

DINOSAURIOS IBÉRICOS, FINAL DEL JURÁSICO Y LA FORMACIÓN MORRISON

JOSÉ IGNACIO CANUDO¹

RESUMEN

El registro de dinosaurios de la Península Ibérica presenta una gran ambigüedad paleobiogeográfica durante el tránsito Jurásico-Cretácico. Hay una mezcla de elementos europeos, norteamericanos y endémicos. Algunos géneros de la Formación Morrison (EE.UU.) como *Stegosaurus* o *Allosaurus* se han identificado en Iberia, pero también se han descrito taxones exclusivamente europeos como *Dacentrurus*, *Turiasaurus* o *Galvesaurus*. Esta presencia conjunta implica un papel significativo tanto de los fenómenos de dispersión, como del endemismo. La dispersión al final del Jurásico podría estar restringida a algunos grupos como los terópodos o los estegosaurios, ya que los saurópodos ibéricos y norteamericanos son claramente diferentes. Esta dispersión se produciría por medio del corredor Iberia-Terranova que funcionaría en el Kimmeridgiense coincidiendo con un periodo regresivo. Para algunos autores, el registro conocido se explicaría mejor con un intercambio de faunas previo al Kimmeridgiense, y una evolución vicariante de algunos grupos de dinosaurios (como los terópodos) durante el Kimmeridgiense - Titónico en Norteamérica e Iberia. Las faunas de la base del Cretácico de la Península Ibérica presentan elementos endémicos y singulares que indican un claro aislamiento. Sin embargo, siguen siendo faunas "jurásicas", por lo que el reemplazamiento por las faunas "cretácicas" se produjo posteriormente al límite Jurásico-Cretácico, al menos, en la Península Ibérica.

Palabras clave: Dinosaurios. Paleobiogeografía. Península Ibérica. Transición Jurásico-Cretácico.

The dinosaur record of the Iberian Peninsula displays great palaeobiogeographic ambiguity in the Jurassic-Cretaceous transition. There is a mixture of European, North American and endemic elements. Genera such as Ste-

1. Grupo Aragosaurus (www.aragosaurus.com). Paleontología. Facultad de Ciencias. Universidad de Zaragoza. Pedro Cerbuna 12. 50009 Zaragoza. jicanudo@unizar.es

JOSÉ IGNACIO CANUDO

gosaurus and Allosaurus of the Morrison Formation (in the USA) have been described in Iberia, but so too have exclusively European taxa such as Dacentrurus, Turiasaurus and Galvesaurus. This joint presence implies that both dispersal and endemism played an important part. The dispersal at the end of the Jurassic could be restricted to certain groups such as the theropods or stegosaurs, since the Iberian and North American sauropods are clearly different. This dispersal would take place through the Newfoundland-Iberia Corridor, which would be possible in the Kimmeridgian, coinciding with a regressive period. For some authors, the known record can be better explained in terms of an exchange of faunas prior to the Kimmeridgian, with vicariant evolution of some groups of dinosaurs (such as the theropods) in the Kimmeridgian-Tithonian in North America and Iberia. The faunas from the base of the Cretaceous of the Iberian Peninsula display endemic and singular elements that clearly indicate isolation. However, they continue to be "Jurassic" faunas, meaning that their replacement by "Cretaceous" faunas took place after the Jurassic-Cretaceous boundary, at least on the Iberian Peninsula.

Key words: *Dinosaurs. Paleobiogeography. Iberian Peninsula. Jurassic-Cretaceous transition.*

INTRODUCCIÓN

La teoría de Tectónica de Placas es el marco conceptual capaz de proponer modelos para explicar observaciones tan dispares como la disposición actual de las montañas, o la distribución paleobiogeográfica de los dinosaurios durante el Mesozoico. El principal argumento de esta teoría es que las placas tectónicas, y con ellas sus masas terrestres, se mueven lateralmente. De esta manera, a lo largo de la historia terrestre los continentes se han separado y unido, y con ellos las faunas de vertebrados terrestres que vivían en ellas. Si esto no fuera así, difícilmente se podría explicar, por ejemplo, la presencia conjunta del saurópodo *Brachiosaurus* en el Jurásico Superior de las Montañas Rocosas en Norteamérica (Riggs, 1901) y en el sur de Tanzania (Janensch, 1961). La geografía de estos descubrimientos es incompatible con la posición actual de los continentes. Sin embargo, si África y América estaban unidas en el Jurásico, como propone la Tectónica de Placas, habría continuidad de las masas terrestres y se explicaría con facilidad la distribución paleobiogeográfica de *Brachiosaurus*.

