma en relación con su tamaño, y por haber sido descritas solamente en este sector. En relación a su tamaño solamente hay huellas muy pequeñas en el sector 7PL (Casanovas *et al*., 1998), por otra parte, diferentes en su forma. En 7PL las huellas tienen marcas de los dedos relativamente largos, con indicaciones de almohadillas dactilares, con terminación acuminada, posición asimétrica de los dedos laterales, y están impresas varios niveles por debajo de la superficie de estudio de 1-6PL (Pérez-Lorente, 2015).

Las huellas que estudiamos aquí se han descrito en varios trabajos (cf. Pérez-Lorente, 2015). Gierlinski *et al.* (2009) las asignaron al icnogénero *Dineichnus* Lockley, Santos, Meyer y Hunt 1998. Siguiendo las recomendaciones de algunos autores (Thulborn, 1990; Romero-Molina *et al*., 2003) las incluimos en el grupo de huellas ornitópodas muy pequeñas (Minguez Ceniceros *et al*., 2024), y las atribuimos a dinosaurios ornitópodos muy pequeños.

En otros yacimientos icnológicos de La Rioja se han descrito huellas muy pequeñas de dinosaurios, aunque ninguna con las características de las descritas aquí. Por orden cronológico, las primeras publicaciones se hicieron en los yacimientos Icnitas 3 o El Villar Poyales (Brancas *et al*., 1979), Peñaportillo (Viera y Aguirrezabala, 1982), Barranco de Valdebrajés (Aguirrezabala *et al*., 1985), Era del Peladillo 5 (Casanovas *et al*., 1997) y Laguna de Cameros (Díaz-Martínez *et al*., 2015). Todas, excepto las de 5PL, tienen marcas de dedos alargados con almohadillas dactilares y terminación acuminada.

Los autores citados no supieron averiguar si la distribución de las huellas ornitópodas se podría deber al comportamiento de los dinosaurios, a las propiedades físicas del barro en el momento de la impresión o a erosión del sector oriental. Aunque no era la primera vez que se citaban huellas menores de 10 cm de longitud en La Rioja (Aguirrezabala *et al*., [1985]; Brancas *et al*., [1979]; Casanovas *et al*., [1992a, 1992b, 1993];Viera y Torres [1979]; Viera *et al*., [1984]),, sí era la primera vez en la que se describía el icnotipo 5PL.

La cartografía de las pisadas se hizo en el mismo momento en que se limpió 5PL por vez primera, es decir, se habían arrancado las plantas que lo colonizaban, se habían quitado los derrubios y se había barrido la superficie. Es posible que no se detectaran más huellas del morfotipo 5PL2 por ser someras y por el polvo

de arcilla que quedaba adherido a la superficie de estudio. Actualmente la lluvia ha lavado la superficie de estudio y las huellas 5PL2 se distinguen mejor.

2. MATERIAL Y MÉTODO

Para visualizar mejor las nuevas huellas, en el afloramiento se dibujó con tiza la línea límite de las encontradas recientemente. Para situar las nuevas huellas en la cartografía del afloramiento 5PL, se tomaron varios puntos de referencia asociados a huellas que ya se habían dibujado en un plano AutoCAD. Estos puntos de referencia son los anclajes sobre las que se iba colocando una cinta métrica. Se dispararon varias fotografías sobre cada una de las huellas y sobre el conjunto. Estas fotografías se han usado para dibujar sobre el plano general del yacimiento de Casanovas *et al.* (1997).

Los conceptos y la nomenclatura de huellas y rastrilladas que empleamos (cf. Pérez-Lorente, 2015) sigue la tradición de nuestro equipo que se está extraída de los trabajos clásicos de Alexander (1976), Casamiquela (1964), Casanovas *et al.* (1989), Demathieu (1986), Haubold (1971), Leonardi (1987), Sarjeant (1990) y Thulborn (1990). La definición de estructuras que acompañan a las huellas y de las superficies en las que se encuentran se tomó de Allen (1997), Gatesy (2003), Requeta *et al.* (2006-2007) y Thulborn (1990). La clasificación en icnitas terópodas y ornitópodas (no equivalente a icnitas de terópodos e icnitas de ornitópodos) y la definición de icnotipos según sus estructuras procede de Requeta *et al.* (2006-2007), Romero Molina *et al.* (2003) y Thulborn (1990).

3. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

El yacimiento PL está a unos 4 Km al Oeste del pueblo de Igea (Figuras 1 y 2) y sus coordenadas UTM son: 30T 579055E 4659307N. Está sobre la misma superficie de estudio que los afloramientos 1PL, 2PL, 3PL, 4PL y 6PL. El afloramiento 7PL está en un estrato inferior.

Según Durantez *et al.* (1982) 5PL está en la unidad $C_{12\text{-}14}^{4}$ (Figura 3) que sustituye o en la que se intercala la unidad $C_{12\text{-}14}^{4}$ formada por calizas fétidas lacustres con pequeños niveles intercalados de margas y a veces de areniscas. Estas unidades pertenecen al Grupo de Enciso.

Según Meléndez y Pérez-Lorente (1996) la superficie de estudio referida es el techo de un estrato de calizas amarillas por meteorización, pero negras en corte fresco, ricas en materia orgánica (fétidas) de grano fino y con restos de algas. Las calizas están en la parte superior de una secuencia que en la parte inferior tiene un tramo con sedimentos terrígenos de lutitas y arenas finas en lechos delgados que desaparecen hacia el techo. El segundo tramo comienza con lumaquelas de bivalvos y gasterópodos de agua dulce y finalmente el tramo superior o tercer tramo está constituido por calizas negras. Si consideramos una secuencia a la serie de los tres tramos descritos, hay lugares en la zona con cinco secuencias superpuestas, mientras que en otros solo se encuentran tres secuencias debido probablemente a la erosión de la base del Grupo Oliván.

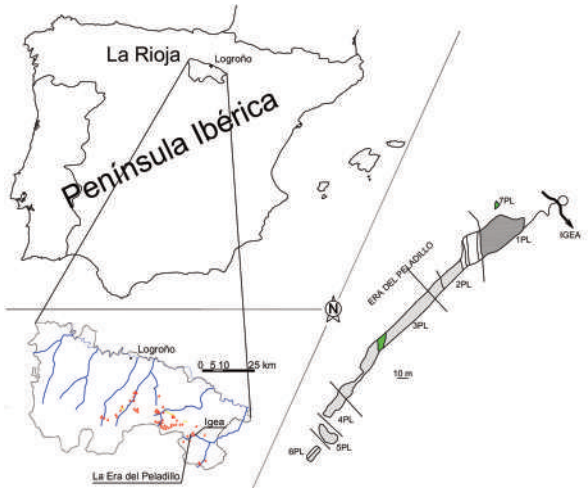


Figura 1. Situación geográfica de 5PL. Arriba, La Rioja en la Península Ibérica. Abajo, 5PL entre los yacimientos descritos en La Rioja (puntos rojos). Derecha, sectores de la Era del Peladillo (PL).

Figura 2. Situación de 5PL en una imagen de satélite. Al este el pueblo de Igea.

La edad del Grupo de Enciso es motivo de discusión incluso hoy día. Muñoz *et al.* (2021) y Casas *et al.* (2024) resumen esta polémica en la que se muestra que la edad se distribuye en el intervalo Hauteriviense-Aptiense y que estos autores restringen al intervalo Hauteriviense-Barremiense. En la serie que presentan estos últimos autores, las intercalaciones carbonatadas estarían representadas incluso en la parte más alta del Grupo de Enciso, lo cual supone dejar fuera del grupo a algunos yacimientos como el de Las Riscas (Pérez-Lorente, 2013). Nosotros seguimos la cronoestratigrafía propuesta por Pérez-Lorente (2015) en la que las secuencias carbonatadas del Grupo de Enciso terminarían en el Albiense, y continua la sedimentación lacustre siliciclástica en algunos puntos no erosionados por los materiales del Grupo de Oncala (fluvial) que suponemos de edad Albiense. La edad de los sedimentos con margas y calizas de la Era del Peladillo serían, según esta propuesta, de edad Aptiense.

4. ICNOLOGÍA

4.1. LAS HUELLAS

El total de huellas ornitópodas muy pequeñas encontradas en 5PL hasta este momento es de 49. De ellas, 30 están en 6 rastrilladas, 6 en tres pares de huellas y las 13 restantes son huellas aisladas (Figuras 4, 5, 6).

Son huellas poco profundas (Figura 7), tridáctilas mesaxónicas, muy pequeñas (Tabla 1) cuya longitud oscila entre 6.2 y 10.5 cm (media 8 cm) y su anchura entre 5.7 y 10 cm (media 8 cm). Son huellas que se encuentran en el límite entre anchas y estrechas ([l-a]/a oscila entre -0.8 y 0.3; valor medio de -0.1). Tienen los dedos cortos y redondos con una almohadilla cada uno y una almohadilla adicional, redonda, central y trasera que da el talón ancho y redondeado (Figuras 6 y 7). No hay marcas de uñas. Resulta complicado medir los ángulos interdigitales por la forma redonda de las almohadillas; no obstante, parece que cumplen la norma de las

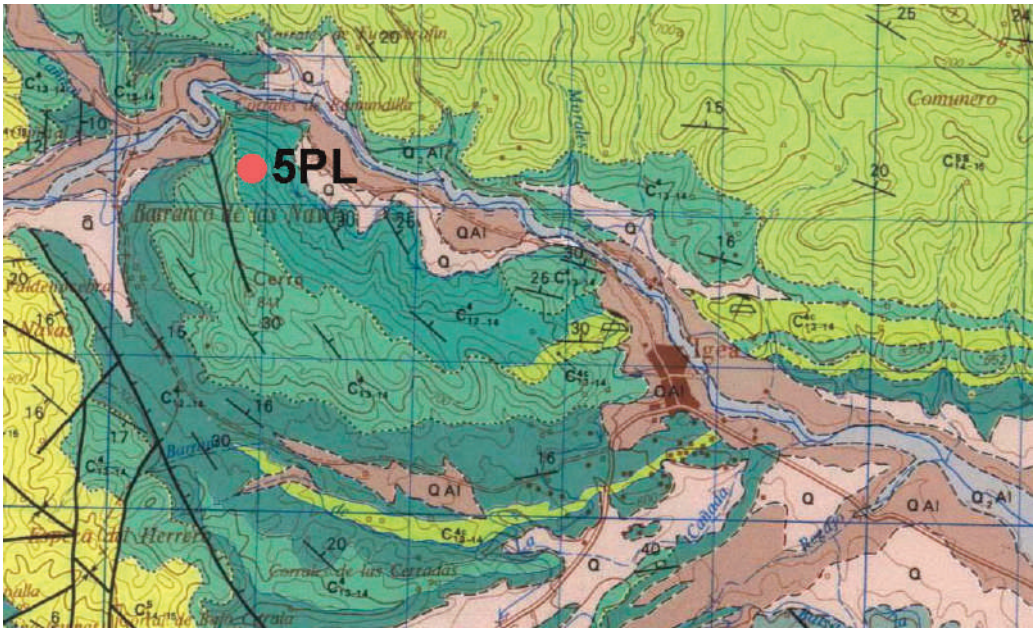


Figura 3. Situación de 5PL sobre el mapa geológico de España (1:50.000). Hoja 281.

huellas de los dinosaurios bípedos II^III<III^IV (valores medios 18<32º). Todos los caracteres anteriores son típicos de las huellas ornitópodas (Romero Molina *et al.*, 2003). La altura media del acetábulo es de 41 cm.

Hemos revisado las huellas con una longitud igual o menor de 10 cm en los yacimientos de La Rioja (Tabla 2), y las que hay descritas en otras partes del mundo (Figura 8). Todas tienen dedos relativamente largos y muchas de ellas tienen marcas de almohadillas dactilares y la terminación acuminada. Según nuestra clasificación de morfotipos (Romero Molina *et al.*, 2003), son huellas terópodas, que a veces se han atribuido a dinosaurios ornitópodos pequeños. En todos los casos, excepto en las huellas ornitópodas muy pequeñas de 5PL, o tienen varias falanges por dedo o tienen una sola falange por dedo, pero acusadamente más larga que ancha. Gierlinski *et al.* (2009) atribuyeron las huellas ornitópodas muy pequeñas de 5PL al icnogénero *Dineichnus* Lockley, Santos, Meyer y Hunt 1998, del que se diferencian porque no tienen más que una almohadilla por dedo, las almohadillas son circulares en casi todas las huellas y no tienen marcas de uñas.

4.2. LAS RASTRILLADAS

Las rastrilladas (Figuras 5 y 6) de estas icnitas pequeñas son complicadas de analizar / estudiar. La secuencia de huellas solo es completa en 5PL2 y 5PL154; faltan huellas intermedias en 5PL140, 5PL141, 5PL142 y posiblemente en 5PL143. Las seis rastrilladas son bípedas y no hay ninguna indicación de marcas de mano. La interpretación de los pasos es complicada porque la diferencia de forma o de posición relativa de los dedos entre las huellas izquierdas y derechas no es definitivamente clara.

En las rastrilladas hemos utilizado para distinguir las pisadas izquierdas de las derechas:

- la posición de la huella con respecto a la línea media,

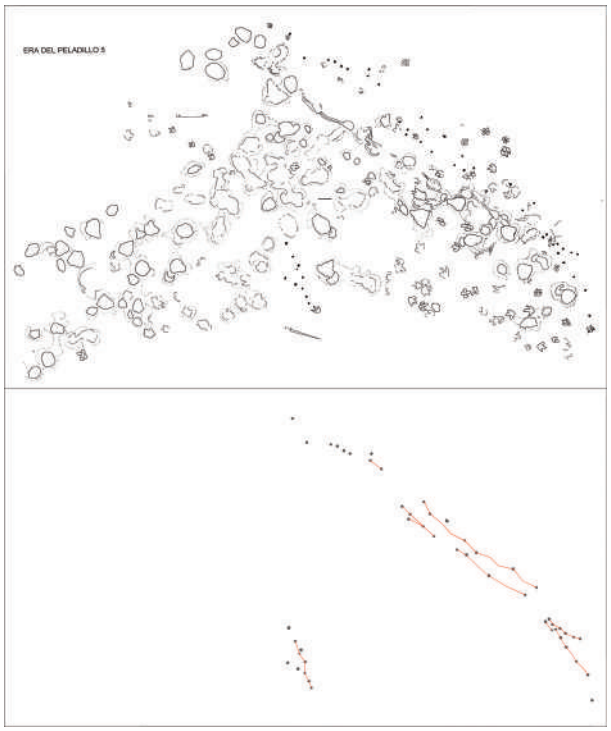


Figura 4. 5PL. Arriba, cartografía de las huellas. Abajo, cartografía de las huellas ornitópodas pequeñas y sus rastrilladas.

- el valor menor de 180º del ángulo de paso y
- el valor de los ángulos interdigitales (II^III < III^IV)

En las figuras 5 y 6 se identifican seis rastrilladas (5PL2, 5PL140, 5PL141, 5PL142, 5PL143 y 5PL154) y dos pares (5PL119, 5PL146). En la Figura 5 se ve que las cinco rastrilladas primeras (5PL2, 5PL140, 5PL141, 5PL142, 1PL143) y los dos pares de huellas pueden pertenecer a dos rastrilladas, probablemente unidas por huellas intermedias que ahora faltan. La orientación y la posición del resto de las huellas (aisladas) no permite asociarlas con ninguna de las cinco anteriores, ni con 5PL154.

Respecto a la lateralidad izquierda o derecha de cada huella, también resulta difícil de establecer porque no destaca la asimetría de las improntas. Aparentemente han quedado registradas las huellas de tres dinosaurios (dos rastrilladas al oeste y 5PL154 al este) y las de un número indeterminado de otros del mismo icnotipo.

Las rastrilladas (Tabla 1) son de vía muy estrecha a vía estrecha, con huellas de orientación negativa. La velocidad de marcha es de andar lento, excepto en

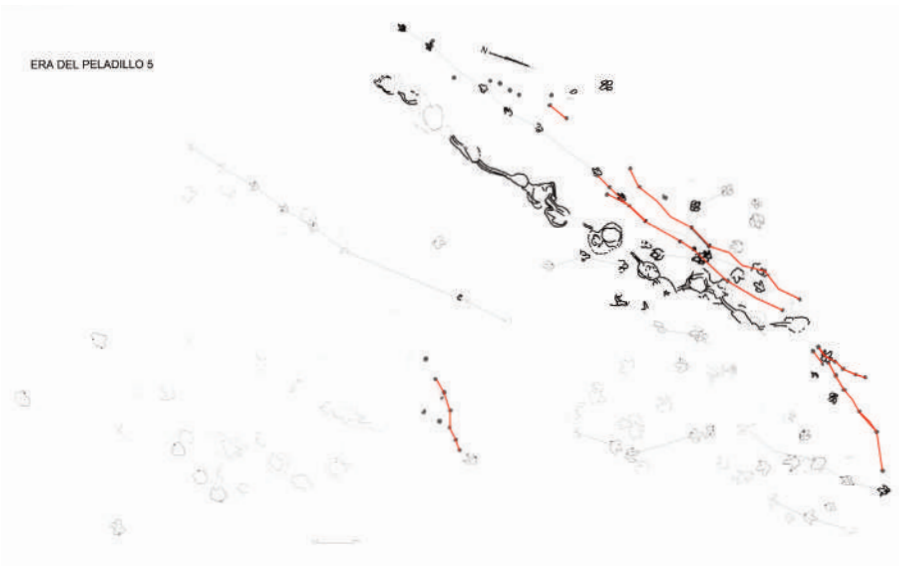


Figura 5. 5PL. Huellas y rastrilladas del yacimiento excepto las saurópodas.

huella	l	a	P	z	Ar	Lr	Ap	II^III^IV	O	h	z/h	z/l	v_1	v_2	Ar/a	(l-a)/a	dirección
5PL158	10.7	9.1						28----36		51						0.17	
5PL157	9.2	9.1						28------		44.2						0.01	N192E
5PL156		9															N47E
5PL155	9.3	9.0						25----41		44.3						-0.03	N114E
5PL154.6	7.4							14------		33.2		10					N218E
5PL154.5		8.2	47	84	3.6	14	161						7.7	4.1	0.44		
5PL154.4	7.2	8.5	39	77	5.7	21	144	27----51	-2	34	2.3	10	6.7	3.7	0.7	-0.15	N244E
5PL154.3	6.6	6.8	33	72	5.6	17	150			31	2.1	11	5.9	3.5	0.8	-0.03	
5PL154.2		7.9	26	51	0.9	8.5	172				1.5		3.3	2.5	0.11		
5PL154.1		6.3															
5PL154m	7.1	7.1	36	71	4.9	14	160	20----51	-2	33	2	10	59	3.4	0.5	-0.09	
5PL153																	
5PL152	8.4	8.2						18----31		40						0.02	N203E
5PL151	7.8	6.9						3----18								0.1	N205E
5PL150	8.8	8.3						24----37		42						0.06	N163E
5PL149	8.6									41							N151E
5PL148	7.3	7.7								34						-0.05	N162E
5PL147	8.8	8.5						29----40		42						0.03	N264E
5PL146.2	7.5									35							
5PL146.1	9.1	7.8								43						0.19	N198E
5PL146m	8.3	7.8								39						0.19	
5PL145																	
5PL144.2	7.4	8.7	41					-------32		34						-0.12	N198E
5PL144.1	7.6	8								36						-0.05	
5PL144m	7.5	8.3	41					-------32		35						-0.08	
5PL143.5	8	8.4						-------32		38						-0.04	N212E
----------				60							1.8	7	4.4	2.9			
5PL143.3	7									33							N190E
----------				53							1.6	8	3.6	2.6			
5PL143.1	6.2	6.9						16----45		29						-0.1	N191E
5PL143m	7.1	7.6		56				16----38		33	1.7	7	4.0	2.7		-0.07	
5PL142.11			50					0-----42									N176E
5PL142.10	7.3							-------14		34							N203E

5PL142.7	7	5.7	62					16----42		33						0.22	N204E

Tabla 1. Valor de los caracteres métricos de pisadas, rastrilladas y sus relaciones

5PL142.6	7.7	8.5						35----36		36						-0.1	N204E

5PL142.3	9.1									43		12					
----------				108							2.8		9.6	4.8			
5PL142.1	8.9							-------29		42		12					N201E
5PL142m	8.0	7.1	56	108				17----32		39	2.8	12	9.6	4.8		0,12	
5PL141.6	6.5		42							30							N209
5PL141.5	8.8									42							

5PL141.3																	

5PL141.1	6.6	7								31						-0.06	
5PL141m	7.3	7	42							34						-0.06	N195
5PL140.7			37														
5PL140.6	8.3	8	40	77	0	9	180	0-----27	-8	39	1.9	8	5.8	3.4	0	0.04	N213E
5PL140.5	8.4							13------		40		8					N231E
----------				64.7							1.6		4.0	2.9			
5PL140.3																	N199E
----------											1.6		4.0	2.9			
5PL140.1	8.5	9.2						16-------		40		8				-0.8	
5PL140m	8.4	8.6	38	71	0	9	180	10----27	-8	40	1.7	8	4,6	3.1	0	-0.38	
5PL139	8.8	9						10----31		42						-0.02	N248E
5PL119.2	10	7.7	38							48						0.3	N208E
5PL119.1	6.9																N219E
5PL119m	8,4	7.7	38							48						0.3	
5PL2.4	10.5	10	27					30----37		50		5				0.05	N185E
5PL2.3			28.5	53	3.5	17	144		-2		1.3		2.9	2.3			
5PL2.2	10	9	24	52	2.5	10.9	162		-11	48	1.3	5	2.9	2.3	0.02	0.11	N177E
5PL2.1	9	9.2	31	59	2.7	13	159	-------55		42	1.4	6	2.9	2.6	0.3	-0.02	N200E
5PL2.-1	6.7		25	57	1		186			31	1.9	8	2.9	2.5			
5PL2.-2	7.7	7.9								35		7				0.04	N183E
5PL2m	8.8	8.9	27	55	2.4	13.6	163	30----46	-6	41	1.3	6	2.9	2.4	0.16	0.04	

Abreviaturas. l, longitud de la pisada; a, anchura de la pisada; P, paso; z, zancada; Ar, amplitud de rastrillada; Lr, luz de rastrillada; Ap, ángulo de paso; II^III^IV, ángulos interdigitales; O, orientación; h, altura de la extremidad; z/h, zancada relativa; z/l, índice de Sternberg; v1, v2, velocidades según Alexander y Demathieu; Ar/a, anchura de la rastrillada; (l-a)/a, longitud relativa de la huella.

Huellas	l	a	(l-a)/a	Grupo
LRU4	13	14	-0.07	Urbión
7PL10	16	12	0.33	Enciso
3I2	16	11	0.45	Enciso
PP149	13	11	0.3	Enciso
BVL	10	10	0.03	Enciso
5PL	7	5		Enciso
Kalohipus	7	5		Oncala

Tabla 2. Valor medio de la longitud, anchura y anchura relativa de las huellas muy pequeñas de la Cuenca de Cameros

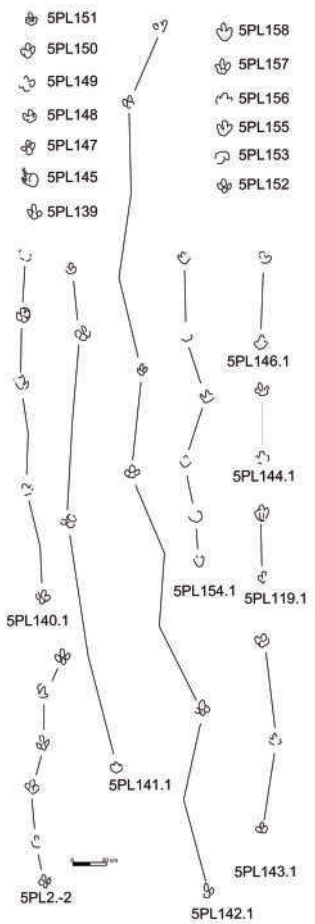


Figura 6. Rastrilladas y huellas aisladas de las huellas ornitópodas pequeñas.

5PL142 (7 km/h). Este último valor puede que sea falso ya que solo hay una zancada disponible en toda la rastrillada y la posibilidad de error es alta.

No hemos visto más huellas de este tipo en el afloramiento, de manera que no podemos relacionar las huellas aisladas con un número determinado de dinosaurios. Bien es verdad que son muy someras y que pasaron desapercibidas durante los primeros estudios, posiblemente porque la superficie de estudio estaba limpia, pero no lavada como ocurre actualmente. Hasta ahora tampoco hemos encontrado en las reproducciones en 3D, imágenes que identifiquen nuevas huellas. Suponemos, por lo tanto, que el número de dinosaurios representado por las huellas pequeñas era cinco o quizá alguno más.

La orientación es negativa (desde -2 a -11º; siendo -5º el valor medio). El valor medio de la longitud del paso es de 37 cm, pero los valores oscilan entre 24 y 62 cm, pero de esta medida de 62 cm no estamos seguros si es de un paso o de una zancada. Las zancadas oscilan entre 55 y 108 cm siendo su valor medio de 73 cm. Las rastrilladas son de muy estrechas a estrechas (Ar/a entre 0 y 0.5) con índice de Sternberg (z/l) entre 7 y 12, propio de dinosaurios con extremidades muy esbeltas. La zancada relativa (z/h) entre 1.2 y 2.8, lo que implica desplazamiento andando y al trote. La velocidad, sin embargo, oscila entre 3.3 y 7.2 km/h, lo cual es una variación muy alta, es decir, entre andar lento y trote.

El icnopoyeta debería ser un dinosaurio ornitópodo muy pequeño, de extremidades relativamente largas, en las que la altura media del acetábulo era de unos 40 cm.

4.3. EL CONJUNTO

Todas las rastrilladas y las huellas van en dirección SSW y la media es de N233E. Si analizamos la dirección media de todas las huellas medidas aisladamente, el resultado que el sentido de marcha tiene un máximo hacia N205E (Figura 9).

En la figura 4 (abajo) y en la figura 5 hemos eliminado todas las huellas saurópodas y sus rastrilladas de manera que

Figura 7.A, los tres tipos de icnitas tridáctilas de 5PL. B, ampliación de la huella colocada al principio de la cinta métrica.

quedan las pisadas bípedas y la rastrillada cuadrúpeda de un dinosaurio posiblemente terópodo (ver García-Ortiz *et al.* en esta misma publicación). La dirección predominante (figuras 5 y 9) de las huellas ornitópodas pequeñas es coincidente con las de varias rastrilladas bípedas, terópodas y ornitópodas, pero no lo es el sentido de marcha ya que se desplazan en los dos sentidos. Incluso esa dirección es congruente con la de la rastrillada tetrápoda con marca de cola, pero el sentido es el contrario. De esto solo se puede suponer que, en todo caso, si la dirección de las rastrilladas son coincidentes por alguna razón, la causa debe depender de características del entorno.

No se puede descartar la posibilidad de comportamiento gregario en los icnopoyetas ornitópodos muy pequeños que aquí estudiamos (ver García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014). Como se ha descrito, las huellas son muy semejantes entre sí, representan a un grupo de dinosaurios pequeños, diferentes al resto de los dinosaurios presentes en el conjunto del yacimiento de la Era del Peladilo (PL), están agrupados en el mismo entorno (5PL) y con la misma orientación en el sentido de marcha.

5. DISCUSIÓN

Las huellas que estamos estudiando están muy poco marcadas en el yacimiento, lo que suponemos que es debido a la naturaleza del sustrato. Hay dos argumentos que así lo indican: la continuidad de las secuencias de pasos no se mantiene ni en las propias rastrilladas, y que existe un número alto de huellas aisladas y sin relación aparente. Este mismo efecto es aplicable a huellas mayores (Figuras 4 y 5) que tampoco tienen continuidad manifiesta. En cambio, las huellas saurópodas y las del rastro con marca de cola son profundas. Como no se detectan procesos de erosión de la superficie de estudio, es por lo tanto muy probable que los dinosaurios pasaran en momentos en los que las propiedades físicas del sustrato eran diferentes. No obstante, en el conjunto del yacimiento PL hay pruebas de comportamiento flexible del suelo debido a mallas de algas (cf. Pérez-Lorente, 2015), de manera que es posible también que los dinosaurios pesados pudieran romper fácilmente por tracción los tapices y penetrar en el sustrato muy blando, mientras que los menos pesados no pudieran, aunque pasaran al mismo tiempo.

Estas huellas contienen caracteres icnotaxonómicos diagnósticos para definir un icnogénero nuevo, pero debido:

1) a la gran cantidad de nombres icnogenéricos que se han eliminado y modificado en las listas de referencia,

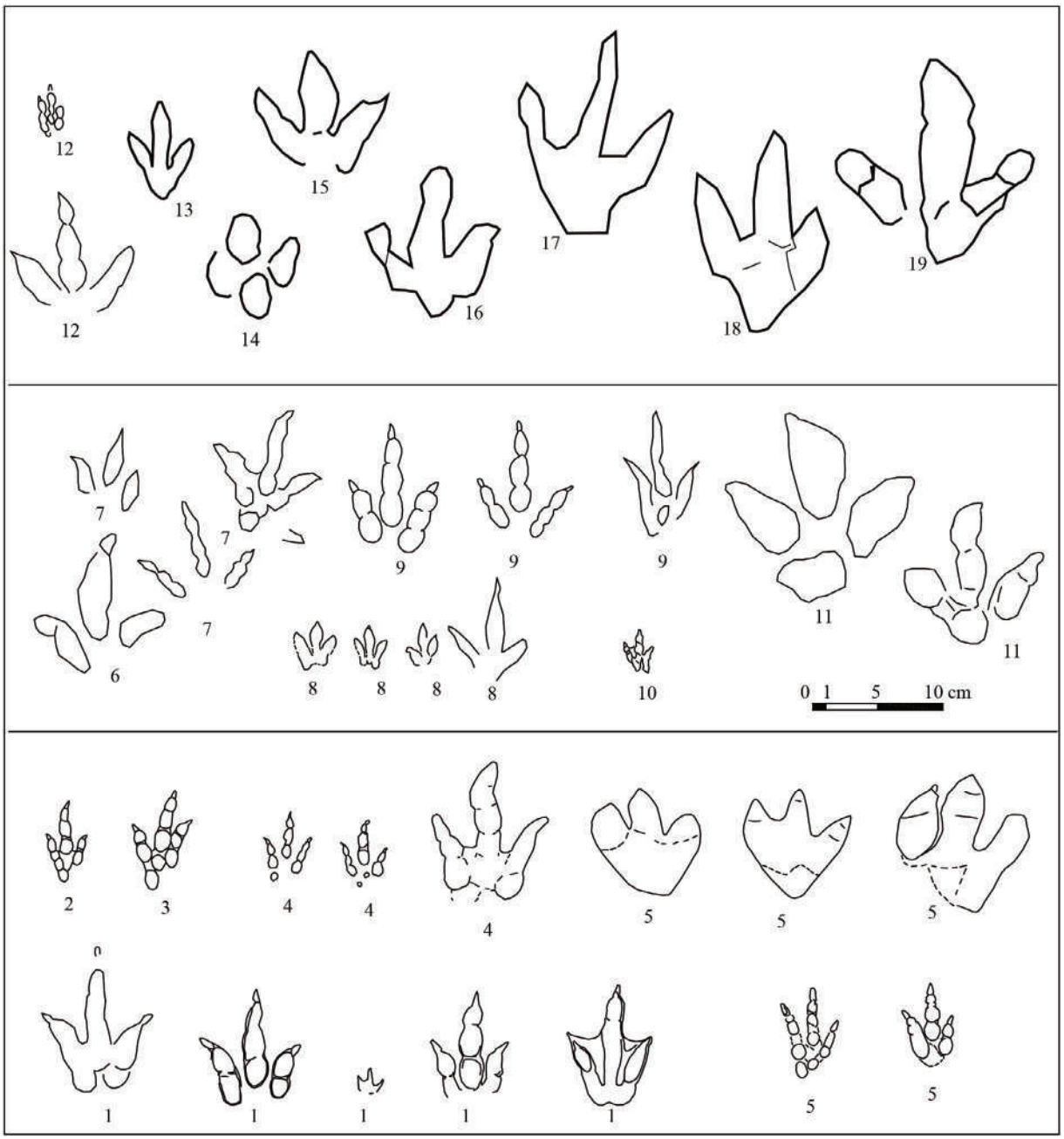


Figura 8. Otras huellas diminutas por periodos. A Triásico; B, Jurásico; C Cretácico. 1, *Masitrisauropus*; 2, *Grallator*; 3, *Coelurosaurichnus;* 4, *Agialopus;* 5, pisadas dinosauroides; 6, *Kayentapus*; 7, *Anomoepus*; 8, pisadas terópodas; 9, *Grallator*; 10, *Wildeichnus*; 11, *Dineichnus*; 12, *Minisauripus*; 13, *Kalohipus*; 14, pisada ornitópoda 5PL2.2; 15, pisada terópoda BLV1.2; 16, pisada terópoda PP149.4; 17, pisada terópoda 7PL107; 18, pisada terópoda 3I2.3; 19, pisada terópoda LRU4.2. Las figuras están redibujadas de Casanovas *et al*. (1993), Demathieu (1970), Demathieu *et al*. (2002), Díaz-Martínez *et al*.(2015), Ellemberger (1972), Fuentes y Meijide (1998), Gierlinski *et al*. (2009), Lockley *et al*. (2007), Lockley y Hunt (1995).

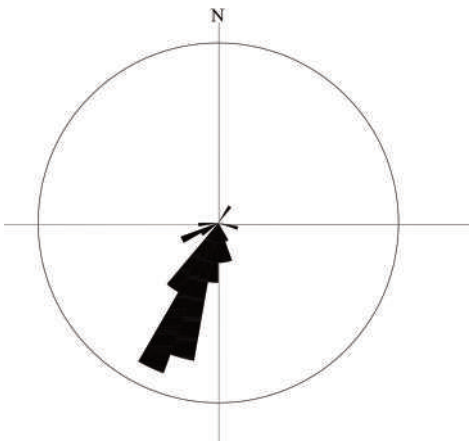


Figura 9. Orientación del eje longitudinal de las huellas ornitópodas muy pequeñas.

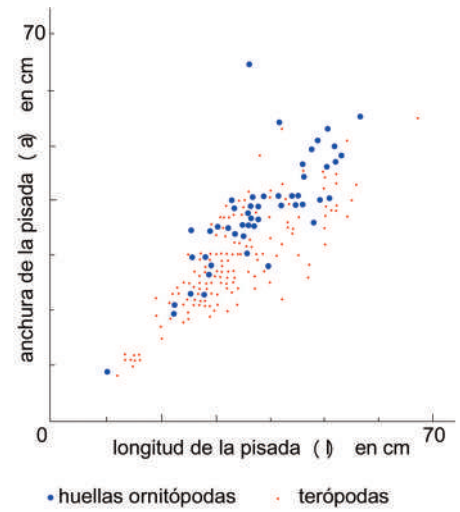


Figura 10. Proyección por tamaño de las huellas de dinosaurios bípedos de La Rioja (modificado de Pérez-Lorente, 2001).

2) a las enormes disquisiciones que es necesario elaborar y cuya utilidad no siempre está justificada cuando se pretende definir un nombre nuevo, y

3) al valor de los caracteres anatómicos frente a los físicos en la interpretación del diseño y de las estructuras de las huellas fósiles (Sarjeant, 1990) y a

4) la incertidumbre en su asignación a icnopoyetas muy jóvenes o a adultos de talla pequeña, lo cual supone la atribución de más de un icnotaxón a una misma especie animal

evitamos definir un nuevo icnotaxón para estas huellas. Los caracteres biomórficos de 5PL2 descritos en el apartado de icnología son suficientemente firmes para asociarlos al icnotipo de huellas ornitópodas, y hasta ahora no se han definido huellas con estos caracteres en los que también se incluye el tamaño.

Recientemente Minguez Ceniceros *et al.* (2024) consideran la posibilidad de que haya muchos dinosaurios que no dejen huellas suficientes en medios apropiados para su conservación. Entre ellos citaron la incompatibilidad en ciertos hábitats para la vida de las crías de ciertos dinosaurios y el que hubiera dinosaurios que nunca vivieran en entornos propicios para dejar huellas que fosilizaran. Dado que las icnitas de tipo 5PL2 no se han encontrado hasta ahora en otros yacimientos, parece posible que los hábitats con suelo fangoso no fueron propicios para los icnopoyetas responsables de las huellas ornitópodas pequeñas de 5PL, tanto si eran crías como si eran dinosaurios más viejos.

No hay descritos en La Rioja morfotipos ornitópodos menores que 5PL2, y faltan los de tamaño intermedio con el resto de morfotipos ornitópodos, que son sustancialmente mayores (Figura 10). Este yacimiento constituye, por lo tanto, una particularidad destacable en el conjunto de huellas de la región.

6. CONCLUSIONES

Se describe un grupo numeroso de huellas ornitópodas dejadas por dinosaurios ornitópodos de tamaño pequeño. Es posible que, aunque sus huellas son muy pequeñas, sus autores fueran dinosaurios adultos.

Se propone también que los icnopoyetas de este tipo dejaron aquí sus huellas porque eventualmente se adentraron en un hábitat lacustre con barro.

Los dinosaurios que dejaron estas huellas, no repetidas en La Rioja ni en otros trabajos publicados tenían comportamiento gregario.

No se puede utilizar la diferencia de profundidad de las huellas del yacimiento de la Era del Peladillo como criterio sobre momentos diferentes del paso de dinosaurios, sino que tal diferencia se podría deber al peso, a la presión sobre el suelo y a la resistencia de las mallas de algas a la rotura por tracción.

7. AGRADECIMIENTOS

Al Servicio de Patrimonio de la Consejería de Cultura del Gobierno de La Rioja por concedernos el permiso para el estudio del sector, y a los alumnos de los cursos y campos de trabajo de verano de la Universidad y del Gobierno de La Rioja que limpiaron el yacimiento. A M.L. por su ayuda en la limpieza del yacimiento en la última campaña de campo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUIRREZABALA, L.R., TORRES, J.A. y VIERA, L.I. (1985). El Weald de Igea (Cameros-La Rioja). Sedimentología, Biostratigrafía y Paleoicnología de grandes reptiles (Dinosaurios). *Munibe*, 37, 111-118.

ALEXANDER, R.M. (1976). Estimates of the speed of dinosaurs. *Nature*, 261, 129-130.

ALLEN, J.R.L. (1997). Subfossil mammalian tracks (Flandrian) in the Severn Estuary S.W. Britain: mechanics of formation, preservations and distribution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 352 (1352), 481-518.

BRANCAS, R., MARTÍNEZ, J. y BLASCHKE, J. (1979). *Huellas de dinosaurio en Enciso*. Diputación de Logroño. Colección Gonzalo de Berceo, 2, 96 pp.

CASAMIQUELA, R.M. (1964). *Estudios icnológicos. Problemas y métodos de la icnología con aplicación al estudio de pisadas mesozoicas (Reptilia, Mammalia) de la Patagonia*. Publicación del Ministerio de Asuntos Sociales de la provincia de Rio Negro, 229 pp.

CASANOVAS, M.L., EZQUERRA, R., FERNÁNDEZ ORTEGA, A., PÉREZ-LORENTE, F., SANTAFÉ, J.V. y TORCIDA, F. (1993). Icnitas de dinosaurios. Yacimientos de Navalsaz, Las Mortajeras, Peñaportillo, Malvaciervo y La Era del Peladillo 2. (La Rioja. España). *Zubía monográfico*, 5, 9-133.

CASANOVAS, M.L., EZQUERRA, R., PÉREZ-LORENTE, F. y SANTAFÉ, J.V. (1992a). Revisión del yacimiento "Icnitas 3" de huellas de dinosaurio. (Enciso, La Riojas, España). *Zubía*, 18, 31-44.

CASANOVAS, M.L., FERNÁNDEZ-ORTEGA, A., PÉREZ-LORENTE, F. y SANTAFÉ, J.V. (1989). Huellas de dinosaurio de La Rioja. Yacimientos de La Senoba, La Virgen del Campo y Valdecevillo. *Ciencias de la Tierra*, 12, 90 pp.

CASANOVAS, M.L., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F., SANTAFÉ, J.V. y TORCIDA, F. (1997). Pisadas de ornitópodos terópodos y saurópodos en la Era del Peladillo 5 (La Rioja. España). *Zubía*, 15, 39-43.

CASANOVAS, M.L., FERNÁNDEZ-ORTEGA, A., PÉREZ-LORENTE, F. y SANTAFÉ, J.V. (1998). Ocho nuevos yacimientos de huellas de dinosaurio. *Zubía*, 16, 117-152.

CASANOVAS, M.L., FERNÁNDEZ-ORTEGA, A., PÉREZ-LORENTE, F. y SANTAFÉ, J.V. (1992b). Dinosaurios coelúridos gregarios en el yacimiento de Valdevajes (La Rioja. España). *Revista Española de Paleontología*, 6, 177-189.

CASANOVAS, M.L., FERNÁNDEZ ORTEGA, A., PÉREZ-LORENTE, F., SANTAFÉ, J.V. y TORCIDA, F. (1997). Pistas de ornitópodos, terópodos y saurópodos en la Era del Peladillo 5. (La Rioja, España). *Zubía*, 15, 229-246.

CASAS, A.M., MUÑOZ, A., TELLA, A. y LIESA, C.I. (2024). Magnetic surveying as prosy for defining cyclicity in thick sedimentary fillings. Application in the sedimentary Cretaceous Cameros Basin (N Spain). *Cretaceous Research,* 154. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105736

DEMATHIEU, G. (1970). *Les empreintes de pas de vertérbrés du Trias de la bordure N-E du Massif Central. Thèse de doctorart*. Université de Paris. Cahieres de Paleontologie, Paris. 211 pp.

DEMATHIEU, G.R. (1986). Nouvelles recherches sur la vitesse des vertébrés auteurs de traces fossiles. *Geobios*, 19, 327-333.

DEMATHIEU, G.R., GAND, G., SCIAU, J. y FREYEGT, P. (2002). Les traces de pas de dinosaures et autres archosaures du Lias inferieur des Grands Causses, Sud de la France. *Palaeovertebrata*, 31, 163 pp.

DÍAZ-MARTÍNEZ, I., GARCÍA-ORTIZ. E. y PÉREZ-LORENTE, F. (2015). A new dinosaur tracksite with small footprints in the Urbión Group (Cameros Basin, Lower Cretaceous, La Rioja, Spain). *Journal of Iberian Geology*, 41, 167-175. http://dx.doi.org/10.5209/rev_JIGE.2015.v41.n1.48661

DURANTEZ, O., SOLÉ, J., CASTIELLA, J. y VILLALOBOS, L. (1982). *Mapa geológico de España. Escala 1:50.000. Hoja nº 281. CERVERA DEL RIO ALHAMA*. Igme. Hoja y memoria.

ELLENBERGER, P. (1972). Contribution a la classification de pistes de vertebrés du Trias: les types de Stormberg d'Afrique du Sud (I). *Paleovertebrata*, (mem. extr.), 1-117.

FUENTES VIDARTE, C. y MEIJIDE CALVO, C. (1998). Icnitas de dinosaurios terópodos en el Weald de Soria (España). Nuevo icnogénero *Kalohipus*. *Estudios Geológicos*, 54, 147-152.

GARCÍA-ORTIZ, E. y PÉREZ-LORENTE, F. (2014). Palaeoecological inferences about dinosaur gregarious behaviour based on the study of tracksites from La Rioja area in the Cameros Basin (Lower Cretaceous, Spain). *Journal of Iberian Geology,* 40, 113-117. http://dx.doi.org/10.5209/rev_JIGE.2014.v40.n1.44091

GARCÍA-ORTIZ, E. y PÉREZ-LORENTE, F. (2025). Caracteres distintivos de la marcha con impresión de cola de dinosaurios. Nuevas rastrilladas (5PL/terópoda y 1PL12/ornitópoda) en el Cretácico Inferior de La Rioja (España). *Zubía*, en prensa.

GATESY, S.M. (2003). Direct and indirect tracks features: what sediment did a dinosaur touch? *Ichnos*, 10, 91-98.

GIERLINSKI, G., NIEDZWIEDZKI, G. y NOVAZCKI, P. (2009). Small theropod and ornithopod footprints in the Late Jurassic of Poland. *Acta Geologica Polonica*, 590, 221-234.

HAUBOLD, H. (1971). Ichnia amphibiorum et reptiliorum fossilium. En: *Handbuch der Paläoherpetologie*. Ed. O. Kuhn, (18,18), 1-124.

LEONARDI, G. (1987). *Glossary and manual of tetrapod footprint palaeoicjnology*. Mininterio de Minas e Energía. Brazil. 119 pp.

LOCKLEY, M.G. y HUNT, A.P. (1995). *Dinosaur Tracks and Other Fossil Footprints of the Western United States*. Columbia University Press, New York, 338 pp.

LOCKLEY, M.G., KIM, J.Y., KIM, K.S., KIM, S.H., MATSUKAWA, M., RIHUI, L., JIANJUN, L. y YANG, S.Y. (2007). *Minisauripus* – the track of a diminute dinosaur from the Cretaceous of China and South Korea: implications for stratigraphic correlation and theropod foot morphodynamics. *Cretaceous Research*, 29, 115-130.

LOCKLEY, M.G., SANTOS, V.F., MEYER, C. y HUNT, A. (1998). A new dinosaur tracksite in the Morrison Formation Hove Quarry, Wyoming. En: *The Uper Jurassic Morrison Formation: an interdisciplinary study*. K. Carpengter, D. Chure y J. Kirkland (eds.). Modern Geology, 23, 317-330.

MELÉNDEZ, A. y PÉREZ-LORENTE, F. (1996). Comportamiento gregario aparente de dinosaurios condicionado por una deformación sinsedimentaria (Igea, La Rioja. España). *Estudios geológicos*, 52, 77-82.

MINGUEZ CENICEROS, J., MASROUR, M., BOUTAKIOUT, M., EXTREMIANA, J.I. y PÉREZ-LORENTE, F. (2024). Analysis of very small-small theropod footprints data from Imilchil tracksite (High Central Atlas, Morocco). A concordance model for a global scale. *Journal of African Earth Science*s, 219. https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2024.105389

MUÑOZ, A., ANGULO, A., LIESA, C.L., LUZÓN, M.A., MAYAYO, M.J., PÉREZ, A., SORIA, A.R., VAL, V. y YUSTE, A. (2021). Periodicidad climática y datación astrocronológica del Grupo Enciso en la Cuenca oriental de Cameros. *Boletín Geológico y Minero*, 131, 243-268.