El desplazamiento de las placas tectónicas puede crear barreras geográficas para los dinosaurios, como son la formación de montañas o de océanos, o puede producir conexiones terrestres entre las masas de tierra firme inicialmente separadas (Galton, 1977; Pereda-Suberbiola, 1994; Sereno, 1999; Escaso *et al.*, 2007a; Gheerbrant y Rage, 2006). La distribución y la diversidad de los dinosaurios se puede interpretar temporalmente por los cambios paleogeográficos en función del movimiento de las placas tectónicas durante el Mesozoico. Los continentes se fragmentan produciendo separación de las faunas y procesos de vicarianza. Por contrario, también se

reagrupan en unos nuevos, produciéndose intercambios de faunas rápidos y reconocibles en el registro fósil de dinosaurios. En consecuencia, la distribución de los dinosaurios es un magnífico indicador de las conexiones o del aislamiento entre los continentes durante el Mesozoico (Russell, 1993, Sereno *et al.*, 1994; Molnar, 1997; Le Loeuff, 1997; Mateus, 2006; Gheerbrant y Rage, 2006. Escaso *et al.*, 2007).

La Península Ibérica desde la fragmentación de la Pangea ha ocupado una posición clave para entender y explicar las relaciones entre las faunas de dinosaurios de Gondwana y Laurasia, las conexiones entre Europa y Norteamérica o la presencia de endemismos (Galton, 1977; Pereda-Suñer, 1994; Sereno, 1999; Canudo y Salgado, 2003; Royo-Torres *et al.*, 2006). La razón es la mezcla en la Península Ibérica de taxones gondwánicos, laurasiáticos y endemismos, cuya consecuencia es la ambigüedad paleobiogeográfica de la Península Ibérica desde el Jurásico Superior y durante el Cretácico (Canudo, 2006).

Uno de los momentos claves para entender esta ambigüedad paleobiogeográfica es el tránsito entre el Jurásico-Cretácico (Fig. 1). Los modelos paleogeográficos proponen que la Península Ibérica se encuentra separada de Gondwana y de Norteamérica (Dercourt, 2000; Blakey, 2004). Sin embargo, en los últimos años se han realizado singulares y abundantes descubrimientos de dinosaurios en Portugal y España que no concuerdan con una evolución vicariante a partir del final del Jurásico. Además los intercambios faunísticos, las extinciones locales, y los endemismos tuvieron un papel significativo en la estructuración de las faunas de dinosaurios de la Península Ibérica. El objetivo de este trabajo es valorar cual es el papel de cada uno de estos efectos en las faunas de dinosaurios del tránsito Jurásico y el Cretácico de la Península Ibérica.

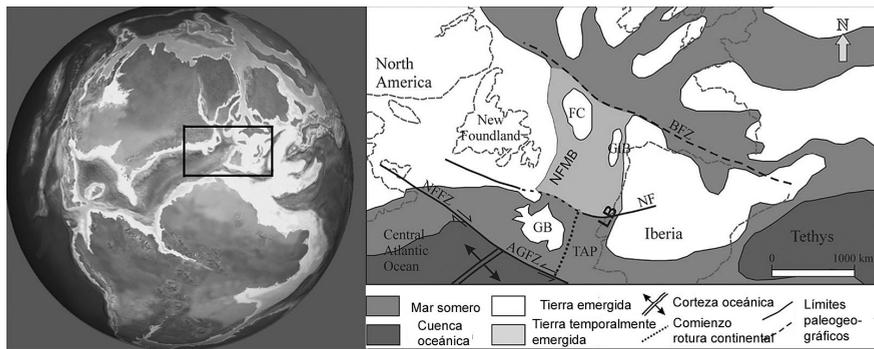


Fig. 1. Paleogeografía del Jurásico Superior en el Atlántico Norte. Reconstrucción global de Blakey (2004), en la que se observa la presencia de un mar abierto entre Iberia y Norteamérica. Reconstrucción en detalle de Escaso *et al.* (2007), a partir de los datos de Dercourt *et al.* (2000), en la que interpreta la presencia de una tierra temporalmente emergida entre Iberia y Norteamérica.

1. RESTOS DIRECTOS DE DINOSAURIOS DEL TRÁNSITO JURÁSICO-CRETÁCICO

Los restos directos de dinosaurios del final del Jurásico y del comienzo del Cretácico son relativamente abundantes en la Península Ibérica, encontrándose en tres áreas: La costa portuguesa (Kimmeridgiense-Titónico), la costa asturiana (Kimmeridgiense) y la Cordillera Ibérica (Titónico-Berriasiense). Se han realizado varias revisiones y puestas al día de estos restos de dinosaurios (Dantas, 1990; Antunes y Mateus, 2003; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004; Canudo *et al.*, 2005; Ortega *et al.*, 2006). Hasta hace pocos años, la mayor parte del material era fragmentario, sin embargo el esfuerzo de los equipos españoles y portugueses en los últimos 15 años ha hecho que tengamos un aceptable conocimiento de estas faunas de dinosaurios. A continuación vamos a hacer un repaso de estos conocimientos.

1.1. Saurópodos

Los restos de saurópodos encontrados en la Península Ibérica en el Jurásico Superior se asignaron tradicionalmente a géneros o a familias representadas en la Formación Morrison en EE.UU. Así, Lapparent y Zbyszewski (1957) describieron *Apatosaurus alenquerensis* Lapparent y Zbyszewski 1957 y *Brachiosaurus atalaiensis* Lapparent y Zbyszewski 1957; Martínez *et al.* (2000b) asignaron dientes aislados del Kimmeridgiense de Asturias a Camarasauridae y a Diplodocidae; Cuenca-Bescós *et al.* (1997) en su estudio de la Formación Villar del Arzobispo incluyeron al saurópodo de Cuesta Lonsal (Galve, Teruel) en Camarasauridae?, e identificaron un diente aislado como de Diplodocidae. Rauhut (2000) clasificó un diente aislado de Guimarota en Brachiosauridae.