PÉREZ-LORENTE, F. (2001). Icnitas terópodas del Cretácico Inferior de La Rioja (España). *Zubía,* 19, 115-138.

PÉREZ-LORENTE, F. (2013). Las huellas de dinosaurio más modernas de Enciso (La Rioja, España). Yacimiento de Las Riscas). *Zubía*, 31, 207-218.

PÉREZ-LORENTE, F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. En: *Life of the past*, J.O. Farlow (ed.) Indiana University Press. 363 pp.

REQUETA, L.E., HERNÁNDEZ MEDRANO, N. y PÉREZ-LORENTE, F. (2006-7). La Pellejera: Descripción y aportaciones. Heterocronía y variabilidad de un yacimiento con huellas de dinosaurio de La Rioja (España). *Zubía monográfico*, (18-19), 21-114.

ROMERO-MOLINA, M.M., PÉREZ-LORENTE, F. y RIVAS, P. (2003). Análisis de la parataxonomía utilizada con las huellas de dinosaurio. En: Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España. F. Pérez-Lorente (coord.) *Ciencias de la Tierra*, 26, 13-32.

SARJEANT, W.A.S. (1990). A name for the trace of an act: approaches to the nomenclature and classification of fossils vertebrate footprints. En: *In Dinosaur systematics: perspectives and approaches*. K.Carpenter y P.J.Currie (eds.) Cambridge Univ. Press. 299-308.

THULBORN, T. (1990). *Dinosaur tracks*. Chapman and Hall. 410 pp.

VIERA, L.I. y TORRES, J.A. (1979). El Weáldico de la zona de Enciso (Sierra de los Cameros) y su fauna de grandes reptiles. *Munibe,* 1-2, 141-157.

VIERA, L.I. y AGUIRREZABALA, L.M. (1982). El Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de dinosaurios I. *Munibe*, 34, 245-270.

VIERA, L.I., TORRES, J.A. y AGUIRREZABALA, L.M. (1984). El Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de dinosaurios II. *Munibe*, 38, 3-22.

Caracteres distintivos de la marcha con impresión de cola de dinosaurios. Nuevas rastrilladas en el Cretácico Inferior de La Rioja (España)

ESPERANZA GARCÍA-ORTIZ[1]*, FÉLIX PÉREZ-LORENTE[2]

RESUMEN

Son muy pocos los lugares en los que los dinosaurios normalmente bípedos en marcha dejan icnitas de los autopodios y de la cola. En este trabajo, se estudian dos rastrilladas con marcas de cola encontradas en La Rioja (Grupo de Enciso. Cretácico Inferior) que muestran caracteres de sus autores y de su progresión. Cada una de las nuevas rastrilladas se compone de los huecos debidos a los autopodios y de una acanaladura sigmoidal que los acompaña en su recorrido. Entre los hechos destacados se constatan las diferencias de la acanaladura entre las rastrilladas ornitópodas y terópodas: el valor de la relación entre la amplitud y la longitud de onda; la sección de la acanaladura en U o en V y finalmente la anchura relativa. En ambas rastrilladas es notable tanto la dependencia o sincronización durante la marcha entre el movimiento pendular de la cola con el de los autopodios, como la relación de las marcas de cola con pisadas que tienen particularidades (marcas de hallux y, o de metatarso, pisadas muy profundas o irregulares, u otras) respecto a las rastrilladas bípedas normales en otros yacimientos.

Palabras clave: *Marcas de cola, dinosaurios, Era del Peladillo, Grupo de Enciso, La Rioja*.

There are very few places where normally bipedal dinosaurs on the move leave ichnites of autopodia and tail. In this paper, two new trackways with tail traces found in La Rioja are described and analysed. These traces serve to emphasize and highlight characteristics of the types of dinosaurs that left them and their mode of locomotion. Each of the two new trackways is composed of the hollows formed by the autopodia

[1] Instituto de Estudios Riojanos (IER). C/ Portales nº 2, 26001, Logroño (La Rioja, España). E-mail: cloessense@hotmail.com

[2] Universidad de La Rioja, Complejo Científico Tecnológico (CCT). C/ Madre de Dios nº 53, 26004, Logroño (La Rioja, España). felix.perez@unirioja.es

* Autor corresponsal

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.16

and a sigmoidal groove that accompanies them along their course. Among the remarkable findings are the following differences in the groove between the ornithopod and theropod traces: the ratio between the amplitude and the wavelength, the U-shaped or V-shaped section of the groove, and finally relative width of the tail drag. In both trackways, notable features include the dependence or synchronisation during walking between the pendular movement of the tail and that of the autopodials, and the relationship of the tail marks with footprints that have particularities (hallux and/or metatarsal marks, very deep or irregular footprints, or others) with respect to normal (without tail traces) bipedal trackways founds in other sites in La Rioja.

Keywords: Tail traces, dinosaurs, Era del Peladillo, Enciso Group, La Rioja.

1. INTRODUCCIÓN

La cola es un apéndice caudal de muchos animales tanto vertebrados (peces, reptiles, aves, mamíferos) como invertebrados (escorpiones, colémbolos y otros). El estudio de las colas de animales extintos se basa en las características de sus fósiles directos e indirectos y en la comparación con la función de la cola en los animales vivos (p. ej., Brand, 1979; Kim, 2000; McKee, 1947).

Las marcas de cola de dinosaurios no son abundantes en el registro icnológico mundial, por lo que cada nuevo yacimiento que las contenga es de gran interés. La primera cita es de Hitchcock (1848) que supuso que una marca de la quilla o de la callosidad isquiática de *Anomoepus scambus* Hitchcock 1848 era de cola. Más tarde Hitchcock (1858) citó la marca de cola de *Gigantitherium caudatum* Hitchcock 1855. Desde entonces se han descrito yacimientos con marcas de cola de dinosaurios (p. ej.: Kim y Lockley, 2013).

A veces no es fácil deducir el autor de este tipo de icnitas por varias razones. La primera es que se pueden confundir con otras estructuras (ej., Jenny *et al.*, 1981; cf. Reolid *et al.*, 2025); la segunda es que pueden estar producidas por otros animales como cocodrilos (e.g., Ezquerra y Pérez-Lorente, 2003) de manera que en ocasiones se han atribuido a dinosaurios las marcas producidas por otros animales (p. ej., *Selenichnus* Hitchcock 1858); la tercera es que algunas de estas estructuras no están acompañadas por pisadas (p.ej., Pérez-Lorente *et al.*, 1986) por lo que ni siquiera su origen biológico es seguro. Hay pocas rastrilladas con más de tres huellas que tengan marcas de cola a lo largo de todo su recorrido. Algunas no se imprimen durante la marcha sino durante momentos en los que el dinosaurio adopta alguna postura particular. Por ejemplo, cuando se para y se agacha, dejando en este caso icnitas de manos, de pies que incluyen el metapodio, de la cola, de la callosidad isquiática y a veces de la quilla o del morro (Ellenberger, 1974; Hitchcock, 1848; McLarty y Esperante, 2024). Incluso hay rastrilladas largas con intervalos de marcha y con parada (Ellenberger, 1974; Olsen y Rainforth, 2003; McLarty y Esperante, 2024), en las que la cola se marca en las posiciones de parada.

Hasta ahora, en La Rioja (Pérez-Lorente, 2003) el número de rastrilladas (sin tener en cuenta los caos de huellas de las manadas y las icnitas aisladas) descritas hasta esa fecha es de 1.031. Solo cinco tenían marcas de la cola, es decir del 0.5 % aproximadamente. Las rastrilladas descritas en este trabajo son de marcha ininterrumpida y la marca de la cola se extiende a lo largo de todo su recorrido.

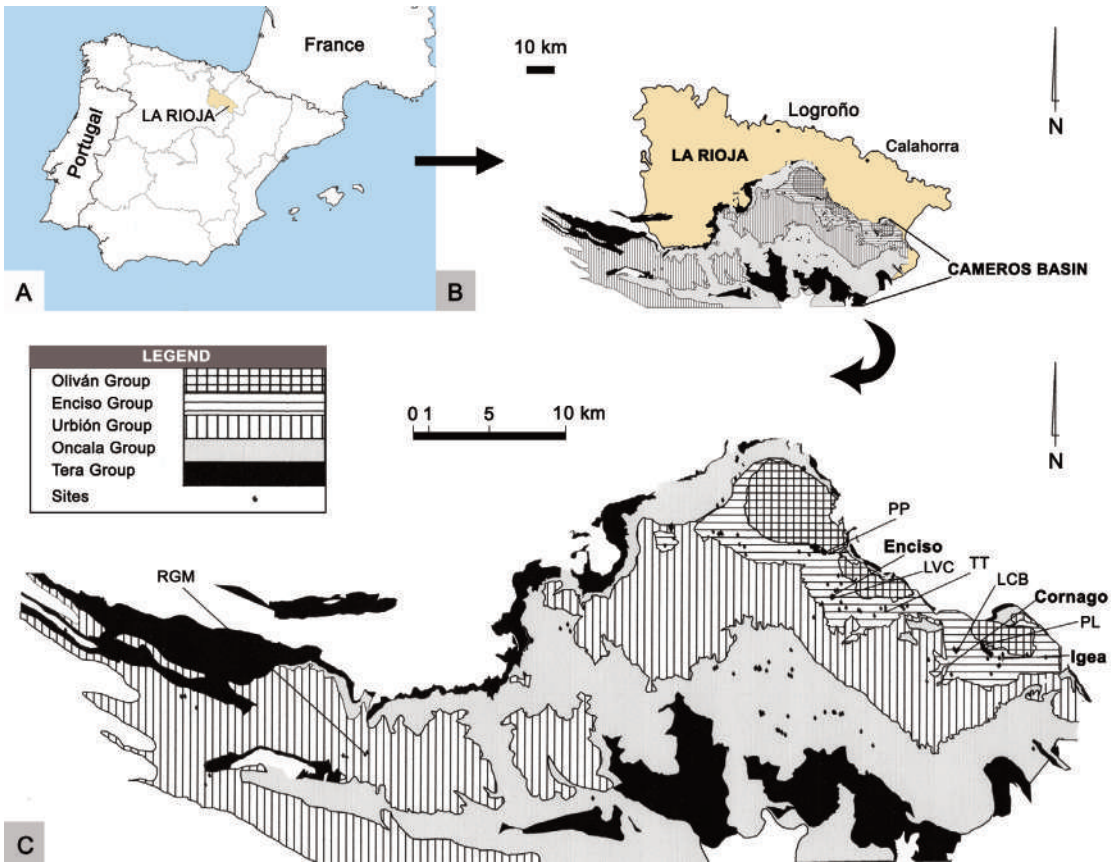


Figura 1. Mapa de situación del área de estudio. A) Mapa de la Península Ibérica que muestra la ubicación de la Cuenca de Cameros. B) Mapa de La Rioja con la Cuenca de Cameros resaltada. C) Mapa geológico de la Cuenca de Cameros que incluye los cinco grupos litoestratigráficos mencionados en el texto y los yacimientos citados: RGM (El Frontal), PP (Peñaportillo), LVC (La Virgen del Campo), TT (Corral del Totico), LCB (Los Cayos B) y PL (La Era del Peladillo).

El objetivo de este trabajo es analizar dos rastrilladas nuevas, una terópoda (5PL20) y otra ornitópoda (1PL12), con marcas de cola encontradas ya hace tiempo en yacimientos de La Rioja (Figura 1) y completar el registro de rastrilladas con esta particularidad para recalcar sus características.

1.1. ANTECEDENTES

Como se ha dicho antes, el número de marcas de cola descritos es bajo. Kim y Lockley (2013) citan 38 ejemplos en todo el mundo, de los que solo 33 están asociados a rastrilladas de dinosaurios, y de ellos uno se ha asociado a galerías hundidas (Reolid *et al.*, 2025). Los autores de las restantes se asignan a 17 dinosaurios ornitópodos, 14 terópodos y una a un saurópodo. Según Kim y Lockley (2013) esta proporción está relacionada con la postura bípeda y cuadrúpeda, y el tipo de locomoción.

En España (excepto La Rioja) se han citado rastros con marcas de cola en la provincia de Teruel (yacimiento de El Cantalar, ver Figura 2A, Pérez-Lorente y Herrero Gascón, 2007), el Principado de Asturias (yacimiento

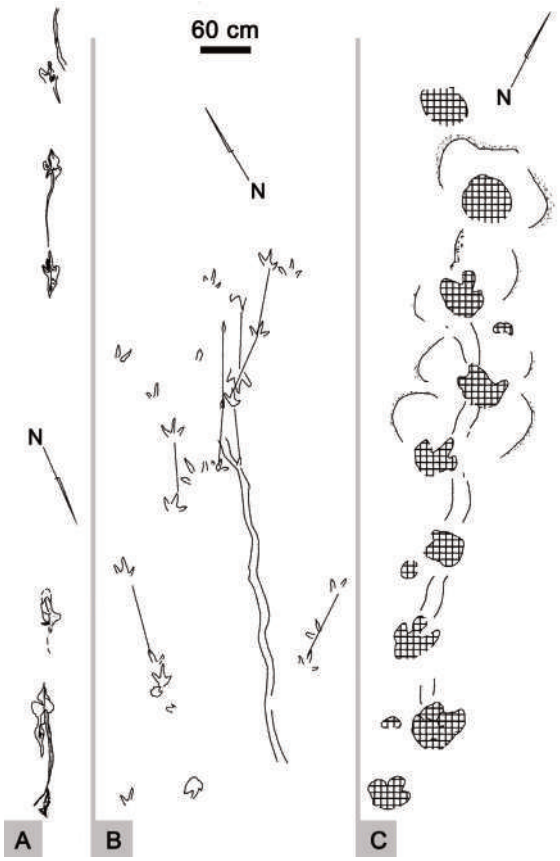


Figura 2. Rastrilladas de dinosaurio con marcas de cola descritas en España (excluyendo La Rioja). A) Rastro 2ELC del yacimiento de El Cantalar (Teruel). B) Rastro terópodo con marca de cola descrito en el yacimiento de Faro de Tazones (Asturias). C) Parte del rastro 2RGM1 del yacimiento de El Frontal (Burgos). Basado en Pérez-Lorente y Herrero Gascón (2007), García Ramos *et al.* (2002, 2004), y Torcida *et al.* (2003).

de Faro de Tazones, ver Figura 2B, García Ramos *et al.*, 2002, 2004) y en la provincia de Burgos (yacimiento de El Frontal, Torcida *et al.*, 2003). Las marcas de El Cantalar y Faro de tazones se han atribuido a terópodos y la de El Frontal a un ornitópodo (Tabla 1).

En La Rioja se han citado este tipo de impresiones desde el año 1979. Aunque alguna de las marcas son sin duda trazas de cola, hay parte que no lo son por el origen de las acanaladuras y otras porque son atribuciones no fundamentadas. Las primeras referencias a marcas de cola son de Brancas *et al.* (1979) que las citaron en varios afloramientos. Una parte de ellas son estructuras de deslizamiento de barro (Lastra 12A, en la página 82), otras son el reflejo de fracturas tectónicas (Lastras 13A, páginas 83-86) y finalmente quedan dos acanaladuras en el yacimiento Lastra 3A (páginas 48-51) cuyo origen no se ha determinado porque el estrato está muy erosionado.

Viera *et al.* (1984) fueron los primeros que citaron una marca de cola de dinosaurio en el yacimiento de Peñaportillo (PP, ver Figura 3A). No hay duda en este caso porque la estructura es un canal sigmoide asociado a pisadas de un rastro aparentemente bípedo. Las icnitas son aproximadamente circulares, sin ningún detalle y sobrepisadas por otras icnitas terópodas. Las atribuyeron a un dinosaurio ornitópodo (Tabla 1). El rastro de Peñaportillo (PP150) se ha tratado en dos publicaciones posteriores a la de Viera *et al.* (1984). Una de Casanovas *et al.* (1993b) en la que analizan la forma de andar del icnopoyeta teniendo en cuenta el movimiento de la cola en relación con la posición de las pisadas y otra de Pérez-Lorente *et al.* (2001) en las que detallan parte del estudio anterior. Todos los autores que han examinado esta rastrillada proponen un autor ornitópodo. Sin embargo, Gierlinski (1995, com. pers.) apuntó la idea de que se tratara de un tireóforo, probablemente un estegosaurio de andar bípedo (cf. Torcida *et al.*, 2003).

Pérez-Lorente *et al.* (1986) presentan una fotografía (Figura 4A) con estrías colocadas en una franja estrecha que atribuyen a estructuras de arrastre de cola de dinosaurios. Tampoco son marcas indudables de cola, aunque sean estrías de arrastre y ocupen una banda estrecha y alargada. No hay pisadas relacionadas con ellas. El yacimiento en el que las encuentran es el de La Virgen del Campo, que coincide con la Lastra 12A de Brancas *et al.* (1979) pero las estructuras citadas por unos y otros autores son diferentes.

Yacimiento y Rastrillada	Número de huellas	Características de la marca de la cola	Características de las pisadas	Atribución	Otra información
Faro de Tazones/?	?	relleno	¿tridáctilas?	¿terópoda?	sin huellas claramente asociadas a la marca de la cola
El Frontal/ 2RGM1	15	amplia y plana	tridáctilas	ornitópoda	hay huellas de mano en parte de la rastrillada
El Cantalar/ 2ELC	6	estrecha y angulosa	tetradáctilas	terópoda	los pies se hunden totalmente en el barro
Peñaportillo/ PP150	7	ancha y plana	redondas	ornitópoda	línea de contorno sin detalles
Los Cayos B/ LCB2-R1	6	estrecha	alargadas	terópoda	línea de contorno sin detalles
Los Cayos B/ LCB2-R5	3	estrecha	tridáctilas y tetradáctilas	terópoda	pisadas con marca de hallux
Corral del Totico/2TT12	6	ancha y plana	redondas	ornitópoda	línea de contorno sin detalles
Corral del Totico/ 2TT16	22	ancha y plana	tridáctilas	ornitópoda	marca de cola al final de la rastrillada, donde aumenta la amplitud de rastrillada y la línea de contorno no tiene detalles
Era del Peladillo 1/ 1PL12	8	ancha	¿tridáctilas?	ornitópoda	huellas irregulares
Era del Peladillo 5/ 5PL20	11-15	estrecha y angulosa	alargadas	terópoda	¿con cuatro huellas de mano? líneas de contorno sin detalles

Tabla 1. Tabla resumen con la información de las pistas con marcas de cola citadas en España hasta la fecha además de las dos nuevas pistas estudiadas.

Moratalla *et al*. (2001, 2003) dibujan dos rastrilladas con marcas de cola del yacimiento de Los Cayos B, nivel B3 (LCB2, ver Figura 3B). La interpretación es correcta porque las acanaladuras acompañan cada una a una rastrillada, son sinuosas y las icnitas son irregulares (cf. Torcida *et al*., 2003). Además, las rastrilladas de Los Cayos B van con huellas alargadas, mal impresas y con icnitas que tienen marca del hallux (Tabla 1).

Por otro lado, Jiménez Vela y Pérez-Lorente (2006-2007) describen en el yacimiento del Corral del Totico (TT) una rastrillada con 6 huellas (2TT12, ver Figura 3C) acompañada también de un surco zigzagueante y otra con 29 huellas (2TT16, ver Figura 3D) en la que las últimas (desde la 2TT16.25 a la 2TT16.29) están también asociadas a un surco similar. Asignan los dos conjuntos de huellas y acanaladuras a la marca de pies y de cola ornitópoda (Tabla 1).

En La Rioja hay en total cinco rastrilladas en las que se reconoce la marca de la cola y, además, varias estructuras en las que o no hay criterios suficientes asegurar que son marcas de cola, o los criterios son opuestos a esta atribución (Tabla 1).

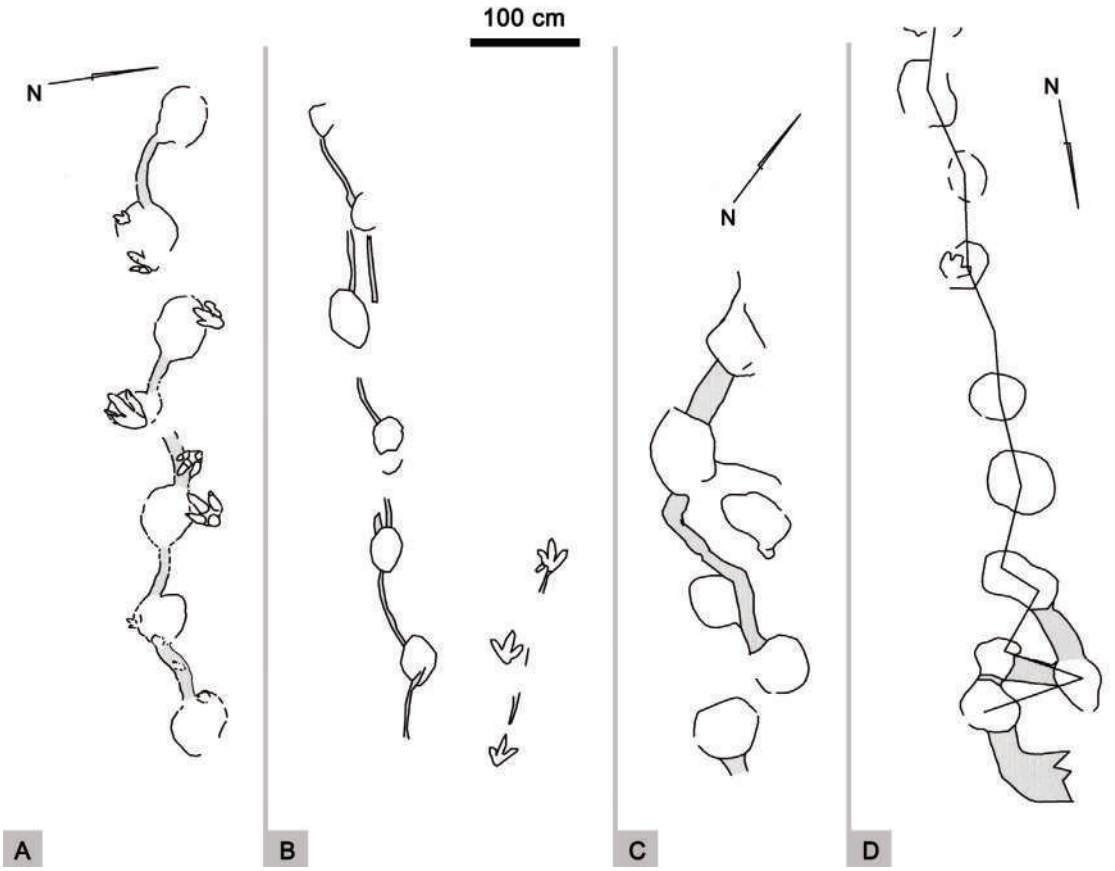


Figura 3. Rastrilladas con marcas de cola descritas anteriormente en La Rioja. A) Rastrillada PP150 del yacimiento de Peñaportillo. B) Rastro LCB2-R1 (izquierda) y LCB2-R5 (derecha) del yacimiento de Los Cayos B. C y D) Rastrilladas 2TT12 y 2TT16 del yacimiento del Corral del Totico. Tomados de Casanovas *et al*. (1993b), Moratalla *et al*., (2001, 2003); Jiménez Vela y Pérez-Lorente (2006-7).

1.2. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

Las rastrilladas 1PL12 y 5PL20 se encuentran en el yacimiento de La Era del Peladillo (PL) situado en el término de Igea, a unos 4 km al noroeste del pueblo (Figura 1). El punto medio de los sectores 1PL y 5PL en coordenadas UTM es 30T 579200E, 4659540N y 579055E, 4559310N respectivamente.

Geológicamente están en la Cuenca de Cameros, que se extiende por parte de las provincias de Burgos y Soria, y el sureste de la Comunidad Autónoma de La Rioja (Figuras 1A y 1B). Beuther (1955) y Tischer (1966) dividieron los sedimentos continentales de la Cuenca en cinco grupos litoestratigráficos llamados, desde la base al techo, Grupos de Tera, Oncala, Urbión, Enciso y Oliván (Figura 1C). El yacimiento de la Era del Peladillo en el que están las dos rastrilladas que tratamos aquí, está en calizas del Grupo de Enciso que contiene varios sectores con huellas de dinosaurios (Casanovas *et al*., 1993a, 1993b, 1993c, 1995a, 1995b, 1997; cf. Pérez-Lorente, 2015). En la misma superficie de estudio hay huellas de varios tipos aisladas, en rastrilladas y en grupos caóticos.

Según el Mapa Geológico de España 1:50.000 (Durantez *et al*., 1982), la Era del Peladillo (PL) estaría incluida en la "Unidad $C^{4}_{12\text{-}14}$" del Grupo de Enciso. La edad que se ha atribuido a estas rocas es variable y oscila entre el Aptiense (Alonso y Mas., 1993; Doublet, 2004) y el Hauteriviense-Barremiense (Muñoz *et al*., 2020; Casas *et al*., 2024). Estos últimos autores basan su cronología en el análisis cicloestratigráfico que coloca la base del Grupo de Urbión en el Titónico, y relega los Grupos de Oncala y Tera a edades muy bajas.

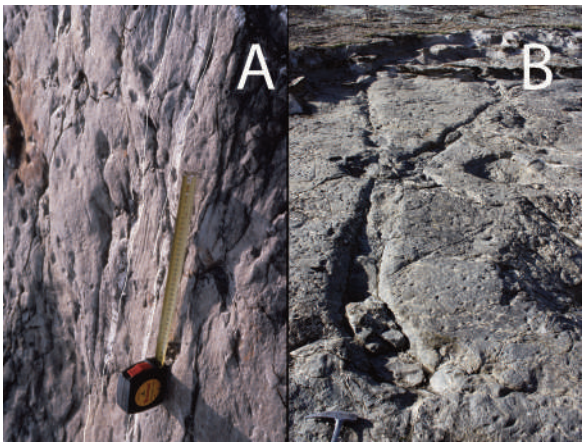


Figura 4. Yacimiento de la Virgen del Campo (LVC). A) Banda de estrías paralelas en el yacimiento LVC (Tomado de Pérez-Lorente *et al*., 1986). B) Acanaladura interpretada como posible marca de cola por Brancas *et al*. (1979), debida a deformación sinsedimentaria de las rocas del yacimiento.

Las calizas de la Era del Peladillo son lacustres y depositadas en la parte alta de secuencias de final de relleno (Meléndez y Pérez-Lorente, 1996) de lagos que se forman en cuencas de hundimiento tectónicas (Doublet, 2014).

La sedimentación carbonatada (Pérez-Lorente, 2013) ocupa la parte media del Grupo de Enciso cuyas partes baja y final son siliciclásticas. Los sedimentos carbonatados del Grupo de Enciso son lacustres como lo prueban los fósiles que contienen: unos de aguas someras (carofitas, bivalvos, gasterópodos, restos de peces de agua dulce) y otros de aguas más profundas (ostrácodos). En los niveles carbonatados someros abundan estructuras de algas (laminitas), restos de plantas y huellas de dinosaurios y cocodrilos. Son también abundantes las rizaduras de corriente y grietas de desecación.

2. MÉTODO

2.1. MEDIDAS Y NOMENCLATURA

En este estudio usamos medidas y nomenclatura (Tabla 2) basada en trabajos clásicos (cf. Haubold, 1971; Leonardi, 1987; Casanovas *et al*., 1989; Thulborn, 1990) sintetizados en Pérez-Lorente (2001, 2015). Los caracteres y abreviaturas usados son: longitud de la pisada (l); anchura de la pisada (a), paso (P), zancada (z), amplitud de rastrillada (Ar), luz de rastrillada (Lr), ángulo interdigital (II^III^IV), ángulo de paso (Ap), orientación (O) positiva o negativa sensu Leonardi (1987) y sus relaciones: altura del acetábulo (h) según Thulborn (1990), zancada relativa (z/l) Thulborn (1990), velocidad (v1, v2) según Alexander (1976) y Demathieu (1986), relación de Sternberg (1932) o longitud relativa de la extremidad (z/l), longitud relativa de la pisada (l/a), anchura relativa de la rastrillada (Ar/a). En el trabajo previo (Casanovas *et al*., 1997) no se había identificado la nueva rastrillada del afloramiento 5PL por lo que se han agrupado sus huellas en 5PL20: la huella 5PL112 que se consideró una pisada aislada, se ha visto que es la tercera de 5PL20. Para que su interpretación sea correcta ahora su identificación es 5PL(120)20.3. Las huellas de 5PL20 son irregulares.

3. ICNOLOGÍA

3.1. CARACTERÍSTICAS PARA LA IDENTIFICACIÓN DE LAS MARCAS DE COLA

Thulborn (1990), Hunt y Lucas (1998) y Dalla Vecchia *et al.* (2000) sintetizan los caracteres que sirven para identificar las marcas de cola de los tetrápodos terrestres en marcha:

- Surco estrecho y alargado, de poca variación de anchura o de lados paralelos.
- De trazado continuo o a intervalos, más o menos paralelo a la línea media, generalmente sinuoso.
- Sección en forma de V o de U, a veces con uno de los laterales más vertical que el otro.
- Estrías de deslizamiento y bordes de extrusión de barro.
- Impreso sobre la misma superficie de marcha que las huellas con las que va asociado.

Jiménez Vela y Pérez-Lorente (2006-7) concluyen que las rastrilladas con marcas de cola de dinosaurios ornitópodos tienen sección con forma de U abierta y con fondo plano. Pérez-Lorente y Herrero-Gascón (2007) revisan todas las rastrilladas terópodas y ornitópodas (*sensu* Romero Molina *et al.*, 2003) con marca de cola descritas, confirman los caracteres anteriores, y diagnostican que las marcas de cola terópodas tienen forma de V y son estrechas.

Torcida *et al.* (2003) añaden que las rastrilladas de dinosaurios con marcas de cola están asociadas con pisadas peculiares. Tales pisadas en las rastrilladas bípedas no son normales porque suelen tener marca de hallux, marca del metatarso, no son regulares o tienen huellas de la mano. En el caso citado por Torcida *et al.* (2003), las marcas de cola están asociadas con los sectores cuadrúpedos de rastrilladas bípedas.

Las huellas marcadas con una "x" en la tabla 2, no están asociadas a ninguna pista y podrían pertenecer a la 5PL20. Generalmente, son marcas irregulares que pueden estar causadas bien por una mano, bien por anomalías en la marcha (se les asigna un código en la figura y una explicación en el texto) o podrían no pertenecer a la rastrillada 5PL20.

3.2 DESCRIPCIÓN Y RESULTADOS

Como ya se ha escrito, las dos rastrilladas (1PL12 y 5PL20) están en el yacimiento de la Era del Peladillo (PL) que consta de 7 sectores (1PL a 7PL). La superficie de estudio de seis de ellos (1PL a 6PL incluidos) está en el techo del mismo estrato mientras que 7PL está varias capas por debajo. 1PL12 y 5PL20 son dos rastrilladas en las que no falta ninguna pisada intermedia y en las que el surco dejado por el arrastre de la cola se extiende a lo largo del itinerario.

3.2.1. RASTRILLADA 1PL12

Es una rastrillada del sector 1PL, formada por icnitas que en el primer estudio ya se consideraba que perteneciera a una secuencia de marcha (Casanovas *et al.*, 1997) y se habían reconocido todas las pisadas (Figura 5). En el primer examen los caracteres icnológicos se consideraron insuficientes porque no se

ajustaban a los criterios de determinación que se empleaban en aquella época y las huellas se describieron como icnitas ornitópodas (Figura 5A). En el trabajo citado, los dedos, aunque se aprecia que son anchos, no están bien definidos debido a las irregularidades del fondo de la pisada. Además, en la figura 15 de ese trabajo (Figura 5A), dibujaron ya una parte de la marca de la cola a pesar de que no se le dedicó atención alguna. Las pisadas, aunque son huellas reales, no tienen caracteres icnotaxonómicos por la deformación debida al movimiento del barro durante su impresión. Son determinativos de las pisadas: la forma de la línea de contorno, el alargamiento relativo en la misma dirección, la trayectoria sin irregularidades y su asociación con una acanaladura sigmoide que las recorre.

Huella	l	a	Ar	Lr	P	z	Ap	O	h	z/h	V1	V2	(l-a)/a	Ar/a	z/l
1PL12.8	62	50			72				422				0.24		
1PL12.7	42	44	10	53	83	148	149		279	0.5	2.4	1.7	-0.04	0.23	3.3
1PL12.6	41	41	10	56	77	155	152		266	0,5	2.5	1.8	0	0.24	3.4
1PL12.5	44	41	10	69	68	161	146		288	0.5	2.6	1.8	0.07	0.24	3.6
1PL12.4		40	9	58	64	126	149			0.4	2.0	1.2			2.8
1PL12.3	50	42	9	58	65	123	147		332	0.4	2.0	1.2	0.19	0.21	2.7
1PL12.2	40	40	8	57	81	142	154		262	0.5	2.3	1.6	0	0.2	3.1
1PL12.1	52	42	12	72	77	151	144		338	0.5	2.4	1.7	0.24	0.29	3.3
1PL12.-1	44	42							288				0.05		
5PL(20)20.11	38	32			146								0.18		
5PL(23)20.10	61	47	5	54	127	272	172	33					0.3	0.11	4.4
5PL(25)20.9	45	29	9	55	139	264	165	-30					0.55	0.31	5.9
5PL(50)20.8	39	26	8	52	129	267	167	-11					0.5	0.31	6.8
5PL(140)20.7	52	34	13	65	132	257	157	0					0.56	0.38	4.9
5PL(68)20.6	46	34	14	74	131	257	155	-23					0.35	0.41	5.6
5PL(99)20.5	54	38	17	60	128	251	150	-20					0.42	0.45	4.6
5PL(100)20.4	45	29	13	60	129	251	156	4					0.55	0.45	5.6
5PL(112)20.3			18	70	142	261	149	-28							
5PL(161)20.2	60	35											0.71		
5PL20.1	-	-													
5PL(139)20.10x	41	26											0.58		
5PL(53)20.7x	40	32											0.25		
5PL(141)20.6x	-	-													
5PL(104)20.3x	24	18											0.33		

Tabla 2. Medidas de los nuevos rastros con marcas de cola (1PL12 y 5PL20). Todos los parámetros se expresan y comparan en cm, excepto Ap y O en grados. En 5PL20, las huellas marcadas con una "x" no corresponden con certeza a esta pista. Consultar el texto para obtener más información sobre las mediciones.

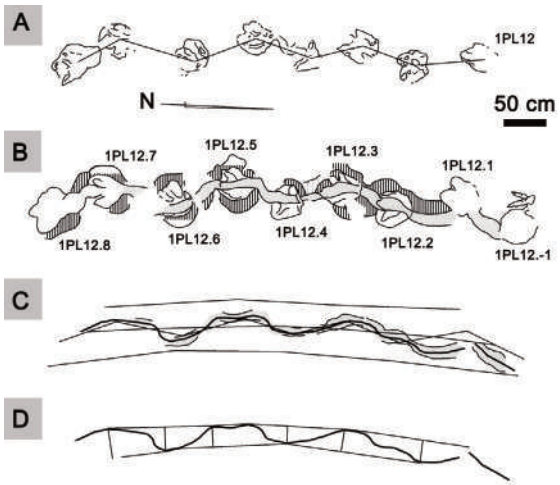


Figura 5. Rastrillada 1PL12. A) Dibujo de Casanovas *et al.* (1993a). B) Representación actual de la trayectoria. C) Esquema de la marca de cola y líneas auxiliares de estudio. D) Líneas tangentes a la sinusoide en los puntos de máxima amplitud.

Por su tamaño y relaciones métricas (Pérez-Lorente, 2001) las pisadas son anchas (l-a/a), las extremidades gruesas a muy gruesas (z/l), y la rastrillada (Ar/a) muy estrecha (Tabla 2). La altura del acetábulo es de unos 300 cm y la velocidad de desplazamiento muy baja (andar lento), congruente con el ángulo de paso bajo (150º). El espacio interdactilar o no se eleva o se eleva levemente sobre el fondo de la pisada.

Acompañando a las pisadas hay una franja sinusoide de unos 12-14 cm de anchura que no solo se marca entre las huellas, sino que también las atraviesa (Figura 5B). La profundidad de la marca varía desde el principio de la rastrillada hasta el final, aunque nunca es tan profunda como las pisadas. Mientras que el primer tramo (entre 1PL12.-1 y 1PL12.1) solo se distingue por el cambio de color de la superficie de la roca, a partir de 1PL2.1 se reconoce entre las huellas como una depresión más ancha que profunda, de base plana. En el interior de las pisadas la marca se reconoce porque deforma la base de las huellas. Las rebabas son anchas y bajas. La profundidad de las huellas aumenta a medida que el dinosaurio avanza pasando progresivamente de ser muy somera (1PL12.-1 del orden de un centímetro) a hundirse más de 10 cm (1PL12.8). La longitud de onda media es de 150 cm y la amplitud media de 24 cm. La línea sinusoidal (Figura 5C, D) es más irregular que las de Los Cayos y que la de Peñaportillo. Las marcas de cola del yacimiento del Corral del Totico (2TT) son muy cortas (Figura 2C, D) y no sirven para esta comparación. La relación entre la longitud de onda y la amplitud es de 6.25.

El fondo de todas las huellas de 1PL12 está tan deformado que, aunque se adivinan posibles marcas de dedos, nunca llegan a distinguirse lo suficiente como para dibujar sus contornos (Figura 6A). Los caracteres morfométricos de 1PL12 son los mismos que los de todas las huellas ornitópodas de 1PL, de manera que encajan en la definición de *Hadrosaurichnoides igeensis* Casanovas, Ezquerra, Fernández, Pérez-Lorente, Santafé y Torcida 1993, con la salvedad de que no conservan los detalles de las almohadillas de los dedos, ni las estrías interdactilares. Como en el holotipo y paratipo, en estas huellas no se eleva el barro entre los dedos, de manera que son como un círculo con todo su interior más hundido que la superficie de marcha.

La rastrillada corre paralela al límite de un grupo caótico de huellas ornitópodas (Pérez-Lorente *et al.*, 2001). El grupo está compuesto por una franja caótica de huellas de unos 5 metros de ancho que atraviesa el afloramiento, y por dos rastrilladas paralelas a sus bordes y que la flanquean (2PL1173 y 1PL12). Casanovas *et al.* (1993a) describieron el yacimiento y las características de la rastrillada 1PL12 como sigue: *"... El pie es ligeramente más ancho que largo. pero sin llegar a la altura de la superficie de marcha, estrías interdactilares radiales, marcas de pezuñas en algunas de las huellas y rastrilladas estrechas".*

Casanovas *et al.* (1993c) atribuyen las huellas ornitópodas de 1PL, incluidas las de 1PL12 a *H. igeensis,* icnita caracterizada por ser ornitópoda grande, tan larga como ancha, marcas de pezuñas y tener el fondo plano.

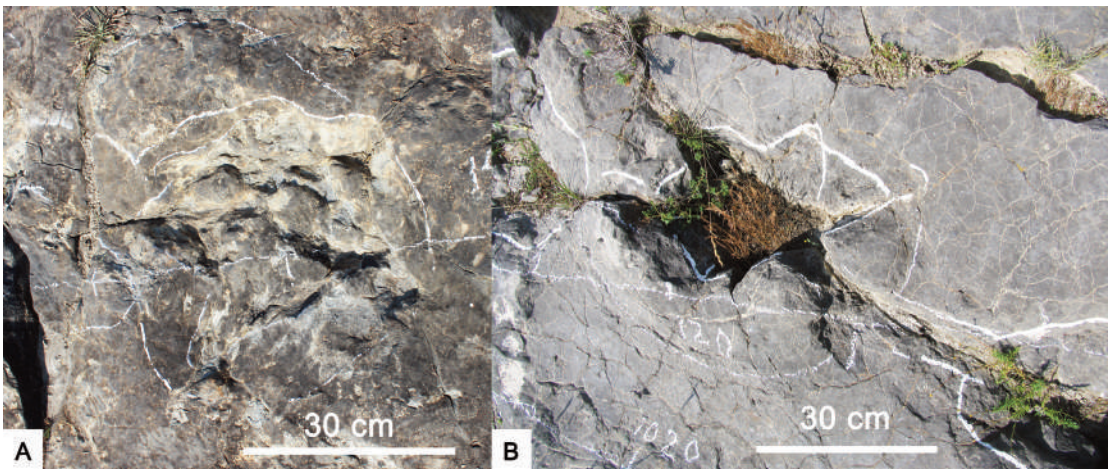


Figura 6. A) Estructuras irregulares en el interior de 1PL12.2. B) Acanaladura del rastro 5PL20 con sección en V y estría que recorre el fondo. La pisada central es 5PL(104)20.3x.

3.2.2. RASTRILLADA 5PL20

Está incluida en el sector 5PL del afloramiento (Figura 7). Las huellas están alargadas en la dirección de marcha, siguen la misma dirección y están asociadas a un canal sinuoso. Para el análisis de la rastrillada se han examinado todas las icnitas próximas a la acanaladura. Se eliminan las asociadas a otras rastrilladas y las que su dirección de marcha no es congruente con la de la acanaladura. Las huellas (Figura 6B) son profundas y penetran en el fondo más de 20 cm. Todas las huellas que se incluyen ahora en esta rastrillada fueron catalogadas como icnitas aisladas por Casanovas *et al.* (1997). No se asignaron a una rastrillada porque, aunque se puede considerar que están en una secuencia relativamente periódica, no hay estructuras biomórficas que permitan agruparlas. No se conoce el sentido de marcha del dinosaurio.

Las huellas no tienen marcas de ningún elemento anatómico distintivo del pie o de la mano. Son más anchas hacia el sentido que se ha considerado de marcha [de 5PL20.1 hacia 5PL(20)20.11]. En todo caso, las pisadas son más largas (entre 40 y 60 cm) que anchas (entre 25 y 45 cm). No hay criterios para saber si se imprime total o parcialmente el metapodio. No hay marcas de dedos, almohadillas ni de uñas. Las icnitas son estrechas, es posible que en ellas esté total o parcialmente impreso el metapodio. La rastrillada es estrecha (aunque más ancha que la de 1PL12). El índice z/l no es fiable porque la longitud medida de la pisada no se sabe que representa; con todo, aunque es congruente con extremidades gruesas, estas son más esbeltas que en 1PL12.

Si se analiza la separación entre las pisadas, se encuentra que hay concordancia entre la colocación y la distancia de muchas de las seleccionadas (Figura 8). La rastrillada 5PL20 estaría formada por una secuencia de 11 huellas de pie, a las que posiblemente acompañarían cuatro marcas de mano del mismo animal. La secuencia en la que se cumple tanto la colocación de las pisadas izquierda-derecha, como la regularidad en los pasos es la siguiente: 5PL(61)20.2, 5PL(112)20.3, 5PL(100)20.4, 5PL(99)20.5, 5PL(68)20.6, 5PL(140)20.7, 5PL(150)20.8, 5PL(25)20.9, 5PL(23)20.10, 5PL(20)20.11. Otras icnitas asociadas son 5PL20.1 al comienzo de la pista que no se había descrito, y cuatro huellas, menores que las anteriores, que asociamos a las marcas de las manos del mismo icnopoyeta: 5PL(104)20.3x, 5PL(141)20.6x, 5PL(53)20.7x, 5PL(139)20.10x (Figura 8A).

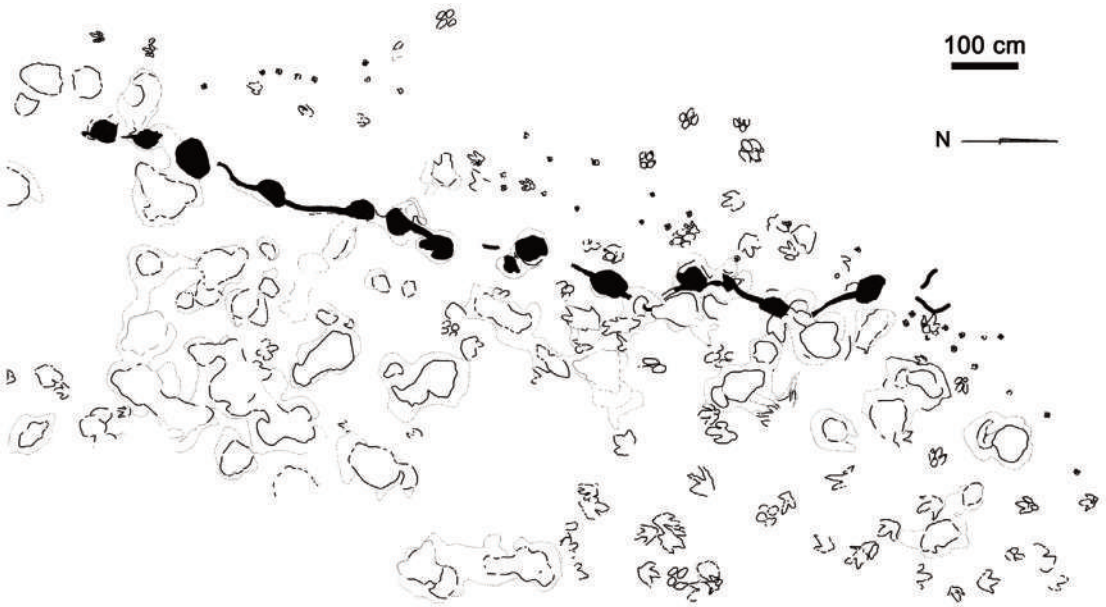


Figura 7. Cartografía de un sector del yacimiento de La Era del Peladillo (5PL) con la nueva rastrillada 5PL20 resaltada en negro.

La acanaladura sinusoide recorre toda la rastrillada y atraviesa las pisadas que la acompañan (Figura 8). La profundidad de la acanaladura no varía del principio al final del rastro. La marca es estrecha (Figura 6B) y su anchura oscila entre 4 y 9 cm, siendo la anchura media de algo menos de 6 cm. En el fondo de la acanaladura hay, en varios sectores de su trazado, una incisión longitudinal central que deja una estría más profunda. La longitud de onda media es de 300 cm y la amplitud es de 37 cm por lo que la relación entre ambas es de 8.4, teniendo en cuenta la anomalía del principio de la pista en la que el valor de la amplitud de rastrillada es el doble que en la parte media y final de esta. Es probable que la relación normal sea del orden de más de 10.

La marca de cola que acompaña a esta rastrillada no tiene sección con forma de U de fondo plano, sino marca de V con vértice apuntado. Según Pérez-Lorente y Herrero Gascón (2007) estos caracteres son de marcas de cola terópodas por lo que nos pronunciamos por un icnopoyeta terópodo. En los casos que hemos estudiado nosotros en los que la relación entre las pisadas y la marca de la cola es clara, las rastrilladas terópodas son más estrechas y la relación entre la longitud de onda y la amplitud del canal sinuoso es también mucho mayor.

3.2.3. RELACIÓN ENTRE LA LONGITUD DE ONDA Y LA AMPLITUD

Las marcas de cola de los dinosaurios bípedos se han asociado con actitudes de marcha, con la natación (entrada y salida del agua) y con la postura de parada (agachado). De todas ellas solo se ha probado que en las de marcha bípeda la traza de la cola es una acanaladura sinusoidal. Los casos probados con marcas de pies y cola son los siguientes:

- En el caso de parada los pies se colocan en paralelo y con indicaciones de la postura tales como: marcas del metatarso, de las manos, de la quilla y de la callosidad isquiática. Los trazos de cola solo se mantienen en el lugar en el que el dinosaurio se agacha (Ellenberger, 1970; Thulborn, 1990; Gierlinski *et al.*, 2009).

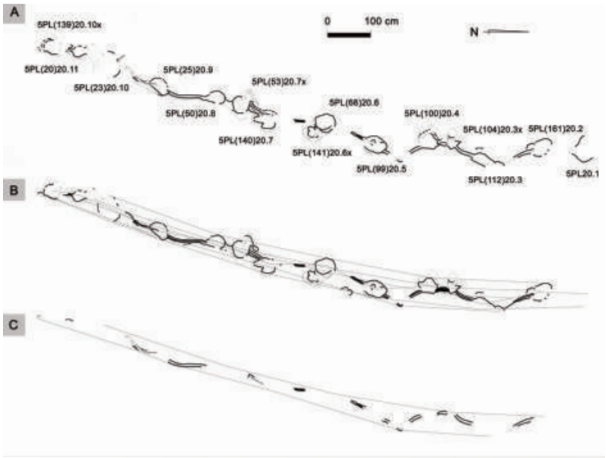


Figura 8. Rastro 5PL20. A) Nueva nomenclatura de las icnitas que la constituyen. B) Líneas auxiliares de la rastrillada. C) Marcas de cola y tangente a la amplitud máxima de la sinusoide.

- En los casos en los que el dinosaurio está nadando, no se ha investigado el papel de la cola como aparato propulsor. Hay marcas de natación en dinosaurios en las que el aparato propulsor son las extremidades traseras (p. ej., Ezquerra *et al.*, 2007). Las marcas de cola fósiles subacuáticas de cocodrilos que se desplazan dentro del agua, al menos en La Rioja, no indican propulsión sino arrastre pasivo (Ezquerra y Pérez-Lorente, 2003).
- Finalmente, en el caso de marcha, relacionada con el movimiento en el que participan las extremidades posteriores (Figuras 1, 2, 5 y 8), el movimiento de la cola tiene que ser concordante con la cadencia de la cintura pelviana (Casanovas *et al.*, 1993b; Pérez-Lorente y Herrero Gascón, 2007). Por lo tanto, y como se aprecia en muchos ejemplos, la longitud de onda de las marcas de la cola de los dinosaurios bípedos tiene que ser la misma que la longitud de las zancadas. Un inconveniente para este análisis es que muchos rastros descritos con marca de cola están solo con dos o tres pisadas.
- En algunos casos se han propuesto (Ellenberger, 1970) condiciones especiales en el desplazamiento de los icnopoyetas (entrada o salida del agua). Tampoco en esta posible modalidad hay indicadores del papel de la cola como elemento propulsor o pasivo.

En las rastrilladas asociadas con pisadas terópodas y ornitópodas (sensu Romero Molina *et al.*, 2003) la longitud de onda coincide con las zancadas y la amplitud oscila entre grande (ornitópodas) a casi inapreciable (terópodas). En 1PL12 (ornitópoda) la relación amplitud de onda/longitud de onda de la marca de la cola es casi de 0.1 (0.09), mientras que en 5PL20 es de 0.02. La asociación de marcas de cola con las pisadas puede ser de interés para estudiar la dinámica del movimiento del icnopoyeta, puesto que se analiza la marcha no a partir de dos puntos de apoyo (pisadas) sino de tres (Casanovas *et al.* 1993b; Pérez-Lorente y Herrero Gascón, 2007).

4. CONCLUSIONES

Se añaden dos rastrilladas, una terópoda y otra ornitópoda, con marcas de cola al registro icnológico. El interés de estos tipos de rastilladas se basa en que hay muy pocas, como se aprecia en la relación mostrada con datos de La Rioja, y aportan datos sobre la dinámica de la progresión de los dinosaurios.

En las marcas de 1PP12 y de 5PP20 se muestra la relación entre la longitud de onda de la marca de la cola con la zancada del rastro, lo que sirve para establecer los caracteres que deben regir las relaciones de las marcas de pies y cola de dinosaurios normalmente bípedos durante la marcha. Esto es una prueba de concordancia que sirve para probar que tanto las marcas de pie como las de la cola las deja el mismo animal. En caso contrario, o no son del mismo animal o el movimiento de la cola no coincide con el de la cintura pelviana y por lo tanto no son de marcha.

Además de las características que distinguen la asociación entre las icnitas terópodas y ornitópodas con las marcas de cola, se añade la de la diferencia entre la relación entre la amplitud y la longitud de onda sinusoide con unas y otras. La relación es mucho menor en los casos terópodos que en los ornitópodos.

Mientras que la marca de la suela de las pisadas ornitópodas (1PP12) es irregular en todas ellas y aumenta de profundidad con la progresión de marcha, las pisadas terópodas (5PP20) son muy profundas e irregulares. Se confirma la relación entre las marcas de cola y las rastrilladas con anomalías, que en estos casos debe estar influida por las condiciones del medio en el que se movían.

5. AGRADECIMIENTOS

Al Gobierno de La Rioja por la concesión de permisos para hacer investigación en el yacimiento y por asumir parte de la financiación de los campos y cursos de verano sobre huellas de dinosaurio de La Rioja, gracias a los cuales se han limpiado el yacimiento y se tomaron los datos precisos. La Universidad de La Rioja, también ha subvencionado la actividad anterior con cursos sobre paleoicnología impartidos al mismo tiempo y a los mismos asistentes. Damos también las gracias a los revisores E. Malafaia y L. Ibiricu por las correcciones y puntualizaciones al manuscrito original y por el tiempo que han dedicado a la revisión del trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALEXANDER, R.M. (1976). Estimates of speed of dinosaurs. *Nature,* 261, 129-130.

ALONSO, A. y MAS, J.R. (1993). Control tectónico e influencia del eustatismo en la sedimentación del Cretácico de la cuenca de Los Cameros. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 17, 285-310.

BEUTHER, A. (1966). Geologische Untersuchungen in Wealdenund Utrillas Schichten in Westteil der Sierra de los Cameros (Nordwestliche Iberische Ketten) (Spanien). *Beihefte Geologisches Jahrbuch*, 55, 103-121.

BRANCAS, R., MARTÍNEZ, J. y BLASCHKE, J. (1979). *Huellas de dinosaurio en Enciso*. Ed. Gonzalo de Berceo. Diputación de Logroño, 2, 96 pp.

BRAND, L. (1979). Field and laboratory studies on the Coconio Sandstone (Permian) vertebrate footprints and their paleoecological implications. *Palaeogeogaphy, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 28, 25-38.

CASANOVAS, M., EZQUERRA, R., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F., SANTAFÉ, J.V. y TORCIDA, F. (1993a). Huellas de dinosaurios palmeados y de terópodos en la "Era del Peladillo". Igea (La Rioja). *Zubía,* 11, 14-53.

CASANOVAS, M., EZQUERRA, R., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F., SANTAFÉ, J.V. y TORCIDA, F. (1993b). Icnitas de dinosaurios. Yacimientos de Navalsaz, Las Mortajeras, Peñaportillo, Malvaciervo y la Era del Peladillo 2. (La Rioja. España). *Zubía monográfico*, 5, 9-133.

CASANOVAS, M., EZQUERRA, R., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F., SANTAFÉ, J.V. y TORCIDA, F. (1993c). Tracks of a herd of webbed ornithopods and other footprints found in the same site (Igea, La Rioja, Spain). *Revue de Paleobiologie*, 7, 37-44.

CASANOVAS, M., EZQUERRA, R., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F., SANTAFÉ, J.V. y TORCIDA, F. (1995a). Huellas de dinosaurio en la Era del Peladillo 3 (La Rioja. España). Primera nota. *Zubía*, 13, 83-101.

CASANOVAS, M., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F. y SANTAFÉ, V. (1989). Huellas de dinosaurio de La Rioja. Yacimientos de La Virgen del Campo., La Senoba y de Valdecevillo. *Ciencias de la Tierra*, 12, 190 pp.

CASANOVAS, M., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F., SANTAFÉ, J.V. y TORCIDA, F. (1995b). La Era del Peladillo 4 (La Rioja. España). En Huellas fósiles de dinosaurios de La Rioja. In: Pérez-Lorente, F. (Coord.), *Ciencias de la Tierra*, 18, 45-52.

CASANOVAS, M., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F., SANTAFÉ, J.V. y TORCIDA, F. (1997). Pisadas de ornitópodos, terópodos y saurópodos en la Era del Peladillo, 5 (La Rioja. España). *Zubía,* 15, 229-246.

CASAS, A.M., MUÑOZ, A., TELLA, A. y LIESA, C.I. (2024). Magnetic surveying as prosy for defining cyclicity in thick sedimentary fillings. Application in the sedimentary Cretaceous Cameros Basin (N Spain). *Cretaceous Research*, 154. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105736

DALLA VECCHIA, F.M., TARLAO, A., TUNIS, G. y VENTURINI, S. (2000). New dinosaur track sites in the Albian (Early Cretaceous) of the Istrian Peninsula (Croatia). Part II – Paleontology. *Memorie di Scienze Geologiche*, 52, 227-292.

DEMATHIEU, G., (1986). Nouvelles recherches sur la vitesse des vertébrés, auteurs de traces fossiles. *Geobios*, 19, 327-333.

DOUBLET, S. (2004). *Contrôles tectonique et climatique de l'enregistrement stratigraphique dans un bassin continental de rift: le bassin de Cameros*. (doctoral thesis). Université de Bourgogne, 512 pp.

DURANTEZ, O., SOLÉ, J., CASTIELLA, J. y VILLALOBOS, L. (1982). *Mapa geológico de España. Escala 1:50.000. Hoja nº 281. Cervera del Río Alhama*. Instituto Geológico y Minero de España. Hoja y memoria.

ELLENBERGER, P. (1970). Les niveaux paleontologiques de premiere apparition des Mammiferes primordiaux en Afrique du Sud et leur ichnologie. Establissement de zones stratigraphiques detaillees dans le Stormberg du Lesotho (Afrique du Sud) (Trias superieur a Jurassique). Proc. *Second Gondwana Symposium South Africa, Pretoria, July to August 1970, Proceedings and Papers,* p. 343- 370.

ELLENBERGER, P. (1974). Contribution a la classification des pistes de vertebrés du Trias: les types du Stormberg d'Afrique du Sud (IIeme partie: le Stromberg superieur. I Le biome de la zone B11 au niveau de moyeni: ses biocenosis). *Palaeovertebrata* (Mem. Extr.), 1-170.

EZQUERRA, R., DOUBLET, S., COSTEUR, L., GALTON, P.M. y PÉREZ-LORENTE, F. (2007). Were non-avian theropod dinosaurs able to swim? Supportive evidence from an Early Cretaceous trackway, Cameros Basin (La Rioja, Spain). *Geology*, 35, 507-510.

EZQUERRA, R. y PÉREZ-LORENTE, F. (2003). Reptiles nadadores en el sector oeste del yacimiento de la Virgen del Campo (4LVC, Enciso. La Rioja. España). En: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. Pérez-Lorente, F. (Coord.), *Ciencias de la Tierra*, 26, 215-224.

GARCÍA-RAMOS, J.C., LIRES, J. y PIÑUELA, L. (2002). Dinosaurios: rutas por el Jurásico. *La voz de Asturias*, 204 pp.

GARCÍA-RAMOS, J.C., PIÑUELA, L. y LIRES, J. (2004). *Guía del Jurásico de Asturias. Rutas por los yacimientos de huellas de dinosaurios*. Zinco comunicación, Gijón, 118 pp.

GIERLINSKI, G., LOCKLEY, M.G. y NIEDZWIEDZKI, R. (2009). A distinctive crouching theropod trace from the Lower Jurassic of Poland. *Geological Quarterly*, 53, 471-476.

HAUBOLD, H. (1971). Ichnia amphibiorum et reptiliorum fossilium. En: *Handbuch der Paläoherpetologie*, Kuhn, O. (Ed.). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. 124 pp.

HITCHCOCK, E. (1848). An attempt to discriminate and describe the animals that made the fossil footmarks of the United States, and specially of New England. *American Academy of arts and sciences memoir* (new series), 3, 129-256.

HITCHCOCK, E. (1855). Shark remains from the coal formation of Illinois and bones and tracks from the Connecticut River Sandstone. *American Journal of Science,* 2, 20, 416-417.

HITCHCOCK, E. (1858). *Ichnology of New England. A report on the sandstone of the Connecticut valley, especially its fossil footmarks. made to the government of the Commonwealth of Massachusetts,* Boston: William White. 1974 Natural Sciences of America Reprint by Arno Press, New York, 232 pp.

HUNT, A.P. y LUCAS, S.G. (1998). Tetrapod ichnofaunas from the Lower Cretaceous of northeastern New Mexico, USA. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 14, 163-167.

JENNY, J., LE MARREC, A. y MONBARON, M. (1981). Les empreintes de pas de dinosauriens dans le Jurassique moyen du Haut Atlas central (Maroc): Nouveaux gisements et precisions stratigraphiques. *Geobios*, 14, 427–431.

JIMÉNEZ VELA, A. y PÉREZ-LORENTE, F. (2006-7). El corral del Totico. Dos nuevos yacimientos con pistas singulares (Enciso, La Rioja. España). *Zubía monográfico*, 18-19, 115-144.

KIM, J.Y. (2000). The value of the medial impressions in fossil trackways for determining direction of movement and body proportions. *Ichnos*, 7, 1-10.

KIM, J.Y. y LOCKLEY, M.G. (2013). Review of Dinosaur Tail Traces. *Ichnos*, 3, 129-141.

LEONARDI, G. (1987). *Glosary and Manual of Tetrapod footprint palaeoichnology*. Ministerio das Minas e Energia. Brasilia: Departamento nacional de Producao Mineral, 75 pp.

MCKEE, E.D. (1947). Experiments on the development of tracks in fine crossbedded sand. *Journal of Sedimentary Petrology*, 17, 23-28.

MCLARTY, J.A. y ESPERANTE, R. (2024). Stops and turns. Uncommonly preserved theropod locomotive behavior patterns in a Upper Cretaceous tracksite from Toro-Toro National Park, Bolivia. *Journal of South American Earth Sciences*, https://doi.org/10.1016/j.james.2024.105011

MELÉNDEZ, A. y PÉREZ-LORENTE, F. (1996). Comportamiento gregario aparente de dinosaurios condicionado por una deformación sinsedimentaria (Igea, La Rioja. España). *Estudios Geológicos*, 52, 77-82.

MORATALLA, J., HERNÁN, J. y JIMÉNEZ, S. (2003). Los Cayos dinosaur tracksite: An overview on the Lower Cretaceous ichno-diversity of the Cameros Basin (Cornago, La Rioja province, Spain). *Ichnos*, 10, 2-4, 229-240.

MORATALLA, J., SANZ, J.L. y JIMÉNEZ, S. (2001). El área de Los Cayos: nuevos afloramientos, diversidad y perspectiva (Cornago). *Estrato*, 13, 144-149.

MUÑOZ, A., ANGULO, A., LIESA, C.L., LUZÓN, M.A., MAYAYO, M.J., PÉREZ, A., SORIA, A.R., VAL, V. y YUSTE, A. (2020). Periodicidad climática y datación astrocronológica del Grupo Enciso en la Cuenca oriental de Cameros. *Boletín Geológico y Minero*, 131, 243-268

OLSEN, P.E. y RAINFORTH, E.C. (2003). The Early Jurassic ornithischian dinosaurian ichnogenus *Anomoepus*. En: *The Great Rift Valleys of Pangea in Eastern North America*, Letourneau, P.M., Olsen, P.E. (Eds.), Columbia University Press, New York, vol. 2, 314-368.

PÉREZ-LORENTE, F. (2001). *Paleoicnología. Los dinosaurios y sus huellas en La Rioja*. Logroño: Fundación Patrimonio Paleontológico de la Rioja. 227 pp.

PÉREZ-LORENTE, F. (2003). Icnitas de dinosaurios del Cretácico en España. En: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*: Pérez-Lorente, F. (Coord.), *Ciencias de la Tierra,* 26, 49-108.

PÉREZ-LORENTE, F. (2013). Las huellas de dinosaurio más modernas de Enciso (La Rioja, España). Yacimiento de Las Riscas. *Zubía*, 31, 211-222.

PÉREZ-LORENTE, F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Indiana University Press. 363 pp.

PÉREZ-LORENTE, F., FERNÁNDEZ, A. y URUÑUELA, L. (1986). *Pisadas fósiles de dinosaurios. Algunos ejemplos de Enciso*. Gobierno de La Rioja, 34 pp.

PÉREZ-LORENTE, F. y HERRERO GASCÓN, J. (2007). El movimiento de un dinosaurio deducido de una rastrillada terópoda con estructuras de inmersión de los pies en el barro y de arrastre de cola (Formación Villar del Arzobispo. Galve, Teruel, (España). *Revista Española de Paleontología*, 22, 157-174.

PÉREZ-LORENTE, F., ROMERO-MOLINA, M.M., REQUETA, E., BLANCO, M. y CARO, S. (2001). Dinosaurios. Introducción y análisis de algunos yacimientos de sus huellas en La Rioja. *Ciencias de la Tierra*, 24, 102 pp.

REOLID, M., REOLID, J., LAITA, E., BOUTAKIOUT, M., MASROUR, M. y PÉREZ-LORENTE, F. (2025). Palaeoenvironmental and palaeoclimatic characterization of Upper Jurassic sedimentary sequences with dinosaur footprints of the M'Goun Geopark (High Atlas, Morocco). *Journal of African Earth Sciences*, 223. https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2025.105539

ROMERO-MOLINA, M.M., PÉREZ-LORENTE, F. y RIVAS, P. (2003). Análisis de la parataxonomía utilizada con las huellas de dinosaurio. En: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*, Pérez-Lorente, F. (Coord.), *Ciencias de la Tierra*, 26, 13-32.

STERNBERG, C.M. (1932). Dinosaur tracks from Peace River. British Columbia. *National Museum of Canada, annual report* (1930), 59-85.

THULBORN, R.A. (1990). *Dinosaur Tracks*. Chapman and Hall, 410 pp.

TISCHER, G. (1966). Über die Wealden-Ablagerung und die Tektonik der ö stlichen Sierra de los Cameros in der nordwestlichen Iberischen Ketten (Spanien). *Geologisches Jahrbuch Beihefte*, 44, 123-164.

TORCIDA, F., MONTERO, D., HUERTA, P., IZQUIERDO, L.A., PÉREZ, G., PÉREZ-LORENTE, F. y URIEN, F.V. (2003). Rastro ornitópodo de andar cuadrúpedo con marca de cola. Cretácico inferior (Burgos. España). En: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*, Pérez-Lorente, F. (Coord.), *Ciencias de la Tierra*, 26, 109-118.

VIERA, L.I., TORRES, J.A. y AGUIRREZABALA, L.M. (1984). El Weald de Munilla (La Rioja) y sus icnitas de dinosaurios. II. *Munibe*, 36, 3-22.

Nouvelles données et interprétations du site d'Aït Blal (haut Atlas Central, Maroc)

SHINOBU ISHIGAKI[1], MOUSSA MASROUR[2], MOHAMED BOUTAKIOUT[3], FÉLIX PÉREZ-LORENTE[4*]

RÉSUMÉ

Aït Blal est le premier site où ont été mentionnés des dinosaures boitant à cause d'une blessure. La plupart des empreintes sont tridactíles, certaines son tetradactyles et il y a aussi avec marques du metatarse. Dans la plupart des empreintes, les marques des orteils sont longues et très fines.

Dans le présent travail, nous décrivons deux affleurements (ABL déjà connu, et 2ABL). et nous avons tenu compte que dans le gisement d'Ait Blal:

- les empreintes sont des structures formées par le résultat de l'action d'un pied à vitesse, mouvement et d'inclination de pénétration variables;
- toutes les empreintes du gisement ne sont pas produites au même temps
- la composition des sédiments est difflrente selon les niveaux
- les propriétés physiques des sédiments sont variables dans l'espace et dans le temps.

L'article montre que, d'une part, la surface d'étude n'est pas la surface de marche et que les empreintes sont déformées pendant et après leur formation. Pour ces deux raisons, est ouverte la possibilité de modifier les premières interprétations concernant la forme originale des pieds des ichoipoïetes et leur attribution à des taxons de dinosaures.

Mots clé: *Jurassique Inférieur, empreintes, dinosaurs, boiterie, déformation*

[1] Hayashibara Museum Of Natural Sciences, 1-2-3 SHImoishii, Kita-ku, Okayama 700-0907, Japan;

[2] Université Ibn Zohr. Agadir, Maroc

[3] Université Mohamed V, Rabat. Maroc

[4] Universidad Université de La Rioja, Edificio CT c/ Madre de Dios 51,53. 26006 Logroño felix.perez@unirioja.es

* Autor corresponsal

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.17

Aït Blal is the first site to mention dinosaurs limping as a result of a injury. Most of the footprints are tridactyl, some are tetradactyl and there are also some with metatarsal impressions. In most footprints, the digit prints are long and very fine.

In the present work, we describe two outcrops (ABL already known, and 2ABL). and we have taken into account that in ABL site:

- *the footprints are structures formed by the action of a foot at variables speed, movement and penetration angle;*
- *not all footprints are produced at the same time*
- *the sediments are different composition depending on the levels crossed*
- *the sediment properties are variable in space and time.*

The article shows that, on the one hand, the surface studied is not the tracking surface and that the footprints are deformed during and after their formation. For these two reasons, it is possible to modify the initial interpretations concerning the original shape of the trackmaker feet and their attribution to dinosaur taxa.

Key words: Lower Jurassic, footprints, dinosaurs, limping, deformation

1. INTRODUCTION

Le site des traces de dinosaures d'Aït Blal, situé dans le Haut Atlas central et daté du Jurassique inférieur, est réputé pour la présence de traces de théropodes, notamment deux pistes présentant une démarche irrégulière. Cette dernière a été interprétée par les auteurs (Jenny et Jossen, 1982; Ishigaki, 1986, 1988) comme témoignant d'un comportement de boiterie chez le dinosaure ayant laissé ces empreintes.

En nous appuyant sur la topographie du site établie par Ishigaki et Lockley (2010), nous avons réalisé un recensement exhaustif des empreintes en octobre 2024, dans le but d'analyser l'évolution de leur état de conservation depuis 2008. Cette nouvelle étude a également permis d'approfondir la description des traces grâce à l'intégration de données et d'interprétations inédites.

2. HISTORIQUE

Le site a été mentionné pour la première fois par Jenny et Jossen (1982), qui ont trouvé 37 empreintes. Le site, découvert lors de la construction d'une route, mesurait 35 m de long et 2 m de haut. Ils ont décrit les empreintes comme étant tétradactyles, bien qu'elles semblent être tridactyles parce que l'orteil I était mal marqué; les marques d'orteils étaient pointues mais il n'y avait pas de signes apparents de griffes. La longueur des pas gauches du plus longue piste est supérieure à celle des pas droits et ils supposent qu'il doit s'agir de la piste d'un animal blessé, ce qui justifie également le fait que les orteils III et IV des pieds

gauches sont très proches les uns des autres. La roche dans laquelle se trouvent les empreintes est un calcaire à stromatolites d'âge Pliensbachien.

Ishigaki (1986) a étudié le site et dans ses premières données (Ishigaki, 1988) a décrit cinq pistes et quatre empreintes isolées, y compris des empreintes didactyles. Le dernier travail publié (Ishigaki et Lockley (2010)) décrit 17 pistes et 23 empreintes isolées, soit un total de 96 empreintes décrites. La longueur de l'affleurement au moment de l'étude d'Ishigaki était de 53 mètres.

En 2008, des travaux de conservation du gisement ont commencé sur le site en nettoyant les fractures et les diaclases ouvertes et en remplissant les creux (y compris les micro-fractures) avec du mortier de chaux, de la silicone et de la résine époxy. La même année, les empreintes ont été cartographiées à nouveau, le sol de la route ayant été abaissé. Les traces n'ont pas été étudiées à cette époque, mais les travaux de conservation du site se sont poursuivis lors de la campagne de l'année suivante 2009. Dans ce travail, nous montrons les traces trouvées dans l'affleurement mentionné ci-dessus, que nous appellerons ABL, et dans un autre nouvel affleurement situé à côté du précédent (2ABL) à environ trois mètres de distance sur le bord de la route. L'ABL est actuellement de 54 mètres et comprend 85. La route est actuellement à un niveau différent de celui indiqué dans les deux observations précédentes. En octobre 2024, le niveau de la route était supérieur à celui de la cartographie d'Ishigaki de 2010.

Lors de la dernière étude (octobre 2008), de nouvelles traces ont été trouvées dans ABL, et certaines des traces citées par Ishigaki et Lockley (2010) ont été détruites par l'érosion et peut-être par des travaux routiers. Le nombre total de traces actuellement recensées dans ABL est de 86.

La modification des empreintes et du site est très évidente. Des traces manquent et les détails de celles qui sont actuellement visibles en raison de l'écaillage et de la perte de fragments de la surface d'étude due a la météorisation et à l'érosion, ainsi que de morceaux de la couche avec les traces dus à l'érosion et aux travaux routiers.

3. SITUATION GÉOGRAPHIQUE ET GÉOLOGIQUE

Le site d'empreintes d'Aït Blal est situé dans le Haut Atlas central, à 30 km à l'est de la ville de Demnate et à 125 km à l'est de Marrakech (Figure 1). Il se trouve à environ 1,3 km à l'est-sud-est du village d'Aït Blal, à proximité immédiate d'un hameau appelé Tizi-n-Oubadou (Figure 2).

L'affleurement se trouve le long du talus sud d'une route goudronnée et aménagée. Cette route, lors des premières études, n'était qu'une piste étroite et accidentée reliant le village d'Aït Blal à la vallée des Aït Bouguemez (Figure 2).

Cet affleurement se présente sous la forme d'un plan de stratification visible sur le flanc de la route, entre les coordonnées: 29R 718308E - 3507670N et 718250E - 3507685N.

La direction des couches porteuses d'empreintes est: à ABL, N100°E, avec un pendage variant entre 50° et 65° vers le nord; à 2ABL, N120°E, avec un pendage mesuré à 48° vers le nord.

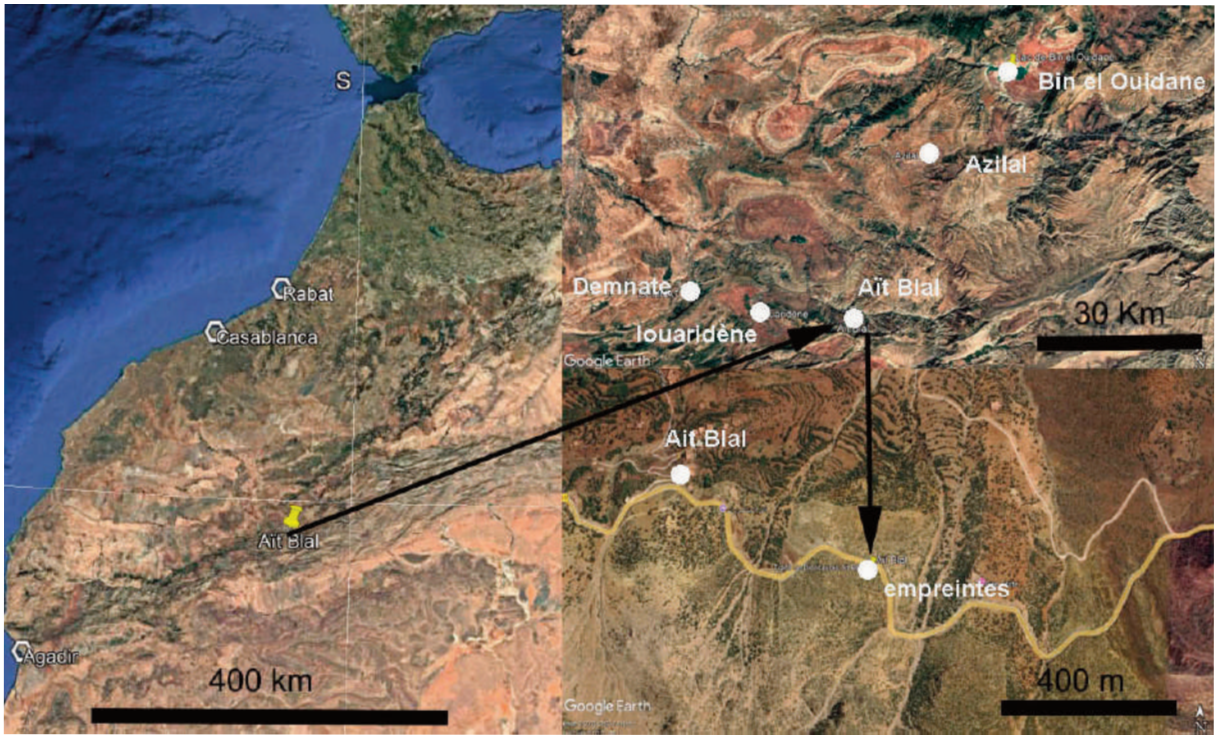


Figure 1. Situation géographique. A gauche. carte génerale du Maroc occidental. A la droite, en haut, localization des citées de Demanate et Azilal et des gisements d'empreintes de Bin el Ouidane, Iouaridène et Aït Blal.En bas, situation du douar d'Aït Blal et des gisements ABL et 2ABL (Images de Google 7).

Des études géologiques approfondies ont été menées par Jenny et Jossen (1982), ainsi que par Jenny (1985, 1988). Ces chercheurs ont établi que la couche contenant les empreintes se situe dans la partie supérieure de la Formation d'Aganane. L'ammonite *Arieticeras cf. algovianum*, découverte dans cette partie supérieure, indique un âge Domérien moyen (Roch 1939 ; Dubar et Mouterde 1978). Par ailleurs, les foraminifères (*Mayncina termieri et Orbitopsella praecursor*), identifiés dans un horizon calcaire de la partie inférieure de la formation, suggèrent un âge Carixien (Du Dresnay 1979).

Ces données permettent de situer l'âge du site dans le Jurassique inférieur, plus précisément au Pliensbachien (Jenny et Jossen 1982 ; Septfontaine 1986 ; Jenny 1988).

4. MATÉRIEL ET MÉTHODE

Afin d'ajouter les nouvelles données et de montrer la cartographie des pistes, un axe parallèle au niveau de la route et des références perpendiculaires à celui-ci ont été tracés à l'aide de la craie et d'un mètre ruban et toutes les pistes du site ont été photographiées. Les déformations des photographies ont été corrigées avec Adobe Photoshop et toutes les pistes ont été redessinées sur un plan avec AutoCAD. Le plan présenté (Figure 3) est rabattu par rapport à l'axe parallèle au niveau de la route, de sorte que l'orientation des empreintes et des pistes n'est pas la même que celle du plan incliné, mais varie. Cela

permet de mieux comprendre les relations angulaires entre les trajectoires des pistes et celles empreintes.

Pour les images en 3D et en fausse couleur, nous avons utilisé les logiciels Aghishoft, Meshlab et Paraview. La ligne limite des empreintes est dessinée à la craie sur la surface d'étude (Requeta *et al.*, 2006-2007), afin que soit visible notre interprétation des données morphométriques et biomorphiques.

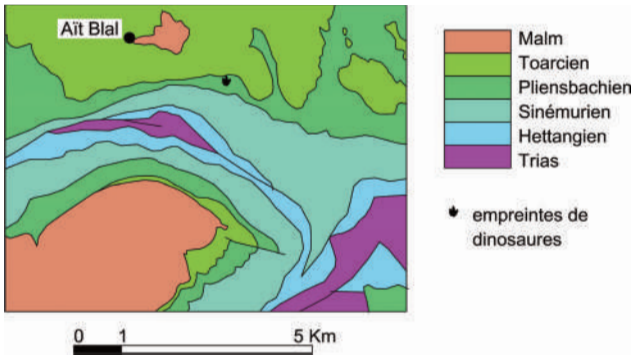


Figure 2. Situation géologique du site. Modifié de Jenny (1985)

Les empreintes ont été nommées avec les acronymes ABL et 2ABL. Les chiffres qui suivent les acronymes ci-dessus servent à identifier les traces individuelles. Ce sigle a été suivi pour ne pas les confondre avec celles mentionnées dans les travaux antérieurs (cf. Ishigaki, 1988). Ce critère a été suivi sur les sites voisins de Iouaridène (Boutakiout *et al.*, 2008).

La classification de la surface du site (Fornós *et al.*, 2002, Requeta *et al.*, 2006-2007) et des types d'empreintes selon l'origine de leurs structures ("estampes" ou "stamps", empreintes réelles, moulages, contre-moulages et sous-empreintes) est faite par plusieurs auteurs (cf. Masrour *et al.*, 2023, 2025). Les empreintes sont groupées selon les caractères morphologiques, pas par la liaison avec l'ichnotaxonomie binomique ou relative aux les dinosaures auteurs des empreintes ou ichnopoïetes

La nomenclature utilisée est celle que nous avons suivie dans nos travaux précédents (cf. Masrour *et al.*, 2025). Cet article publie un résumé du concept et de l'histoire du terme "estampe". L'ancienne classification des empreintes en empreintes véritables, sous-empreintes, sous-traces et moulages naturels est trop incomplète pour distinguer les empreintes formées par des autopodes passant à travers les couches (sous-traces de Garcia Ramos *et al.* [2002] et Romero Molina *et al.* [2003], ou empreintes pénétrantes de Gatesy et Falkingham [2020]). Une synthèse de la classification proposée se trouve dans Masrour *et al.* (2023), dans laquelle le terme "true footprints" est modifié et les termes "empreintes réelles" et "estampes" sont définis. Sous-empreintes sont empreintes constituées par sédiment écrasé er deformé pendant dans le trou de l'ichnite pendant sa formation (cf. Melero and Pérez-Lorente, 2011). Mousa *et al.* (2023) ont écrit "… use real footprints for the traces shown by direct structures, deformed or not (Requeta *et al.*, 2006–2007; Pérez-Lorente, 2015). We separate the real footprints into. i) footprints totally or partially limited by direct structures on or under the tracking surface; ii) true footprints, deformed or not that remain on the same tracking surface; iii) stamps are the real footprints that are the faithful representation of the base of the autopodium (Brown, 1999; Requeta *et al.* 2006–2007)".

5. ICHNOLOGIE

La terminologie ichnologique utilisée est basée sur les travaux de Haubold (1971), Demathieu (1986), Casanovas *et al.* (1989), Thulbron (1990), Leonardi (1987) et Pérez-Lorente (2015). Nous considérons toutes

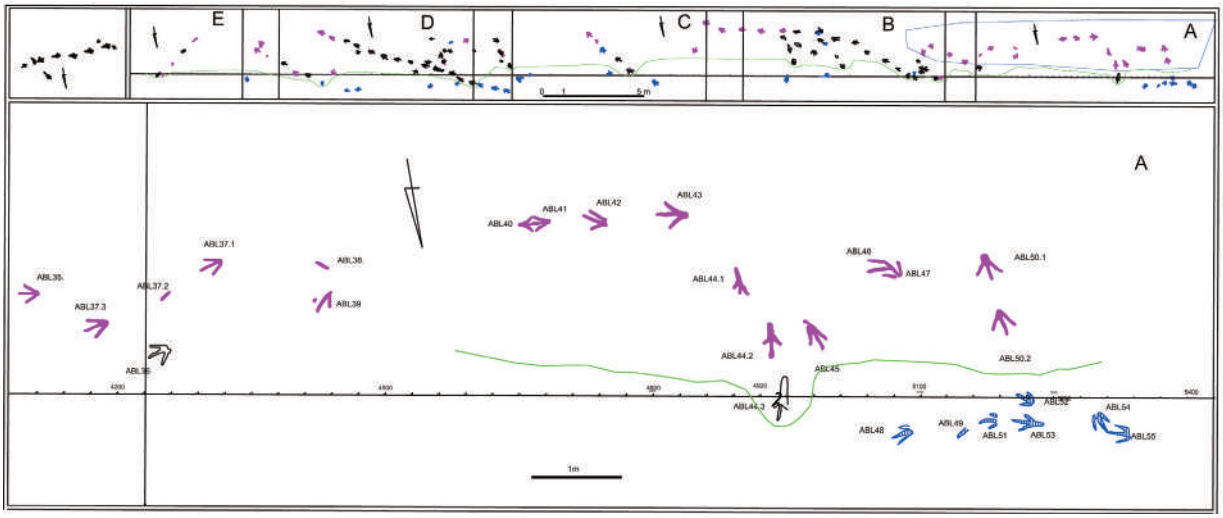


Figure 3a Plan du site ABL et 2ABL. A gauche, en bas, 2ABL; au dessus l'affleurement occidental (ABl) divisé en cinq secteurs (A, B, C, D, E). A droite le secteur A En rouge, les empreintes décrites par Ishigaki et Lockley (2010) qui ne sont pas retrouvées aujourd'hui. Les empreintes encore reconnaissables sont tracées en noir. Les lignes représentant les nouvelles empreintes, ainsi que la trame qui les remplie, sont en bleu.

les empreintes décrites ici comme des empreintes théropodes (cf Mínguez Ceniceros *et al.*, 2024) au sens de Thulborn (1990) et Romero Molina et al (2003). Nous considérons les pistes comme des séquences d'empreintes avec 3 ou plus de 3 empreintes, les paires d'empreintes comme des groupes de seulement deux empreintes laissées par le même ichnopoïète, et les empreintes isolées comme celles formées par une seule empreinte qui ne peut pas être associée à une ou plusieurs autres dans une séquence possible. Les formules pour le calcul de la hauteur de l'acétabulum sont celles de Thulborn (1990), et celles d'Alexander (1976), Demathieu (1986) et Thulborn (1990) pour le calcul de la vitesse. La nomenclature et les abréviations sont celles traditionnellement utilisées par une partie de l'équipe dans la description de tous les gisements du Maroc. Les paramètres et les relations utilisés sont détaillés dans le tableau 1.

La nomenclature des empreintes (par exemple 2ABL1.2) tient compte de l'affleurement (ABL ou 2ABL), de la piste (2ABL1) et du numéro ordinal de l'empreinte (2ABL1.2 ou deuxième empreinte de la piste 2ABL1 de l'affleurement 2ABL du site d'Aït Blal ABL).

Le travail d'Ishigaki et Lockley (2010) sert de base à la description des traces et des pistes, mais dans cet article nous considérons les apports de la morphologie des traces indépendamment du dinosaure qui les a marquées. C'est-à-dire en examinant leur processus de formation en tenant compte du type et du comportement de l'ichnopoïète, du comportement de la boue, des phases de l'action du pied pendant le contact sur et dans le substrat (Thulborn et Wade, 1989) et de l'évolution ultérieure de la roche qui les contient: érosión et déformation synsédimentaire, compactation, diagenèse, déformation posterieure (tectonique, morphologique, ...), érosion actuelle..

La description des deux affleurements est faite séparément, car l'emplacement des sites (ABL et 2ABL), les niveaux sédimentaires où se trouvent les empreintes et leur type (semiplantigrades dans 2ABL) sont différents.

empreinte	l	lm	a	P	z	Ar	Lr	Ap	II^III^IV	O	h	z/h	z/l	v1	v2	Ar/a	(l-a)/a	Direction
ABL55	29		19						----------(39)		141						0.53	N108E
ABL54	24		19						----------(45)		111						0.26	N164E
ABL53	27	36	19						----------(63)		136						0.42	N112E
ABL52	22		16						---------- (57)		101						0.37	N129E
ABL51	27		17						----------/(67)		132						0.59	N102E
ABL50.2	30		27						----------(65)		146						0.11	N350E
ABL50.1	30		29	62					----------(84)		146						0.34	N348E
ABL50	30		28		62				----------(72)		146						0.22	N349E
ABL49									----------(49)									
ABL48			19						----------(38)									N72E
ABL47	25		24						----------(63)		116						0.04	N144E
ABL 46																		N92E
ABL 45	32		20						----------(49)		160						0.06	N162E
ABL 44.3	23	39	17						----------(54)		106						0.35	N10E
ABL44.2	26	39	20	68	139				----------(105)		127	1.3	6.9	4.6	3.4		0.8	N10E
ABL44.1	19	32	13	72					----------(83)		86						0.46	N332E
ABL50	22	37	17	70	139				----------(81)		106	1.3	6.9	4.6	3.4		0.54	N357E
ABL43	36		30						----------(85)		178						0.2	N97E
ABL42	29		20						----------(49)		276						0.45	N124E
ABL41	20		17						----------(56)		101						0.18	N100E
ABL40	23		15						----------(81)		106						0.06	N278E
ABL39	23		21								106						0.09	N48E
ABL38																		
ABL37.5	24		18						----------(48)		116						0.33	N53E
--------					146							1.2	5.6	4.0	3.6			
ABL37.3	29		23						----------(54)		141						0.26	N76E

Tableau 1. Measurements et rélations des characteres des empreintes et des pistes.