En los últimos años, sobre todo a raíz del descubrimiento de ejemplares más completos y la reinterpretación del material clásico se ha considerado que los saurópodos ibéricos de este intervalo temporal tiene un difícil acomodo en las familias clásicas de la Formación Morrison. En bastantes casos se han asignado a nuevos taxones exclusivos de la Península Ibérica, cuya posición sistemática es y será objeto de discusión. Se han descrito seis nuevos taxones: *Dinbeiosaurus*, *Lourinbasaurus*, y *Lusotitan* en Portugal; *Losillasaurus*, *Galvesaurus* y *Turiasaurus* en España.

Dinbeiosaurus lourinbanensis Bonaparte y Mateus, 1999 está descrito con un solo ejemplar, conocido como el dinosaurio de “Praia de Porto Dinheiro” (Dantas *et al.*, 1992; Bonaparte y Mateus, 1999). Se ha conservado una serie de vértebras dorsales con caracteres que permiten incluirlo en Diplodocidae. Está datado como Kimmeridgiense superior. El dinosaurio de “Praia de Porto Dinheiro” fue inicialmente asignado a *Apatosaurus alenquerensis* (Dantas *et al.*, 1992), pero el estudio en detalle de Bonaparte y Mateus (1999) demostró que se trataba de un nuevo taxón. Estos autores consideran a *Dinbeiosaurus* como un género endémico de Portugal, presenta algunos caracteres más derivados que *Diplodocus*, pero al mismo tiempo presenta

caracteres más primitivos, como su reducida altura de la espina neural. Esto parece indicar que *Dinheirosaurus* no es una forma derivada de *Diplodocus*, sino de una especie más primitiva. Estas diferencias se atribuyen al aislamiento geográfico entre las poblaciones norteamericanas y portuguesas durante algunos millones de años (Bonaparte y Mateus, 1999).

Lourinbasaurus alenquerensis (Lapparent y Zbyszewski, 1957) fue descrito con el ejemplar incluido inicialmente en *Apatosaurus alenquerensis* (Lapparent y Zbyszewski, 1957) y posteriormente en *Camarasaurus alenquerensis* (McIntosh, 1990; Wilson y Sereno, 1998). Dantas *et al.*, (1998) propusieron el nuevo género *Lourinbasaurus* y la combinación *Lourinbasaurus alenquerensis* (Lapparent y Zbyszewski, 1957). El holotipo es el mismo que *Apatosaurus alenquerensis* descrito y figurado por Lapparent y Zbyszewski, (1957). La posición sistemática de estos restos está sin clarificar, para Upchurch *et al.* (2004) es un Eusauropoda basal.

Lusotitan atalaiensis (Antunes y Mateus, 2003) es un braquiosáurido, en el que se ha incluido gran parte del material atribuido a *Brachiosaurus atalaiensis* (*sensu* Lapparent y Zbyszewski, 1957). Sus restos fósiles provienen del Titónico (Antunes y Mateus, 2003) de Atalaia (Lourinha, Portugal). *Brachiosaurus atalaiensis* estaba definido con varios ejemplares, pero Lapparent y Zbyszewski (1957) no designaron el holotipo. Para solucionar el problema, Antunes y Mateus (2003) propusieron como lectotipo el ejemplar más completo formado tanto por elementos del esqueleto apendicular y axial. Los caracteres morfológicos permitieron diferenciarlo de *Brachiosaurus*, y definir el nuevo género *Lusotitan* para la especie *atalaiensis*. La presencia de espinas neurales bajas, un húmero alargado y con prominente cresta deltopectoral, entre otros caracteres permitió incluirlo en Brachiosauridae (Antunes y Mateus, 2003).

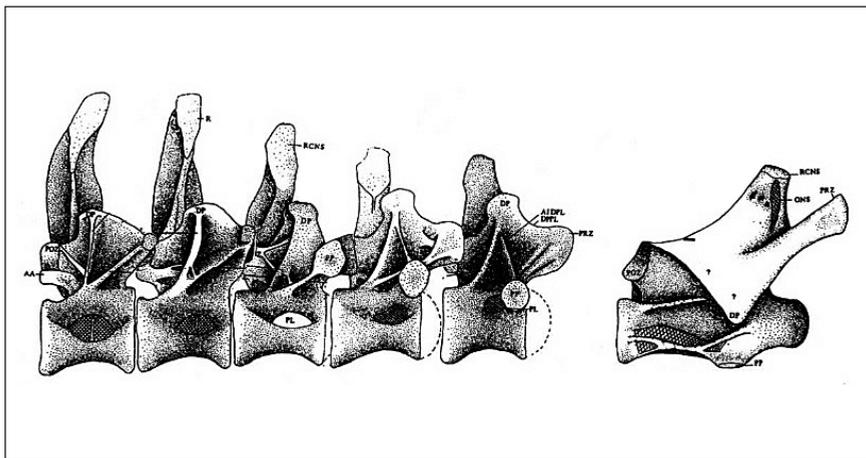


Fig. 2. Vértices dorsales y cervical del diplodocimorfo portugués *Dinheirosaurus lourinbanensis* en vista lateral (Bonaparte y Mateus, 1999). Sin escala.