ABL37.2					142							1.2	5.5	3.3	3.5			
ABL37.1	26		20						----------(54)		127						0.3	N74E
ABL37	26		20		141				----------(52)		128	1.2	5.5	3.6	3.6		0.3	N74E
ABL36	25		26						---------´-(69)		116						-0.01	N73E
ABL35	23		21						----------(65)		106						0.09	N100E
ABL34	21		21						----------(68)		96						-0.12	N154E
ABL33									----------(39)									N66E
ABL32	29		17						----------(49)		141						0.71	N287E
ABL31	30		22						----------(51)		146						0.36	N297E
ABL30	18		23						----------(67)		81						-0.22	N219E
ABL29	30		25						----------(29)		146						0.2	
ABL28																		
ABL27																		
ABL26.2	14		20														-0.3	N23E
ABL26.1			19						----------(71)									N34E
ABL26	14		19						----------(71)								-0.3	N28E
ABL25.4	30		24						43—53-(96)		146						0,25	N156E
ABL25.3	20			70	152	7		160	68—30-(98)	6	91	1.3	6.1	4.5	4.1			N152E
ABL25.2				95	145	2		174	----30	6		1.2	5.8	4.2	4.4			N158E
ABL25.1	26		22	60					37—22-(59)		127						0,18	N146E
ABL25	25		23	75	146	4		167	39—46-(84)	6	121	1.2	6.0	4.3	4.3		0.21	N153E
ABL 24	32		20						17—37-(44)		160						0,16	N322E
ABL23	24		20						18—32-(50)		111						0,2	N327E
ABL22	27		28						24—25-(49)		132						-0,04	N358E
ABL21	39		16						--------- (30)		192						1,44	N311E
ABL20.4									25--33- (58)									N16E

ABL37.2					142							1.2	5.5	3.3	3.5			
ABL37.1	26		20						---------(54)		127						0.3	N74E
ABL37	26		20		141				---------(52)		128	1.2	5.5	3.6	3.6		0.3	N74E
ABL36	25		26						---------´-(69)		116						-0.01	N73E
ABL35	23		21						----------(65)		106						0.09	N100E
ABL34	21		21						----------(68)		96						-0.12	N154E
ABL33									----------(39)									N66E
ABL32	29		17						----------(49)		141						0.71	N287E
ABL31	30		22						----------(51)		146						0.36	N297E
ABL30	18		23						----------(67)		81						-0.22	N219E
ABL29	30		25						----------(29)		146						0.2	
ABL28																		
ABL27																		
ABL26.2	14		20														-0.3	N23E
ABL26.1			19						---------(71)									N34E
ABL26	14		19						---------(71)								-0.3	N28E
ABL25.4	30		24						43—53-(96)		146						0,25	N156E
ABL25.3	20			70	152	7		160	68—30-(98)	6	91	1.3	6.1	4.5	4.1			N152E
ABL25.2				95	145	2		174	----30	6		1.2	5.8	4.2	4.4			N158E
ABL25.1	26		22	60					37—22-(59)		127						0,18	N146E
ABL25	25		23	75	146	4		167	39—46-(84)	6	121	1.2	6.0	4.3	4.3		0.21	N153E
ABL 24	32		20						17—37-(44)		160						0,16	N322E
ABL23	24		20						18—32-(50)		111						0,2	N327E
ABL22	27		28						24—25-(49)		132						-0,04	N358E
ABL21	39		16						--------- (30)		192						1,44	N311E
ABL20.4									25--33- (58)									N16E
ABL15	32		23	94	179	10	40	155	28---45- (61)	5	146	1.3	6.0	4.9	3.5	0,4	0.36	N320E

ABL14.4	32		23						25—19- (44)		160						0.83	N147E
ABL14.3	34		20	71	144	4	25	166	24—12- (36)	3		0.9	2.2	3	3.2	0.2	0.7	N159E
ABL14.2	29		16	79	161	1	17	176	10—9- (19)	0		1.1	2.5	3.6	3.6	0.06	0.81	N157E
ABL14.1	32		18	82					17—17- (34)		160		2.6				0.78	N160E
ABL14	32		19	77	152	2	21	171	19---14-(31)	2	160	1.0	2,4	3.3	3.4	0,13	0.78	N156E
ABL13.4																		
ABL13.3	13		6	124	269	0	7	180	-----20		57	3.8	11.8	8.1	9.0	0	1.17	N128E
ABL13.2	18		9	145	305	3	15	175	-----24	4	81	4.4	19.1	8.1	10.6	0.3	1	N127E
ABL13.1	16		14	160					-----23	-2	72						0.14	N134E
ABL13	16		10	143	287	1	11	178	------22-(--)	1	70	4,1	19.9	8.1	9.8	0.2	0.77	N130E
ABL12			20						------(34)									
ABL11,5	16		20						41—42- (83)		72						-0.2	N217E
ABL11.4	21		22	62	88	4		163	26—19- (45)	13	91	1.1	4.6	2.9	2.7	0.2	-0.04	N198E
ABL11.3				47					34----									N224E
													3.5	3				
ABL11.1	21		22						41----42-(83)			1.0					-0.04	N200E
ABL11	19		21	55	91	4		163	35---34-(73)	13	81	1.0	4.0	3.0	2.7	0.2	-0.12	N 210E
ABL10.5	26		23						28—39- (67)		127						0.13	N55E
ABL10.4	24		24	80	152	5	38	164	47—31- (78)	7	111	1.3	6.3	4.8	3.9	0.2	0	N70E
ABL10.3	22		23	73					27—50 (77)		101					-0.04		N55E
					168							1.4	7	5.6	4.4			
ABL10.1	26		24						26—48- (74)		127					0.08		N72E
ABL10	24		23	76	160	5	38	164	32---42- (74		116	1.3	6.6	5,2	4.0	0.24	0.06	N62E
ABL9.2																		
ABL9.1																		
ABL9																		
ABL8									----------(36)									

ABL7.16	32								17		160											
ABL7.15	36		19	64	141	-1		-175	29—21- (50)	9	178	0.9	4.3	2.9	3.1	-0.05	0.89		N285E
ABL7.14	32		14	78	119	-1	29	-174	25—9- (34)	17	160	0.7	3.6	2.1	2.6	-0.1	1.29		N278E
ABL7.13	32		29	41	100	-2	19	-169	19—42- (61)	18	160	0.6	3.0	1.6	2.2	-0.1	0.10		N278E
ABL7.12	39		13	61	111	3	20	168	25—12- (37)	12	192	0.7	3.4	1.9	2.4	0.2	2		N318E
ABL7.11	32		19	50	129	5	31	163	27—18- (45)	13	160	0.8	3.9	2.5	2.8	0.3	0.68		N289E
ABL7.10			13	88	142	-1	19	-177	25—10- (35)	12		0.9	4.3	2.9	3.1	-0.1			N311E
ABL7.9	33		18	61	135	-1	18	-176	24—20- (44)	6	165	0.8	4.1	2.7	3.0	-0,05	0.83		N288E
ABL7.8			12	72	141	-2	15	-174	30—2—(32)	18		0.9	4.3	2.9	3.1	-0.2			N311E
ABL7.7	35		19	70	138	-1	17	-175	21—15- (36)	8	173	0.8	4.2	2.8	3.0	-0.05	0.84		N285E
ABL7.6	37		19	68	135	1	24	178	23—24- (47)	25	182	0.8	4.1	2.7	3.0	-0.05	0.95		N321E
ABL7.5			17	67	135	-2	16	-171	22—16- (38)	0		0.8	4.1	2.7	3.0	-0.1			N326E
ABL7.4	30		13	78	136	-2	26	-176	32—21- (53)	22	146	0.8	4.1	2.7	3.0	-0.1	1.31		N288E
ABL7.3	27		13	57	139	3	24	170	23—13- (36)	18	132	0.9	4.2	2.8	3.0	0.1	1.1		N324E
ABL7.2	29		15	73	137	4	28	165	25—1-- (26)	25	141	0.8	4.1	2.7	3.0	0.3	0.93		N295E
ABL7.1	33		23	65					23—21- (44)		165						0.43		
ABL7	33		17	66	131	0.2	22	178	24—16—(41)	14	161	0.8	4.0	2.4	2.9	0.3	0.94		N302E
ABL6			15						19—33- (52)										
ABL5	24								30—56- (86)		111								
ABL4	25		24						29—38- (67)		116						0.04		N193E
ABL3.6																			
ABL3.5	27		16	89	142	6		161	17—17- (34)	5	132	1.0	4.1	3.2	3.4	0.37	0.7		N296E
ABL3.4	30		24	68	132	8	39	152	37—22- (59)	18	146	0.9	4.5	2.5	3.1	0.37	0.25		N323E
ABL3.3	28		16	75	160	5		167	14—22- (36)	12	137	1,.1	5.5	4.2	3.9	0.31	0.75		N299E
--------				86	154					12	138	1.1	5.3	3.9	3.6				
ABL3.1	30		25	66					42—32- (74)		146						0.2		N310E
ABL3	29		20	77	147	6	39	178	27—-23- (51)	12	140	1.0	4.8	3.4	3.5	0.35	0.42		N307E

ABL2.X	21		23						21—27- (48)		96						-0.1	N212E

ABL2.1	23		16						24—22- (46)		106						0.44	N187E
ABL2	22		20						22---24 (47)		101						0.17	N200E
ABL1.4																		
ABL1.3				82	169	3		173		19								
ABL1.2				87	172			180										
ABL1.1				84														
ABL1				84	170	3		176		19								
2ABL3.2									26---36-(52)									N123E
2ABL3.1	23		10						10---61- (51)	43							1.3	N131E
2ABL3	23		10						18---48-(66)	43							1.3	N127E
2ABL2.2	20	20	18						33---28-(61)								0.11	N330E
2ABL2.1	20	17	13	103					29---31-(60								0.54	N339E
2ABL2	20	19	15	103					31---29-(60)								0.33	N334E
2ABL1.6	23	28	24						41---60-(101)		106						-0.04	N252E
2ABL1.5	24	11	26	91	169	0	28	180	30---52-(82)	-14	111	1.7	7.7	6.8	4..7	0	-0.08	N278E
2ABL1.4	22	16	26	84	161	5	29	165	-------36-(--)	8	101	1.6	7.3	6.3	4.5	0.3	-0.15	N280E
2ABL1.3	20	21	19	84	166	6	36	165	22---43-(65)	3	91	1.7	7.5	6.6	4.7	0.3	0.05	N268E
2ABL1.2	24	11	31	95	169	1		177	19---51-(70)	19	111	1.7	7.7	6.8	4.7	0.03	-0.19	N244E
2ABL1.1	17	11		84	168						76	1.7	7.6	6.8	4.7			
2ABL1	22	16	25	88	167	3	31	171	25---48-(79)	4	99	1.7	7.6	6.7	4.7	0.16	-0.08	N265E

Abréviations: l, longueur de l'empreinte digitigrade; lm, longueur de l'empreinte métatarsienne; a, largeur de l'empreinte; P, longueur du pas; z, longueur de l'enjambée; Ap, angle du pas; II^III^IV, angles interdigitaux (II^IV entre parenthèses); O, orientation selon Leonardi (1987); h, hauteur acétabulaire (Thulborn, 1990); z/h, enjambée relative (Thulborn, 1990); z/l, indice de Sternberg1926); v_1, vitesse selon Alexander (1976); v_2, vitesse selon Demathieu (1986); Ar/a, largeur relative de l'empreinte (Pérez-Lorente, 2001); (l-a)/a, longueur relative de l'empreinte (Pérez-Lorente, 2001). Direction, orientation de la marche

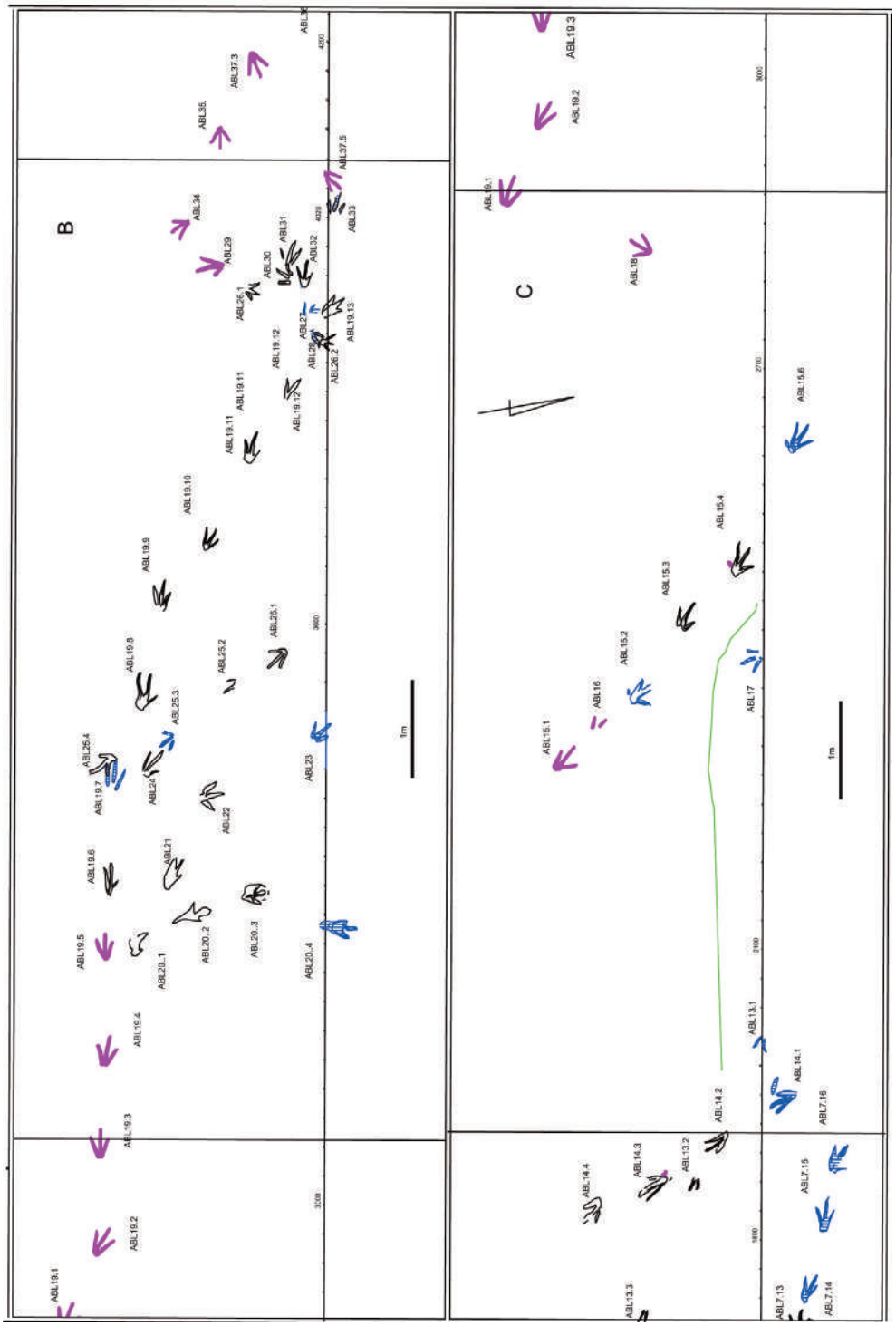


Figure 3b Secteurs B et C. En rouge, les empreintes décrites par Ishigaki et Lockley (2010) qui ne sont pas retrouvées aujourd'hui. Les empreintes encore reconnaissables sont tracées en noir. Les lignes représentant les nouvelles empreintes, ainsi que la trame qui les remplie, sont en bleu.

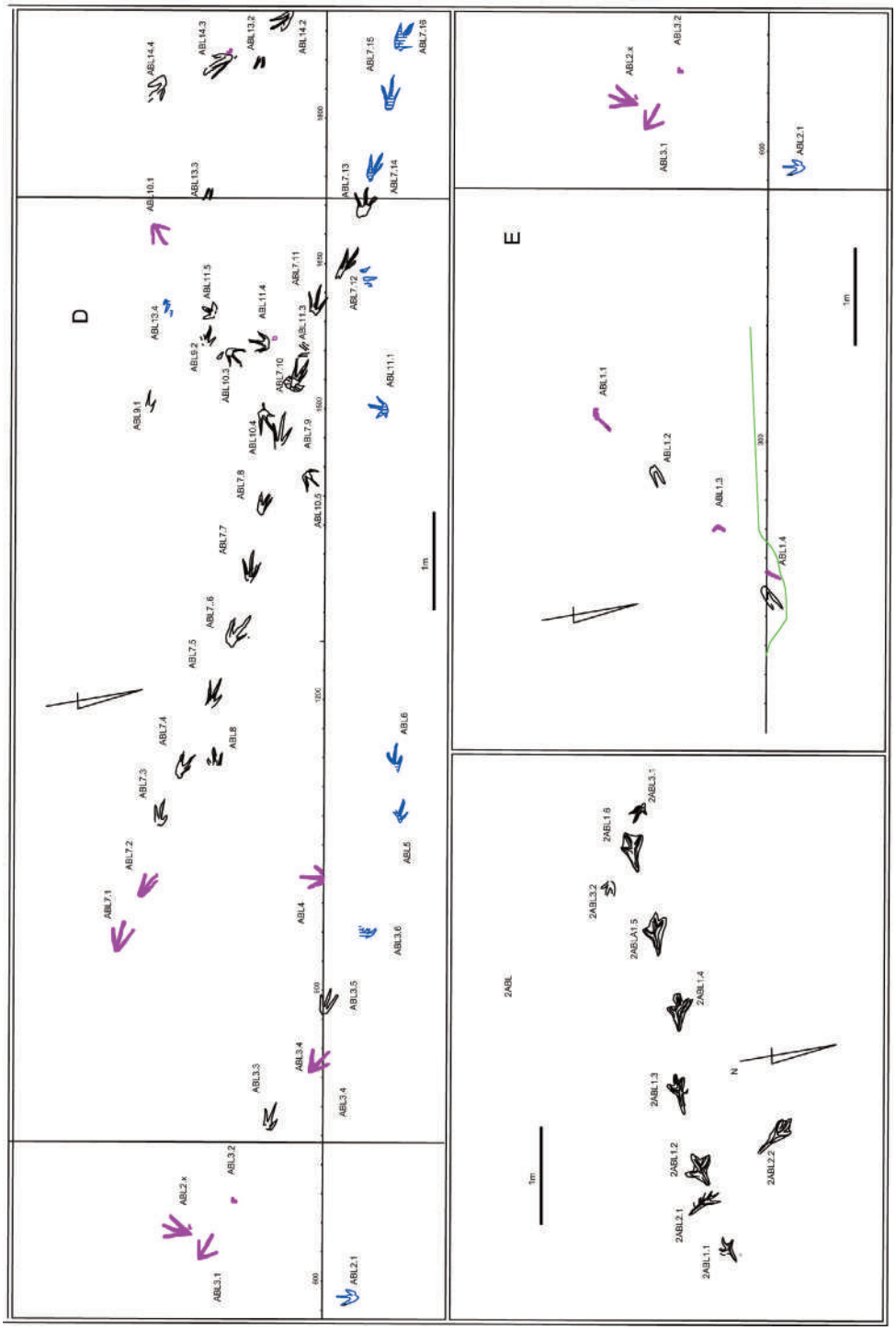


Figure 3c. Secteurs D et E. En rouge, les empreintes décrites par Ishigaki et Lockley (2010) qui ne sont pas retrouvées aujourd'hui. Les empreintes encore reconnaissables sont tracées en noir. Les lignes représentant les nouvelles empreintes, ainsi que la trame qui les remplie, sont en bleu. Partíe droite inferieure 2ABL.

5.1 GISEMENT ABL

Il contient (Figure 3, Tableau 1) 85 empreintes réparties en 38 empreintes isolées, 4 paires d'empreintes et 13 pistes. Le tableau 2 montre la corrélation entre les empreintes décrites par Ishigaki et Lockley (2010) et celles de ce travail.

La taille varie de 13 cm (ABL13.3) à 39 cm (ABL19.8). Ishigaki *et al.* (2010) les ont divisées en:

i) empreintes didactyles, tridactyles et tétradactyles;

ii) empreintes à grands angles interdigitaux et à petits angles interdigitaux, et;

iii) empreintes contenues dans des pistes à pas régulier et à pas irrégulier.

Cette séparation est toujours valable et est maintenue dans la présente étude, avec des modifications mineures.

Il existe des empreintes dont les proportions entre les orteils, la valeur des angles interdigitaux et la forme du talon (Figure 4) ne présentent aucune variation apparente par rapport aux empreintes tridactyles standard; elles ne sont pas anormalement longues, déformées et également la forme du talon est cohérente avec la forme anatomique de la plante des pieds des théropodes. Les empreintes des pistes ABL2 et ABL11 sont des exemples. Mais ce n'est pas le cas du site, qui se caractérise par l'étroitesse de la plupart des empreintes et les anomalies des formes du talon, des orteils et des angles interdigitaux. L'orientation de ces traces et pistes varie de N3W à N19E.

Nous n'avons pas trouvé de marques claires de coussinets interdigitaux ou de griffes. La ligne limite des orteils ne présente pas d'étranglement et le bas de l'empreinte ne présente pas de crêtes (il est lisse ou strié) dues aux limites entre les coussinets.

1	2	1	2
A	ABL1	n	ABL37
a	ABL2	o	ABL35
B	ABL3 + ¿ABL5, ABL6?	N	ABL37
b	ABL4	p	ABL36
C	ABL7	q	ABL38
c	ABL8	r	ABL39
D	ABL10	s	ABL40
d	ABL10	t	ABL41
E	ABL9	O	ABL42, ABL43
F	ABL11	P	ABL44
	ABL12	u	ABL45
G	ABL13	v	ABL46
H	ABL14	w	ABL47
I	ABL15 ABL16		ABL48
	ABL17		ABL49
e	ABL18	Q	ABL50
J	ABL19		ABL50
K	ABL20		ABL51
f	ABL21		ABL52
g	ABL22		ABL53
	ABL24*		ABL54
L	ABL25		ABL55
M**	ABL26, ABL28		
h	ABL27		
i	ABL30		
j	ABL29		
k	ABL31		
l	ABL34		
m	ABL33		

1. Travaux précédents. 2 Ce travail
* dans la piste J d'Ishigaki
** double empreinte
*** N et n sont dans la même piste

Tableau 2.. Nomenclatures ancienne et actuelle des empreints.

Dans la description suivante, nous respectons la description présentée par Ishigaki et Lockley (2010) mais nous séparons la description des empreintes de celles de leurs pistes. Ainsi, nous distinguons d'abord les

Figure 4. ABL2.1, ABL11.5. Empreintes tridactyles dont les angles interdigitaux, l'emplacement et la forme de l'axe des orteils et la forme du talon n'indiquent pas de déformation. La base des orteils est lisse ou striée. Longueur des echelles: 10 cm.

empreintes didactyles et tétradactyles, puis nous considérons les caractères de profondeur des marques, les formes des orteils et des talons, y compris le tracé de leurs lignes limites, ainsi que les structures des parois et du fond des ichnites.

5.1.1. EMPREINTES DIDACTYLES

Ishigaki (1988) a distingué ces empreintes. L'une d'entre elles (piste A ou ABL1) présente actuellement le même nombre d'empreintes, tandis que dans l'autre (piste G ou ABL13), deux nouvelles empreintes ont été découvertes (ABL13.1 et ABL13.4).

Dans ABL1 (figure 3, 5), il n'y a que 3 empreintes sur les 4 citées par Ishigaki, mais celles qui sont préservés n'offrent pas de variations par rapport à celles décrites précédemment. D'après la position des empreintes par rapport à la trajectoire (d'un côté ou de l'autre de l'axe de la piste), ABL1.2 et ABL1.4 sont des empreintes droites, de sorte que le doigt latéral devrait être le doigt IV. Nous supposons donc que les orteils marqués dans les deux cas sont les orteils III et IV. Aucun signe de remplissage du trou des empreintes ou d'affaissement avec fermeture des parois de la trace d'un doigt latéral n'a été détecté.

Dans ABL13, on a trouvé deux autres nouvelles empreintes de pieds qui ne marquent que deux des trois orteils. Les ichnites G1 et G2 correspondent à ABL13.2 et ABL13.3. La distance entre les empreintes est

Figure 5. Empreintes didactyles ou avec seulement deux marques d'orteils conservées. A (ABL1.4), empreinte droite avec des marques profondes III et IV. B (ABL13.2), empreinte peu profonde avec une marque possible du doigt IV. Echelles de 10 cm.

cohérente pour toutes les empreintes de la piste: longueur du pas (Tableau 1) entre ABL12.1-ABL13.2-ANL13-3-ABL13.4 = 160-145-124 cm; pas moyen 143 cm. Le marquage des empreintes de ABL13 (Figures 3, 5, 6) est didactyle dans tous ses ichnites et consiste en un doigt long, parallèle à la trajectoire et un doigt court qui forme un angle plus grand avec la trajectoire, mais toujours du même côté. C'est-à-dire que si la trace de l'orteil long parallèle à la trajectoire est considerée comme III, l'orteil court serait le II ou le IV en alternance, selon l'empreinte considérée. La position du doigt subparallèle à l'axe de la piste pourrait correspondre à celle du III. Il est possible que dans ABL13.1 il y ait des restes (bien que très diffus à cause de l'érosion) de la marque d'un doigt sur le côté droit de l'empreinte (probablement le II) et qu'il y ait aussi une partie de la cicatrice de l'effondrement du IV sur le côté droit de ABL13.2 (Figure 5). Les marques des deux orteils présentent des stries inférieures qui doivent être d'effondrement et non de traînées, car il n'y a pas de boue traînée et accumulée dans la partie proximale des traces. Sur ABL13.3 (G2), le long orteil a des parois verticales, et l'orteil latéral est parcourie par une incision qui se poursuit le long de l'arrière de l'extrémité de l'orteil. Cette incision ne présente pas non plus de marques de glissement de l'ongle ou de l'orteil, il pourrait donc s'agir d'un effondrement de la paroi de l'empreinte. La dernière des empreintes est à nouveau superficielle, comme ABL13.1. Si l'on considère que la piste est

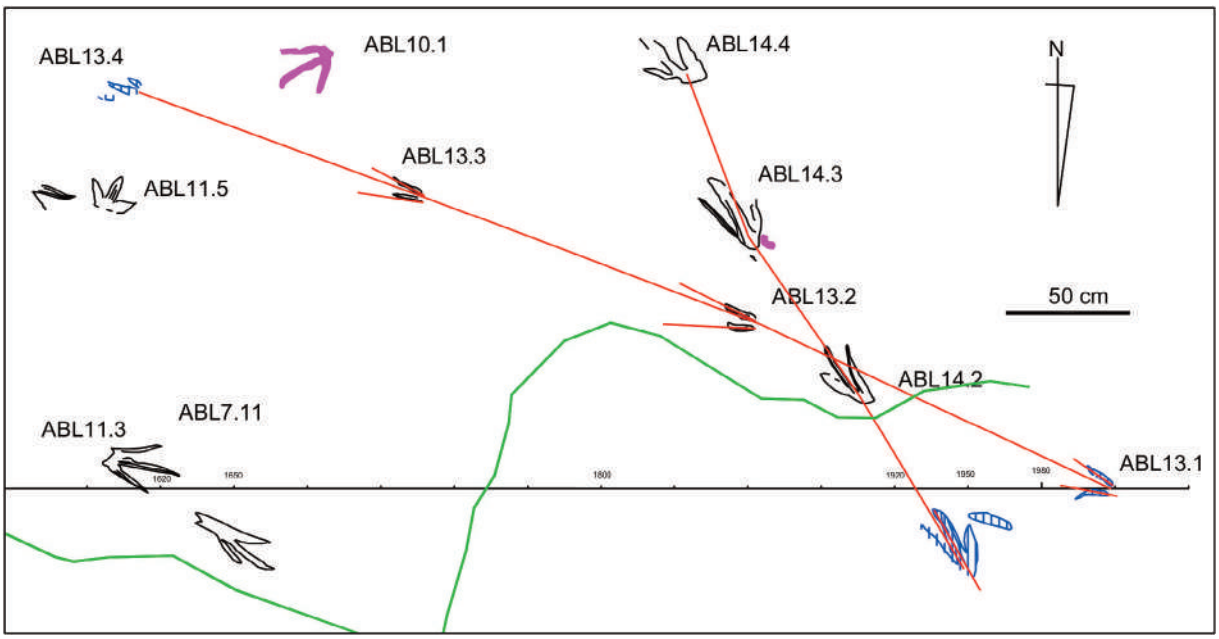


Figure 6. ABL13, Empreintes didactyles ou avec seulement deux marques d'orteils conservées.

composée d'empreintes gauche et droite, il manquerait le doigt II dans ABL13.2 et ABL13.4 et le doigt IV dans ABL3.1 et ABL3.3. Les doutes qui surgissent sont dus au fait que le remplissage sélectif ou la réduction des empreintes digitales effacerait:

i) dans le cas où seules les empreintes gauches ont été conservées, les empreintes droites qui ne sont pas observées et la marque du doigt intérieur (II).

ii) dans le cas où les empreintes gauche et droite sont conservées, uniquement la marque du doigt latéral placée sur le côté gauche de la piste (II ou IV alternativement)

iii) ou s'il s'agit bien de traces didactyles (dans lesquelles la longueur des deux orteils varie alternativement à chaque pas).

Cette piste est également particulière en raison de la vitesse de marche, proche de 10 km/h.

5.1.2. EMPRTEINTES TÉTRADACTYLES

Les pistes D (ABL10), F (ABL11) et I (ABL) (Figure 3) sont caractérisées par leur angle interdigital élevé et par la présence d'un marquage de l'hallux dans certaines de leurs traces.

Dans la piste D (ABL10), les trois empreintes persistent, mais nous n'avons pas trouvé de marques d'hallux dans la dernière des empreintes. Dans ABL11(F), nous avons trouvé une nouvelle empreinte au début de la piste que nous appelons ABL11.1. Les deux autres empreintes (ABL11.2 et ABL11.4) n'ont pas de marque d'hallux.

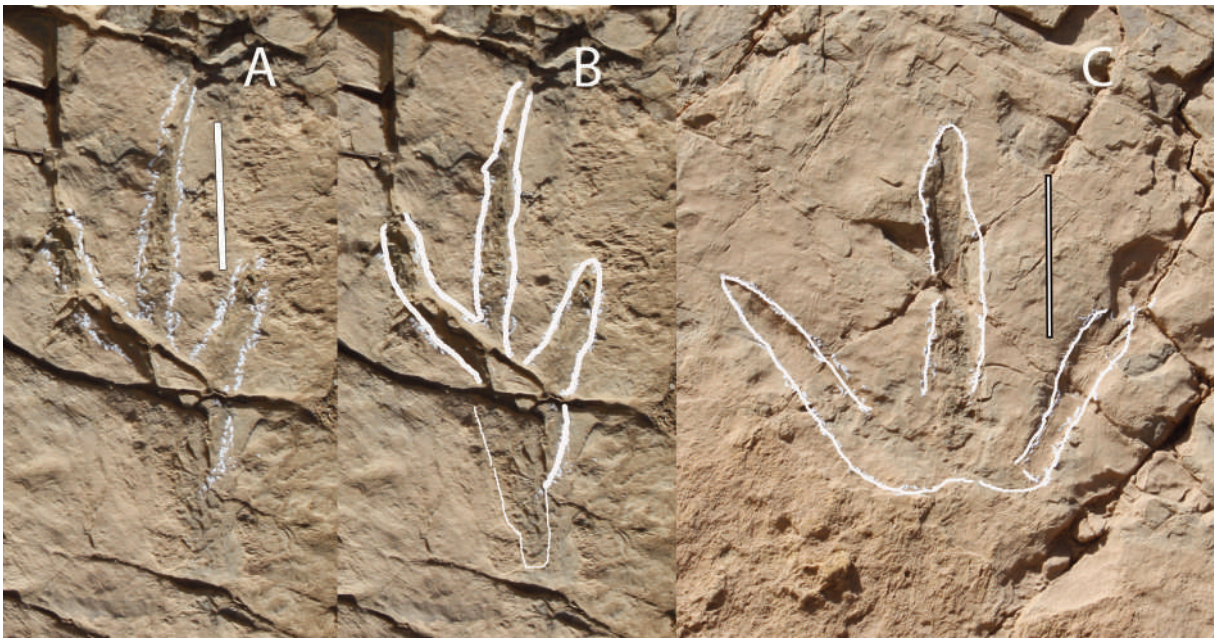


Figure 7. A, B (ABL6) empreinte peu profonde; A, photographie avec ligne limite de l'empreinte à la craie; B, ligne limite blanche épaisse et ligne entourant les laminites un peu déformées au posterieur de l'ichnite. C (ABL25) autre exemple d'empreinte peu profonde. Echelles de 10 cm.

Dans le piste F (ABL11), il y avait des empreintes connues (ABL11.3, ABL11.4 et ABL11.5) de part et d'autre de la marque de l'hallux (F2 ou ABL11.3 et F3 ou ABL11.5). Actuellement, elles sont visibles dans ABL11.1 et ABL11.4.

Enfin le piste I (ABL15) dans lequel la première empreinte n'a pas été retrouvée, ni l'hallux de la quatrième (ABL15.4), mais une nouvelle ABL15.6 a fait surface qui montre également sa marque.

Les marques de l'hallux sont très peu profondes et dans plusieurs des empreintes, l'espace qui devrait occuper cette marque est brisé et il manque du matériel. Il est possible que les premières observations aient été faites alors que les structures étaient mieux conservées, la surface d'étude n'étant pas altérée ou érodée. Il est donc probable que les marques d'hallux restantes disparaissent bientôt.

5.1.3. EMPREINTES SUPERFICIELLES ET PROFONDES

Des empreintes profondes et peu profondes peuvent également être distinguées sur le site. Parmi les empreintes peu profondes (Figures 4, 7), on peut citer ABL11 et les empreintes apparues après les travaux d'Ishigaki (ABL2.1, ABL5, ABL6, ABL17).

Les empreintes profondes (figures 5A, 8) sont abondantes chez ABL (quelques didactyles, tridactyles et tétradactyles). Il y a des exemples avec des empreintes profondes dans leur totalité, et d'autres où une partie de l'empreinte est plus profonde : il peut s'agir de la partie du talon (Ishigaki et Lockley, 2010), de la partie avant (ABL7.9, ABL 20.4), ou la marque d'un des orteils peut être plus profonde (ABL14, Figure 9).

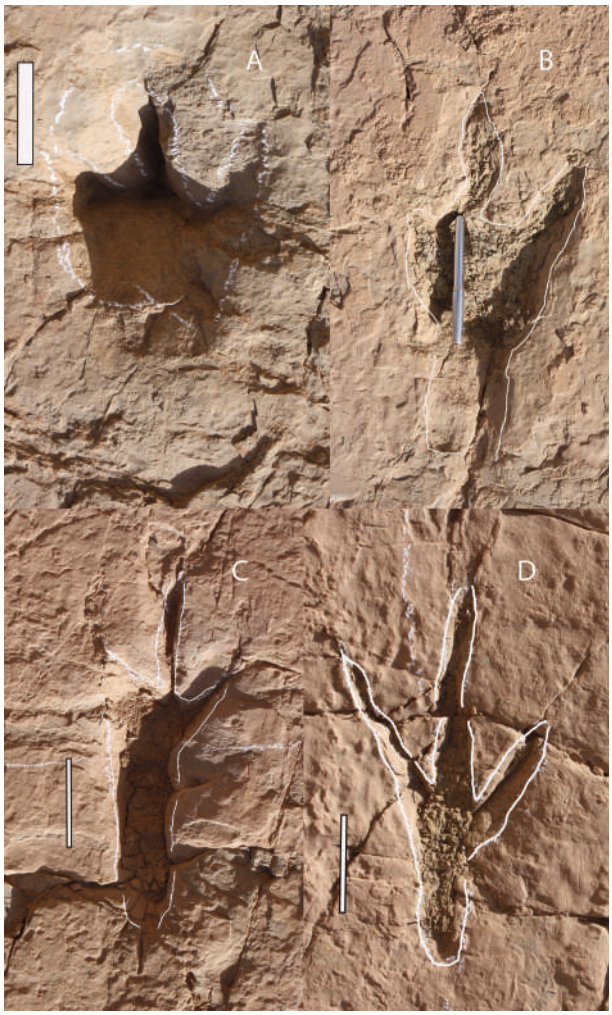


Figure 8. A (ABL20.3), empreinte profonde sans marque métatarsienne. B (ABL20.4), empreinte profonde avec marque métatarsienne; pas de marque hallux visible. C (ABL44.3), empreinte profonde avec marque métatarsienne; il n'est pas possible de distinguer s'il y a une marque d'hallux. D (ABL53) empreinte relativement peu profonde bien que la partie métatarsienne et une partie de la partie digitigrade soient remplies de sédiments. Les échelles de A, C, D sont de 10 cm. La longueur du stylo en B est de 135 mm.

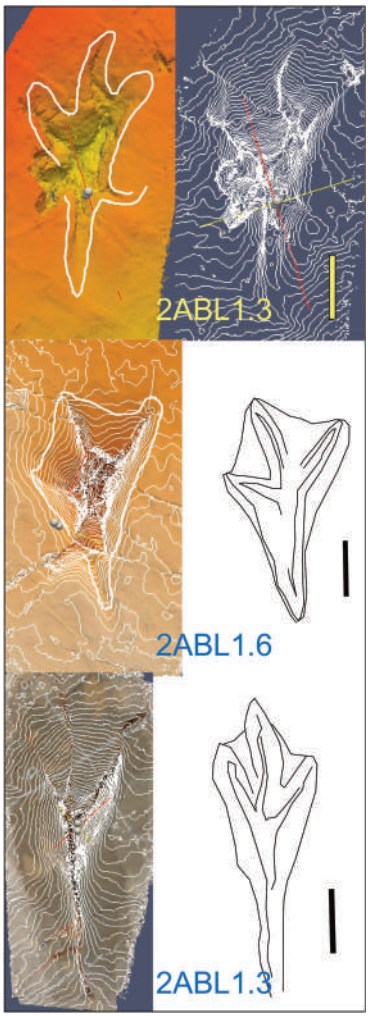


Figure 9. Images en fausses couleurs et courbes de niveau des trois premières empreintes de ABL14. A, B (ABL14.3, gauche); C, D (ABL14.2, droite); E, F (ABL14.1, gauche). Notez la différence de profondeur entre la marque de l'orteil II (peu profonde et large) et celles des orteils III et IV (profondes et étroites). Aucune marque de l'hallux n'est visible. Echelle 10 cm. La longuer du stylo est 135 mm.

5.1.3. EMPREINTES PROXIMALEMENT LARGUES

Elles sont généralement profondes et correspondent à deux morphologies différentes. L'une dans laquelle le talon est bilobé ou présente deux rainures correspondant à l'orteil II et à la paire III-IV (Figure 9) et l'autre dans laquelle le talon est arrondi et les orteils divergent à partir d'un point plus avancé (Figure 10).

Dans le premier cas, la marque du talon de l'orteil peut être une paroi (Figure 8E, G, H, I) ou être ouverte vers l'arrière, à travers laquelle passent les deux rainures mentionnées n (Figure 9E, F). Alors que les

Figure 10. Plusieurs empreintes provenant de la piate ABL7. Les empreintes impaires (A, B, C, D, E, F) sont à gauche et les empreintes paires (G, H, I) sont à droite. A (ABL7.3), talon partiellement ouvert et marques d'orteils plates, peu profondes (II, IV) et profondes (III); prolongement arrière de la marque d'orteils IV et restes de remplissage sedimentaire posterieur. B (ABL7.5), prolongement arrière des marques III-IV à travers la marque ouverte du talon ; remplissage du creux de II et restes d'un niveau post-empreinte derrière l'empreinte et entre les marques d'orteil III et IV et sur le côté de l'orteil IV, C (ABL7.7), talon recouvert par des niveaux post-empreinte. D (ABL7.9), talon complètement recouvert par des lamines post-empreinte. E (ABL7.13) Empreinte très déformée avec talon bilobé et partie proximale élargie; au bas de l'empreinte il y a une continuation de la marque d'orteil jusqu'au talon ; les lobes correspondent à la partie proximale de l'orteil II et des orteils III-IV. F (ABL7.15) taslon bilobé correspondant au début des marques d'orteils II et III-IV; marque d'orteil profonde avec rainure inférieure. G (ABL19.8), marque de talon légèrement bilobée; IV relarcalement étroit, court et parallèle à III; stries inférieures sur III et IV; II partiellement comblé. H (ABL7.10), orteil IV pratiquement toujours effondré angle III^IV très bas; remplissage des orteils III et IV; talon large; stries ou effondrement de la partie apicale de la base de II et III. I (ABL7.12, paroi verticale du talon montrant deux extrémités postérieures acuminées; IV petit, étroit et avec un angle interdigital très faible; orteils affaissés avec stries inférieures. Echelles de 10 cm

Figure 11. A (secteur proximal) dans lequel on peut distinguer quelques laminites de celles qui remplissent B (ABL7.9, empreinte complète). Le fond de II est le moins profond, probablement parce que le matériel de remplissage est mieux préservé. L'échelle de B est de 10 cm.

marques d'orteils sont généralement étroites, la zone proximale de l'empreinte est relativement large. Les traces dans lesquelles ces structures sont très claires sont celles des pistes ABL3, ABL7 et ABL19 et sont également évidentes dans ABL15.

Dans ABL7, toutes les traces ne sont pas identiques parce que:

(i) l'observation de Jenny y Josen (1982) selon laquelle l'orteil IV du pied droit est plus proche de l'orteil du milieu dans les empreintes droites et que les pas de gauche-droites sont plus courts que ceux droite-gauche.

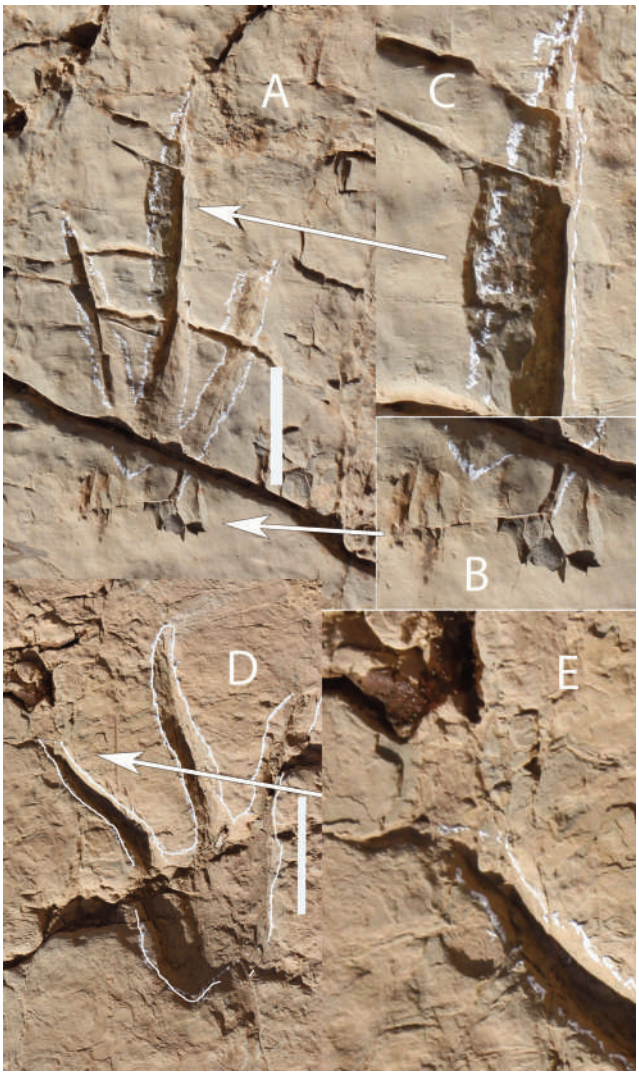
ii) La différence de longueur et de largeur entre les orteils des empreintes est répétée, mais ne coïncide pas avec celle décrite puisque les orteils latéraux plus étroits ou plus courts peuvent être II ou IV, de même que l'angle interdigital plus ouvert peut être II^III ou III^IV.

Les lobes et les deux structures qui se poursuivent vers l'arrière sous forme de deux sillons correspondent aux deux terminations postérieures du pied que nous associons aux coussinets proximaux. Un lobe correspond à la partie proximale de l'orteil II et l'autre à la jonction des orteils III-IV. Il s'agit probablement de l'image de la structure anatomique, au moins des parties molles, du pied du dinosaure: la partie élevée du talon n'a pas laissé de marque car il s'agit d'un espace ouvert, et là, il n'est pas possible de dessiner le contour de l'empreinte. Il n'est pas exclu que les rainures arrière soient des structures de glissement du pied formées pendant la phase T de Thulborn et Wade (1989).

La forme des traces profondes à talon arrondi (Figure 8) est associée à celle des traces semi-plantigrades décrites dans la littérature. Nous avons trouvé deux pistes et une empreinte isolée qui répondent à cette exigence : ABL20, ABL44 et ABL53.

ABL20.1 est tellement érodé qu'aucun détail original ne subsiste. ABL20.2 et ABL20.4 se présentent sous la forme d'empreintes semi-plantigrades typiques, tandis que dans ABL20.3 la marque métatarsienne est indiscernable. Il est possible que dans ABL20.3 le métatarse ait également pénétré dans la boue et se soit effondré au cours de son processus de formation (le marquage des orteils - courts et profonds, III très étroit - est cohérent avec ce comportement). De ABL44, seule une empreinte (ABL44.3) est conservée, laquelle présente les mêmes caractères que ABL20.2 et ABL.4. Les deux pistes coïncident également en termes de forme, d'orientation et de direction de déplacement. Il n'est pas sure qu'il s'agisse d'empreintes droites ou gauches, car la trajectoire des deux est courbe et la marque de l'hallux n'est pas détectable.

ABL55 est différente des empreintes antéropres en raison de: i) son orientation; ii) qu'elle est moins profonde et; iii) que ses orteils sont plus longs et mieux définis. Il s'agit d'une empreinte gauche en raison de la position de l'orteil II légèrement séparé de l'ensemble III-IV. Les traces des pistes ABL20 et ABL44 sont probablement les traces les plus profondes de l'affleurement. Dans certaines d'entre elles, la partie métatarsienne est exempte de sédiments et la digitale est remplie de sédiments jusqu'au niveau de la semelle métatarsienne



devraient continuer à couvrir les trous des orteils. D (ABL7.13) où la zone distale de IV est recouverte par des laminites supérieures ; E détail de l'image précédente (D). Echelle de 10 cm

5.1.4. OBSERVATIONS SUR LES STRUCTURES DES EMPREINTES ABL

En examinant la surface d'étude de l'affleurement, on constate qu'il ne s'agit pas de la même surface. Ceci est normal dans tout site ichnologique car l'érosion n'agit pas uniformément sur toute la surface. Le détail à observer est de savoir si les niveaux d'affleurement sont ceux de la surface de marche (Fornós *et al.*, 2002) ou s'il y a plusieurs niveaux impliqués sur la surface qui peuvent modifier substantiellement les observations. A ABL, la surface montre qu'à l'intérieur de certaines empreintes nouvellement affleurantes, il y a des restes de sédiments plus argileux qui n'ont pas été érodés (ABL20.4, ABL53) alors que dans les autres, ces sédiments (s'ils en contenaient) ont été éliminés par l'érosion. Dans ce cas, il est tout à fait possible que la surface de marche soit au moins préservée sous la surface argileuse.

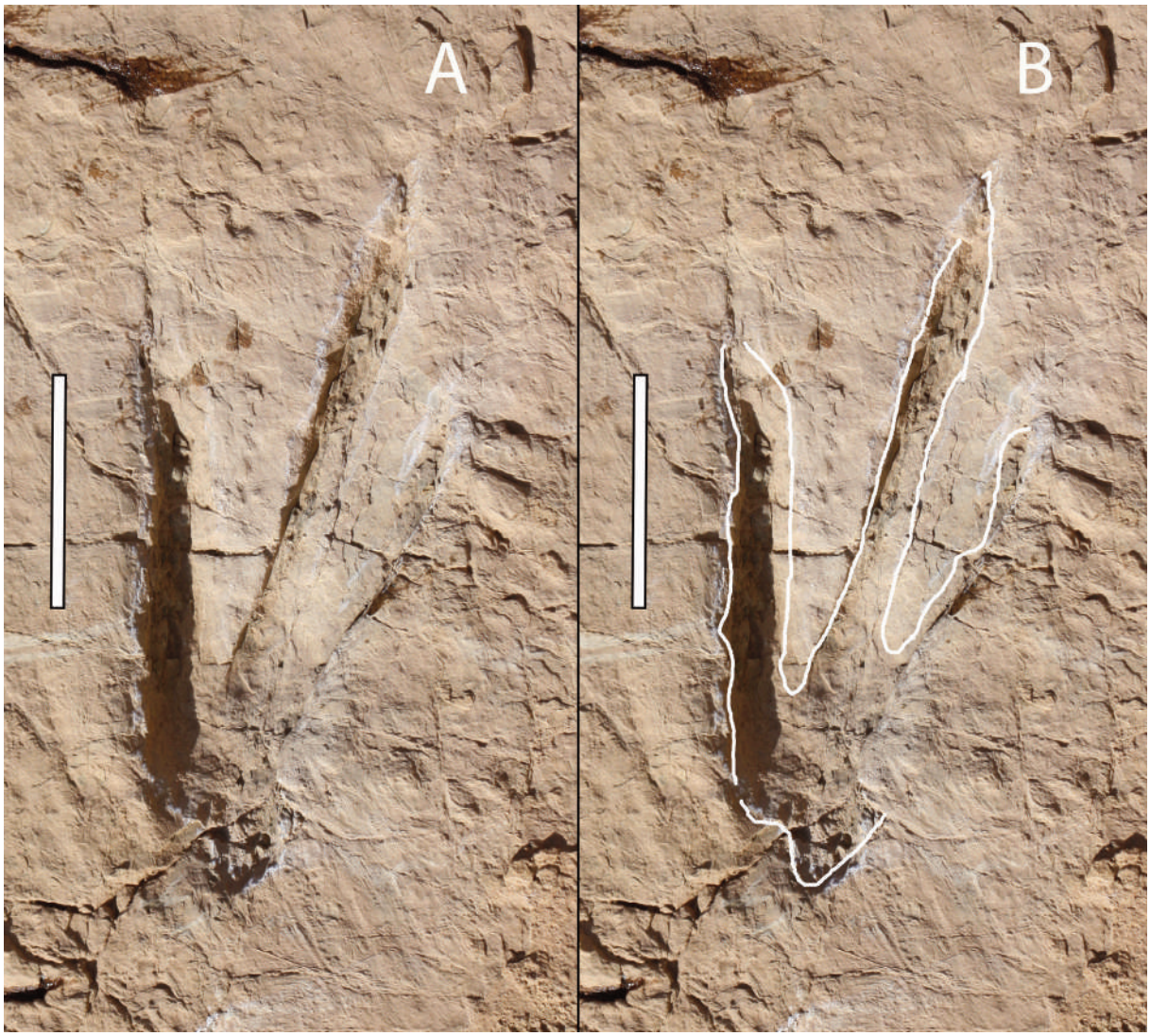


Figure 13. ABL7.1. Le doigt IV est partiellement recouvert par l'un des niveaux supérieurs. Echelle de 10 cm.

Dans de nombreuses empreintes, on trouve des sédiments post-dinosauriens pas, qui remplissent (contre-moules) et même recouvrent les empreintes. Ces sédiments ne se distinguent pas à l'œil nu de ceux foulés par les dinosaures. Nous avons trouvé de nombreuses preuves de remblayage après la formation des traces, dont des exemples sont présentés ci-dessous. Dans ABL7.9 (Figure 11), des restes de remblai cachent le talon de l'empreinte dans la zone où les orteils se rejoignent et, sur la photo, on peut également voir qui les restes occupent une partie de la base du II. Parfois, la rupture des lamelles est plus évidente car des marches d'escaliers restent comme des témoins de leur existence (Figure 12), couvrant parfois aussi une partie des empreintes: l'extrémité d'un des orteils (Figure 12D,E) ou la partie latérale de l'empreinte, de la zone du talon à l'extrémité distale d'un des orteils (Figure 13). Il n'est pas exclu que, au moins pour certaines empreintes, le remplissage fasse disparaître la marque des orteils. Nous ne pouvons pas

déterminer si le niveau inférieur de toutes les empreintes correspond à une structure directe ou s'il s'agit de moulages. Nous ne savons pas si sous les structures directes (Gatesy, 2003), c'est-à-dire sous la surface de marche, il y a des empreintes transmises ou des "undertracks". Nous n'avons pas trouvé de structures de traînées d'ongles ou de ruptures de pénétration associées aux stries qui occupent la partie inférieure des traces de doigts, et nous ne pouvons pas non plus associer la déformation des laminites à la déformation produite par le passage des doigts (Hadri *et al.*, 2012; Falkingham et Gatesy, 2014). Il est probable que les stries soient liées à la compression des parois de l'empreinte. Si les laminites étaient déjà déformées par le piétinement, il y aurait des "undertracks".

Les dimensions de la longueur et de la largeur des marques d'orteils de la plupart des empreintes ne correspondent pas aux structures anatomiques des autopodes connus des dinosaures. La différence de largeur des marques digitales latérales de nombreuses empreintes, parfois si étroites que leurs parois se touchent, ne va pas non plus dans le sens de cette interprétation. Il ne faut pas oublier que ce n'est pas toujours la même marque de doigt qui provient d'un piste complètement amincie. Il y a des marques très profondes où les parois sont relativement plates, mais il y a aussi des marques très profondes où les parois sont bombées en raison du mouvement de la boue après qu'elle a été traversée par le pied. Il est possible que dans certaines parties de certains pistes, l'un des orteils latéraux soit apparemment plus fermé que les autres, mais ce fait ne se vérifie pas pour tous. Nous associons l'étroitesse des traces au mouvement de la boue sur les parois qui, dans certains cas, se produirait pendant la formation de l'empreinte (phase K de Thulborn et Wade, 1989), tandis que dans d'autres, elle peut être attribuée à d'autres causes.

Nous ne disposons pas de critères permettant de déduire si les ichnites des pistes didactyles ABL1 et ABL13 sont dues à l'un des processus ci-dessus ou s'il s'agit d'empreintes didactyles originelles. Le piste ABL1 est très mal conservé en raison de l'altération et de l'érosion de la roche, de sorte que nous ne disposons pas de données d'observation suffisantes. Bien qu'ABL13.2 (figure 5) semble présenter les restes d'un des orteils latéraux effondrés, cette structure ne peut être considérée comme définitive car elle n'est répétée dans aucune des empreintes de la piste. D'après la position et les dimensions des empreintes, la marque de l'orteil central existerait dans toutes les empreintes, mais l'orteil latéral conservé serait alternativement le II ou le IV. Ceci n'est pas justifié à moins que l'élimination de l'autre orteil latéral soit sélective (seulement dans la partie droite de l'arête) ou que si les empreintes proviennent du pied gauche, l'élimination concerne la partie droite de l'arête comprenant les empreintes droites et l'orteil interne (II) des empreintes gauches.

Nous (Masrour *et al.*, 2025) avons récemment publié un article sur des empreintes de pas provenant d'un site à Imilchil (AAI) où la longueur par rapport à la largeur des empreintes de pas varie en fonction de l'orientation des empreintes de pas. Nous avons appliqué la même technique aux empreintes de ce site, qui consiste à étudier la relation entre la variation de la longueur des empreintes en fonction de leur largeur ([l-a]/a) et de l'orientation de leur axe. Les données sont présentées dans le tableau 1 et le tableau 3 des données générales et sont projetées dans la figure 14. Dans le tableau 3, les empreintes sont classées en fonction de la variation de ce rapport, qui irait (Pérez-Lorente, 2001) d'empreintes larges à des empreintes très étroites (-0,3 = [l-a]/a >1). La projection montre que les empreintes les plus étroites seraient orientées entre N120-130E et les plus larges entre N20-40E. Il n'y a pas de signes de rupture associés à cette déformation, à l'exception des stries qui courent le long de la base de certaines empreintes et qui

1	2	3	4	5
-0.3	ABL28	N23E	N23E	N23E
	ABL26	N28E	N28E	N28E
-0.22	ABL30	N219E	N39E	N39E
-0.2	ABL11.5	N217E	N37E	N37E
	ABL7.8	N311E	N131E	N49W
-0.12	ABL34	N154E	N154E	N26W
	ABL17	N167E	N167E	N13W
-0.04	ABL22	N358	N178E	N2W
	ABL11.1	N200	N20E	N20E
	ABL11.4	N198E	N18E	N18E
	ABL10.1	N55E	N55E	N55E
-0.01	ABL36	N73E	N73E	N73E
0	ABL10.3	N70E	N70E	N70E
0.04	ABL47	N144E	N144E	N36W
	ABL4	N193E	N13E	N13E
0.06	ABL40	N278E	N98E	N82W
0.07	ABL19.7	N107E	N107E	N73W
0.08	ABL18	N222	N42E	N42E
0.09	ABL39	N48E	N48E	N48E
	ABL35	N100	N100E	N80W
0.1	ABL7.13	N278E	N98E	N82E
0.11	ABL50.2	N348E	N192E	N12W
0.13	ABL10.3	N55E	N55E	N55E
	ABL13.1	N134E	N134E	N56W
0.14	ABL23	N327E	N147E	N33W
0.18	ABL41	N280E	N100E	N80E
	ABL25.1	N146E	N146E	N34W
0.20	ABL43	N97E	N97E	N83E
0.25	ABL25.4	N156E	N156E	N24W
	ABL15.6	N213E	N33E	N33E
	ABL3.4	N323E	N143E	N37W
0.26	ABL37.3	N53E	N53E	N53E
0.3	ABL37.1	N74E	N74E	N74E
	ABL23	N327E	N147E	N33W
0.31	ABL15.4	N312E	N132E	N48W
0.33	ABL37.5	N53E	N53E	N53E
0.34	ABL50.1	N350E	N170E	N10W

Tableau,3. Orientation des empreintes selon sa longuer relative.

0.35	ABL44.3	N10E	N10E	N10E
0.36	ABL31	N117E	N117E	N63W
0.37	ABL52	N129E	N129E	N51W
	ABL19.1	N298E	N118E	N62W
0.4	ABL15.2	N334E	N154E	N26W
0.41	ABL19.10	N317E	N137E	N43W
0.42	ABL53	N112E	N112E	N68W
0.44	ABL2.1	N187E	N7E	N7E
0.45	ABL40	N278E	N98E	N82E
	ABL19.2	N311E	N131E	N49W
0.46	ABL44.1	N332E	N152E	N28W
	ABL19.4	N292E	N112E	N68W
0.5	ABL15.3	N316E	N136E	N44W
0.55	ABL19.5	N280E	N100E	N80W
	ABL19.3	N279E	N99E	N81W
0,59	ABL51	N102E	N102E	N78W
	ABL19.13	N329E	N149E	N31W
0.6	ABL45	N342E	N162E	N18E
	ABL24	N322E	N142E	N38W
0.62	ABL19.8	N292E	N112E	N78W
0.68	ABL7.11	N289E	N109E	N71W
0.7	ABL14.3	N159E	N159E	N21W
	ABL3.5	N296E	N116E	N64W
0.71	ABL32	N287E	N107E	N73W
0.75	ABL3.3	N299E	N119E	N61W
0.78	ABL14.1	N160E	N160E	N20W
0.8	ABL44.2	N10E	N10E	N10E
0.81	ABL14.2	N157E	N157E	N23W
0.83	ABL19.11	N294E	N114E	N66W
	ABL19.9	N289E	N109E	N71W
0.84	ABL7.7	N285E	N105E	N75W
0.89	ABL7.15	N285E	N105E	N75W
0.93	ABL7.2	N295E	N115E	N65W
1	ABL13.2	N127E	N127E	N53W
1.08	ABL19.6	N287E	N107E	N73W
1.1	ABL7.3	N324E	N144E	N36W
1.17	ABL13.3	N128E	N118E	N62W

1.29	ABL7.14	N311E	N131E	N49W
1.31	ABL7.4	N288E	N108E	N72W
1.44	ABL21	N311E	N131E	N49W
2	ABL7.12	N318E	N138E	N42W
1, (l-a)/a. 2, sigle. 3, direction (vers). 4, direction jusqu'à 180°E. 5, direction jusqu'à 90°				

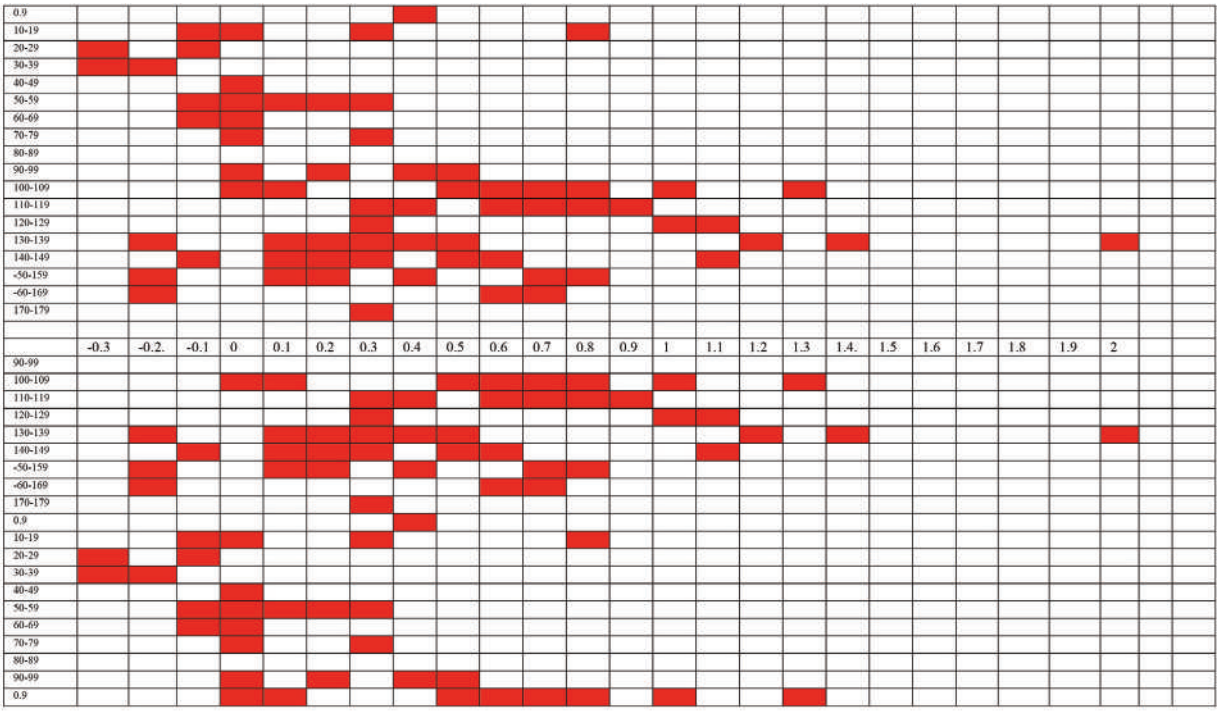


Figure 14. Projection de la relation entre la longueur relative des empreintes et l'orientation de leur axe longitudinal. L'orientation préférentielle des empreintes en fonction de leur longueur relative est visible. L'orientation N120-130E coïncide avec les empreintes de plus grande longueur relative, tandis que l'orientation N20-30E est suivie par les empreintes de moindre longueur relative.

peuvent parfois être dues aux laminites piégées entre les parois. La déformation s'est probablement produite alors que la roche n'était pas entièrement lithifiée. Pour l'instant, nous ne disposons pas de critères permettant de savoir si la déformation est due à un écrasement général ou à un cisaillement.

5.1.5. LES PISTES

Dans l'affleurement, 13 pistes ont été distinguées contenant environ 74 empreintes si l'on tient compte des traces trouvées par Ishigaki (cf. Ishigaki et Lockley, 2010). Le nombre de pistes citées est approximatif car certaines empreintes pourraient peut-être être incorporées dans les pistes ABL3, ABL7 et ABL19. La classification des empreintes (grand-petites, tes etroites…tres larges) et des pistes c'est proposée par Pérez-Lorente (2001. cf, Pérez-Lorente, 2015)

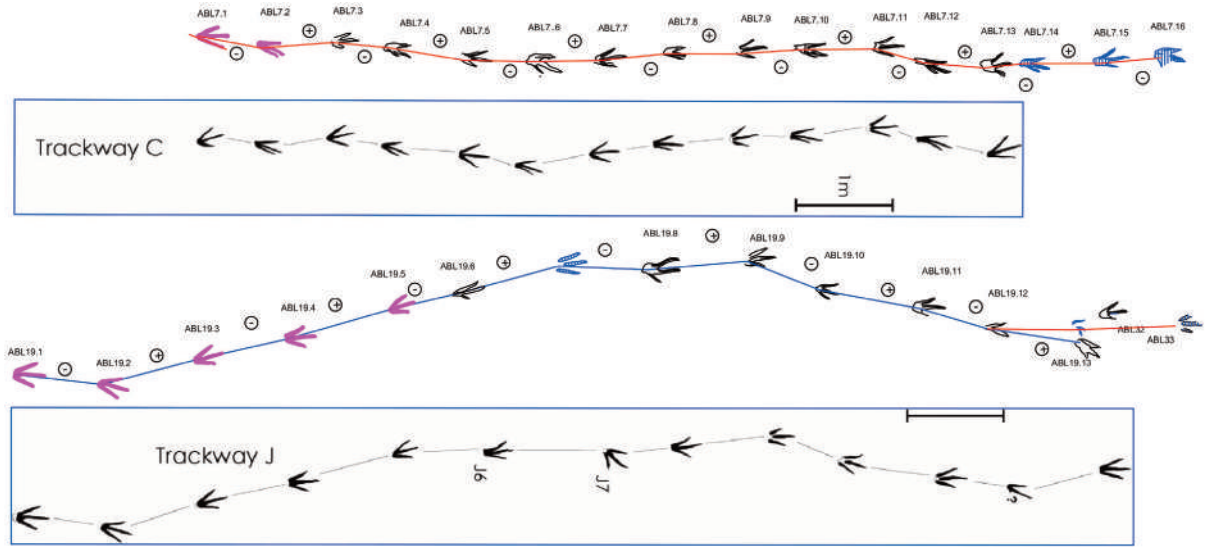


Figure 15. Pistes ABL7 et ABL19. Comparaison avec ceux déjà décrits par Ishigaki et Lockley (2010). Dans la figure, les pas longues (+) et courtes (-) ont été marquées pour mettre en évidence le fait. L'alternance des pas est maintenue tout au long des deux pistes.

- ABL1 ne présente aucune variation par rapport aux travaux précédents.
- ABL3 a également la même interprétation que celle décrite ci-dessus. La variation importante concerne le nombre de pistes puisque ABL3.1, ABL3.2, ABL3.4 n'ont pas été détectées, mais ABL3.5 a été trouvée et ABL5 et ABL6 appartiennent probablement a la même piste.
- ABL7. piste avec de grandes empreintes (l = 33 cm) dans laquelle les deux empreintes initiales de la piste (C1, C2 ou ABL7.1, ABL7.2) n'ont pas été distinguées dans cette travail mais trois ont été ajoutées à la fin de la piste (ABL7.14, ABL7.15, ABL7.16) (Figures 3, 15). Si l'on tient compte des deux empreintes initiales, il mesurerait actuellement 10 m. Il s'agit d'une piste très étroit (Ar/a=0,3) dont l'axe de la piste est ajusté à la trajectoire (ligne joignant la empreinte initiale à l'extrémité de la piste); les empreintes ne sont pas toutes placées proprement de part et d'autre de la ligne médiane (les droites à droite et les gauches à gauche) de sorte que l'angle de pas prend des valeurs négatives. Les angles interdigitaux ne suivent pas le modèle des ichnites théropodes (II^III<III^IV) de sorte que la moyenne de ces valeurs est II^III^IV = 24º---16º. Dans les anciens travaux (Jenny et Josen, 1982) il était mentionné que la marque de l'orteil IV du membre droit était plus courte et plus étroite que les deux autres orteils. Ce fait est maintenu dans les empreintes nouvellement découvertes, mais il est également observé dans l'orteil II des empreintes ABL15 et ABL17, ce qui n'invalide pas la proposition de Jenny et Josen (1982). Un autre fait à souligner est la différence entre la longueur des pas droite-gauche (courts) et gauche-droite (longs) qui est maintenue dans l'ensemble de la piste. Tous les auteurs qui ont écrit sur ce site considèrent que le dinosaure était boiteux, ce qui justifie aussi la différence de forme des orteils.
- ABL10 incorpore l'empreinte d'Ishigaki (ABL10.1).
- ABL11 incorpore la nouvelle empreinte ABL11.1.

- ABL13 incorpore deux nouvelles empreintes ABL13.1 et ABL13.4 (Figure 3). Cette piste présente deux particularités très apparentes: il est didactyle et ses empreintes présentent un orteil long parallèle à la ligne médiane et un orteil court toujours situé à gauche de l'orteil long. La longueur de l'empreinte est courte (16 cm) alors que le pas et la enjambée sont longs (respectivement 143 et 287 cm), ce qui conduit à des valeurs de vitesse (9 km/heure) et de rapport z/l (19,9) très élevées, compatibles avec des dinosaures aux membres très longs et fins. La piste est très étroit (Ar/a=0,2). En principe, cette piste n'est pas normal dans le sens où les orteils II-III ou III-IV sont imprimés alternativement le long de la piste. L'interprétation de ABL13 en cas d'absence d'une partie de l'empreinte (doigts II et IV en alternance) ou des empreintes droites (ou gauches?) plus l'empreinte du doigt II (IV?) est compliquée.
- ABL14 c'est une piste avec des empreintes larges (l =32 cm) et très étroites (Ar/a =0,1). Orteils très étroits et angle interdigital faible correspondant à celui des ichnites théropodes (II^III^IV = 19º---34º). Cette valeur est la plus faible de toutes les empreintes de l'affleurement. La trace des doigts III et IV est très étroite et profonde, tandis que II présente une zone peu profonde et relativement large. Nous ne savons pas si ce qui occupe le vide dans II est un remplissage après la phase K de Thulborn et Wade (1989), ou l'effondrement des parois par déformation, ou les deux processus.
- ABL15 ici manquent les empreintes I1, I2 (ABL15.1, ABL16) dont la seconde a été retirée de la piste dans cette étude. Empreintes larges (1 = 32 cm) et étroites ([l-a]/a=0.36) avec angle interdigital II^III<III^IV. Orteils très longs et étroits, talon bilobé très apparent dans ABL15.3.
- ABL19 dans laquelle, les cinq premières empreintes (J1 à J5) du travail d'Ishigaki n'ont pas été distinguées, et d'autres ont été ajoutées à la fin de la piste ce qui complique l'interprétation. On a trouvé l'empreinte ASBL19.7 dont la position dans la piste est plus correcte que l'empreinte J7 d'Ishigaki et Lockley (2010). L'équivalent actuel de J7 est ABL24. Si ABL33 fait partie de la piste, la ligne droite entre ABL19.1 et ABL33 est de 12 m. Il s'agit d'une piste très étroit (Ar/a=0,4) dont la ligne médiane se trouve à 81 cm de la trajectoire à ABL19,8. Les angles interdigitaux sont également contraires au modèle des ichnites de théropodes (II^III^IV = 21º---16º), mais les traces sont placées alternativement sur les côtés de l'axe de la piste (empreintes droites à droite et empreintes gauches à gauche). Contrairement à ABL7, les empreintes de droite ont un orteil II plus court et plus étroit que l'orteil IV et le pas gauche-droit (moyenne 82 cm) est plus court que le pas droit-gauche (102 cm). Des travaux antérieurs sur le site suggèrent également que l'ichnopoïète était boiteux.
- ABL20 et ABL44 (pistes K et P d'Ishigaki) sont deux pistes avec des traces du métatarse et des empreintes très profondes. Dans ABL20, ABL20.4 a été ajoutée, ce qui n'existait pas auparavant, et dans ABL44, les trois premières empreintes ont été détruites. Dans les deux cas, les orteils sont étroits et courts, probablement en raison de l'effondrement des murs, sauf dans ABL20.4 où l'on peut voir que le sol de l'empreinte est moins profond dans la partie métatarsienne que dans la partie digitigrade, ce qui est interprété comme une empreinte dans laquelle la phase W de Thulborn et Wade (1989) est divisée en deux mouvements (Pérez-Lorente, 2015): l'appui initial du métatarse et des orteils (le pied s'enfonce à une certaine profondeur) et l'élévation du métatarse et l'appui ultérieur dans le pied digitigrade (tout le poids du dinosaure repose sur les orteils) qui s'enfonce plus profondément dans la boue. Les deux pistes coïncident également en ce sens qu'ils ont les empreintes les plus profondes, sont parallèles, vont dans la même direction et tournent du même côté.

- ABL25 est une piste dont quatre empreintes très détériorées ont été conservées. Il ne fournit aucune donnée intéressante pour la présente étude.
- ABL37 Aucune trace de cette piste n'est actuellement conservée.

5.2. AFFLEUREMENT 2ABL

A l'est de l'affleurement précédent, sur la même pente que la route, se trouve un autre affleurement avec des traces que nous avons désignées par l'abréviation 2ABL. C'est la première fois que ce site est décrit.

Le gisement (Figure 16) contient deux couples d'empreintes (2ABL2, 2ABL3) et un piste (2ABL1). Les couples 2ABL1 et 2ABL2 sont des empreintes marquées par des métatarses (Figures 16, 17), tandis que le couple 2ABL3 est constituée de deux empreintes tridactyles.

De la couple 2ABL3, seul 2ABL3.1 possède la ligne limite complète et des caractères valides pour la description. Il s'agit d'une empreinte tridactyle, plus longue (23 cm) que large (16 cm), étroite ([l-a]/a =0,44) avec des orteils bien marqués (à l'exception de l'orteil IV qui présente une très petite marque). La divergence est cohérente avec les empreintes théropodes (II^III = 10º<III^IV=61º). Le talon est très saillant, dans le prolongement postérieur de III-IV, et avec une encoche bien marquée dans la partie proximale de II.

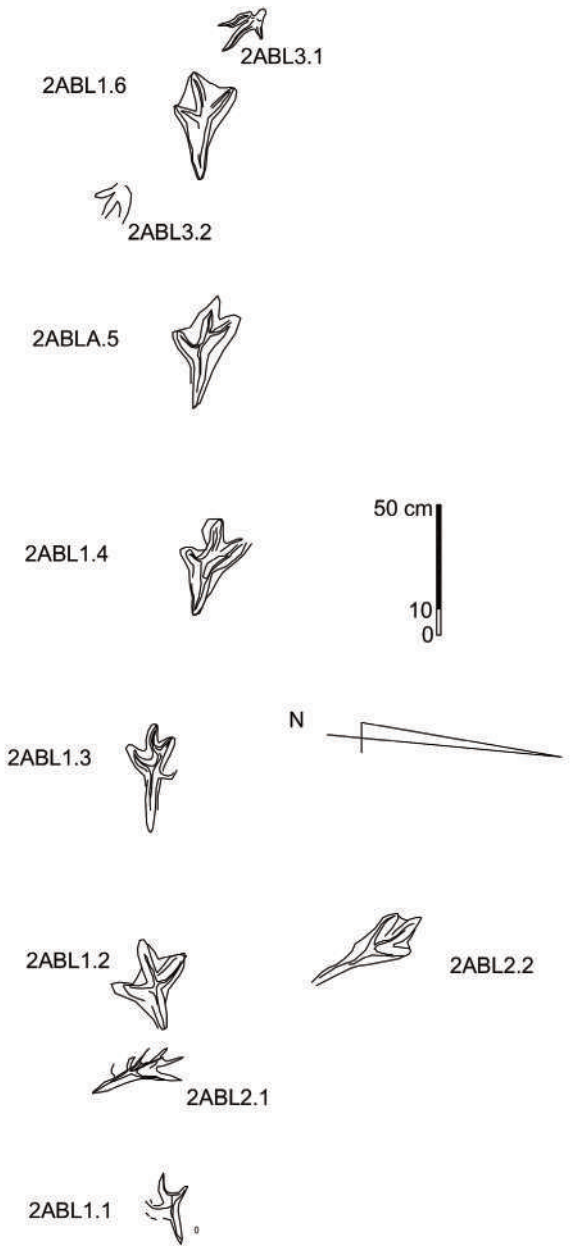


Figure 16. Cartographie des pistes 2ABL .

2ABL2 est formé de deux ichnites avec des marques métatarsiennes. Les orteils sont individualisés et, comme dans presque toutes les empreintes de ce site, la partie profonde de la marque de l'orteil est recouverte d'une strie ou d'une fracture. Il est possible qu'une marque d'hallux soiet présente sur 2ABL2.1. Les angles interdigitaux ne sont pas réguliers, de sorte que dans une empreinte, soit III^IV est majeur et dans l'autre c'est l'inverse.

2ABL1 contient 6 empreintes dans lesquelles la longueur de la trace du pied digitigrade (22 cm) est supérieure à celle de la trace du pied métatarsien (16 cm). Les empreintes sont plus larges (a=25 cm) et sont classées comme larges ([l-a]/a=-0,08).

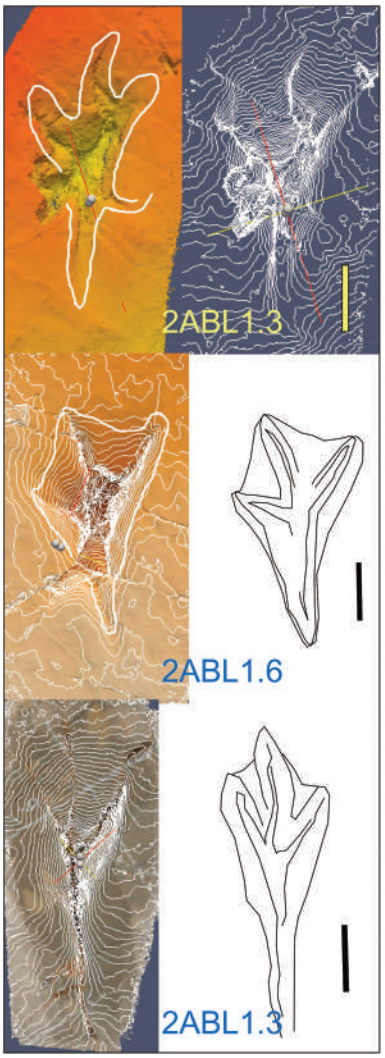


Figure 17. Images de lignes de contour de plusieurs ichnites avec des marques métatarsiennes 2ABL.

Les angles interdigitaux sont conformes aux valeurs normales (II^III = 25 < III^IV =48). Comme dans la plupart des pistes semi-plantigrades (Kuban, 1989; Pérez-Lorente, 1983) la vitesse est paradoxalement élevée, près de 7 km/heure selon la formule d'Alexander (1976).

6. DISCUSSION

ABL est un site où les éléments morphologiques et extramorphologiques coexistent dans les empreintes sous forme de morphotypes complexes difficiles à interpréter. Les structures de déformation produites pendant les phases d'empreintes (talons bilobés, empreintes profondes, déformation plastique des parois) sont reconnaissables. Il est probable que la variation de la profondeur des empreintes, les structures d'effondrement, l'absence de bavures d'extrusion de boue et les formes anormales des empreintes soient au moins en partie dues au fait que le substrat foulé était très mou mais cohérent. Nous suggérons cette deuxième possibilité car, en général, la fermeture des empreintes est sélective et il n'y a pas d'empreinte où toutes les parois s'effondrent de la même manière.

Il existe des critères qui suggèrent que le passage des dinosaures s'est produit à des moments différents car des traces profondes et peu profondes des mêmes morphotypes (semi-plantigrade ou digitigrade) coexistent, ce qui est peut-être lié au passage non simultané d'ichnopoïètes.

7. CONCLUSIONS

Le site d'Aït Blal est un exemple des difficultés inhérentes à l'étude des empreintes de dinosaures. En principe, la plupart des empreintes d'Aït Blal ne sont pas des reproductions fidèles des semelles des pieds, bien que certaines d'entre elles puissent avoir des structures directes (Gatesy, 2003) et être des empreintes véritables.

Une des difficultés est que la surface d'étude n'est pas la surface de marche. La surface d'étude n'est pas le sommet d'une couche non altérée, mais il y a des vestiges discontinus de lamines sus-jacentes qui sont postérieures à l'ichnopoïèse.

Les lamines des sédiments ultérieurs, lorsqu'elles se déposent sur les empreintes, modifient la forme et le volume visible de la totalité ou de certaines parties du trou. Les laminites sont parfois très difficiles à détecter car la couleur, la composition et la structure des sédiments sont similaires.

Il existe des structures de déformation synsédimentaire et ultérieure visibles dans le rétrécissement et l'effondrement des parois de certaines traces, de sorte que le rétrécissement des marques ne peut être attribué de manière irréfutable à la reproduction fidèle d'éléments anatomiques. D'autre part, des arguments ont été fournis qui indiquent la relation entre la forme des empreintes et la déformation postérieure, c'est-à-dire avec la déformation des roches qui les contiennent.

L'évolution des traces dans ce site, depuis le moment de leur formation jusqu'à nos jours, nous amène à la conclusion que la recherche d'ichnopoïètes dans les traces d'un site est un processus qui doit s'accompagner de l'analyse des structures. qui accompagnent les empreintes et la fiabilité de la surface que nous analysons. Il n'est pas strictement nécessaire que les empreintes soient des “estampes” (Requeta *et al.* [2006-2007]; “stamp” en langue anglaise, Brown, [1999]), ni même qu'elles soient de véritables empreintes (cf. Masrour *et al.*, 2025), mais il faut connaître exactement les limites de chacune de ces structures.

L'association des empreintes ABL à des ichnopoïètes spécifiques est actuellement impossible car elle ne dépend pas essentiellement des ichnopoïètes qui les ont marquées mais des processus qui les ont modifiées.

8. REMERCIEMENTS

Sourtout aux eleves des courses d’été des Universités de Rabat (Maroc) et de La Rioja (Espagne) par son travail de netoyage restauration et préparation du gissement pour sa reproduction graphique. Nous sommes également trés reconnaissants aux habitants d’une maison proche du site qui nous ont apporté du thé et du beurre tous les matins. Finalement a Ch Meyer pour sa révision et commentaires.

RÉFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALEXANDER, R.M. (1976). Estimates of speed of dinosaures. *Nature*, 261, 129-130

BOUTAKIOUT, M., HADRI, H., NOURI, J., DÍAZ-MARTÍNEZ, I. y PÉREZ-LORENTE, F. (2008). Prospecciones paleontológicas en el sinclinal de IouaridÀne (Alto Atlas, Marruecos). Cuantificación de yacimientos y de icnitas. *Geogaceta*, 45: 51–54.

BROWN, T. (1999). *The science and art of tracking*. Berkley Books. 219 p.

CASANOVAS, M.L., FERNANDEZ, A., PEREZ-LORENTE, F. y SANTAFÉ, J.V. (1989). Huellas de dinosaurios de La Rioja.Yacimientos de Valdecevillo, La Senoba y de la Virgen del Campo". I.E.R. *Ciencias de la Tierra,* 12, 190 p.

DEMATHIEU, G. (1986). Nouvelles recherches sur la vitesse des vertébrés, auteurs de traces fossiles. *Geobios*, 19, 327-333.

DU DRESNAY, R. (1979). Sédiments Jurassique du domaine des chaînes atlasiques du Maroc. Symposium. Sédimentation Jurassique européen Paris 1977, *Association des Sédimentolgistes Français, Publication spéciale* 1, 345–365.

DUBAR, G. et MOUTERDE, R. (1978). Les formations à ammonites du Lias Moyen dans le Haut Atlas de Midelt et du Tadla. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*. 274, 77 p.

FALKINGHAM, P.L. and GATESY, S.M. (2014). The birth of a dinosaur footprint: subsurface 3d motion reconstruction and discrete element simulation reveal track ontogeny. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111(51),18279-18284. DOI 10.1073/pnas.1416252111.

FORNÓS, J. J., BROMLEY, R.G., CLEMMENSEN, L. B. and RODRÍGUEZ-PÉREZ, A. (2002). Tracks and trackways of *Myotragus balearicus* Bate (Artiodactyla, Caprinae)in Pleistocene aeolianites from Mallorca (Balearic Islands, Western Mediterranean). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 180, 277-313.

GAND, G., DEMATHIEU, G., et MONTENAT, CH. (2007). Les traces de pas d'anphibiens, de dinosaures et autres reptiles du Mesozïque français: Inventaire et interpretations. *Palaeovertebrata*, 1-4, 1-149.

GARCÍA-RAMOS,J.C., PIÑUELA,L. y LIRES,J. (2002). Icnitas de dinosaurios, tipos de sedimentos y consistencia del sustrato. *Congreso internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España*, Pérez-Lorente,F. coord. Resúmenes. p. 25-26.

GATESY, S.M. (2003). Direct and indirect tracks features: what sediment did a dinosaur touch? *Ichnos*. 10, 91-98.

GATESY, S.M., and FALKINGHAM, P.L. (2020). Hitchkock's leptodactylli, penetrative tracks and dinosaur foot`print diversity. *Journal of vertebrate Paleontology* https:doi.org/10.1080/02724634.2020.1781142

HADRI, M. y PÉREZ-LORENTE, F. (2012). Historia de yacimientos con huellas de dinosaurio, desde su descubrimiento hasta su primer estudio. Alrededores de El Mers (Marruecos). Zubía, 30, 93-140.

HAUBOLD, H. (1971). *Ichnia amphibiorum et reptiliorum fossilium*. *In Handbuch der Paläoherpetologi*e. Ed. O. Kuhn, 18,18, 124 p.

ISHIGAKI, S. (1986). Dinosaur footprints from Atlas Mountains *Nature Study*. 32(1):6–9, Osaka City Museum of Natural History, Osaka, Japan (in Japanese).

ISHIGAKI, S. (1988). Les empreintes de Dinosaures du Jurassique inférieur du Haut-Atlas central marocain. *Notes du Service Géologique du Maroc*, 44, 334, 79-86.

ISHIGAKI, S. and LOCKLEY, M.G. (2010). Didactyl, tridactyl and tetradactyl theropod trackways from the Lower Jurassic of Morocco: evidence of limping, labouring and other irregular gaits. *Historical Biology*. 22, 100-108.

JENNY, J. et JOSSEN, J.A. (1982). Découverte d'empreintes de pas de Dinosauriens dans le Jurassique inférieur (Pliensbachien) du Haut-Atlas central (Maroc). *Comptes Rendues de l'Academie des Sciences de Paris*. 294, 223-226.

JENNY, J. (1985). Carte Géologique du Maroc au 1:100.000, feuille Azilal. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, 339 p.

JENNY, J. (1988). Carte géologique du Maroc au 1/100 000, feuille Azilal (Haut Atlas central), Mémoire explicatif. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*. 339 bis, p. 104.

KUBAN, G.J. (1989). Elongate dinosaur tracks, In *Dinosaur Tracks and Traces*, D.D.Gillette y M.G.Lockley eds. Cambridge University Press, 57-72

LEONARDI, G. (ed). (1987). *Glosary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology.* Departamento Nacional da produção mineral., Brasilia. 75 pp.

MASROUR, M., BOUTAKIOUT, M., HERRERO GASCÓN, J., OCHOA MARTÍNEZ, R., SÁINZ RUIZ DE ZUAZU, J.L., TORCIDA-FERNÁNDEZ,F. and PÉREZ-LORENTE, F. (2025). The uncertain representativeness of theropod footprint morphometric data. *Journal of African Earth Sciences* 229 https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2025.105676

MASROUR, M., BOUTAKIOUT, M., MINGUEZ CENICEROS, J., ROLLAND, T. and PÉREZ-LORENTE, F. (2023). Morphometric and biomorphic variability of theropod footprint characters from Imilchil tracksites (Mid?-Late Jurasssic, Central High Atlas, Morocco). *Journal of Afican Earth Sciences*, 207 *et al.* DOI :10.1016/j.jafrearsci.2023.105048

MELERO, M. y PÉREZ-LORENTE, F. (2011). Huellas en las obras. Reconociemiento y estudio de huellas fósiles de dinosaurio en la presa de Enciso (La Rioja. España). *Zubia*, 29, 31-60

MINGUEZ CENICEROS, J., MASROUR, M., BOUTAKIOUT, M., EXTREMIANA, J. and PÉREZ-LORENTE, F. (2024). Analysis of very-small theropod footprints data from Imilchil tracksite (High Central Atlas, Morocco). A concordance model for a global scale. *Journal of African Earth Sciences* 219. https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2024.105389

PÉREZ-LORENTE, F. (1993). Dinosaurios plantígrados en La Rioja. *Zubía monográfico*.5, 181-228.

PÉREZ-LORENTE, F. (2001). *Paleoicnología. Los dinosaurios y sus huellas en La Rioja*. Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja. 227 pp.

PÉREZ-LORENTE, F. (2015). *Dinosaur footprints and trackways of La Rioja*. Life of the past, J.O.Farlow ed. Indiana Univerity Press.363 pp.

REQUETA, L.E., HERNÁNDEZ MEDRANO, N. y PÉREZ-LORENTE, F. (2006-2007). La Pellejera: Descripción y aportaciones. Heterocronía y variabilidad de un yacimientos con huellas de dinosaurio de La Rioja (España). *Zubía monográfico*, 18-19, 21-114.

ROCH, E. (1939). Description géologique des montagnes a l'Est de Marrakech. *Mémoire du Service Mines et Carte Géologique du Maroc*. 51.

ROMERO, M.M., PÉREZ-LORENTE, F. y RIVAS, P. (2003). Análisis de la parataxonomía utilizada con las huellas de dinosaurio. En *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. F. Pérez-Lorente coord. Ciencias de La Tierra. 26, 13-32.

SEPTFONTAINE, M. (1986). Milieux de dépôts et foraminifères(Lituolidés) de la plate-forme carbonate du Lias moyen au Maroc. *Revue de Micropaleontology*. 28:268–289.

THULBORN, R.A. (1990). *Dinosaur Tracks*, Chapman and Hall. 1-410.

THULBORN, R.A. and WADE, M. (1989). A footprint as a history of movement. En *Dinosaurs Tracks and Traces* D.D.Gillette y M.G.Lockley eds. Cambridge Univ. Press. 51-56.

Empreintes de Ptérosaures dans le Crétacée de Mibladen (Midelt, Maroc): nouvelles données paléoichnologiques

CARLOS PASCUAL-ARRIBAS[1*], MOUSSA MASROUR[2], MUSTAPHA ELABOUYI[3], FÉLIX PÉREZ-LORENTE[4], HENDRIK KLEIN[5], HAFID SABER[6], JENS NIKOLAUS LALLENSACK[7], GERARD DARIUSZ GIERLIŃSKI[8], ABDELOUAHED LAGNAOUI[9,10], MOSTAFA OUKASSOU[11], ABDELKBIR HMINNA[12], OMAR ZAFATY[13], ANDRÉ CHARRIÈRE[14]

RESUMÉ

Le site de Mibladen, situé près de Midelt dans la région de la Haute Moulouya (Maroc), constitue l'un des rares affleurements fossilifères ayant livré des empreintes de ptérosaures non seulement au Maroc, mais également à l'échelle du continent africain. Pour la première fois sur ce site, des pistes de ptèrosaures comportant à la fois des empreintes de mains et de pieds ont été découvertes. À l'instar d'*Agadirichnus elegans* Ambroggi et Lapparent, 1954, ces traces présentent une morphologie en forme de U et partagent plusieurs caractéristiques avec celles de l'ichnofamille Agadirichnidae. Toutefois, elles s'en distinguent par

[1] Calle Real, 65, 42002, Soria (España) ; car.pasarri@gmail.com

[2] Laboratoire de Géologie Appliquée et Géo-Environnement, Université Ibn Zohr, Faculté des Sciences Agadir, Marocco ; moussamasrour5@gmail.com

[3] Département de Géologie, Faculté des Sciences de Meknès, Université Moulay Ismaïl, BP 11201, Zitoune, Meknès, Maroc ; m.elabouyi@umi.ac.ma

[4] Université de La Rioja, Edificio CT. C/Madre de Dios 51-53, 16006, Logroño, Spain ; felix.perez@unirioja.es

[5] Saurierwelt Paläontologisches Museum, Neumarkt, Germany ; hendrik.klein@saurierwelt.de

[6] Laboratoire de géodynamique et géomatique, Faculté des sciences, Université Chouaïb Doukkali, El Jadida 24000, Maroc ; hafidsaber@yahoo.fr

[7] Departamento de Ciência da Computação, Universidade Federal de Minas Gerais, Brasil ; jens.lallensack@posteo.de

[8] JuraPark, Bałtów 8a, 27-423 Bałtów, Pologne ; Polish Geological Institute, ul. Rakowiecka 4, 00-975 Warszawa, Pologne ; gierlinski@yahoo.com

[9] Laboratory of Education, Sciences and Techniques, Higher School of Education and Training Berrechid (ESEFB), Hassan First University, Avenue de l'Université, B.P:218, 26100 Berrechid, Morocco. abdelouahed.lagnaoui@uhp.ac.ma

[10] Laboratory of Stratigraphy of Oil-and-Gas Bearing Reservoirs, Department of Paleontology and Stratigraphy, Institute of Geology and Petroleum Technologies, Kazan (Volga Region) Federal, Kazan, Russia

[11] Laboratoire de Géosciences, Géomatique et Environnement, Faculté des Sciences Ben M'sick, Université Hassan II de Casablanca, Maroc

[12] Université Sidi Mohamed Ben Abdellah de Fès, Maroc

[13] Institut National des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine, Rabat, Maroco ; zafaty@gmail.com

[14] Université Toulouse III, Toulouse, France ; andre.charriere73@orange.fr

DOI: https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.17

certains traits spécifiques, qui les différencient des deux ichnogenres actuellement reconnus au sein de cette famille: *Haenamichnus* et *Agadirichnus*. En raison de la qualité médiocre de certaines traces et de la perte d'une partie du matériel (vandalisme), la création d'un nouvel ichnogenre ne peut être justifiée. Ces empreintes sont donc provisoirement classées comme aff. *Agadirichnus* isp. Elles montrent de fortes similitudes morphométriques et stratigraphiques avec des ichnofossiles découverts en Asie de l'Est (Corée du Sud, Chine) et en Europe (Espagne), ce qui témoigne de la large distribution géographique et de la diversification des ptérosaures au Crétacé inférieur. L'auteur probable de ces empreintes appartient à la superfamille des Azhdarchoidea.

Mots-clés: *Maroc, Barrémien supérieur-Aptien, Traces de ptérosaures subrectangulaires, Azhdarchoidea, aff.* Agadirichnus.

The Mibladen site near Midelt (High Moulouya region, Morocco) is one of the few outcrops that yielded pterosaur footprints from Morocco and Africa. Here, for the first time, a pterosaur trackway showing both manus and pes imprints is described in detail. As in Agadirichnus elegans pes tracks are U-shaped and show some characteristics that potentially relate them to the ichnofamily Agadirichnidae. However, the tracks differ from the two known ichnogenera Haenamichnus and Agadirichnus in some peculiar features. Overall they show strong similarities but also differences to some pterosaur tracks described from East Asia (South Korea, China) and Europe (Spain). Possibly a new ichnotaxon is present, however the lack of adequate preservation quality and recent damage from vandalism does not allow to confirm this. Therefore the Mibladen pterosaur tracks are tentatively assigned here to aff. Agadirichnus isp. based on morphometric characteristics and stratigraphic age. The Mibladen footprints provide further support for a larger pterosaur diversification during the mid-Cretaceous.The probable trackmaker belongs to the Azhdarchoidea superfamily.

Keywords: Morocco, Late Barremian-Aptian, pterosaur subrectangular footprints, Azhdarchoidea, aff. *Agadirichnu*s.

1. INTRODUCTION

Les ptérosaures, premiers reptiles volants du Mésozoïque (Padian, 1984), sont apparus au Norien (Trias supérieur ; Dalla Vecchia, 2013 ; Martínez *et al*., 2022) et ont disparu à la fin du Crétacé (Maastrichtien). Durant cette période, ils se sont répandus sur l'ensemble des continents, y compris l'Antarctique (Barrett *et al*., 2008 ; Upchurch *et al*., 2015), atteignant leur diversité maximale au cours du Crétacé inférieur (Witton, 2013 ; Butler *et al*., 2013 ; Pentland et Poropat, 2023).

Cependant, l'apparition de leurs empreintes fossiles ne suit pas nécessairement celle de leurs restes osseux. Les plus anciennes empreintes clairement attribuées aux ptérosaures datent du Jurassique moyen (Whyte et Romano, 2014 ; Klein *et al*., 2018, 2023). Bien que des empreintes similaires aient été mentionnées dans le Jurassique inférieur d'Afrique du Sud (Van Dijk, 1978 ; Knoll, 2005), elles ne présentent pas les caractéristiques morphologiques propres aux traces de ptérosaures (Smyth *et al*., 2025).

La répartition géographique de ces empreintes est inégale. En Laurasie, elles sont relativement fréquentes - notamment aux États-Unis (Amérique du Nord), en Chine et en Corée du Sud (Asie), ainsi qu'en Espagne et en France (Europe). En revanche, au Gondwana, elles sont beaucoup plus rares, avec quelques occurrences en Argentine (Amérique du Sud) et au Maroc (Afrique), généralement datées du Crétacé (Lockley *et al.*, 2008 ; Jung *et al.*, 2022 ; Díaz-Martínez *et al.*, 2022). À ce jour, aucune empreinte de ptérosaure n'a été identifiée en Australie, en Inde ni en Antarctique.