JOSÉ IGNACIO CANUDO

Losillasaurus giganteus Casanovas, Santafé y Sanz, 2001 es un saurópodo de gran tamaño del que se han descrito restos craneales y postcraneales tanto del esqueleto apendicular, como axial (Casanovas *et al.*, 2001; Vila *et al.*, 2008). Inicialmente sus restos fósiles se situaron geológicamente en la Formación Collado (Casanovas *et al.*, 2001) de edad Barremiense superior. Sin embargo, en trabajos recientes se ha reinterpretado su posición estratigráfica, situando el yacimiento donde se encontró en la Formación Villar del Arzobispo (Royo-Torres *et al.*, 2006; Vila *et al.*, 2008). Este dinosaurio presenta algunos caracteres singulares, como es la forma de alfanje de la espina neural de la primera vértebra caudal. Su posición taxonómica resulta complicada y polémica. Inicialmente, Casanovas *et al.* (2001), lo relacionan con *Haplocanthosaurus*, un neosaurópodo primitivo de la Formación Morrison en EE.UU. Pero en general, los autores que lo utilizan en propuestas filogenéticas lo sitúan fuera de Neosauropoda. Así, Harris y Dodson (2004) lo relacionan con *Mamenchisaurus*, un saurópodo del Jurásico Superior de China. Por otra parte, Royo-Torres *et al.* (2006) lo incluyen en su nuevo clado Turiasaria. Realmente es problemático donde elegir, *Losillasaurus* es un endemismo ibérico, un emigrante chino o un emigrante norteamericano.

Galvesaurus herreroi Barco, Canudo, Cuenca-Bescós y Ruiz-Omeñaca 2005 (Fig. 3) es un ejemplar recuperado en el yacimiento Cuesta Lonsal de la Formación Villar del Arzobispo en Galve (Teruel). Su edad es Titónico medio-Berriasiense inferior (Díaz-Molina *et al.*, 1985; Canudo *et al.*, 2005). Hay cierta controversia porque con el saurópodo de Cuesta Lonsal se han descrito dos taxones distintos: *Galvesaurus* y *Galveosaurus* (Barco *et al.*, 2005; Sánchez-Hernández, 2005). Solo apuntar, que el saurópodo de Cuesta Lonsal ha formado parte de la investigación de nuestro grupo desde la década de los 1990 (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004; Barco, 2005; Canudo *et al.*, 2005), hasta que finalmente en el año 2005 se publicó bajo el nombre del nuevo taxón *Galvesaurus* dedicado a Galve. Un poco después y sobre el mismo ejemplar (y casi el nombre) se describió el taxón *Galveosaurus*. Tanto por las cuestiones morales como que *Galveosaurus* es un sinónimo posterior de *Galvesaurus*, es un taxón que no debe usarse (Barco *et al.*, 2006a). El nombre correcto para el Saurópodo de Cuesta Lonsal es el de *Galvesaurus*. Independientemente de esta controversia, *Galvesaurus* es un taxón singular debido a la dificultad de asignarlo a alguno de los grupos tradicionales, tal y como se ha comentado con otros taxones de la Formación Villar del Arzobispo. A partir de un estudio preliminar de su vértebra dorsal CLH-16, *Galvesaurus* se incluyó en Camarasauridae (Pérez-Oñate *et al.*, 1994), más bien por exclusión de caracteres diagnósticos de otras familias, que por presentar caracteres de esta familia. Royo-Torres *et al.* (2006) proponen incluirlo en su clado Turiasaria, excluyéndolo de Neosauropoda. Sin embargo, esta propuesta adolece que en la propuesta filogenética de Royo-Torres *et al.* (2006) para *Galvesaurus* no se tuvieron en cuenta algunos huesos, además algunas polaridades de los caracteres estaban mal interpretadas (Barco *et al.*, 2006a). El estudio cladístico realizado a partir de la matriz de Wilson (2002)

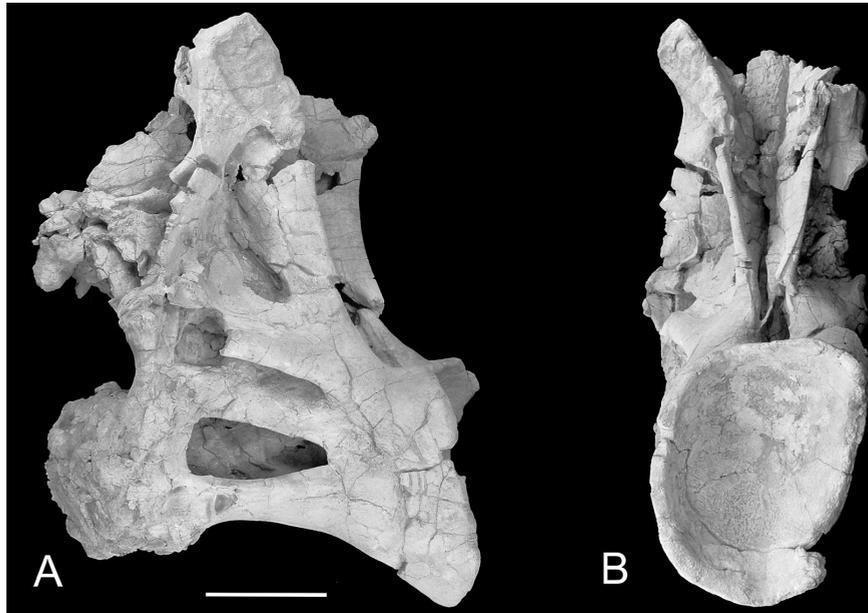


Fig. 3. Vértebra cervical del macronario *Galvesaurus herreroi* de la Formación Villar del Arzobispo (Teruel, España), A: Vista lateral. B: Vista posterior. La escala es 10 cm. (Barco *et al.*, 2006a).

con algunas modificaciones, demostró que *Galvesaurus* estaba situado en el clado Neosauropoda, y posiblemente en la base de Macronaria (Fig. 4), aunque la escasez de información de los taxones de esta parte de cladograma deja abiertas otras posibilidades (Barco *et al.*, 2006a).

Turiasaurus riodevensis Royo-Torres, Cobo y Alcalá 2006 es el último saurópodo descrito en el tránsito Jurásico-Cretácico de la Península Ibérica. Proviene de la Formación Villar del Arzobispo en los alrededores de Riodeva (Teruel). Su edad sería Titónico medio-Berriasiense inferior (Royo-Torres *et al.*, 2006). Este enorme saurópodo demuestra que el gigantismo también se produjo fuera de los neosaurópodos. En efecto, Royo-Torres *et al.*, (2006) incluyen a *Turiasaurus*, junto a *Losillasaurus* y a *Galvesaurus* en un clado que denominan Turiasaria. Estos primitivos saurópodos se quedarían fuera de la radiación neosauropoda y formarían parte de un grupo endémico de Europa. La definición de este clado presenta un gran interés paleobiogeográfico ya que demuestra claramente la presencia de faunas de saurópodos ibéricas (o europeas) distintas de las norteamericanas. Sin poner en duda la validez de Turiasaria, otros autores consideran que *Galvesaurus* es un Neosauropoda basal, al presentar claras sinapomorfias de este clado (Barco *et al.*, 2006a). Por otra parte, otros restos fragmentarios de gran tamaño encontrados en la Formación Villar del Arzobispo en Riodeva, como una enorme vértebra caudal sin caracteres de los neosaurópodos (Royo-Torres y Cobos, 2005) podrían pertenecer a los turiasaurios.

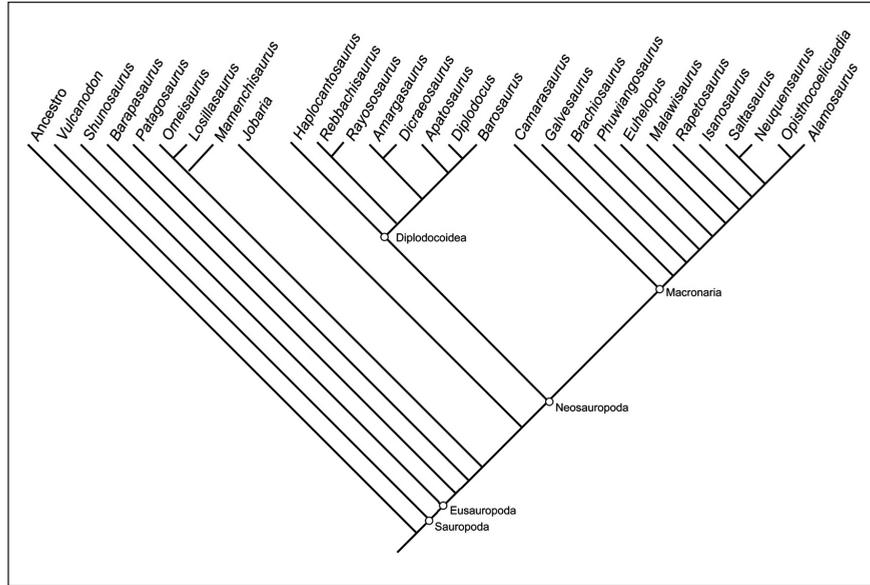


Fig. 4. Cladograma propuesto por Barco *et al.* (2006a) para explicar las relaciones filogenéticas de *Galvesaurus herreroi*. En esta hipótesis, *Galvesaurus* se sitúa en la base de la radiación de los macronarios.