Au Maroc, les premières traces attribuées à des ptérosaures sont celles de l'ichnogenre et de l'ichnoespèce *Agadirichnus elegans* (Ambroggi et Lapparent, 1954), découvertes dans le Maastrichtien de Tagagra. Toutefois, à l'époque, ces empreintes n'étaient pas reconnues comme typiques des ptérosaures. Leur disparition ultérieure a empêché toute réévaluation ou réattribution à ce groupe de reptiles. Ce n'est qu'après la redécouverte du site d'origine par Masrour *et al.*(2018) que ces traces ont pu être correctement décrites et rattachées à une nouvelle ichnofamille, Agadirichnidae. Des années plus tôt, Belvedere *et al.* (2013) ont signalé de nouvelles empreintes attribuées à des ptérosaures dans la Formation d'Aoufos, appartenant au Groupe Kem Kem (Cénomanien-Turonien). Toutefois, leur attribution aux ptérosaures reste sujette à caution (Masrour *et al.*,2017). La même année, Gierliński *et al.*(2013) ont mentionné des empreintes de ptérosaures décrites ici, initialement datées du Jurassique inférieur, mais dont l'âge a ensuite été corrigé par Gierliński *et al.* (2017) et Klein *et al.* (2018, 2025) comme du Crétacé moyen et spécifié ici comme Barrémien supérieur-Aptien. En 2017, un nouvel affleurement contenant des traces de ptérosaures a été découvert dans les couches coniaciennes-santoniennes d'Anza (Masrour *et al.*, 2017b ; Gierliński, 2025). Ce site présente une nouveauté importante : il a livré la première piste de main de ptérosaure jamais signalée au Maroc. Enfin, une empreinte supposée appartenir à un ptérosaure a été signalée dans la Formation d'Isli, à Imilchil (Oussou *et al.*, 2023), datée du Jurassique moyen (?) au Jurassique supérieur. Toutefois, il s'agit en réalité d'une superposition de deux empreintes de dinosaures tridactyles.

Cet article présente les caractéristiques des empreintes de ptérosaures du site de l'ouest de Mibladen qui a été trouvées en 2009 par l'expédition JuraPark et qui se référaient à l'origine à *Pteraichnus* (Gierliński *et al.*, 2013 ; Klein *et al.*, 2018), mais qui n'a jamais été décrite en détail. Il s'agit des premières empreintes de ptérosaures, comprenant à la fois des ichnites de mains et de pieds, mises au jour sur ce site au Maroc. Cette découverte permet non seulement une comparaison avec les autres traces de ptérosaures connues au Maroc, mais aussi avec les ichnogenres de ptérosaures décrits à l'échelle mondiale. Par ailleurs, elle offre la possibilité d'établir un lien entre ces empreintes et leurs auteurs potentiels (ichnoauteurs).

Au moment de rédiger cet article, nous avons malheureusement appris que le site avait été vandalisé par des individus non identifiés. Nous tenons à exprimer notre ferme condamnation de tels actes et espérons que cet article contribuera à sensibiliser l'opinion publique à l'importance de l'étude et de la préservation de ce type de sites, devenus rares dans de nombreuses régions du monde, notamment en Afrique. Heureusement, que la surface contenent ces empreintes de ptérosaures a été moulée en 2009 par l'équipe de JuraPark et le moulage est siégé dans la collection JuraPark et catalogué sous le numéro JP J389.

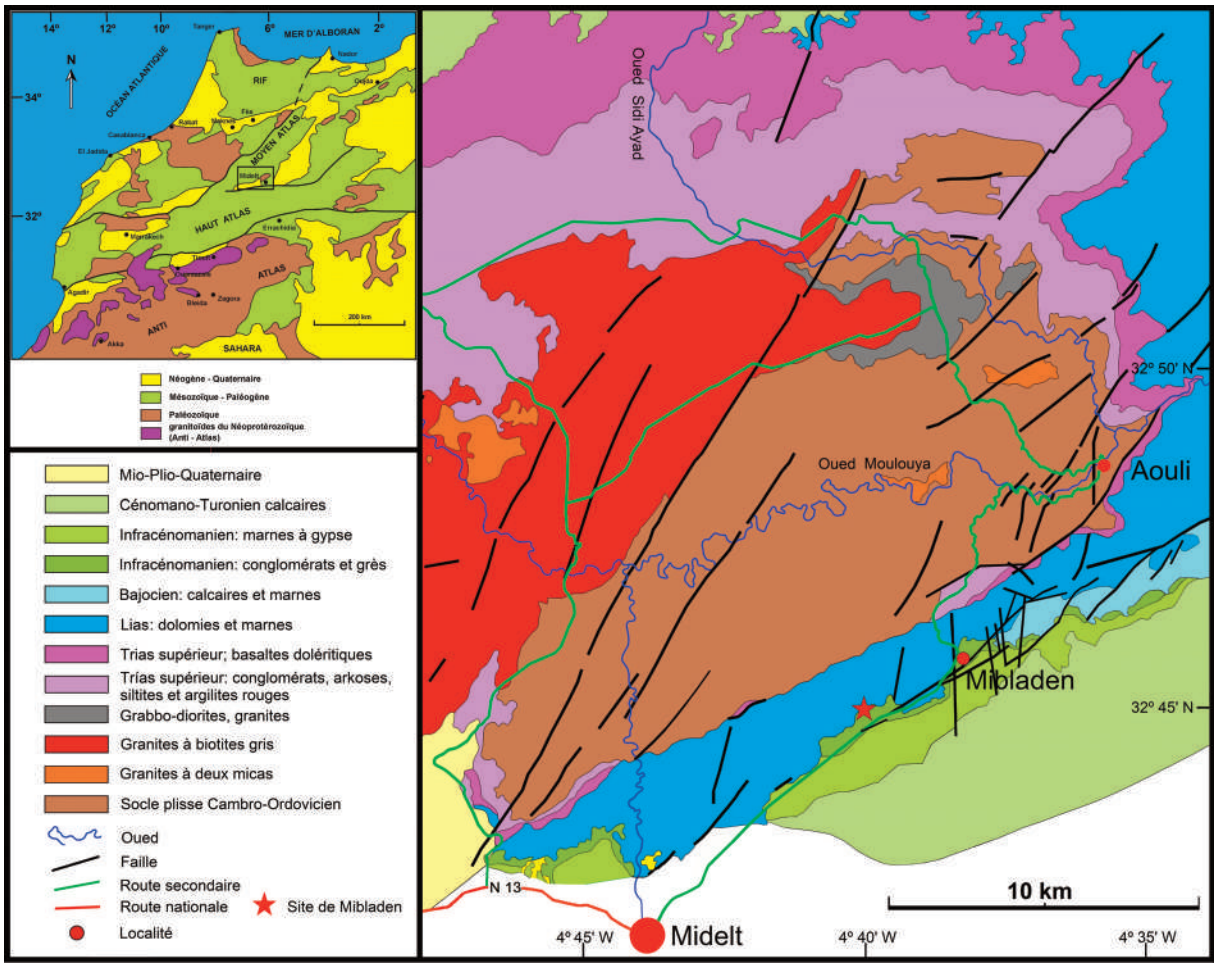


Figure 1.- Gisement de Mibladen (Midelt, Maroc). A. Carte géologique de la partie nord et central du Maroc. B. Localisation du site de Mibladen dans la Haute Moulouya, Maroc. D'après Emberger, 1965, modifié.

2. SITUATION GÉOGRAPHIQUE, GÉOLOGIQUE ET AGE

Le site de Mibladen est localisé dans la Haute Moulouya qui est la zone de transition entre le Moyen Atlas et le Haut Atlas. Il se trouve entre la ville de Midelt et la commune de Mibladen (Fig. 1) aux coordonnées suivantes: N 32° 44' 58" ; O 4° 39' 53,5".

Les empreintes de ptérosaures identifiées sur le site apparaissent dans des couches de base de la série crétacée qui reposent en discordance sur les sédiments jurassiques. Cette série crétacée débute par deux formations géologiques superposées : la Formation de Midelt, initialement attribuée à l'Albien?-Cénomanien (Ciszak *et al.*, 1999), et la Formation d'Amghourzif, datée du Cénomanien supérieur au Turonien inférieur (Charrière *et al.*, 1998).

La Formation de Midelt constitue une mégaséquence transgressive subdivisée en trois membres: (1) Le membre inférieur se compose d'environ 40 mètres de dépôts clastiques rouges, dont l'épaisseur des couches et la taille des grains diminuent vers le sommet. C'est dans la partie supérieur de cette unité, dans des grès fins, que Ciszak *et al.* (1999) ont signalé la présence de traces de racines et d'empreintes de reptiles. (2) Le membre intermédiaire débute par des dolomies, suivies d'environ 130 mètres de gypse et de marnes. (3) Le membre supérieur est essentiellement constitué de marnes, devenant plus ferrugineuses dans sa partie supérieure, avec la présence de bioturbations et d'ostracodes marins (Ciszak *et al.*, 1999).

La Formation d'Amghourzif, qui surmonte celle de Midelt, est composée principalement de calcaires bioclastiques du Cénomanien supérieur et de calcaires laminés du Turonien inférieur. Son âge a été déterminé à partir de la présence de foraminifères benthiques et d'ammonites (Charrière *et al.*, 1998).

C'est dans le premier membre de la Formation de Midelt, que se situe le site à traces de ptérosaures faisant l'objet de cette étude, initialement rapporté par Gierliński *et al.*, (2013). Les traces apparaissent à environ 15 m au-dessus de la discordance du Crétacé sur les terrains liasiques minéralisés (Figs. 2A, 2B). Le niveau à empreintes se situé dans la partie inférieure d'une série de grès fins à stratifications obliques. Cette série épaisse de 12 m constitue un entablement recouvrant des marnes rouges qui surmontent les couches détritiques de base (grès et microconglomérats) discordantes sur le Lias minéralisé.

Latéralement vers le sud, la série gréseuse portant les empreintes diminue d'épaisseur et au sud de la route elle se réduit à 1,2 m. Elle est alors surmontée (Fig. 2A) de quelques mètres de dépôts beige et jaunâtres avec des marnes, des calcaires marneux, des calcaires sableux et des dolomies en plaquettes. Au-dessus apparait une série de marnes rouges à gypse. Ces différents termes constituent la transition entre le membre inférieur détritique de la Fm. de Midelt et le membre moyen évaporitique. On pourrait faire débuter ce dernier avec l'apparition du gypse, mais, en suivant Ciszak *et al.* (1999), on peut prendre par convention l'apparition des dolomies. Dans les deux cas la série gréseuse à empreintes se situe au-dessous du membre médian évaporitique et se trouve incluse dans le membre inférieur détritique.

Le membre inférieur détritique avait été attribué à l'Albien?-Cénomanien (Ciszak *et al.* 1999) avec l'optique de l'époque d'un cycle sédimentaire crétacé unique aboutissant à la transgression majeure du Cénomanien supérieur-Turonien. Des travaux ultérieurs (Haddoumi *et al.*, 2019) dans la zone des Plis marginaux située le long de la bordure sud de la Haute Moulouya ont d'une part établis la présence d'une transgression marine précoce d'origine nord-orientale au barrémo-aptien. D'autre part, les niveaux continentaux de la formation détritique de base ont été datés par charophytes du Barrémien supérieur-Aptien inférieur. Plus récemment, à l'est de la Haute Moulouya, dans la région de Tendrara, d'autres travaux récents (Haddoumi *et al.*, 2024) datent la série détritique de base du Crétacé du Barrémien supérieur-Aptien.

Par corrélations latérales avec ces sites datés et compte tenu de leur position stratigraphique, les empreintes de Mibladen sont attribuées à l'intervalle Barrémien supérieur – Aptien. Un âge Albien ne peut être formellement exclu, toutefois il faut rappeler que cet étage n'a jamais été identifié paléontologiquement dans la Haute Moulouya, dans l'Est marocain, dans le Haut Atlas oriental, ni dans le Moyen Atlas.

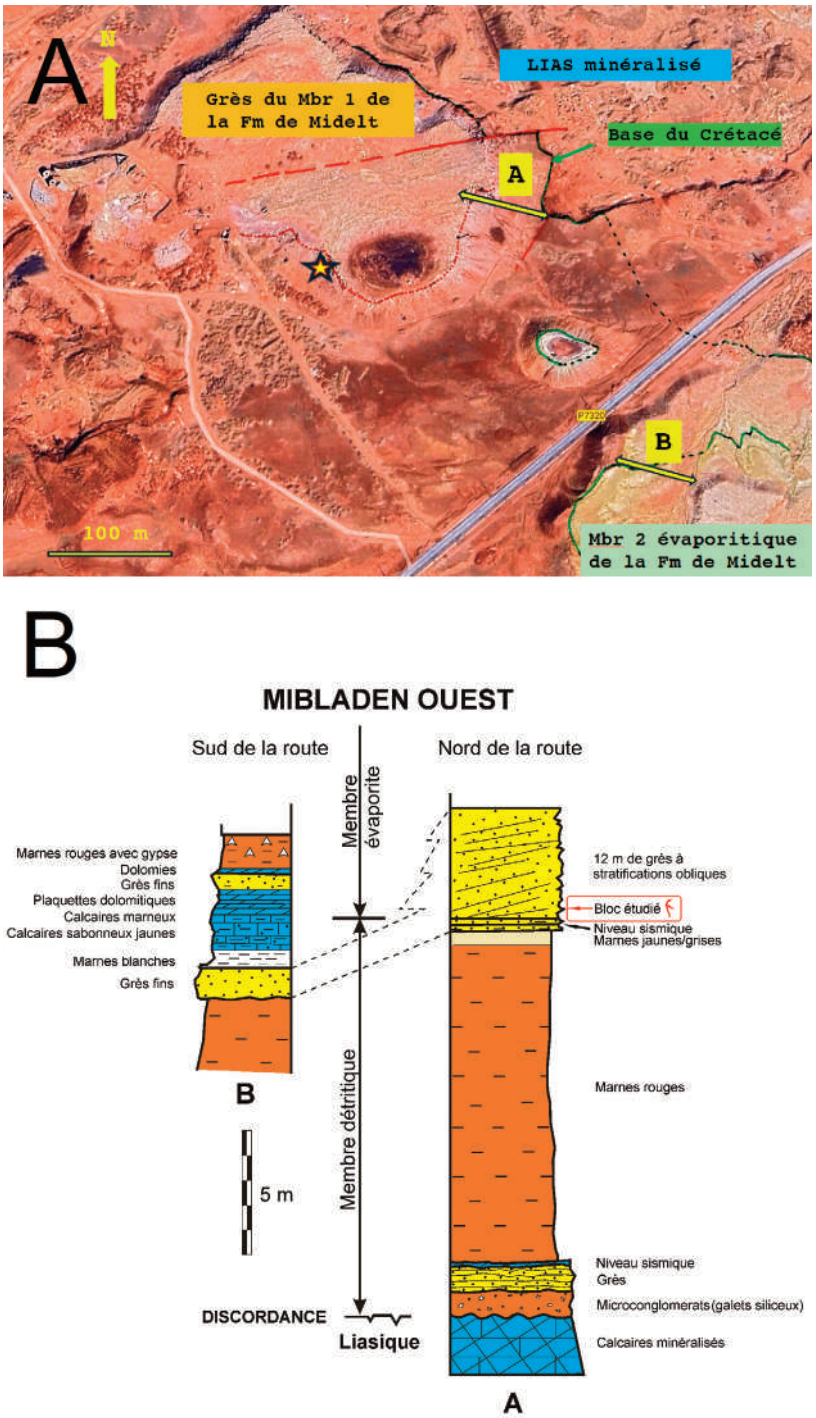


Figure 2.- A. Vue aérienne du site de Mibladen. L'étoile indique l'emplacement du gisement de Mibladen. B. Colonnes stratigraphiques des environs du site de Mibladen (d'après A. Charrière). La colonne stratigraphique A indique la position du site d'empreintes de Mibladen, tandis que la colonne stratigraphique B montre les couches de transition vers le membre évaporitique de la formation de Midelt.

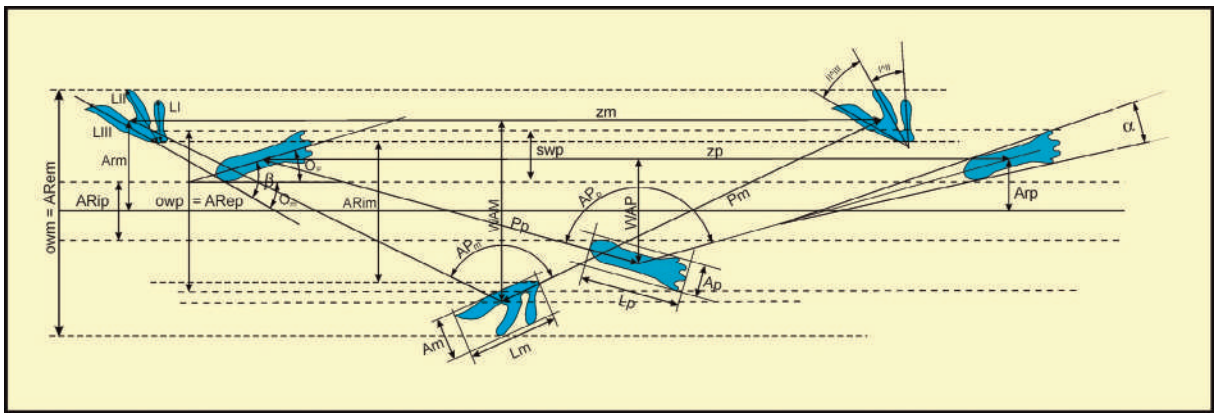


Figure 3. Mesures effectuées sur des empreintes de ptérosaures. Abréviations: Lp - Longueur du pied; Lm - Longueur de la main; Ap - Largeur du pied; Am - Largeur de la main; LI, LII, LIII - Longueurs du premier, du deuxième et du troisième doigts de la main; I^II et II^III - Angles interdigitaux entre les doigts I-II et II-III de la main; α - Angle d'ouverture total des orteils; LD - Longueur de la partie digital des empreintes; LMe - Longueur de l'empreinte métatarsienne; β - angle entre l'axe du pied et l'axe passant par le troisième doigt de la main; Pp - pas entre les empreintes des pieds; Pm - pas entre les empreintes des mains; zp et zm –enjambées du pied et de la main, respectivement; APp et APm - angles de pas des empreintes de pied et des empreintes de main, respectivement; ARi, ARe – largeurs internes et externes de la piste; WAP et WAM - distance entre le centre des empreintes de pied et des empreintes de main sur les côtés opposés de la piste, respectivement; Op et Om - angles formés par les axes des pieds et des mains avec la ligne médiane; Arp - largeur de la piste du pied; swp - largeur latérale des empreintes; owp et owm – largeur extérieure des empreintes du pied et de la main, respectivement.

3. MATÉRIEL ET MÉTHODE

Toutes les empreintes de cette étude sont restées sur le site de Mibladen. Le moulage en résine de ce spécimen est siégé dans la collection JuraPark et catalogué sous le numéro JP J389. Des traces de ptérosaures ont été trouvées dans au moins deux blocs de grès sableux rougeâtre, dont l'un présente des marques de rides de courant. Le bloc principal mesurait 3,15 m de long et un peu plus de 1,5 m de large. D'autres blocs contenant des empreintes de théropodes, d'ornithopodes, de tortues, de crocodilomorphes et peut-être de mammifères ont été découverts à proximité, mais ne sont pas étudiés.

Des mesures ont été réalisées, sur les empreintes et sur la seule piste identifiée, d'acord aux protocoles décrits par Pascual et Sanz (2000), Mazin *et al.* (2003), ainsi que Pascual-Arribas *et al.* (2025) et Marty (2008) (Fig. 3). Ces mesures incluent: la longueur des pieds (Lp) et des mains (Lm), la largeur des pieds (Ap) et des mains (Am), la longueur des doigts (LI, LII, LIII), les angles interdigitaux entre les doigts (I^II, II^III), l'angle d'ouverture total des traces des orteils dans les empreintes de pied (α), la longueur de la partie distale des orteils (LD) et de la partie métatarsienne (LMe), ainsi que l'angle entre l'axe du pied et l'axe passant par le troisième doigt de la main (β).

À partir de ces données, certaines relations utiles à la classification de ce type d'empreintes ont été calculées, telles que Lp/Ap, Lm/Am, Lp/Lm et LD/LMe. En raison de la rareté des traces (une seule piste disponible), seules quelques données isolées ont pu être relevées: les pas des pieds et des mains (Pp, Pm), les enjambées des pieds et des mains (zp, zm), ainsi que les angles de pas (APp, APm).

Les valeurs PTR, MTR et WAP ont également été calculées. Combinées aux mesures des largeurs de piste internes et externes (ARi, ARe), elles ont permis d'identifier le type de piste auquel appartiennent les empreintes.

Les valeurs réelles des surfaces des empreintes de mains et de pieds ont été obtenues à l'aide du logiciel ImageJ, tandis que les estimations de celles-ci ont été calculées à l'aide de la méthode de la « zone d'empreinte rectangulaire » (R) (Lockley *et al.*, 1994 ; Marty *et al.*, 2010 ; Strickson, 2022).

Dans cette étude, nous estimons que les traces de ptérosaures peuvent être classées comme suit : minuscules (< 5 cm), petites (5<Lp<10 cm), moyennes (10<Lp<15 cm), grandes (15<Lp<25 cm) et très grandes (>25 cm).

Nous considérons que les formes générales (apparence) des empreintes de pas de ptérosaures sont au nombre de trois: en forme de V (subtriangulaire), en forme de U (subrectangulaire) et en forme de Y (en forme de fourche) (Pascual-Arribas et Hernández-Medrano, 2016 ; Pascual-Arribas *et al.*, 2025).

Nous avons photographié toutes les empreintes à l'aide d'appareils photo numériques (Canon EOS 600D), en utilisant les images obtenues en photogrammétrie 3D à l'aide du logiciel Agisoft PhotoScan Professional (v. 1.4.0). Les cartes de profondeur en fausses couleurs ont été obtenues à l'aide de Paraview (v. 5.9.0) et les dessins des empreintes et des plans du site ont été réalisés à l'aide de CorelDraw 2020.

Lors de l'analyse de la largeur de la piste, les ratios Arp/Ap (Casanovas *et al.*, 1989), PTR (Romano *et al.*, 2007) et WAP/Lp (Marty *et al.*, 2010) ont été utilisés.

La hauteur acétabulaire des auteurs des empreintes a été calculée selon la méthode de Li *et al.* (2025) et ses modifications ; et la vitesse de déplacement a été obtenue en appliquant l'équation d'Alexander (1976), bien que son application à ce type de reptiles soit très problématique, compte tenu de ses caractéristiques particulières.

La « qualité » des empreintes étudiées a été déterminée sur la base de l'étude de Marchetti *et al.* (2019).

Les données morphométriques du Tableau 5 proviennent des publications originales (parfois obtenues à partir de leurs représentations graphiques) ainsi que de nos propres observations.

4. ICHNOLOGIE

4.1 DESCRIPTION DES EMPREINTES

Environ une centaine d'empreintes de ptérosaures ont été découvertes sur deux blocs de lutites sableuses aux teintes rougeâtres et ocre, accompagnées de quelques empreintes de théropodes (Fig.4). Elles sont généralement profondes bien que certaines soient très peu marquées, témoignant de sédiments relativement mous, ce qui a contribué à ce que certaines soient déformées ou que leur taille ne soit pas, celle du pied ou de la main de l'icnopoïetes. Les empreintes ne sont pas généralement superposées d'autres. Des rayures attribuées à d'éventuels théropodes ont égalementété identifiées. Dans certaines zones, les empreintes et les rides laissées par l'eau présentent des signes d'érosion. Selon l'échelle de qualité de conservation proposée par Marchetti *et al.* (2019), la finesse des impressions varie entre 1 et 2.

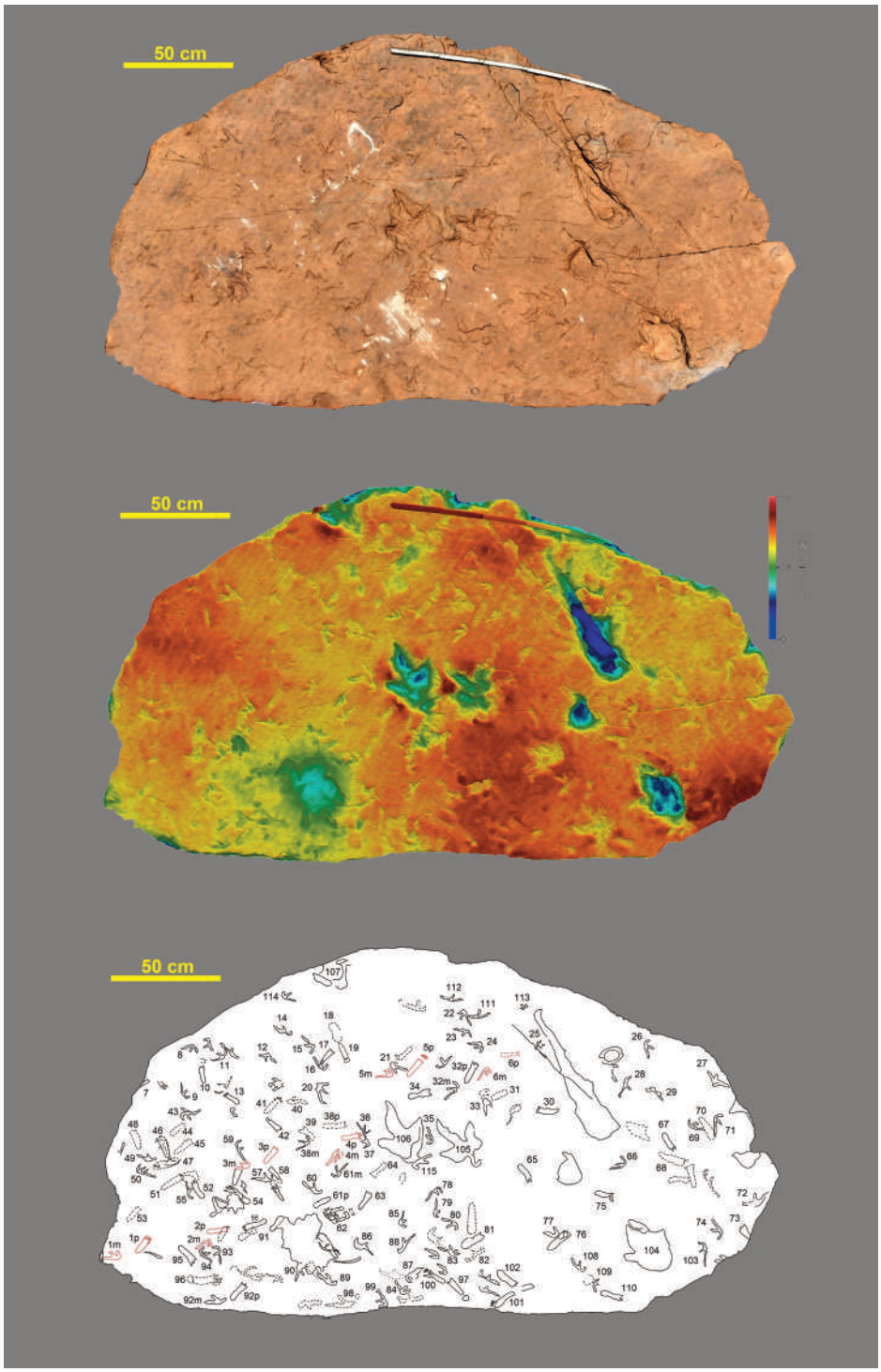


Figure 4.- Photographie, image en fausses couleurs et dessin du bloc 1 de Mibladen (spécimen JP J389) avec des empreintes de ptérosaures et de théropodes. La photographie et l'image en fausses couleurs ont été fournies par Jens N. Lallensack.

Empreintes	Lp	Ap	Lp/Ap	Lm	Am	Lm/Am	Lp/Lm	O	LI:LII:LIII	I^II-II^III	α	β	P	z	AP
MIB-R1-1m				80,79	35,69	2,26		-26,3	1:1,6:2,34	22,2	35,1				
MIB-R1-1p	88,76	27,31	3,25				1,1	15,6				5,5	41	34,49	65,93	133,6
MIB-R1-2m				86,35	35,72	2,41		-23,3	1:0,77:1,85	0	52,6					
MIB-R1-2p	102,4	27,21	3,76				1,19	26,5				8	35	38,87	80,75	137,4
MIB-R1-3m				72,08	35,77	2,01		-18	1:1,27:1,83	38,9	23,3					
MIB-R1-3p	79,36	26,94	2,95				1,11	15,4				6	40	40,3	72,94	146,0
MIB-R1-4m				82,85	39,92	2,07		-15,2	1:1,19:1,83	16,3	31,7					
MIB-R1-4p	98,18	24,76	3,96				1,19	22,7				0,6	43	42,26	80,28	138,4
MIB-R1-5m				88,35	44,12	2		-15	1:1,35:1,94	14,7	41,3					
MIB-R1-5p	102,91	32,58	3,16				1,16	20,3				5	42	43,05		
MIB-R1-6m				60,98	57,95	1,05			1:2,11:3,36	84,5	30					
MIB-R1-6p	78,05	22,32	3,5				1,28					0	51			
Moyennes	91,61	26,85	3,43	78,57	41,53	1,97	1,17	-19,6 20,1	1:1,38:2,19	29,43	35,67	4,18	42	39,79	74,97	138,85

Les longueurs sont exprimées en millimètres (mm) et les angles en degrés (°).

Tableau 1.- Données morphométriques des traces de ptérosaures de la piste 1 du site de Mibladen (Midelt, Maroc).

4.2. CARACTÉRISTIQUES DES EMPREINTES DU PIED ET DE LA MAIN

Toutes les empreintes de ptérosaures dans ce gisement sont du même type et leurs tailles varient peu (les empreintes de pied ont 9,7 cm de longueur moyenne, tandis que la moyenne des empreintes de main est de 9,2 cm) (Fig. 4, Tableaux 1, 2 et 3). Dans le bloc principal (bloc 1, spécimen JP J389), il'y a : des ichnites disposées en piste (2 m de long, avec 6 empreintes de main et 6 de pied), des paires main-pied (4), et d'empreintes isolées (86). Dans un deuxième bloc, il n'y a que 3 empreintes de main.

Les empreintes de main (Tableaux 1, 2 et 3) sont de taille petite à moyenne (50 mm< Lm<100 mm; moyenne 7,86 cm dans la trace et 9,42 cm dans le reste des empreintes). Elles sont tridactyles, plus longues que larges (moyenne Lm/Am de 1,97 dans la piste et 2,63 dans le reste des empreintes), fortement asymétriques, avec des traces de doigts dont la taille augmente du doigt I au doigt III. La longueur moyenne est de 1 : 1,38 : 2,19 dans la piste et de 1 : 1,44 : 2,19 dans le reste (Fig. 4-5). La largeur des empreintes digitales varie en fonction du degré d'humidité du sédiment, apparaissant, dans certains cas, comme une fine ligne. Leur disposition donne lieu à des angles interdigitaux très semblables (moyennes : I^II = 29,4º dans la piste et 54,5º dans le reste ; II^III = 35,7º dans la piste et 45,2º dans le reste des empreintes), celles de la piste étant plus petites que celles des empreintes isolées, peut-être parce qu'elles ont été

Empreintes	Lp	Ap	Lp/Ap	Lm	Am	Lm/Am	LI:LII:LIII	I^II	II^III	α
MIB-7p	76,93	20,3	3,79							6,2
MIB-8m				79,99	30,9	2,59	1: 1,1:2,3	39,7	36,8	
MIB-9m				83,69	31,87	2,63	1:1,23:2,01	31,9	55	
MIB-10p	82,63	22,75	3,63							15
MIB-11m				113,94	33,09	3,44	1:1,62:2,59	129	32	
MIB-12m				103,0	41,93	2,46	1:0,82?:1,79	83,4	27,3	
MIB-13p	77,95	20,72	3,76							0
MIB-15m				82,86	27,97	2,96	1:1,45:2.47	52,7	26,2	
MIB-16m				88,8	35,89	2,47	1:1,42:1,18	30,4	50,3	
MIB-17p	89,1	22,81	3,91							5
MIB-18p	94,36?	22,57	4,18							6,2
MIB-19p	80,76	23,15	3,49							6,1
MIB-20m				101,8	55,06	1,85	1:1,48:1,89	38	29,6	
MIB-21m				96,02	26,29	3,65	1:1,52:2,98	5,6	35,7	
MIB-22m				89,06	36,6	2,43	1:1,18:1,87	11,9	63	
MIB-23m				87,98	31,14	2,83	1:1,2:1,57	87	47	
MIB-24m				79,24	32,86	2,41	1:1,41:2,12	44,5	23,1	
MIB-26m				80,71	33,49	2,41	1:1,59:1,87	61,2	39,8	
MIB-28m				90,03	32,44	2,78	1:1,68:2,4	68,7	60,2	
MIB-29m				90,59	33,1	2,74	1:1,5:2,17	84,3	32,5	
MIB-30p	100,89	23,65	4,27							5,3
MIB-31m										
MIB-32p	101,36	25,92	3,91							5,5
MIB-32m				91,9	39,82	2,31	1:1,48:1,73	37	38,7	
MIB-34p	104,31	28,93	3,61							4,5
MIB-35m				84,39	33,13	2,55	1:1,36:2,13	82	17	
MIB-36m				74,37	24,37	3,05	1:1,85:2,79	57.3	29,2	
MIB-37m				75,3	31,95	2,36	1:2,00:2,74	35,5	39	
MIB-38p	98,27	24,79	3,96							5,6
MIB-38m				75,72	28,47	2,66	1:1,43:2,09	38,4	30,20	
MIB-41p	97,25	24,39	3,99							4,5

Tableau 2.- Données morphométriques des empreintes de ptérosaures isolées du bloc I du site de Mibladen (Midelt, Maroc).

MIB-42p	82,92	21,62	3,83							4,9
MIB-43m				100,1	33,53	2,99	1:1,71:2,49	0	72	
MIB-44p	89,13	24,77	3,6							12,5
MIB-45p	93,2	29,74	3,14							4,4
MIB-46m				81,83	37,49	2,18	1:1,62:2,47	29,6	66,4	
MIB-47p	109,19	23,41	4,66							0
MIB-49m				93,86	32,76	2,87	1:1,22:1,88	94,3	34,6	
MIB-50m				96,07	34,82	2,76	1:1,57:2,35	7,2	52	
MIB-52p	108,33	28,05	3,86							0
MIB-54p	70,72	30,34	2,33							9
MIB-56p	112,01	24,67	4,54							5
MIB-57m				97,66	39,77	2,46	1:1,34:2,24	71,6	49,4	
MIB-58p	62,39	20,13	3,1							9,5
MIB-59m				94,59	32,12	2,94	1:1,33:1,87	0	84,4	
MIB-60m				108,1	35,86	3,01	1:1,34:2,67	80,2	46,1	
MIB-61m				91,66	41,9	2,19	1:1,22:1,81	67,9	53,3	
MIB-61p	91,95	23,01	3,99							3,2
MIB-62p	86,62	25,75	3,36							7,7
MIB-63p	84,02	24,3	3,46							4,8
MIB-65p	84,66	24,74	3,42							2,50
MIB-66m				94,79	32,42	2,92	1:1,28:1,83	29	41,8	
MIB-67p	100,04	21,5	4,16							4
MIB-68p	100,97	29,77	3,39							6,6
MIB-69m				96,98	33,96	2,86	1:2,01:3,58?	102,4	27,2	
MIB-70p	95,43	25,19	3,79							5,2
MIB-71m				121,46?	59	2,06	1:1,09:2,19	60	33,4	
MIB-72m				132,9	50,46	2,63		68	54,5	
MIB-73p	84,65	23,97	3,53							8,5
MIB-74m				96,05	40,23	2,39	1:1,7:2,18	38	33	
MIB-75p	107,29	27,33	3,93							3,7
MIB-76p	118,67	24,23	4,9							5,7
MIB-77m				98,4	42,51	2,31			43,3	
MIB-80m				82,25	30,76	2,67	1:1,44:2,16	32,8	51,1	

MIB-81p	103,43	27,35	3,78							5
MIB-83m				105,2	36,36	2,89	1:1,68:2,88	99,3	37,4	
MIB-84m				77,34?	27,53	2,81?				
MIB-85m				105,9	36,36	2,91	1:1,18:2,06	52,5	70,5	
MIB-86m				117,7	53,81	2,19	1:1,44:1,89	71,5	61,5	
MIB-87m				102,3	42,52	2,41				
MIB-88m				96,85	30,47	3,18				
MIB-91p	98,63	23,73?	4,16?							8,5?
MIB-92p	107,16	30,95	3,46							0
MIB-92m				123,6	40,49	3,05	1:1,33:2,28	107	32	
MIB-93m				82,12	31,72	2,59	1:1:1,95	31,5	73,5	
MIB-94m				96,9	43,81	2,21	1:1,71:2,21	46,6	40,2	
MIB-95p	110,12	32,91	3,35							7,8
MIB-96p	161,42	45,99	3,51							8,0
MIB-97p	89,24	24,93	3,58							5,6
MIB-100m				79,03	44,69	1,77	1:1,31:1,66	36,3	75,2	
MIB-101p	109,85	24,01	4,57							0
MIB-102p	127,6	33,31	3,83							0
MIB-103m				106,8	40,92	2,61	1:1,95:2,89	94,7	54,6	
Moyennes	97,20	25,89	3,77	94,21	38,59	2,63	1:1,44:2,19	54,54	45,24	5,03
Les longueurs sont exprimées en millimètres (mm) et les angles en degrés (°).										

faites sur des sédiments plus mous. Les traces des ongles ne sont généralement pas visibles, vraisemblablement en raison de l'érosion du sédiment. Cependant, dans certains cas ont été observées, notamment en avant du doigt I; voir l'empreinte MIB-103 où on peut déduire la trace d'un ongle très courbé (Fig.4).

Il convient de souligner, en tant que fait pertinent, que les empreintes de main sur la piste présentent des tailles variables en raison de l'état du sédiment, particulièrement mou. Cette caractéristique explique la différence de taille observée par rapport aux autres empreintes de main présentes sur le bloc. En effet, dans ce cas précis, la zone où les trois doigts se rejoignent s'enfonce profondément dans le sédiment, ce qui rend l'empreinte plus courte que celle formée dans sédiment moins mou.

Les empreintes de pied (Tableaux 1, 2 et 3) sont:

- de taille petite à moyenne (longueur moyenne: 9,16 cm dans la piste ; 9,72 cm dans le reste),
- légèrement plus longues que les empreintes de main (Lp/Lm > 1 ; 1,17 dans la piste et 1,03 dans le

	MID-R1-4	MID-R1-5	Moyen
Surface de l'empreinte du pied - R- (cm^2)	24,31	33,53	28.92
Surface de l'empreinte de la main - R- (cm^2)	33,07	38,98	36,03
Surface total (pied+main)- R- (cm^2)	57,38	72,51	64,95
Surface de l'empreinte du pied - Real - (cm^2)	20,35	22,88	21,62
Surface de l'empreinte de la main- Real- (cm^2)	11,95	15,32	13,64
Surface total (pied+main)- Real- (cm^2)	32,3	38,2	35,3
HI (basé sur le pied) - R	0,74	0,86	0,80
HI (basé sur la main) - R	1,36	1,16	1,26
HI (basé sur le pied) - Real	1,70	1,49	1,60
HI (basé sur la main) - Real	0,59	0,67	0,63
% surface du pied - R	42,4	46,2	44,3
% surface de la main -. R	57,6	53,8	55,7
% surface du pied - Real	63	59,9	61,5
% surface de la main - Real	37	40,1	38,5

Tableau 3.- Indices d'hétéropodie du site de Mibladen (Midelt, Maroc) calculés à partir des surfaces réelles des empreintes et des mains, et des surfaces obtenues à l'aide de la méthode des empreintes rectangulaires (R).

reste des paires pied-main),

- en forme de U (sous-rectangulaire; Pascual-Arribas et Hernández-Medrano, 2016),
- beaucoup plus longues que larges (Lp/Ap > 3 ; moyenne de 3,43 dans la piste et 3,77 dans le reste des empreintes),
- avec des bords latéraux parallèles, et montrant les marques terminales des orteils comme des marques ovales.

Les orteils II, III et IV sont de longueur similaire, tandis que le I est le plus court, n'étant pas marqué dans la plupart des cas. Le III est légèrement plus long que les orteils II et IV, qui sont de taille presque égale (Fig. 5). Seules deux empreintes présentent une partie des marques laissées par les phalanges digitales. Le talon est arrondi, profond et de largeur similaire au reste de l'empreinte. Des traces d'ongles possibles ont été trouvées sur deux empreintes de pied devant les extrémités des orteils, cela suggère que ces ongles étaient grands et assez courbés, de sorte que seules leurs extrémités laisseraient des marques tandis que le reste ne touchait pas le sédiment. L'angle de divarication total moyen des orteils est très petit (environ 5º en moyenne).

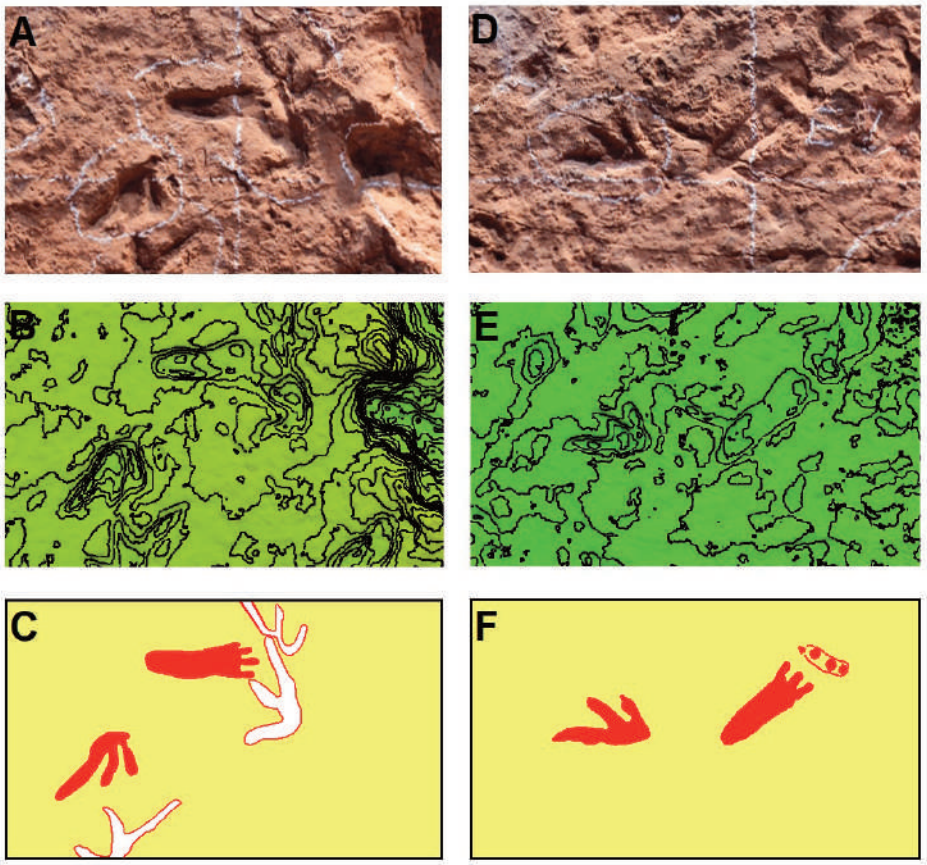


Figure 5.- Empreintes de pieds et de mains typiques de Mibladen. A. Photographie de la paire pied-main MIB-R1-4m-4p. B. Empreintes de main et de pied en fausses couleurs MIB-R1-4m-4p. C. Dessin interprétatif de la paire pied-main MIB-E-1-4m-4p. D. Photographie de la paire pied-main MIB-R1-5m-5p. E. Empreintes de mains et de pieds en fausses couleurs MIB-R1-5m-5p. F.Dessin d'interprétation de la paire pied-main MIB-R1-5m-5p.

4.3. CARACTÉRISTIQUES DE LA PISTE

Une seule piste, longue de 208 cm, a été identifiée, légèrement courbée vers la droite (Fig. 6), dans le sens de la marche. Elle est composée de 6 paires d'empreintes main-pied et elle est large (ARip = 9,1 cm; ARim = 16,4 cm; ARip/Ap = 3,3; PTR = 28,2; MTR = 20; WAP/Lp = 1,35) (Tableaux 1 et 3). Les empreintes des pieds pointent vers l'extérieur de la piste (environ 19,6º), tandis que celles des mains pointent vers la ligne médiane de la piste (environ 20,1º), ce qui fait que l'angle formé par les axes des pieds et des mains est proche de 40º. La longueur des pas et enjembées moyens des pieds sont relativement élevés (P = 39,8 cm; z = 75 cm) et les angles de pas sont aussi élevés (environ 138,9º).

4.4. LES EMPREINTES DE PTÉROSAURES DU BLOC 2 DE MIBLADEN

Les empreintes de ptérosaures dans le bloc 2 à Mibladen sont uniquement de main (3 ichnites). Ses caractéristiques morphométriques sont similaires à celles du bloc 1 (voir Tableau 4).

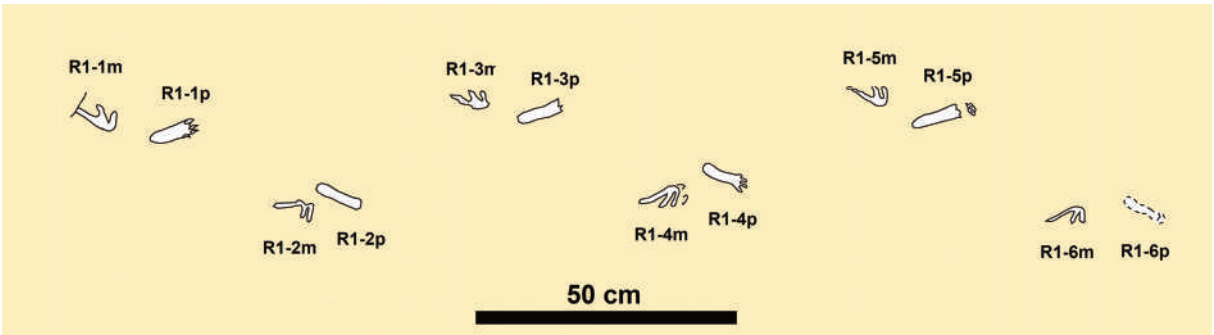


Figure 6.- Piste d'empreintes de ptérosaures du site de Mibladen.