Hay algunos restos fragmentarios del tránsito Jurásico-Cretácico de saurópodos que merece la pena señalar. Cuenca-Bescós *et al.* (1997) describieron un diente con una morfología singular en el yacimiento Carretera (Formación Villar del Arzobispo, Galve), asignándolo a un saurópodo diplodócido. Presenta una morfología típica cilíndrica (“en forma de lápiz”), es ligeramente curvado y con el ápice algo espatulado. Esta morfología cilíndrica caracteriza al clado Diplodocimorpha (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002). Los representantes primitivos (rebaquisáuridos) y derivados de este clado (diplodócidos) presentan dientes sin esta expansión apical. La presencia de este carácter primitivo en este diente nos indica la presencia de una forma basal de Diplodocimorpha o de Neosauropoda en el tránsito Jurásico-Cretácico de la Península Ibérica. Este enigmático grupo también se ha descrito en el Kimmeridgiense de Asturias, donde Martínez *et al.* (2000b) describen un diente asignado a Diplodocidae, morfológicamente muy parecido al del yacimiento Carretera. En los últimos años se han hecho descubrimientos fragmentarios en la Formación Villar del Arzobispo, en los alrededores de Riodeva, que se han asignado al clado Diplodocimorpha. Royo-Torres y Cobos (2004) clasifican un fragmento de ilion de Pino de Jarque 2 como de Diplodocidae.

Por otra lado, hay otras evidencias de la presencia de neosaurópodos primitivos en la Península Ibérica, además de *Galvesaurus*. Así Yagüe *et al.* (2006) describieron una serie vertebral caudal en el Jurásico Superior de Portugal y la asignan a un macronario basal cercano a *Camarasaurus*.

1.2. Terópodos

Los terópodos del tránsito Jurásico-Cretácico en la Península Ibérica presentan una gran diversidad. Se han reconocido neoceratosaurios, diferentes clados de tetanuros basales, celurosaurios basales y derivados, además de maniraptores (Antunes y Mateus, 2003; Ortega *et al.*, 2006; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2007a). Se ha citado material fragmentario, como dientes aislados y centros vertebrales en Portugal (Zinke y Rauhut, 1994; Rauhut y Kriwet, 1994; Rauhut, 1996; Rauhut, 2000), en la Cordillera Ibérica (Casanovas *et al.*, 1993; Barco y Ruiz Omeñaca, 2001a, b; Abella y Suñer, 2004; Canudo *et al.*, 2005; 2006a) y en Asturias (Martínez *et al.*, 2000a,c; Martínez *et al.*, 2001). Este material suele ser demasiado fragmentario para hacer precisiones sistemáticas, pero si que muestra la gran diversidad de terópodos grandes y pequeños que albergan los sedimentos del Jurásico Superior y la base del Cretácico Inferior de la Península Ibérica. Por ejemplo, en el Kimmeridgiense de la Guimarota hay dientes aislados de pequeños terópodos asignados a *Compsognathus*, cf. *Richardoestesia*, Troodontidae, Dromaeosauridae y Velociraptorinae (Rauhut, 2000). En el Kimmeridgiense de Asturias hay dientes de Carnosauria indet., Carcharodontosauridae y Maniraptora (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2007a).

En general, el material más completo y más interesante para la paleogeografía proviene del Jurásico Superior de Portugal. Se han descrito tres taxones hasta el momento: el carnosaurio *Lourinbanosaurus antunesi* Mateus 1998, el tiranosauroido *Aviatyrannis jurassica* Rauhut 2003 y el alosáurido *Allosaurus europaeus* Mateus, Walen y Antunes, 2006. Además se han citado restos fragmentarios asignados a taxones conocidos como *Ceratosaurus* y a tetanuros basales como *Torvosaurus* (Fig. 5) o *Allosaurus* (Antunes y Mateus, 2003).

Lourinbanosaurus antunesi es un Tetanurae descrito a partir de restos del esqueleto axial y huesos (Mateus, 1998, Fig. 6). A esta especie se han asignado restos embrionarios encontrados en el interior de huevos (Mateus *et al.*, 2001). El material se ha recuperado en el Titónico inferior de Porto das Bascas y Paimogo. *Lourinbanosaurus* fue inicialmente identificado como un alosauroido, probablemente un sinráptido (Mateus, 1998), un grupo de alosáuridos del Jurásico Superior de China. Esta identificación la propuso considerando que *Lourinbanosaurus* era una forma menos derivada que *Allosaurus*. Posteriormente, el mismo autor lo sitúa como un Tetanurae en sentido amplio (Antunes y Mateus, 2003), por lo que la posición de este terópodo necesita una mayor clarificación dentro de este clado.

Aviatyrannis jurassica está descrito con un ilion casi completo del yacimiento de Guimarota, cerca de Leiria. Se encontró en la Formación Alcobaça de edad Kimmeridgiense (Rauhut, 2003). Es un resto muy fragmentario, pero presenta los suficientes caracteres diagnósticos para incluirlos en Tyrannosauroida. Junto a *Stokesosaurus* del Jurásico Superior de Norteamérica son la evidencia de la presencia de este clado en niveles jurásicos, aunque su tamaño es mucho menor del que alcanzarán en el Cretácico Superior (Rauhut, 2003).

JOSÉ IGNACIO CANUDO

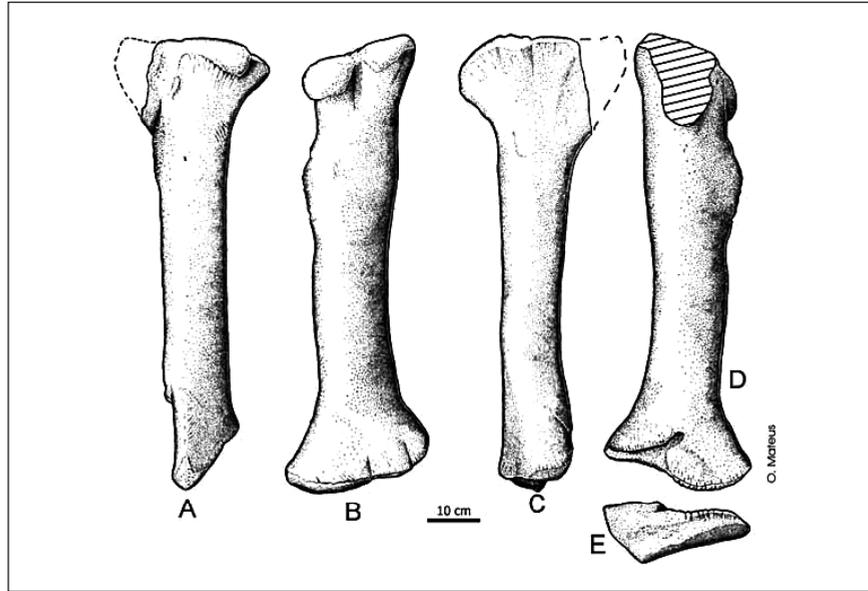


Fig. 5. Tibia izquierda del terópodo *Torvosaurus* del Jurásico Superior de Portugal (Antunes y Mateus, 2003). Este género está descrito en la Formación Morrison en EE.UU.

Una de las referencias más interesantes para interpretar la paleobiogeografía del final del Jurásico en la Península Ibérica es la cita de *Allosaurus fragilis* Marsh, 1977, en el Jurásico Superior de Portugal (Pérez-Moreno *et al.*, 1999). Se trata de un único ejemplar compuesto de material craneal y postcraneal recuperado en el yacimiento Andrés de Camadas de Alcobaca. Esta especie es uno de los terópodos más abundantes en la Formación Morrison en Norteamérica y su presencia en Portugal resultaría de gran interés paleobiogeográfico. Sin embargo, la presencia de *Allosaurus fragilis* en la Península Ibérica a partir del material del yacimiento Andrés está puesta en duda por otros autores. Así, Antunes y Mateus (2003) clasifican a este ejemplar como *Allosaurus* sp., por considerar que carece de los caracteres diagnósticos de *A. fragilis*. Recientemente se ha descrito el taxón *Allosaurus europaeus* Mateus, Walen y Antunes, 2006 con este mismo ejemplar. Esta nueva especie de *Allosaurus* se caracteriza por varias autapomorfías en el cráneo, que lo diferencia de *A. fragilis* de la Formación Morrison (Mateus, *et al.*, 2006).

Otros tetanuros basales también han sido citados a partir de material fragmentario (Mateus y Antunes, 2000; Antunes y Mateus, 2003; Malafaia *et al.*, 2008). Se trata de una tibia asignada *Torvosaurus* sp. en el Titónico inferior de Casal do Bicho. Este género está descrito en la Formación Morrison en Norteamérica. Malafaia *et al.*, 2008 describen un fragmento de maxilar de la parte más alta del Kimmeridgiense de Porto Novo como cf. *Torvosaurus*. Un diente aislado a un terópodo indeterminado aff. *Megalosaurus* (Antunes y Mateus, 2003), un genero citado en el Jurásico Medio-Superior de Europa.

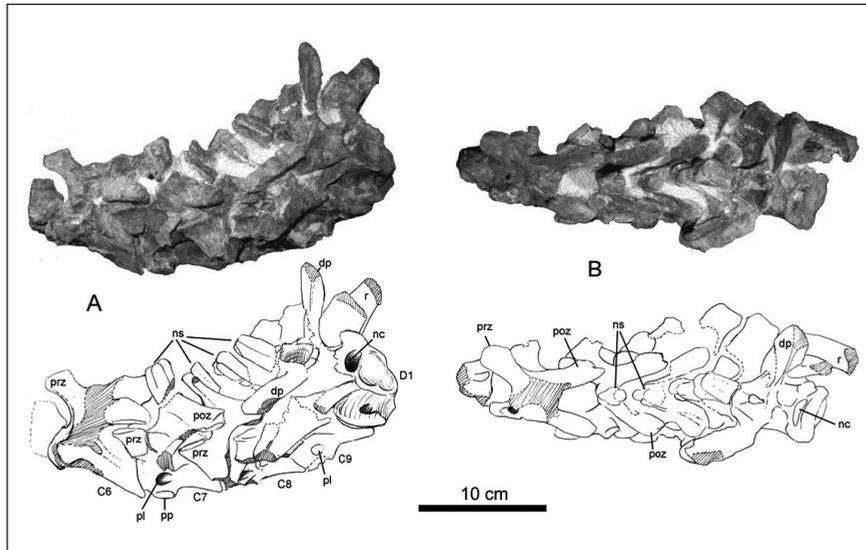


Fig. 6. Conjunto de vértebras cervicales en vista lateral (A) y dorsal (B) del terópodo portugués *Lourinbanosaurus antunesi*. Ilustración de Antunes y Mateus, 2003). Este género no está presente en la Formación Morrison en EE.UU.