Empreintes	Lm	Am	Lm/Am	LI:LII:LIII	I^II	II^III
MIB-2-1	89,87	43,64	2,06	1:1,55;2,44	44,5	28,9
MIB-2-2	71,45	29,61	2,41	1:1,61:2,38	98,4	18
MIB-2-3	86,88	35,6	2,44	1:1,45:2,03	48,2	45
Moyennes	82,73	36,28	2,29	1:1,54:2,28	63,7	30,6
Les longueurs sont exprimées en millimètres (mm) et les angles en degrés (°).						

Tableau 4. Données morphométriques des empreintes de ptérosaures du bloc 2 du site de Mibladen (Midelt, Maroc).

4.5. HÉTÉROPODIE DES EMPREINTES

L'indice d'hétéropodie (HI) entre les empreintes de pieds et de mains correspond au rapport entre leurs surfaces respectives. En générale, la surface du pied est plus grande que celle de la main, c'est à dire que le rapport de la surface du pied à celle de la main est généralement supérieur à 1, tandis que le rapport inverse est inférieur à 1.Dans de nombreux cas, l'hétéropodie peut également être exprimée en pourcentage, en indiquant la part relative de chaque surface. Dans ce cas, la surface du pied représente généralement plus de 50 % de la surface totale, tandis que celle de la main en représente moins de 50 %.

Le principal obstacle dans le calcul de l'indice d'hétéropodie réside dans la méthode de détermination des surfaces des empreintes. En général, ces surfaces sont estimées en multipliant la longueur par la largeur de chaque empreinte, en la considérant comme un rectangle (R) (Lockley *et al.*, 1994). Toutefois, les empreintes de mains et de pieds ne présentent pas une forme strictement rectangulaire, ce qui peut entraîner des erreurs souvent significatives. C'est pourquoi, dès les premières études, des efforts ont été entrepris afin de déterminer ces surfaces de manière plus précise en recourant à d'autres méthodes. Par exemple, Dutuit et Ouazzou (1980) ont proposé de superposer une grille très fine sur chaque empreinte, puis de compter le nombre de carrés contenus dans celle-ci. En connaissant la surface de chaque carré, il est alors possible de calculer l'aire totale des empreintes et la valeur (HI) de sa relation. Aujourd'hui, la surface de chaque empreinte peut être calculée à l'aide de programmes informatiques en délimitant simplement les bords des empreintes. Pour cela, nous avons utilisé le programme ImageJ 1.54g.

Les résultats obtenues (Tableau 3) montrent que, dans les traces de ptérosaures de Mibladen, les chiffres des deux modèles (rectangulaire et réel) diffèrent considérablement. Dans le premier cas, la surface des

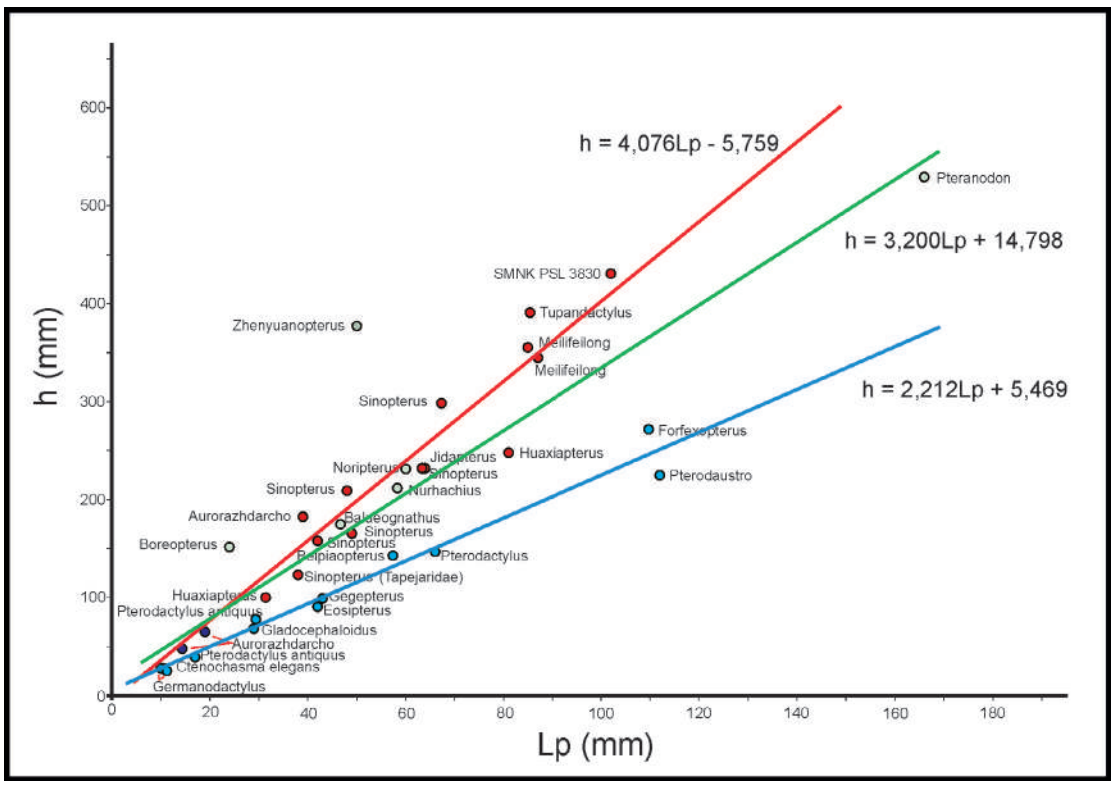


Figure 7.- Représentation graphique de Lp par rapport à h de divers ptérosaures. Modifié à partir de Li *et al.,* (2025).

empreintes de main est plus grande que la surface des empreintes de pied; par conséquent, l'indice HI est inférieur à 1 lorsqu'il est calculé à partir des pieds, et supérieur à 1 lorsqu'il est basé sur les mains. En revanche, avec le modèle de surface réelle, les résultats s'inversent: la surface des pieds est majeur que la surface des mains, et l'indice HI basé sur les pieds est alors supérieur à celui fondé sur les mains.

Si l'on considère les surfaces réelles des mains et des pieds, on constate que les pieds présentent une surface plus grande. Par conséquent, ils devraient s'enfoncer moins profondément dans les sédiments que les mains. Or, le poids supporté habituellement par les pieds est inférieur à celui des mains, ce qui implique que la pression appliquée par les mains sur le sédiment est nettement plus élevée (en raison d'une surface plus réduite combinée à une force majeure) que celle exercée par les pieds, dont la surface est plus grande et la pression appliquée moindre.Cette différence est clairement observable sur le site de Mibladen, où les empreintes de mains sont très profondes, tandis que les empreintes de pieds sont peu marquées (parfois à peine visibles, voire totalement absentes). Cela explique pourquoi le nombre d'empreintes de mains y est supérieur à celui des empreintes de pieds.

4.6. VITESSE DE DÉPLACEMENT

Alexander (1976), en observant la façon dont les mammifères et les oiseaux se déplaçaient, est arrivé à la conclusion que la vitesse à laquelle les dinosaures se déplaçaient pouvait être calculée de manière similaire.

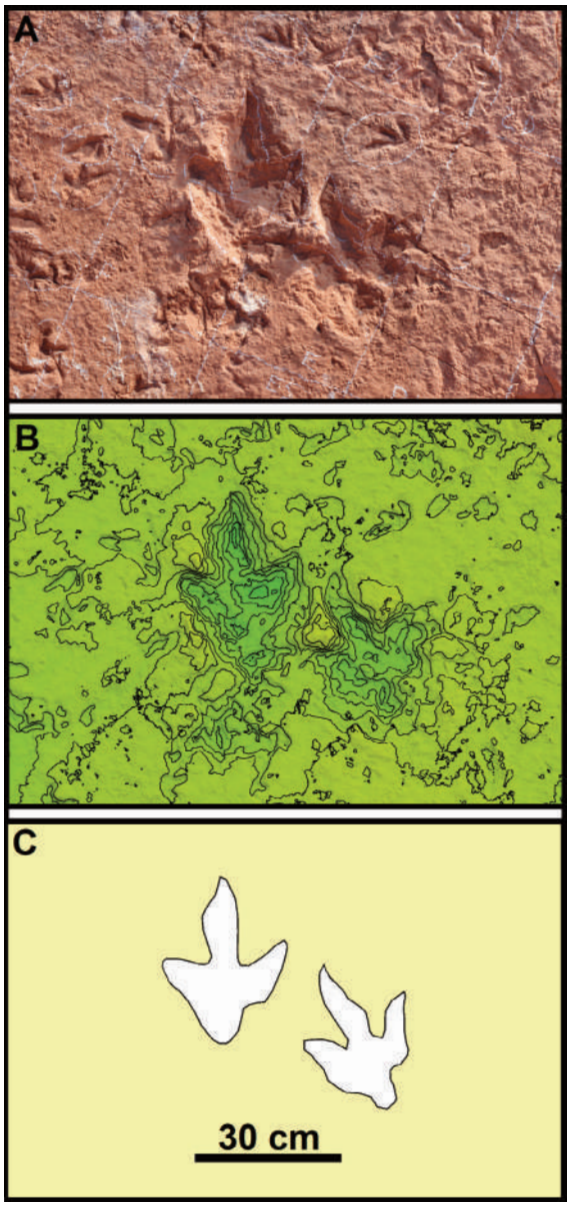


Figure 8.- Empreintes de théropodes du site de Mibladen. A. Photographie des empreintes MIB-105 et MIB-106. B. Empreintes en fausses couleurs MIB-105 et MIB-106. C. Dessin interprétatif des empreintes MIB-105 et MIB-106.

Selon ce chercheur, elle était donnée par : $v = 0{,}25g^{-0{,}5}z^{1{,}67}h^{-1{,}17}$, où g est la constante d'accélération de la gravité, z l'enjambée et h la hauteur acétabulaire. Dans tous les cas, il a considéré que h = 4Lp. Cependant, cette relation a changé au fil du temps en fonction des types de dinosaures auxquels elle était appliquée. Ainsi, par exemple, Thulborn (1990) a estimé que pour les grands théropodes, h = 4,9 Lp.

Après de nombreuses années d'utilisation de cette équation pour calculer la vitesse de déplacement des dinosaures, elle a récemment été appliquée aux ptérosaures (Li *et al.*, 2025). Ces auteurs ont estimé que la hauteur de l'acétabulum (h) chez les ptérosaures ptérodactyloïdes est donnée par : h = 3,200Lp + 14,798 (h et Lp, en mm) (Fig. 7). Dans ce cas, cette relation est très générale et ne prend pas en compte les différents types de ptérosaures. Cependant, si nous regardons le graphique Lp vs. h, nous voyons que h est étroitement lié aux familles de ptérosaures. Par conséquent, si l'on prend en compte les données des ptérosaures du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur, la hauteur acétabulaire serait donnée par h = 2,212Lp + 5,469; tandis que si nous choisissons ceux avec des pieds compacts h = 4,076 - 5,759.

Dans le cas des empreintes de Mibladen, la valeur de h varie en fonction de l'équation que nous appliquons. En utilisant l'équation de Li *et al.* (2025), la valeur de h que nous obtenons est de 31,1 cm, ce qui implique un déplacement à une vitesse d'environ 6,6 km/h. Dans le cas où l'on utilise l'équation associée aux ptérosaures à pieds compacts, la valeur de h est plus grande (38,4 cm), ce qui favorise un mouvement moins rapide (5,3 km/h).

La hauteur acétabulaire (h) ainsi que l'enjambée (z) ont été utilisées, chez les dinosaures, pour différencier les types de mouvements. Lorsque le rapport z/h acquiert une valeur < 2, on dit qu'ils marchaient, tandis que si z/h > 2,9 cela indique qu'ils couraient. Dans les cas intermédiaires (2 < z/h < 2,9), on les considère comme au trot. Lorsque nous appliquons cette relation aux traces de ptérosaures de Mibladen, la valeur obtenue est de 2,43 si h est calculé en appliquant l'équation de Li *et al.* (2025), ce qui impliquerait qu'ils

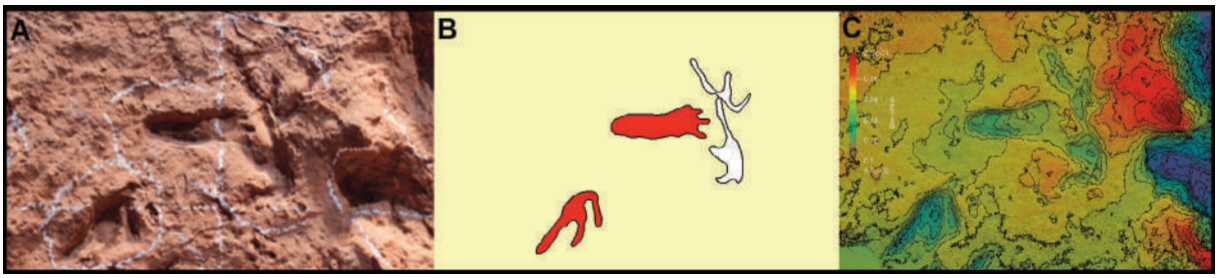


Figure 9.- Empreintes typiques des ptérosaures de Mibladen. A. Photographie de la paire pied-main R1-4m-4p. B. Dessin interprétatif de la paire pied-main R1-4m-4p. C. Paire pied-main R1-4m-4p en fausse couleur.

trottaient. Alors que si on le calculait en tenant compte de ses auteurs possibles, z/h aurait une valeur de 1,95, c'est-à-dire qu'ils se déplaceraient à la marche. Des deux résultats, le deuxième est beaucoup plus logique. Dans ce cas, même s'ils se déplaçaient en marchant, la vitesse n'était pas très petite car les membres étaient relativement longs, et bien que le nombre d'enjambées ne soit pas très élevé, leur plus grande longueur impliquait un déplacement plus rapide. Ces données indiquent que, comme dans le cas des dinosaures, h doit être calculé en utilisant des relations appropriées à chaque famille ou groupe de ptérosaures.

4.7. EMPREINTES DE THÉROPODES DANS LE BLOC 1

En plus des traces de ptérosaures, au moins quatre traces de théropodes de taille moyenne (Lp entre 32 cm et 37 cm) sont visibles dans le bloc 1 (Fig. 4). Elles sont mal marquées et parfois remplacées par d'autres empreintes. Trois d'entre elles semblent appartenir à une piste à voie étroite, tandis que la quatrième est isolée. Ces traces sont tridactyles (Fig. 8), plus longues que larges (Lp/Ap entre 1,42 et 1,55), avec des marques d'orteils pointues. La trace du orteilt III est la plus longe, tandis que II est la plus courte. Le III se projette modérément vers l'avant (Te/A entre 0,58 et 0,61). En raison de leur forme et de leurs données morphométriques, ils sont bien apparentés aux ichnogenres tels que *Megalosauripus* et *Jurabrontes*, bien que la mauvaise conservation des empreintes ne permette pas une meilleure comparaison. Des traces de ce type ont été trouvées dans le sud de l'Italie sur le pont qui reliait le Gondwana à la Laurasie au début du Crétacé (*Jurabrontes melphicticus*; Aptien; Antonelli *et al.*, 2023). Les empreintes ont une morphologie et une taille similaires, et les différences peuvent être dues à l'état des sédiments au moment où elles ont été formées. Des empreintes similaires ont été trouvées au Crétacé inférieur d'Algérie dans l'assemblage 5 (Bessedic *et al.*, 2020), qui les incluent dans l'ichnogenres *Megalosauropus* et *Megalosauripus*. Cependant, les traces de théropodes du bloc 1 de Mibladen sont différentes des autres traces de théropodes trouvées dans la zone (Gierlinski *et al.*, 2017; Klein *et al.*, 2025), généralement de plus petite taille, avec une projection plus élevée du troisième orteil vers l'avant (mesaxonie avancée) et avec des orteils latéraux caractéristiques plus fins (considéré comme appartenant à l'ichnogenre *Bressanichnus* par Gierliński *et al.* (2017), un ichnogenre décrit à l'origine par Calvo (1991) du Crétacé moyen d'Argentine et également connu au Brésil et en Italie centrale dans la zone de pont qui reliait Gondwana à Laurasia au Crétacé inférieur (Nicosia *et al.*, 2007).

Empreintes	Longueur relative des doigts	Lp/Ap	Lm/Am	Lp/Lm	I^II:II^III (°)	α (°)	β (°)	AP (°)
Pteraichnus saltwashensis	1:2:3,5	1,95	2,8	0,92	87-50	40	40	110,5
Pteraichnus stokesi	1:1,5:2	2,20	2,06	1,29	30-30	15-30	60	90
Pteraichnus palacieisaenzi	1:2:4	1,29	2,68	1,19	76-56	36-40	32,6	82-137
Pteraichnus vetustior	1;1,6:2,6	1,48	2,60	1,64	40,5-26	36-41	38	--
Pteraichnus parvus	1:1,2:1,7	1,34	2,05	0,73	77,6-67,4	28 (8)	20-34	--
Pteraichnus gracilis	1:1,4:2,8	2,23	2,95	1,02	60-51	24,7	13,7	111,5
Pteraichnus occitanis	1:0,76:1,64	1,8	0,9	0,88	85,8-99,9	28,4	-	119,0
Pteraichnus cadurcii	1:0,93:1,94	2,3	3,5	0,90	118,2-51,4	29,9	-	118,7
Pteraichnus communis	1:0,86:2,19	2,5	3,1	0,89	120,0-45,0	26,8	-	145,0
Pteraichnus dichnopollex	1:1:2,39	2,5	3,3	0,77	129,0-40,0	28,5	-	133,0
Pteraichnus pyrenaicus	1:0,64:1,33	2,6	2,5	0,97	120,0-28,0	28,7	-	105,0
Pteraichnus wuerhoensis	1:1,45:2,33	2,75	2,14	1,18	33,5-58,3	14,6	-	-
Pteraichnus isp Wierzbica	1:1,5:2,7	2,65	2,77	-	83-26	22,5	-	-
Pteraichnus isp.Hwasun Seoyuri	1:1:1,85	2,19	2,50	1,31	74,6-44,8	4-25	-	-
Pteraichnus isp Huangyangquam	1:1,6:2,9	2,33	2,37	1,14	58-70	22	32	-
Pteraichnus longipodus	1:1:1,7	1,96	1,89	1,39	57-40	26(80)	-	-
Pteraichnus koreanensis	1:1,2:1,7	2,0	2,2	1	68,5-47,6	30(17)	22	126
Pteraichnus nipponensis	1:1:1,7	1,87	2,28	0,97	83-82	86(33)	-	98-111
Purbeckopus pentadactylus	1:1,2:1,3	1,91	1,65	1,34	22,9-79	35	-	--
Haenamichnus uhangriensis	-	3,33	3,00	1,06	----	10?	18?	---
Pteraichnus dongyangensis	1:1,1:1,8	4,5	1,63	1,38	52-29	7?	--	--
Pteraichnus yanguoxiaensis	1:1,5:2,8	3,5	2,9	1	60-28	6-10	50	133
Pteraichnus junggarensis	1:1,33:1,87	3,11	1,76	1,94	80,93-31,1	13,98	55?	97,2
Pteraichnus isp. *Wenxiyuan-(Jimo)*	1:1,35:2,3	3,49	2,82	1,03	78,9-36,8	7-10	54	125
Pteraichnus isp. Sinsu-Island	1:1,5:3,3	3,37	3,0	1,15	81-27	0-7	-	-
Pteraichnus isp. Lotus Fortress	1:1,8:3,5	3,00	2,65	0,99	86-34	13	29,5	95-111
Pteraichnus isp. *Lago Ezequiel Ramos*	1:1,4:1,8	3,33	1,70	1,18	76,5-23,6	5-8	50	-
Pteraichnus isp. *El Pelillal*	1:1:1,8	2,87	2,03	-	89,4-44,3	11(27)	-	-
Pteraichnus isp. *Daegok-ri*	1:1,14:2,1	2,3	2,3	0,95	49-51	13	30	-
Pteraichnus isp. *Zhaojue*	1:1,2:2,3	3,3	2,8	1,20	64-52	12-15	26?	-
Agadirichnus elegans	1:1,5:2.35	2,93	2,01	1,48?	64,5-34,4	7-13,4	--	--
Aff. *Agadirichnus* isp. Los Cayos A-1	1:1,25:1,91	3.36	2,09	1,08	71,5-37,8	<3	62,3	-

Tableau 5.- Données morphométriques des principales ichnoespèces de ptérosaures.

Aff. *Agadirichnus* isp. Los Cayos A-2	1:1,11:1,35	4,37	2,27	0,99	95-46,5	11,6	42,5	-
Aff. *Agadirichnus* isp. Los Cayos B	1:1,39:2,21	3,22	2,52	0,91	105-45	<3	8-45	123
Aff. *Agadirichnus* isp. Los Cayos C-1	1:1,4:1,91	3,54	2,73	1,04	97,3-37,7	≤ 5	36	-
Aff. *Agadirichnus* isp. Los Cayos C-2	1:1,31:1,9	3,5	2,55	1,01	102-38	<9	50	-
Aff. *Agadirichnus* isp. Mibladen	1:1,38:2,19	3,43-3,78	1,97-2,63	1,19-1,03	29,4-35,7	4,18	42	138,9

5. DISCUSSION

Les empreintes de ptérosaures étudiées ici, présentent les caractéristiques typiques des empreintes des ptérosaures ptérodactyloïdes (Lockley *et al.*, 1995), disposées comme celles d'un animal quadrupède, avec des pieds plantigrades dans lesquels on peut voir les marques de quatre orteils, et de mains tridactyles, très asymétriques, situées derrière celles des pieds (Lockley *et al.*,1995, 2008 ; Billon-Bruyat et Mazin, 2003).

Comme est indiqué dans la description, les empreintes de Mibladen (Fig. 9) se caractérisent par des pieds en forme de U (subrectangulaires, Pascual-Arribas et Hernández-Medrano, 2016; Pascual-Arribas *et al.*, 2025), beaucoup plus longs que larges (rapport Lp/Ap>3), ce qui rend leurs bords latéraux pratiquement parallèles (Fig. 9). L'angle de divarication total des orteils est très petit (environ 5º). Elles montrent les marques de quatre orteils (bien que dans de nombreux cas le premier n'est pas marqué), de longueur similaire, à l'exception du premier doigt qui est plus court. La partie métatarsienne de l'empreinte est plus longue que la partie digitale, bien qu'il ne soit pas possible de déterminer quantitativement le rapport LMe/LD en raison du mauvais état de conservation des empreintes. Les empreintes de main sont légèrement plus petites que les empreintes de pied (Lp/Ap = 1,17); elles sont disposées derrière et à l'extérieur des pieds et leurs axes (pied-maine) forment des angles élevés (β ~40º). Les empreintes des pieds et des mains sont larges, avec une largeur plus marquée des mains.

En comparant les caractéristiques des empreintes de Mibladen avec celles des ichnogenres connus, nous constatons qu'elles ne correspondent à aucun d'entre eux, comme nous le démontrons ci-dessous. Elles devraient donc, en principe, être attribuées à un ichnogenre nouveau. Toutefois, cette démarche n'est pas envisageable en l'état, en raison de la faible qualité de conservation des empreintes (grade 1-2 selon la classification de Marchetti *et al.*, 2019).

5.1 COMPARAISON AVEC LES EMPREINTES DE PTÉROSAURES D'ICHNOGENRES CONNUS

L'ichnogenre ptérosauriens avec le plus grand nombre d'ichnoespèces et d'empreintes étudiées est *Pteraichnus* Stokes 1957 (Tableau 5). Cet ichnogenre est caractérisé, compte tenu de sa diagnose et des amendements qui lui ont été apportés (Stokes, 1957, Lockley *et al.*, 1995 ; Billon-Bruyat et Mazin, 2003, Mazin et Pouech, 2025) par empreintes de pieds de quadrupèdes avec marques de mains dans le même axe ou plus latéralement que les empreintes de pieds. Empreinte de pied précédant l'empreinte de main correspondante. Empreintes de mains aussi profondes que les empreintes de pieds ou plus profondes. Empreinte de main allongée, asymétrique, digitale et tridactyle. Empreinte digitale du doigt I avec

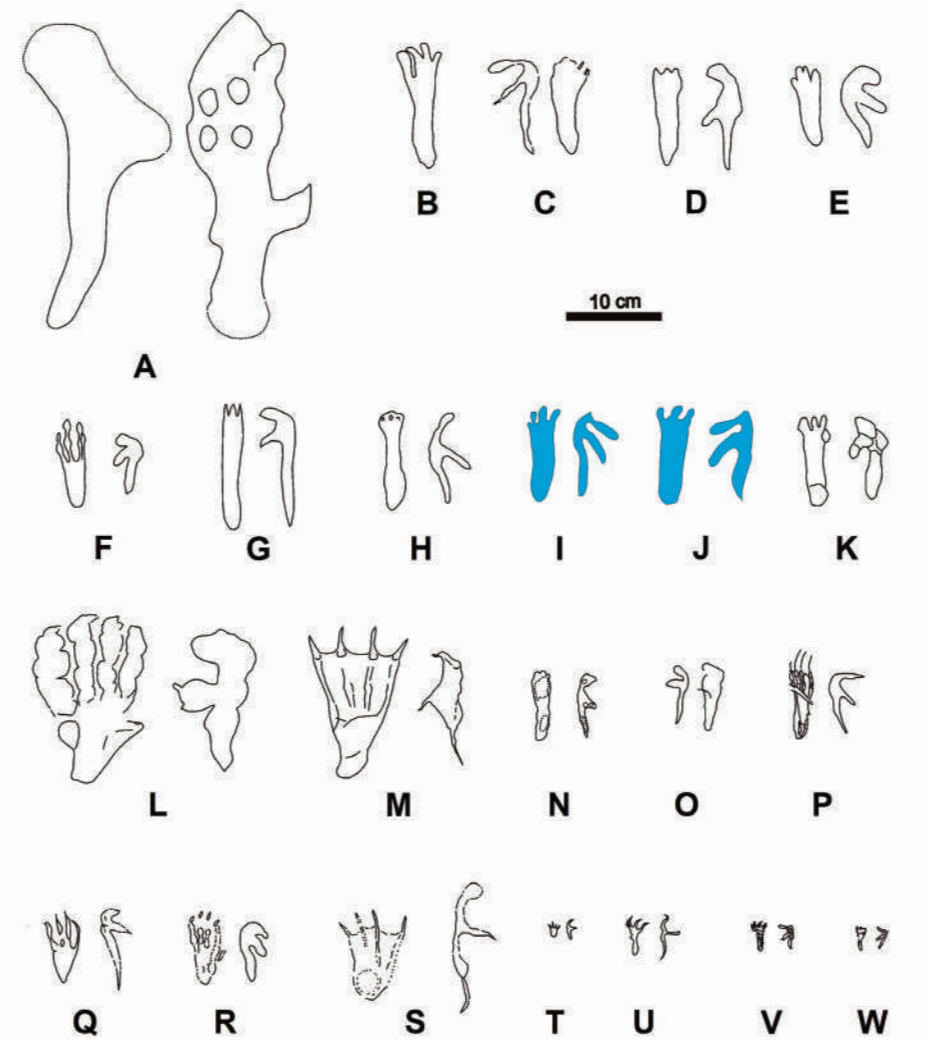


Figure 10.- Comparaison entre les empreintes de ptérosaures de Mibladen (bleu) et les principaux types connus. A. *Haenamichnus uhangriensis,* Formation Uhangri, Crétácé supérieur, Jeollanam, Corée du Sud (Hwang *et al.,* 2002). B. *Pteraichnus* isp. Formation Cerro del Pueblo, Campanien, El Pelillal, Coahuila, Mexique (Rodríguez-de la Rosa, 2003). C. *Pteraichnus* isp. Formation Daegu, Crétacé inférieur, Ulsan, Daegok-ri, Corée du Sud (Ha *et al*., 2018). D. *P. yangouxiaensis*, Formation Yangouxia, Crétacé inférieur, Gansu, Chine (Peng *et al*., 2004). E. *Pteraichnu*s isp., Formation Río Limay, Crétacé supérieur, Lago Ezequiel Ramos Mexía, Neuquén, Argentine (Calvo et Lockley, 2001). F. *Agadirichnus elegans*, Maastrichtien, Crétacé supérieur, Agadir, Maroc (Masrour *et al*., 2018). G. *Pteraichnus* isp., Formation Haman, Crétacé inférieur, Isle Sinsu, Corée du Sud (Kim *et al*., 2006). H. Morfotipo A LCC-1, Grupo Enciso, Barremien-Aptien, La Rioja, Espagne (Pascual-Arribas *et al*., 2025). I. MIB-4m-4p, Base Formation de Midelt, Barrémien supérieur-Aptien, Mibladen, Maroc (cet article). J. MIB-5m-5p, Base Formation de Midelt, Barrémien supérieur-Aptien, Mibladen, Maroc (cet article). K. *Pteraichnus* isp., Formation Jiaguan, Crétacé inférieur, Qijiang, Chine (Xing *et al.,* 2013). L. *Purbeckopus pentadactylus*, Crétacé inférieur, Dorset, Anglaterre (Delair, 1963). M. *P. palacieisaenzi,* Formation Huérteles, Berriasien Soria, Espagne (Pascual-Arribas *et al*., 2015). N. *Pteraichnus* isp. Formation Qugezhuang, Crétacé inférieur, Wenxiyuan, Shandong, Chine (Xing *et al*., 2012). O. *Pteraichnus* isp., Formation Feitianshan, Crétacé inférieur, Zhaojue, Sichuan, Chine (Xing *et al*., 2015). P. *P. dongyangensis*, Formation Jinhua, Crétacé inférieur, Zhejiang, Chine (Chen *et al*., 2013). Q. *P. saltwashensis*, Formation Morrison, Jurasique supérieur, Arizona, USA (Stokes, 1957). R. *P. stokesi*, Formationn Sundance, Jurasique supérieur, Wyoming, USA (Lockley *et al*., 1995). S. *P. seopoensis*, Formation Jinju, Crétacé inférieur, Corée du Sud (Kang, 2015).T. *P. parvus*, Formation Huérteles, Berriasien, Soria, Espagne (Meijide Calvo, 2001). U. *P. nipponensis*, Formation Kitadani, Crétacé inférieur, Fukui, Japón (Lee *et al*., 2010). V. *P. longispodus,* Formation Huérteles, Berriasien, Soria, Espagne (Fuentes-Vidarte *et al*., 2004b). W. *P. koreanensis*, Formation Hasandong, Crétacé inférieur, Hadong, Corée du Sud (Lee *et al*., 2008). X. *P. occitanis*, Formation Cazals, Tithonien inférieur, Crayssac, France (Mazin et Pouech, 2025).

orientation antérieure ou antérolatérale, souvent avec marque de griffe. Empreinte digitale du doigt II latérale à postéro-latérale, parfois avec une marque de griffe. Empreinte du doigt III postérieurement, exceptionnellement avec marque de griffe. L'empreinte de l'orteil du doigt IV de l'aile se limite à l'empreinte de l'articulation métacarpophalangienne proximale sur le bord interne de l'empreinte de la main, généralement plus large et plus profonde que le talon du pied. Les avant-dernières phalanges sont allongées lorsqu'elles sont visibles. Empreinte de pied allongée, triangulaire, plantigrade, tétradactyle et griffre.

Cette diagnose est très général (Pascual-Arribas et Hernández-Medrano, 2016) et indique des caractéristiques propres à tous les types d'empreintes de ptérosaures (au moins celles considérées comme ptérodactyloïdes) et peu applicables à cet ichnogenre. Par exemple, la plupart des caractéristiques des empreintes de main sont communes à tous les ichnogenres connus, tandis que les caractéristiques des empreintes de pied se réduisent à seulement trois : des empreintes de forme subtriangulaire, plantigrades et avec des marques sur les doigts II et III légèrement plus longues que celles sur les doigts I et IV.

En raison de ce diagnostic trop général, de nombreuses traces y ont été introduites, parfois trop différentes les unes des autres et qui devraient appartenir à d'autres ichnogenres. Nous pensons donc que la classification des empreintes de ptérosaures devrait s'appuyer beaucoup plus sur les empreintes de pieds (plus variables que celles des mains ; Peters, 2011 ; Pascual-Arribas *et al.*, 2025 ; Smyth *et al.*, 2025), leurs relations avec les empreintes de mains et les caractéristiques de leurs pistes. Dans ce cas, la diagnose de l'ichnogenre *Pteraichnus* devrait être modifié en tenant compte ces variables.

En comparant les empreintes de Mibladen avec celles de *Pteraichnus* (Figs. 10Q, 10R; Tableau 5), nous voyons qu'elles se distinguent par:

1) la forme des empreintes (subrectangulaire plutôt que subtriangulaire);

2) le rapport Lp/Ap (supérieur à 3, au lieu de moins de 3);

3) la taille des orteils (II, III et IV de longueur similaire, l'orteil I plus court, plutôt que les orteils II et III plus grands que les orteils I et IV);

4) la forme du talon (arrondi et profond plutôt que subtriangulaire et peu profond);

5) les angles de divarication des orteils [très faibles (<10º), comparés aux valeurs moyennes (20º-30º)];

6) la disposition relative entre les pieds et les mains [angles élevés entre les axes des pieds et des mains (environ 40º), au lieu d'angles faibles];

7) la taille relative des empreintes de mains et de pieds [empreintes de pieds plus longues que les empreintes de mains (Lp/Lm = 1,17), comparées aux empreintes de longueur similaire].

L'autre ichnogenre inclus dans le morphotype I de Smyth *et al.* (2025), *Purbeckopus* (Delair, 1963 ; Wright *et al.*, 1997), est caractérisé par le fait qu'il contient des empreintes d'un animal quadrupède, avec:

- des empreintes de pied subtriangulaires, plus longues que larges (deux fois plus longues que larges), symétriques, plantigrades ;

- des empreintes de mains, tridactyles, asymétriques et allongées. Les traces des orteils sont de taille similaire et légèrement courbées vers l'intérieur (la courbure est plus prononcée dans l'orteil IV). Les orteils II et III sont légèrement plus longs que les orteils I et IV.

Ces empreintes (Fig. 10L ; Tableau 5) présentent des caractéristiques similaires à celles de l'ichnogenre *Pteraichnus*, bien que certaines différences aient été notées. Ainsi, la grande taille des pieds avec coussinets dans les traces des orteils ont été considérées comme facteur de divergence. Cependant, ces caractéristiques sont également observées dans les empreintes de *Pteraichnus palacieisaenzi* (Pascual et Sanz, 2000) (Fig. 10 M) ou dans certaines empreintes de *Pteraichnus* isp. du Jurassique supérieur des Asturies (Espagne ; García-Ramos *et al.*, 2006). Par conséquent, les différences entre les empreintes de *Purbeckopus* et celles de Mibladen sont similaires à celles trouvées avec l'ichnogenre *Pteraichnus*, bien que certaines d'entre elles puissent être nuancées. Dans le cas de *Purbeckopus*, elles ont un faible rapport Lp/Ap < 2, ce qui contraste avec le rapport élevédans les empreintes de Mibladen. En revanche, la taille relative entre les empreintes de pieds et les empreintes de mains chez *Purbeckopus* est très élevée (Lp/Lm = 1,34), bien qu'il n'y ait pas de pistes reliant les empreintes de pieds et les empreintes de mains, tandis que chez les empreintes de Mibladen elle est plus petite (Lp/Lm = 1,17).

Un troisième ichnogenre, *Haenamichnus*, créé par Hwang *et al.* (2002) comprend deux morphotypes légèrement différents. *Haenamichnus uhangriensis* de Hwang *et al.* (2002) du Crétacé supérieur de Corée (Fig. 10A) se caractérise par des empreintes de pieds très allongées (Tableau 5), avec un talon étroit et une empreinte postérolatérale arrondie du cinquième orteil. Parfois, ils montrent des traces digitales. L'empreinte de la main est tridactyle, parfois tétradactyle, et est généralement située derrière et légèrement à l'extérieur de l'empreinte du pied. Cependant, la préservation de *Haenamichnus uhangriensis* est très mauvaise, elle ne peut donc pas être comparée de manière adéquate aux empreintes de Mibladen. La deuxième ichnoespèce, *Haenamichnus gainensis* décrite par Kim *et al.* (2012) du Crétacé inférieur de Corée est bien conservé et présente un métapodium large et plus en forme de V. Une morphologie très similaire est également présente chez deux spécimens initialement rattachés à *Macropodosaurus* – les empreintes du Crétacé supérieur du Maroc (Masrour *et al.*, 2017a) et de Pologne (Gierliński, 2009), tous deux récemment supposés d'origine azhdarchidé par Gierliński (2025). L'absence d'empreintes de mains associées aux empreintes de pieds a conduit à la croyance qu'elles correspondent à des azhdarchidés à mouvement bipède, ce qui ne se produit pas avec les empreintes de Mibladen.

Malgré les variations de morphologie de la pédale observées chez *Haenamichnus,* la morphologie de la pédale d'*Agadirichnus* (Fig. 10F) semblé plus similaire à *Haenamichnus* qu'à celle d'autres ptérosaures ichnotaxa, comme observé par Masrour *et al.* (2018). Les empreintes de pieds d'*Agadirichnus* sont larges (longueur entre 105 et 115 mm), tétradactyles, allongées et plantigrades, avec des orteils fins (Tableau 5). La forme de l'empreinte est, según Masrour *et al.* (2018), subtriangular, avec un talon arrondi, et les orteils II et III sont plus longs que I et IV. L'empreinte de la main, mal conservée, est asymétrique, allongée et tridactyle, avec les doigts I et II fortement appliqués.

Ces caractéristiques, communes aux deux ichnogenres, ont conduit à leur inclusion dans le morphotype 3 de Smyth *et al.*, (2025), qu'ils relient aux ptérosaures azhdarchoïdes. Selon ces auteurs, les empreintes de ce morphotype sont caractérisées par des empreintes allongées et étroites avec de faibles empreintes

d'orteils, une empreinte de talon subcirculaire profonde et circulaire et des empreintes uniquement de la partie proximale des orteils, bien que parfois les griffes soient imprimées, séparées du reste de l'empreinte.

Comme dans le cas de *Pteraichnus*, les diagnoses de ces ichnogenres ne sont pas très bien établies. Les données sur le morphotype 3 de Smyth *et al.* (2025) sont plus précises. Les empreintes de Mibladen ressemblent à celles de ces deux ichnogenres par (Tableau 5) :

1) la forme des pieds, qui est subrectangulaire dans tous les cas, bien que chez *Agadirichnus* il soit indiqué qu'ils sont subtriangulaires ;

2) le rapport Lp/Ap est également très élevé (>3) ;

3) la forme du talon, qui est circulaire et constitue la partie la plus profonde des empreintes ;

4) la divarication totale très faible des orteils (≤ 5º) ;

5) la disposition relative des empreintes de pieds et de mains, qui dans ces ichnogenres forment entre elles des angles très élevés (<30º), bien que dans l'holotype de *Haenamichnus* ce ne soit pas le cas ;

6) les empreintes de Mibladen et d'*Agadirichnus* présentent parfois des marques d'ongles séparées du reste des empreintes.

Cependant, les empreintes de Mibladen ont quelques différences par rapport à celles de ces deux ichnogenres. Ainsi,

1) la taille relative des orteils est différente (dans les empreintes de Mibladen, les empreintes des orteils III-IV sont subégales et plus grandes que celles de l'orteil I, tandis que dans les deux autres ichnogenres, les orteils II et III sont plus grands que les orteils I et IV ;

2) la taille relative des empreintes de pieds et de mains : chez *Agadirichnus,* les empreintes de pieds sont beaucoup plus grandes que les empreintes de mains (Lp/Lm = 1,5), tandis que chez celles de Mibladen, les empreintes de pieds sont légèrement plus longues que les empreintes de mains (1,17). De plus, les empreintes de Mibladen se distinguent de celles de *Haenamichnus uhangriensis* car ces dernières présentent dans l'holotype une empreinte de main située devant le pied et plus proche de la ligne médiane que celle du pied, et non l'inverse, comme cela se produit dans toutes les autres empreintes de ptérosaures. En revanche, il n'y a aucune empreinte de main présentant les caractéristiques de l'holotype dans l'ensemble du site. Dans le cas des empreintes d'*Agadirichnus*, leurs caractéristiques sont différentes de celles des autres ichnogenres mentionnés, nous les considérons donc valables, bien qu'il soit conseillé de modifier leur diagnostic lorsque davantage d'empreintes seront disponibles.

   L'ensemble des similitudes et des différences entre les empreintes de Mibladen et celles de ces ichnogenres nous permet de les considérer comme étant similaires à celles d'*Agadirichnus*, mais différentes, c'est pourquoi nous les classons comme aff. *Agadirichnus* isp. Comme dans le cas des empreintes d'*Agadirichnus elegans,* les empreintes de Mibladen peuvent être incluses dans l'ichnofamille des Agadirichnidae (Fig. 11), car elles partagent ses caractéristiques ichnofamiliales: de grandes empreintes (variant de 77 à 170 mm pour *Agadirichnus* et atteignant 340 mm pour *Haenamichnus*), longues et très

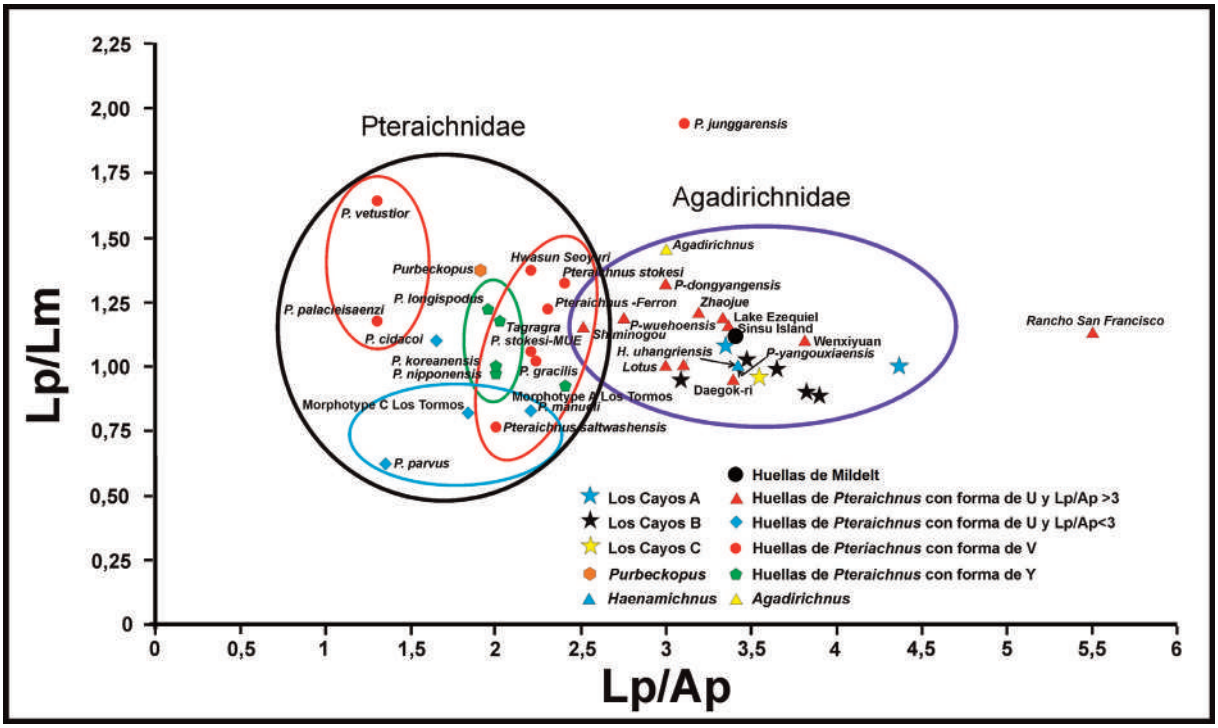


Figure 11.- Diagramme à deux variables de Lp/Ap versus Lp/Lm. Le cercle noir contient les empreintes de pieds de l'ichnofamille Pteraichnidae, tandis que l'ovale violet contient les empreintes de pieds de l'ichnofamille Agadirichnidae (empreintes de pied de ptérosaures en forme de U et Lp/Ap > 3). Les lignes ovales rouges entourent des empreintes de ptérosaures en forme de V. La ligne ovale bleu contient des empreintes de ptérosaures en forme de U avec Lp/Ap < 3, et l'ovale vert contient des empreintes de ptérosaures en forme de Y. D'après Pascual-Arribas *et al.*, 2025, modifié).

étroites (Lp/Ap élevé) et des empreintes de main massives. Jusqu'à présent, aucune empreinte de ce type n'a été trouvée avant la fin du Crétacé inférieur (Smyth *et al.*, 2025).

5.2. COMPARAISON AVEC D'AUTRES EMPREINTES DES PTÉROSAURES

Il y a des empreintes de ptérosaures differents des ichnogenres précédents, bien que certaines ont été incluses dans les ichnotypes connues (Pascual-Arribas et Hernández-Medrano, 2016) (Tableau 5). Cette circonstance a été observée aussi par Smyth *et al.* (2025) qui ont trouvé des traces de leurs morphotypes 1, 2 et 3 dans l'ichnogenre *Pteraichnus*.

Un cas de ces traces est celui du morphotype 2 de Smyht *et al.*(2025), que ces auteurs attribuent aux dsungariptéridés. Ce morphotype 2 comprend les empreintes de *P. wuerhoensis* et *P. junggarensis* (Li *et al.*, 2025 ; He *et al.*, 2013). Dans ces ichnoespèces, la trace du métatarse I est presque égal à la trace du II, cela ne se produit pas dans *Pteraichnus*, oú la trace I est plus longue. Malheureusement, ce nouvel élément de discrimination ne peut pas s'appliquer aux empreintes de Mibladen, car elles ne montrent pas de détails pour déterminer si les marques des métatarsiens I et II sont de la même taille ou non. Cependant, comme elles présentent des nombreuses similitudes avec *Pteraichnus*, nous considérons le morphotype 2 comme différent des empreintes de Mibladen. En plus, ces empreintes ont le rapport Lp/Ap < 3 et les

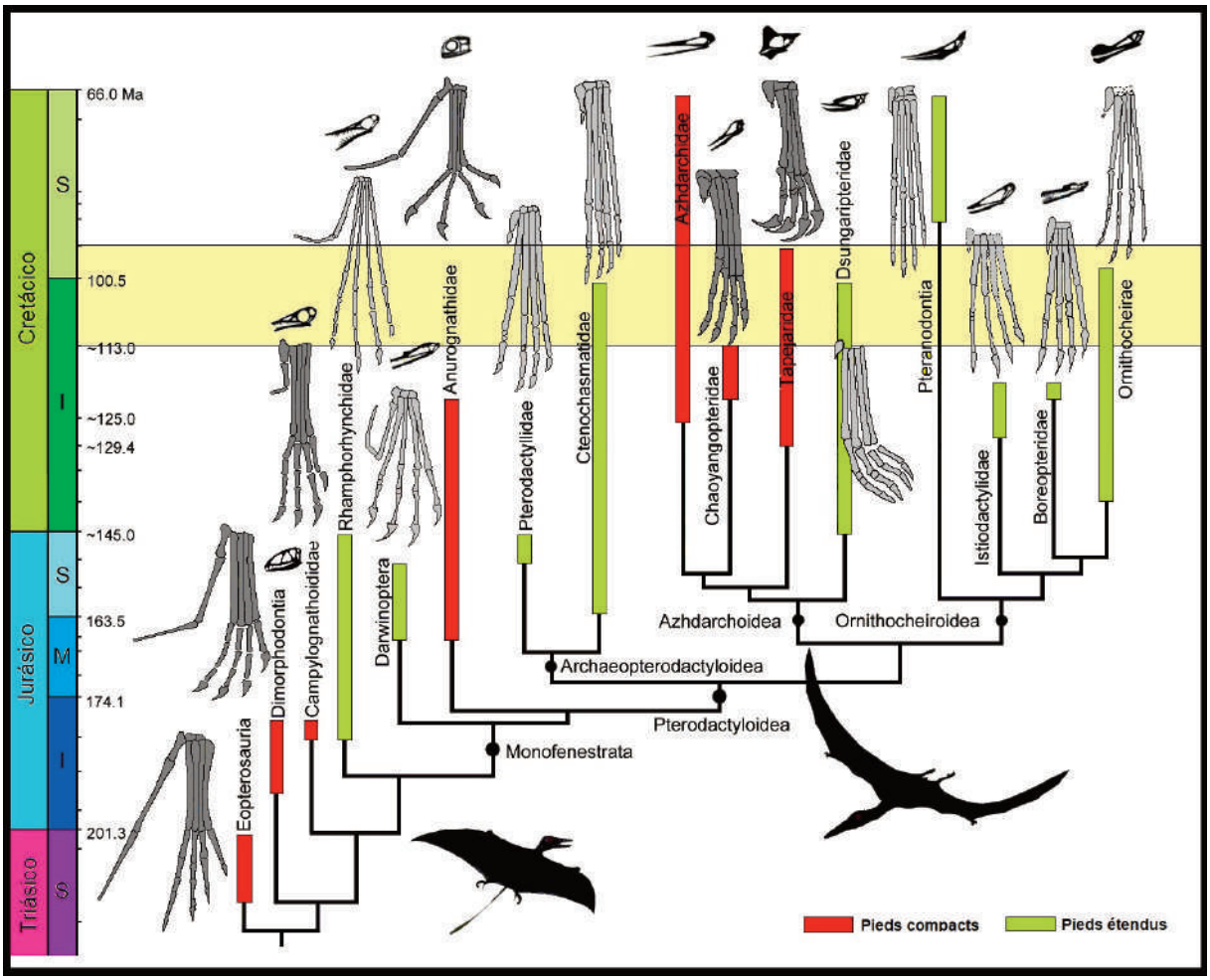


Figure 12.- Répartition temporelle des principaux types de ptérosaures. Modifié à partir de Zhou *et al.* (2022). Colonnes rouges, ptérosaures aux pieds compacts ; colonnes vertes, ptérosaures aux pieds étendus. Bande jaune : position stratigraphique des empreintes de Mibladen.

orteils II et III sont généralement plus longs que les orteils I et IV, tandis que les empreintes de Mibladen sont très étroites et longues (Lp/Ap > 3) avec les orteils II-IV subégaux et plus longs que l'orteil I.

Un deuxième groupe d'empreintes de l'ichnogenre *Pteraichnus*, mais qui en diffère, est constitué par les ichnoespèces *Pteraichnus parvus* (Fuentes Vidarte *et al.*, 2004a), *P. cidacoi* (Fuentes Vidarte, 2001), *P. manueli* (Meijide Calvo, 2001) du Berriasien d'Espagne (Fig. 10T) et *Pteraichnus seopoensis* (Kang, 2015) de l'Albien de Corée du Sud (Fig. 10S) (il est très possible que certaines de ces ichnoespèces ne soient pas valides) (Tableau 5). Chez ces ichnoespèces, les empreintes sont subrectangulaires, mais avec un rapport Lp/Ap < 3 et même inférieur à 2, et la longueur de la partie métatarsienne est similaire à celle des orteils, ce qui n'est pas le cas chez *Pteraichnus* ou dans les empreintes de Mibladen. En revanche, les empreintes de mains sont plus grandes que les empreintes de pieds, ce qui n'est pas trouvé dans *Pteraichnus* ni dans les empreintes de Mibladen. Nous considérons donc qu'ils pourraient peut-être appartenir à un nouvel ichnogenre.

Un autre ensemble d'empreintes de ptérosaures de l'ichnogenre *Pteraichnus*, mais avec des caractéristiques différentes du même genre, est formé par les ichnoespèces *Pteraichnus longispodus* (Espagne ; Fuentes Vidarte *et al*., 2004b ; Fig. 10V), *P. nipponensis* (Japon; Lee *et al*., 2010 ; Fig. 10U) et *P. koreanensis* (Corée du Sud ; Lee *et al*., 2008 ; Fig. 10W), ainsi que *Pteraichnus* isp. du site de Tagragra (Maroc, Masrour *et al*., 2018) (Tableau 5). Leurs empreintes sont en forme de Y (Pascual-Arribas et Hernández-Medrano, 2016), avec la marque métatarsienne très longue et étroite et des orteils répartis en éventail. Ces caractéristiques different à la fois des ichnogenres connus et des empreintes de Mibladen, de sorte qu'elles pourraient également appartenir à un nouvel ichnogenre. Il est toutefois possible que certaines d'entre elles soient le résultat d'effets extramorphologiques, nous recommandons donc une étude plus détaillée de ces empreintes.

Un dernier groupe d'empreintes classées comme *Pteraichnus* (*P. yanguoaxiensis, P. dongyangensis, Pteraichnus* isp. ; Fig. 10P), ont des empreintes en forme de U. On les trouve dans plusieurs sites d'Asie de l'Est [par exemple, l'île de Sinsu (Kim *et al*., 2006 ; Fig. 10G) ou Daegok-ri (Ha *et al*., 2018 ; Fig.10C)], en Corée du Sud ; Yangouixia (Peng *et al*., 2004 ; Fig. 10D), Wenxiyuan (Xing *et al*., 2012), Qijiang (Xing *et al*., 2013 ; Fig. 10K) ou Zhaojue (Xing *et al*., 2012, 2015), en Chine], Amérique [El Pelillal, (Rodriguez de la Rosa, 2003 ; Fig. 10B), au Mexique ; ou Lago Ezequiel Ramos, (Calvo et Lockley, 2001 ; Fig. 10E), en Argentine], en Europe [Los Cayos (Pascual-Arribas *et al*., 2025 ; Fig. 10H), Espagne] et en Afrique [Mibladen (Gierlinski *et al*., 2013 ; Klein *et al*., 2018, 2023 ; ce travail), Maroc]. Ces gisements sont tous datés du Crétacé. Ils se caractérisent par avoir des empreintes en forme de U, bien qu'elles acquièrent parfois une forme subtriangulaire en raison d'effets extramorphologiques; elles sont beaucoup plus longues que larges (Lp/Ap > 3) (Fig. 11; Tableau 5) et présentent généralement des marques des doigts II-IV plus grandes que celles du doigt I. Lorsque les empreintes sont disposées en pistes, les empreintes de main sont fortement dirigées vers la ligne médiane de la piste, de sorte que les angles entre les empreintes de main et les empreintes de pied sont élevés. Toutes ces caractéristiques sont observées dans les empreintes de Mibladen, c'est pourquoi elles constituent les empreintes les plus similaires à celles du site marocain. Nous pensons donc que ces empreintes devraient être incluses dans un nouvel ochnogenre, encore à définir. A ce moment, nous n'avons pas des empreintes de qualité.

Loin des caractéristiques des empreintes de Mibladen, les types inclus dans *Rhamphichnus*, un ichnogenre créé par Mazin et Pouech (2020), se caractérisent, entre autres, par des empreintes de mains tétradactyles et par la position des empreintes de mains devant les empreintes des pieds [bien que pour Smyth *et al*., (2005) les empreintes de mains sont pentadactyles et les empreintes des pieds tétradactyles], ce qui rend impossible leur considération comme des empreintes de ptérosaures, étant davantage liées aux empreintes de crocodiles, de lézards ou d'autres reptiles (Wroblewski, 2023).

6. POSSIBLES AUTEURS DES EMPREINTES

En Afrique il y a très peu de gisements ayant livré d'ossements de pterosaures (Kellner *et al*., 2007), et la plupart d'entre eux ont des restes désarticulés ou isolés et fragmentaires du Jurassique supérieur (Reck, 1931 ; Unwin et Heinrich, 1999 ; Costa *et al*., 2015) au Crétacé supérieur (Wellnhofer et Buffetaut, 1999 ;

Pereda-Suberbiola *et al.* ; 2003, Ibrahim *et al.*, 2010 ; Rodrigues *et al.*, 2011 ; Martill et Ibrahim, 2015 ; Jacobs *et al.*, 2019, 2020 ; Smith *et al.*, 2021 ; Longrish *et al.*, 2018). Malgré cette nature généralement inégale et fragmentaire des fosiles des ptérosaures africains, sa diversité considérable a été révélée, en particulier pour le Crétacé supérieur d'Afrique du Nord, et en particulier pour les sites de Kem Kem (Wellnhofer et Buffetaut, 1999 ; Ibrahim *et al.*, 2010 ; Rodrigues *et al.*, 2011 ; Martill et Ibrahim, 2015 ; Smith *et al.*, 2023) et des phosphates (Pereda Suberbiola *et al.*, 2003; Longrich *et al.*, 2018).

Dans les couches due Kem Kem, situées au sud-est du Maroc, les ptérosaures sont représentés par au moins quatre genres d'ornithocheiroïdes dentés (genres *Anhanguera, Coloborhynchus, Ornithocheirus, Siroccopteryx*) et trois azhdarchoïdes édentés (*Alanqa saharica, Apatorhamphus gyrostega, Xericeps curvirostris*). Des matériaux fragmentaires mais non diagnostiques avaient été provisoirement attribués aux Tapejaridae (Wellnhofer et Buffetaut, 1999). Cependant, de nouvelles découvertes montrent la presence de Tapejaridae dans le Crétacé d'Afrique du Nord (Martill *et al.*, 2020).

Parmi la diversité des ptérosaures connus, il convient d'identifier ceux dont les caractéristiques anatomiques sont compatibles avec les empreintes découvertes à Mibladen. D'abord, l'origine des empreintes doit être cherché parmi les ptérosaures qui ont des pieds avec des métatarses longs et compacts, nécessaires pour laisser des empreintes aussi étroites avec des angles de divarication faibles (Fig. 12). C'est le cas selon Zhou *et al.* (2022) des ptérosaures des familles Azhdarchidae (Cai et Wei, 1994), Chaoyangopteridae (Wu *et al.* 2017) et Tapejaridae (par exemple, Unwin et Martill 2007). Bien qu'aucun reste osseux n'ait encore été trouvé dans le Barrémien-Aptien supérieur du Maroc, ce taxons sont connus dans l'Albien-Cénomanien. Ainsi, *Afrotapejara* a été attribué à la famille Tapejaridae (Martill *et al.*, 2020), *Alanqa* est peut-être un Azhdarchidae (Ibrahim *et al.*, 2010), *Apatorhamphus* est un chaoyangopteridé (McPhee *et al.*, 2020), *Akhrarhynchus* (Jacobs *et al.*, 2025) et *Siroccoteryx* (Mader et Kellner, 1999) pourraient être des anhangueridés, et *Leptostomia* (Smith *et al.*, 2021) pourrait être un Azhdarchoidea. Il est possible qu'à l'avenir, des représentants de ces familles de ptérosaures soient trouvés dans le Barrémien-Aptien du Maroc, comme c'est le cas dans d'autres parties du monde. Par conséquent, nous pensons que les ptérosaures de ces familles (superfamille des Azhdarchoidea) pourraient être à l'origine des empreintes de Mibladen, comme dans le cas de celles du site de Los Cayos (bassin de Cameros, Espagne), également d'âge Barrémien-Aptien supérieur.

7. CONCLUSIONS

Les empreintes de ptérosaures de Mibladen se caractérisent par leur taille petite à moyenne (8 à 10 cm), et un pìed en forme de U (subrectangulaires).

Leurs caractéristiques morphométriques les distinguent des empreintes attribuées aux ichnogenres *Pteraichnus* et *Purbeckopus*, qui présentent une forme subtriangulaire en V. En revanche, elles montrent des similitudes avec celles des *Haenamichnus uhangriensis* et *Agadirichnus*, notamment par la forme en U des pieds, bien que certaines différences notables subsistent. Ainsi, les empreintes de Mibladen révèlent trois orteils de longueur relativement similaire, accompagnés d'un orteil plus court (orteil I), tandis que

chez *Agadirichnus* et *Haenamichnus* les orteils centraux sont généralement plus longs que les latéraux.

Les empreintes de Mibladen présentent la plus grande ressemblance avec des empreintes d'âge similaire découvertes en Asie de l'Est, précédemment désignées comme *Pteraichnus* isp., et en Europe (Los Cayos, Espagne) bien qu'elles ne correspondent pas véritablement aux critères de cet ichnogenre. Nous considérons que les empreintes de Mibladen appartiennent à un nouvel ichnogenre encore non décrit. Comme *Haenamichnus* et *Agadirichnus*, ce dernier relèverait de l'ichnofamille des Agadirichnidae. En attendant une description formelle, nous proposons de les classer provisoirement comme aff. *Agadirichnus* isp.

L'origine des empreintes doit être recherchée parmi les ptérosaures qui possèdent des pieds dotés de métatarses longs et compacts, nécessaires pour produire des empreintes aussi étroites avec des angles de divarication aussi faibles. C'est le cas des ptérosaures des familles Azhdarchidae (Cai et Wei, 1994), Chaoyangopteridae (Wu *et al.* 2017) et Tapejaridae (e.g., Unwin et Martill 2007), selon Zhou *et al*., (2022), dont les représentants ont été retrouvés dans les couches du Barrémien-Aptien supérieur de nombreux pays et dans des couches un peu plus récentes du Maroc.

8. REMERCIEMENTS

Nous remercions à X. Pereda Suberbiola et Nathalie Bardet pour ses commentaires et annotations qui ont permis d'améliorer le texte. Nous sommes également reconnaissants à Jesús Herrero Gascón, Ricardo Ochoa Martínez et José Luis Sáinz pour leur collaboration dans le travail sur le terrain.

REFERENCES

ALEXANDER, R. MCN. (1976). Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature*, 261: 129-130. https://doi.org/10.1038/261129a0

AMBROGGI, R. y DE LAPPARENT, A.F. (1954). Les empreintes de pas fossiles du Maestrichtien d'Agadir. *Notes du Service Géologique du Maroc*, 10: 43-46.

ANTONELLI, M., PETTI, F.M., CONTI, J., SACCO, E., PETRUZZELLI, M., SPALLUTO, L.y WAGENSOMMER, A. (2023). Lower Cretaceous dinosaur footprints from the Molfetta tracksite (Apulia, southern Italy). *Cretaceous Research*, 142: 105388. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2022.105388

BARRETT, P.M., BUTLER, R.J., EDWARDS, N.P. y MILNER, A.R. (2008). Pterosaur distribution in time and space: an atlas. *Zitteliana*, 28: 61-107.

BELVEDERE, M., JALIL, N.-E., BREDA, A., GATTOLI, G., BOURGET, H., KHALDOUNE, F. y DYKE, G.J. (2013). Vertebrate footprints from the Kem Kem beds (Morocco): A novel ichnological approach to faunal reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 383-384: 52-58. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.04.026

BESSEDIC, M., MAMMERI, C., BELKEBIR, L. y MAHBOUBI, M. (2020). Les empreintes de pieds tri et tetradactyles de dinosaures (Rhétien-Hettangien à Cénomanien) de l'Atlas Saharien (Algérie). *Mémoire du service géologique de l'Algérie*, 21: 29-50.

BILLON-BRUYAT, J.P. y MAZIN, J.M. (2003). The systematic problem of tetrapod ichnotaxa the case study of *Pteraichnus* Stokes, 1957 (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Geological Society* Special Publications, 217: 315-324. https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.19

BUTLER, R.J., BENSON, R.B.J. y BARRETT, P.M. (2013). Pterosaur diversity: untangling the influence of sampling biases, Lagerstätten, and genuine biodiversity signals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 372: 78-87. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.08.012

CAI, Z.Q. y WEI, F. (1994). On a new pterosaur (*Zhejiangopterus linhaiensis* gen. et sp. nov.) from Upper Cretaceous in Linhai, Zhejiang, China. *Vertebrata PalAsiatica*, 32: 181-194.

CALVO, J.O. (1991). Huellas de dinosaurios en la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano ?), Picún Leufú, provincia de Neuquén, República Argentina. *Ameghiniana*, 28 : 241-258

CALVO, J.O. y LOCKLEY, M.G. (2001). The first pterosaur tracks from Gondwana. *Cretaceous Research*, 22(5): 585-590. https://doi.org/10.1006/cres.2001.0276

CASANOVAS, M.L., FERNÁNDEZ, A., PÉREZ-LORENTE, F. y SANTAFÉ, J.V. (1989). Huellas de dinosaurios de La Rioja. Yacimientos de Valdecevillo, La Senoba y la Virgen del Campo. Inst.Est. Riojanos. *Ciencias de la Tierra*, 12: 1-190.

CHARRIIÈRE, A., ANDREU, B., CISZAK, R., KENNEDY, W.J., ROSSI, A. y VILA, J.M. (1998). La transgression du Cénomanien supérieur dans la Haute Moulouya et le Moyen Atlas méridional, Maroc. *Geobios*, 31(5): 551-569. https://doi.org/10.1016/S0016-6995(98)80043-0

CHEN, R., LÜ, J., ZHU, Y., AZUMA, Y., ZHENG, W., JIN, X., NODA, Y. y SHIBATA M. (2013). Pterosaur tracks from the early Late Cretaceous of Dongyang City, Zhejiang Province, China. *Geological Bulletin of China*, 32(5): 693-698.

CISZAK, R., ANDREU, B., CHARRIÈRE, A., ETTACHFINI, E.M. y ROSSI, A. (1999). Le Crétacé antéturonien du Moyen Atlas méridional et de la Haute Moulouya, Maroc: stratigraphie séquentielle et paléoenvironnements. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 170(4): 451-464.

COSTA, F.R., SAYÃO, J.M. y KELLNER, A.W.A. (2015). New pterosaur material from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania), Africa. *Historical Biology*, 27(6): 646-655. https://doi.org/10.1080/08912963.2014.901314

DALLA VECCHIA, F.M. (2013). Triassic pterosaurs. *Geological Society London,* Special Publications 379: 119-155.

DELAIR, J.B. (1963). Notes on Purbeck fossil footprints, with descriptions of two hitherto unknown forms from Dorset. *Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society*, 84: 92-100.

DÍAZ-MARTÍNEZ, I., HEREDIA, A.M., GONZÁLEZ, S.N., CANALE, N., DE VALAIS, S., CÓNSOLE-GONELLA, C.A., MONTES, R.M., CARATELLI, M., URZAGASTI-TORRES, S., FISCHER, G., LEUCONA, A., PANICERES, P., SALGADO, L. y CITTON, P. (2022). Pterosaur Tracks from the Upper Cretaceous Anacleto Formation (Neuquén Basin), Northern Patagonia, Argentina: Insights into Campanian Pterosaur Diversity in Gondwana. *Diversity*, 14: 1007. https://doi.org/10.3390/d14111007

DUTUIT, J-M. y OUAZZOU, A. (1980). Découverte d'une piste de Dinosaure sauropode sur le site d'empreintes de Demnat (Haut-Atlas marocain). *Mémoires de la Société Géologique du France*, (N.S.) 139: 95-102.

FUENTES VIDARTE, C. (2001). A new species of *Pteraichnus* for the Spanish Lower Cretaceous: *Pteraichnus cidacoi*. Two hundred years of Pterosaurs, Toulouse, 2001. *Strata*, 11: 44-46.

FUENTES VIDARTE, C., MEIJIDE CALVO, M., MEIJIDE FUENTES, M. y MEIJIDE FUENTES, F. (2004a). Huellas de Pterosaurios en la Sierra de Oncala (Soria, España). Nuevas Ichnospecies: *Pteraichnus vetustior, Pteraichnus parvus, Pteraichnus manueli. Celtiberia*, 98: 471-490.

FUENTES VIDARTE, C., MEIJIDE CALVO, M., MEIJIDE FUENTES, F. y MEIJIDE FUENTES, M. (2004b). *Pteraichnus longipodus* nov. icnosp. En la Sierra de Oncala (Soria, España). *Studia Geologica Salmanticensia,* 40: 103-114.

GARCÍA-RAMOS, J.C., PIÑUELA, L. y LIRES, J. (2006). *Atlas del Jurásico de Asturias*. Ediciones Nobel. 228 p.

GIERLIŃSKI, G. D. (2009). A preliminary report on new dinosaur tracks in the Triassic, Jurassic and Cretaceous of Poland. *Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno Salas de los Infantes*, Burgos: 75-90.

GIERLIŃSKI, G.D. (2025). Azhdarchid pterosaur tracks from the Upper Cretaceous of Poland and Morocco. *Palaeo Vertebrata, Special Volume,* 1-2025: 139.

GIERLIŃSKI, G.D., ADACH, L. y LOCKLEY, M.G. (2013). First report of Jurassic pterosaur tracks from Africa. *Paleontology*, Program and Abstracts, 2013: 133.

GIERLIŃSKI, G.D., KLEIN, H., LAGNAOUI, A., SABER, H., OUKASSOU, M. CHARRIÈRE, A. and ADACH, L.A. (2017). Mid-Cretaceous dinosaur track assemblage from the High Moulouya region of Morocco. *Abstract Book, Utah Friends of Paleontology Symposium and Annual Meeting, April 28-30th 2017*: 15-17.

HA, S., KIM, K.S., LIM, H.S., LOCKLEY, M.G., YOO, J.S. y LIM, J.D. (2022). Diminutive pterosaur tracks and trackways (*Pteraichnus gracilis* ichnosp. nov.) from the Lower Cretaceous Jinju Formation, Gyeongsang Basin, Korea. *Cretaceous. Research*, 131: 105080. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.105080

HADDOUMI, H., CHARRIÈRE, A., FEIST, M., BAIDDER, L., FERRIÈRE, J., KARIM, M., ETTACHFINI, E-M., MAMOUN, S-M., CHENNOUF, R., RACHDI, A., ADARDOR, S., (2019). A Barremian- ? Aptian Tethyan precursor of the Cretaceous marine flooding of Morocco: Evidence from the red bed series within the 'Marginal Folds' of the eastern High Atlas. *Cretaceous Research*, 95: 37-60. doi.org/10.1016/j.cretres.2018.10.023

HADDOUMI, H., GUINOT, G., CHENNOUF, R., AMAKRANE, J., VIANEY-LIAUD, M., ROSSI, A., MAMOUN, S. M., TABUCE, R., CHARRIÈRE A. (2024). New fossiliferous sites from the mid-Cretaceous Tendrara dome (High Plateaus, Morocco): biostratigraphical, paleoenvironmental and paleogeographical implications. *Cretaceous Research*, 161: 1-27, 105908. doi.org/10.1016/j.cretres.2024.https://doi.org/10.1016/j.cretres.2024.105908

HE, Q., XING, L., ZHANG, J., LOCKLEY, M.G., KLEIN, H., PERSONS IV, W.S., QI, L. y JIA, C. (2013). New Early Cretaceous Pterosaur-Bird Track Assemblage from Xinjiang, China: Palaeoethology and Palaoenvironment. *Acta Geologica Sinica*, 87(6): 1477-1485. https://doi.org/10.1111/1755-6724.12151

HWANG, K.G., HUH, M., LOCKLEY, M.G., UNWIN, D.M. y WRIGHT, J.L. (2002). New pterosaur tracks (Pteraichnidae) from the Late Cretaceous Uhangri Formation, southwestern Korea. *Geological Magazine*, 139: 421-435. https://doi.org/10.1017/S0016756802006647

IBRAHIM, N., UNWIN, D.M., MARTILL, D. M., BAIDDER, L. y ZOUHRI, S. (2010). A New Pterosaur (Pterodactyloidea: Azhdarchidae) from the Upper Cretaceous of Morocco. *PLoS ONE*, 5(5): e10875. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010875

JACOBS, M. L., MARTILL D.M., IBRAHIM, N. y LONGRICH, N. (2019). A new species of *Coloborhynchus* (Pterosauria, Ornithocheiridae) from the mid-Cretaceous of North Africa. *Cretaceous Research*, 95: 77-88. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.10.018

JACOBS, M.L., MARTILL, D.M., UNWIN, D.M., IBRAHIM, N., ZOUHRI, S. y LONGRICH, N. (2020). New toothed pterosaurs (Pterosauria: Ornithocheiridae) from the middle Cretaceous Kem Kem beds of Morocco and implications for pterosaur palaeobiogeography and diversity. *Cretaceous Research*, 110: e104413. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104413

JACOBS, M. L., SMITH, R. E., y ZOUHRI, S. (2025). A new ornithocheirid pterosaur (Pterosauria: Ornithocheiridae) from the mid-Cretaceous Ifezouane Formation, Kem Kem Group of Morocco. *Cretaceous Research,* 166, Article 106015. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2024.106015

JUNG, J., HUH, M., UNWIN, D.M., SMYTH, R.S.H., HWANG, K-G., KIM, H-J., CHOI, B-D. y XING, L. (2022). Evidence for a mixed-age group in a pterosaur footprint assemblage from the early Upper Cretaceous of Korea. *Sci Rep* 12: 10707. https://doi.org/10.1038/s41598-022-14966-5

KANG, S.H. (2015). *Paleoecology and vertebrate tracks from the Cretaceous Jinju Formation of Seopo-myeon, Sacheon City, Gyeongnam, Korea*. Unpublished M.S.thesis, Chinju National University of Education, 50 p. (in Korean).

KELLNER, A.W.A., MELLO, A.M.S. y FORD, T. (2007). A survey of pterosaurs from Africa with the description of a new specimen from Morocco. In: *Paleontologia: Cenários de Vida*, 2007: 257-267.

KIM, J.Y., KIM, S.H., KIM, K.S. y LOCKLEY, M.G. (2006). The oldest record of webbed bird and pterosaur tracks from South Korea (Cretaceous Haman Formation, Changseon and Sinsu Islands): More evidence of high avian diversity in East Asia. *Cretaceous Research*, 27(1): 56-69. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2005.10.005

KIM, J.Y., LOCKLEY, M.G., KIM, K.S., SEO, S.J. & LIM, J.D. (2012). Enigmatic giant pterosaur tracks and associated ichnofauna from the Cretaceous of Korea: implication for the bipedal locomotion of pterosaurs. *Ichnos,* 19: 50–65. https://doi.org/10.1080/10420940.2011.625779.

KLEIN, H., GIERLIŃSKI, G.D., OUKASSOU, M., SABER, H., LALLENSACK, J.N., LAGNAOUI, A., HMINNA, A., y CHARRIÈRE, A. (2023). Theropod and ornithischian dinosaur track assemblages from Middle to ?Late Jurassic deposits of the Central High Atlas, Morocco, *Historical Biology*, https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2042808

KLEIN, H., GIERLIŃSKI, G.D., SABER, H., OUKASSOU, M., LALLENSACK, J.N., AMZIL, M., ZAFATY, O. & CHARRIÈRE, A. (2025). Mibladen – an important mid-Cretaceous footprint locality in a mineral mine of the High Moulouya region, Central Morocco – palaeoecological implications. *Palaeo Vertebrata, Special Volume,* 1-2025: 171-172.

KLEIN, H., LAGNAOUI, A., GIERLIŃSKI, G.D., SABER, H., LALLENSACK, J.N., OUKASSOU, M. y CHARRIÈRE, A. (2018). Crocodylomorph, turtle and mammal tracks in dinosaur-dominated Middle-?Upper Jurassic and mid-Cretaceous ichnoassemblages of Morocco. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 498, 39-52. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.02.028

KNOLL, F. (2005). The tetrapod fauna of the upper Elliot and Clarens Formations in the main Karoo Basin (South Africa and Lesotho). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 176: 81–91.

LEE, Y.N., AZUMA Y., LEE, H.J., SHIBATA, M. y LÜ, J.C. (2010). The first pterosaur trackways from Japan. *Cretaceous Research*, 31(2): 263-273. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2009.11.001

LEE, Y.N., LEE, H.J., LÜ, J. y KOBAYASHI, Y. (2008). New pterosaur tracks from the Hasandong Formation (Lower Cretaceous) of Hadong County, South Korea. *Cretaceous Research*, 29: 345-353. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2007.05.004

LI, Y., WANG, X., JIANG, S. y SONG, J. (2025). First deciphering of large pterosaur footprints and their trackmaker in the Junggar Basin, China, *Cretaceous Research*, 167: https://doi.org/10.1016/j.cretres.2024.106036

LOCKLEY, M.G., FARLOW, J.O. y MEYER, C.A. (1994). *Brontopodus* and *Parabrontopodus ichnogen*. nov. and the significance of wide- and narrow-gauge sauropod trackways. Gaia*, 10: 133-145.*

LOCKLEY, M.G., HARRIS, J.D. y MITCHELL, L. (2008). A global overview of pterosaur ichnology: tracksite distribution in space and time. *Zitteliana* B, 28: 185-198.

LOCKLEY, M.G., LOGUE, T.J., MORATALLA, J.J., HUNT, A.P., SCHULTZ, R.J. y ROBINSON, J.W. (1995). The fossil trackway *Pteraichnus* is pterosaurian, not crocodilian: implications for the global distribution of pterosaur tracks. *Ichnos*: An International Journal for Plant and Animal Traces, 4(1): 7-20. https://doi.org/10.1080/10420949509380110

LONGRICH, N.R., MARTILL, D.M. y ANDRES, B. (2018). Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of Pterosauria at the Cretaceous-Paleogene boundary. *PLOS Biology* 16(4): e1002627. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002627

MADER, B.J. y KELLNER, A.W.A. (1999). A new anhanguerid pterosaur from the Cretaceous of Morocco. *Boletim do Museu Nacional*, Nova Série, Geologia 45: 1-11.

MARCHETTI, L., BELVEDERE, M., VOIGT, S., KLEIN, H., CASTANERA, D., DÍAZ-MARTÍNEZ, I., MARTY, D., XING, L., FEOLA, S., MELCHOR, R. N. y FARLOW, J. O. (2019). Defining the morphological quality of fossil footprints. Problems and principles of preservation in tetrapod ichnology with examples from the Palaeozoic to the present. *Earth-Sciences Review*, 193: 109-145. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.04.008

MARTILL, D.M. e IBRAHIM, N. (2015). An unusual modification of the jaws in cf. Alanqa, a mid-Cre-taceous azhdarchid pterosaur from the Kem Kem beds of Morocco. *Cretaceous Research,* 53: 59-67. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2014.11.001

MARTILL, D.M., SMITH, R., UNWIN, D.M., KAO, A., MCPHEE, J. y IBRAHIM, N. (2020). A new tapejarid (Pterosauria, Azhdarchoidea) from the mid-Cretaceous Kem Kem beds of Takmout, southern Morocco. *Cretaceous Research*, 112: Article 104424. Bibcode:2020CrRes.11204424M. doi:10.1016/j.cretres.2020.104424. S2CID 216303122. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104424

MARTÍNEZ, R.N., ANDRES, B., APALDETTI, C. y CERDA, I.A. (2022). The dawn of the flying reptiles: first Triassic record in the southern hemisphere. *Paper Palaeontology*, 8: e1424.

MARTY, D. (2008). *Sedimentology, taphonomy, and ichnology of Late Jurassic dinosaur tracks from the Jura carbonate platform (Chevenez—Combe Ronde tracksite, NW Switzerland): insights into the tidal-flat palaeoenvironment and dinosaur diversity, locomotion, and palaeoecology.* Tesis doctoral. Département de Géosciences – Sciences de la Terre Université de Fribourg (Suisse).

MARTY, D., BELVEDERE, M., MEYER, C.A., MIETTO, P., PARATTE, G., LOVIS, C. y THÜRING, B. (2010). Comparative analysis of Late Jurassic sauropod trackways from the Jura Mountains (NW Switzerland) and the central High Atlas Mountains (Morocco): implications for sauropod ichnotaxonomy'. *Historical Biology,* 22: 1, 109 - 133, First published on: 19 April 2010 (iFirst) https://doi.org/10.1080/08912960903503345

MASROUR, M., LKEBIR, N. & PEREZ-LORENTE, F. (2017a). Anza palaeoichnological site. Late Cretaceous. Morocco, Part II. Problems of large dinosaur trackways and the first African Macropodosaurus trackway. *Journal of African Earth Sciences*, 134, 776–793, http://dx.doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2017.04.019

MASROUR, M., MARC DE DUCLA,, BILLON-BRUYAT, J.P. y MAZIN, J.M. (2018). Rediscovery of the Tagragra Tracksite (Maastrichtian, Agadir, Morocco): *Agadirichnus elegans* Ambroggi and Lapparent 1954 is Pterosaurian Ichnotaxon, *Ichnos*, 25(4): 285-294, https://doi.org/10.1080/10420940.2017.1386661

MASROUR, M., PASCUAL-ARRIBAS, C., DE DUCLA, M., HERNÁNDEZ-MEDRANO, N. y PÉREZ-LORENTE, F. (2017b). Anza palaeoichnological site. Late Cretaceous. Morocco. Part I. The first African pterosaur trackway (manus only). *Journal African Earth Science*, 134: 766-775.https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2017.07.004

MAZIN, J. M.; BILLON-BRUYAT, J. P.; HANTZPERGUE, P. y LAFAURIE, G. (2003). Ichnological evidence for quadrupedal locomotion in pterodactyloid pterosaurs; trackways from the Late Jurassic of Crayssac (southwestern France). In: Evolution and palaeobiology of pterosaurs. *Geological Society* Special Publications, 217: 283-296. https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.17

MAZIN J.M. et POUECH J. (2020). The first non-pterodactyloid pterosaurian trackways and the terrestrial ability of non-pterodactyloid pterosaurs, *Geobios*, 58: 39-53. https://doi.org/10.1016/j.geobios.2019.12.002

MAZIN, J.M. et POUECH, J. (2025). Diversity of the pterodactyloid ichnites of Crayssac (Lower Tithonian, Late Jurassic, southwestern France), *Geobios*, 91: 61-79. https://doi.org/10.1016/j.geobios.2024.12.002

MCPHEE, J., IBRAHIM, N., KAO, A., UNWIN, D.M., SMITH, R. y MARTILL, D.M. (2020). A new ?chaoyangopterid (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Cretaceous Kem Kem beds of Southern Morocco. *Cretaceous Research*. 110: Article 104410. Bibcode:2020CrRes.11004410M. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104410

MEIJIDE CALVO, M. (2001). Pterosaur trace in Oncala Berriasian (Soria, Spain) new ichnospecies: *Pteraichnus manueli*. *Strata*, 11: 72-74.

NICOSIA, U., PETTI, F.M., PERUGINI, G., D'ORAZI PORCHETTI, S., SACCHI, E., CONTI, M.A. MARIOTTI, N. and ZARATTINI A. (2007). Dinosaur tracks as paleogeographic constraints: new scenarios for the Cretaceous geography of the Periadriatic region. *Ichnos*, 14: 69-90. https://doi.org/10.1080/10420940601006859

OUSSOU, A., FALKINGHAM, PL., BUTLER, R.J., BOUMIR, K., OUARHACHE, D., ECH-CHARAY, K., CHARRIÈRE, A., MAIDMENT, S.C.R. (2023). New Middle to ?Late Jurassic dinosaur tracksites in the Central High Atlas Mountains, Morocco. *R. Soc. Open Sci*. 10: 231091. https://doi.org/10.1098/rsos.231091

PADIAN, K. (1984). The origin of pterosaurs. In: *Symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems*, vol. 3, p. 163-168.

PASCUAL, C. y SANZ, E. (2000). Huellas de pterosaurios en el grupo Oncala (Soria, España). Pteraichnus palacieisaenzi, nov. icnosp. *Estudios Geológicos*, 56: 73-100. https://doi.org/10.3989/egeol.00561-2157

PASCUAL-ARRIBAS, C., CANUDO, J.I., SANZ PÉREZ, E., HERNÁNDEZ- MEDRANO, N., CASTANERA, D. y BARCO, J.L. (2015). On the validity of *Pteraichnus palacieisaenzi,* Pascual Arribas and San Pérez 2000: new data from the Huérteles Formation. *Paläontologische Zeitschrift,* 89: 459-483. https://doi.org/10.1007/s12542-014-0229-1

PASCUAL-ARRIBAS, C. y HERNÁNDEZ-MEDRANO, N. (2016). Huellas de *Pteraichnus* en La Muela (Soria, España): Consideraciones sobre el icnogénero y sobre la diversidad de huellas de pterosaurios en la Cuenca de Cameros. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 29(2): 89-105.

PASCUAL-ARRIBAS, C., JUNG, J., MASROUR, M., HERNÁNDEZ-MEDRANO, N. y PÉREZ-LORENTE, F. (2025). Huellas de pterosaurio en el Grupo Enciso de la Cuenca de Cameros (España), *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 38(1): 3-24. https://doi.org/10.55407/rsge.113204

PENG, B.X., DU, Y.S., LI, D.Q., BAI, Z.C., 2004. The first discovery of the Early Cretaceous pterosaur track and its significance in Yanguoxia, Yongjing County, Gansu Province. Earth Science: *Journal of China University of Geosciences*, 29: 21- 24.

PENTLAND, A.H. y POROPAT, S.F. (2023). A review of the Jurassic and Cretaceous Gondwanan pterosaur record. *Gondwana Research*, 119, 341-383. https://doi.org/10.1016/j.gr.2023.03.005

PEREDA-SUBERBIOLA, X., BARDET, N., JOUVE, S., IAROCHÈNE, M., BOUYA, B. y AMAGHZAZ, M. (2003). A new azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous phosphates of Morocco. In: Buffetaut E, Mazin J-M (Eds) *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. *Geological Society of London* Special Publications, London, 80-90. https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.08

PETERS, D. (2011). A Catalog of Pterosaur Pedes for Trackmaker Identification. *Ichnos*, 18: 114-141. https://doi.org/10.1080/10420940.2011.573605

RECK, H. (1931). Die deutschostafrikanischen Flugsaurier. - Centralblatt für Mineralogie, *Geologie und Paläontologie*, 7: 321-336.

RODRIGUES, T., KELLNER, A.W.A., MADER, B.J. y RUSSELL, D.A. (2011). New pterosaur specimens from the Kem Kem beds (Upper Cretaceous, Cenomanian) of Morocco. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 117: 149-160.

RODRÍGUEZ-DE LA ROSA, R.A. (2003). Pterosaur tracks from the Latest Campanian Cerro del Pueblo Formation of southeastern Coahuila, Mexico. En: Buffetaut, E., Mazin, J.M. (Eds.), Evolution and Palaeobiology of pterosaurs. *Geological Society, London*, Special Publications, 217: 275-282. https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.16

ROMANO, M., WHYTE, M.A. y JACKSON, S.J. (2007). Trackway Ratio: A New Look at Trackway Gauge in the Analysis of Quadrupedal Dinosaur Trackways and its Implications for Ichnotaxonomy. *Ichnos,* 14(3-4). 257-270. https://doi.org/10.1080/10420940601050014

SMITH, R.E., IBRAHIM, N., LONGRICH, N., UNWIN, D.M., JACOBS, M.L., WILLIAMS, C.J., ZOUHRI, S. y MARTILL, D.M. (2023). The pterosaurs of the Cretaceous Kem Kem Group of Morocco. *PalZ,* 97: 519-568. https://doi.org/10.1007/s12542-022-00642-6

SMITH, R.E., MARTILL, D.M., KAO, A., ZOUHRI, S. y LONGRICH, N. (2021). A long-billed, possible probe-feeding pterosaur (Pterodactyloidea:? Azhdarchoidea) from the mid-Cretaceous of Morocco, North Africa. *Cretaceous Research*, 118, 104643, https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104643

SMYTH, R.S.H., BREITHAUPT, B.H., BUTLER, R.J., FALKINGHAM, P.L., y UNWIN, D.M. (2025). Identifying pterosaur trackmakers provides critical insights into mid-Mesozoic ground invasion. *Current Biology*, 35: 2337-2353. https://doi.org/10.1016/j.cub.2025.04.017

STOKES, W.L. (1957). Pterodactyl tracks from the Morrison Formation. *Journal of Paleontology*, 31: 952-954.

STRICKSON, E.C. (2022). Heteropody index: A square peg in a round hole? *Palaios*, 37(2): 44-51. https://doi.org/10.2110/palo.2021.032

THULBORN T. (1990). *Dinosaur tracks*. London: Chapman & Hall. https://doi.org/10.1007/978-94-009-0409-5

UNWIN, D.M. y HEINRICH, W. (1999). On a Pterosaur Jaw from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania). *Fossil Record*, 2: 121-134. https://doi.org/10.1002/mmng.1999.4860020109

UNWIN, D.M. y MARTILL, D.M. (2007). Pterosaurs of the Crato Formation. En: Martill, D.M., Bechly, G., Loveridge, R.F. (Eds.), *The Crato Fossil Beds of Brazil Window into an Ancient World*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 475-524. https://doi.org/10.1017/CBO9780511535512.018

UPCHURCH, P., ANDRES, B., BUTLE, R.J. y BARRETT, P.M. (2015). An analysis of pterosaurian biogeography: implications for the evolutionary history and fossil record quality of the first flying vertebrates. *Historical Biology*, 27(6): 97-717. https://doi.org/10.1080/08912963.2014.939077

VAN DIJK, D.E. (1978). Trackways in the Stormberg. *Palaeontologia Africana* 21: 113–120.

WELLNHOFER, P. y BUFFETAUT, E. (1999). Pterosaur remains from the Cretaceous of Morocco. *Paläontologische Zeitschrift*, 73(1-2): 133-142. Bibcode:1999PalZ...73..133W. https://doi.org/10.1007/BF02987987

WHYTE, M.A. y ROMANO. M. (2014). First record of the pterosaur footprint *Pteraichnus* from the Saltwick Formation (Aalenian) of the Cleveland Basin, Yorkshire, UK. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 60(1): 19–27. doi: https://doi.org/10.1144/pygs2014-338

WITTON, M.P. (2013). *Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy.* Princeton University Press, p. 291. https://doi.org/10.1515/9781400847655

WRIGHT, J.L., UNWIN, D.M., LOCKLEYL, M.G. y RAINFORTH, E.C. (1997). Pterosaur tracks from the Purbeck Limestone Formation of Dorset, England. *Proceedings of the Geologists' Association*, 108(1): 39-48. https://doi.org/10.1016/S0016-7878(97)80004-1

WROBLEWSKI, A.F.J. (2023). The makers of *Rhamphichnus* ispp. reinterpreted as lepidosaurian and crocodilian, not pterosaurian. *Geobios*, 77: 71-79. https://doi.org/10.1016/j.geobios.2022.12.001

WU, W.H., ZHOU, C.-F. y ANDRES, B. (2017). The toothless pterosaur *Jidapterus edentus* (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Jehol Biota and its paleoecological implications. *PLoS ONE,* 12: e0185486. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185486

XING, L.D., HARRIS, J.D., GIERLINSKI, G.D., GINGRAS, M.K., DIVAY, J.D., TANG, Y.G. y CURRIE, P.J. (2012). Early Cretaceous pterosaur tracks from a "buried" dinosaur tracksite in Shandong Province, China. *Palaeoworld,* 21(1): 50-58. https://doi.org/10.1016/j.palwor.2012.02.004

XING, L.D., LOCKLEY, M.G., MARTY, D., PIÑUELA, L., KLEIN, H., ZHANG, J.P. y PERSONS, W.S. (2015). Redescription of the partially collapsed Early Cretaceous Zhaojue dinosaur tracksite (Sichuan Province, China) by using previously registered video coverage. *Cretaceous Research*, 52(4): 138-152. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2014.09.010

XING, L.D., LOCKLEY, M.G., PIÑUELA, L., ZHANG, J.P., KLEIN, H., LI, D. y WANG, F. (2013). Pterosaur trackways from the Lower Cretaceous Jiaguan Formation (Barremian- Albian) of Qijiang, Southwest China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 392(28-33): 177-185. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.09.003

ZHOU, C.F., ZHU, Z. y CHEN, J. (2022). First pterosaur from the Early Cretaceous Huajiying Formation of the Jehol Biota, northern Hebei Province, China: insights on the pedal diversity of Pterodactyloidea, *Historical Biology*, 35(7): 1129-1135. https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2079085

Este libro se terminó de imprimir
en el mes de junio de 2026
año de lenguas romances y
dinosaurios.

Este volumen reúne los trabajos presentados en el congreso *Paladino. Las lenguas romances y los dinosaurios. Una revolución en la ciencia*, celebrado en La Rioja del 12 al 16 de mayo de 2025. A partir del estudio de los dinosaurios —cuyos restos fósiles han suscitado interpretaciones diversas a lo largo de la historia—, la obra reflexiona sobre la evolución del conocimiento científico y su dimensión cultural.

En un contexto dominado por la difusión en lengua inglesa, los autores analizan las limitaciones de este modelo y reivindican el valor de las lenguas romances como vehículos de expresión científica.

El libro subraya la importancia de recuperar tradiciones investigadoras, atender a publicaciones menos visibles y fomentar la pluralidad lingüística como herramienta para enriquecer la ciencia.

La Rioja, con su excepcional patrimonio paleontológico y su vínculo con el origen del castellano, se presenta así como un escenario privilegiado para este diálogo entre ciencia, lengua y sociedad.

IER Instituto de Estudios Riojanos
larioja.org

La Rioja

UNIVERSIDAD DE LA RIOJA

PROYECTO VALLE DE LA LENGUA