También con material fragmentario también se ha citado ceratosaurios en Portugal. Se ha identificado un diente y material fragmentario del esqueleto apendicular (fémur y tibia) al género norteamericano *Ceratosaurus*. Los fósiles provienen del Kimmeridgiense superior-Titónico de Rodela do Valmitao (Antunes y Mateus, 2003; Mateus *et al.*, 2006). *Ceratosaurus* es un taxón bien representado en la Formación Morrison.

1.3. Tireóforos

Los tireóforos en el final del Jurásico y el comienzo del Cretácico en la Península Ibérica son relativamente abundantes, especialmente los estegosaurios. La Península Ibérica es una de las pocas áreas en el mundo donde se han encontrado estegosaurios y anquilosaurios en formaciones sincrónicas, aunque por el momento el registro de anquilosaurios es escaso. Se ha identificado el anquilosaurio *Dracopelta zbyzskii* Galton 1980a en Portugal (Pereda Suberbiola *et al.*, 2005a) y dos estegosaurios: *Dacentrurus* en Portugal y Valencia (Galton, 1991; Casanovas-Cladellas *et al.*, 1995a, b; Casanovas *et al.*, 1999; Escaso *et al.*, 2007b) y *Stegosaurus* en Portugal (Escaso *et al.*, 2007a). También se han encontrado en varias localidades de la Formación Villar del Arzobispo en Teruel (Royo-Torres *et al.*, 2003), que han sido identificados como *Stegosauria* indet.

Dracopelta zbyzskii es uno de los representantes más antiguos del grupo y el único descrito en este intervalo en la Península Ibérica (Pereda-

Suberbiola *et al.*, 2005). Se conoce un solo ejemplar de la Formación Freixel (Titónico) en Praia do Sul (Torres Vedras). El holotipo se encuentra en dos bloques de arenisca con parte del tórax y un autópodo de la mano derecha probablemente del mismo ejemplar (Pereda Suberbiola *et al.*, 2005).

Dacentrurus se trata de una forma basal de los estegosaurios con una amplia distribución en el Jurásico Superior de Europa (Galton y Upchurch, 2004). Se ha citado en Inglaterra y Francia y en varias localidades ibéricas, tanto en Portugal (Galton, 1991) como en España (Santafé-Llopis, 1996; Casanovas-Cladellas *et al.*, 1995a, b; 1997; 1999; Ortega *et al.*, 2006; Escaso *et al.*, 2006). La mayor parte de los restos proceden de los afloramientos del Kimmeridgiense superior - Titónico inferior de la región centro occidental portuguesa. Se han recuperado vértebras cervicales, dorsales, sacras y caudales, costillas, elementos de la región pélvica, elementos de ambas extremidades, y espinas dérmicas (Galton 1991; Escaso *et al.*, 2006). En España se ha citado en los acantilados de Quintes (Villaviciosa, Asturias), atribuyéndolos tentativamente a *Dacentrurus* (Ortega *et al.*, 2006; Escaso *et al.*, 2006). El equipo del Instituto Miquel Crusafont de Sabadell encontró la colección más completa (por el momento) de *Dacentrurus* en España. El material se recuperó en la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense), en La Comarca de Los Serranos (Valencia). Se han descrito vértebras cervicales, dorsales y caudales, costillas, un fragmento de isquion, un fémur, y una espina caudal (Santafé-Llopis, 1996; Casanovas-Cladellas *et al.*, 1995a, b; 1997; 1999).

Recientemente se ha publicado la presencia de *Stegosaurus* cf. *ungulatus* a partir de un ejemplar de la Formación Alcobaça-Grupo Lourinha (Kimmeridgiense superior-Titónico inferior). Escaso *et al.*, (2007b) han descrito dientes y elementos del esqueleto apendicular, axial y de la armadura dérmica, que para estos autores son indistinguibles de *Stegosaurus*. Se trata de la primera cita de este género fuera de Norteamérica y una de las mejores evidencias de la relación de las faunas de dinosaurios de la Formación Morrison y Portugal durante el tránsito entre el Kimmeridgiense y el Titónico (Escaso *et al.*, 2007b).

1.4. Ornitópodos

Los restos de ornitópodos en el final del Jurásico de la Península Ibérica son por el momento, fragmentarios y aportan escasa información paleobiogeográfica. Se han documentado en Portugal y en la costa asturiana. Se han descrito restos adscritos a Camptosauridae como *Draconyx loureiroi* Mateus y Antunes 2001. También hay posibles hipsilofodóntidos y driosáuridos. Cabe apuntar que todos los ornitópodos encontrados son formas de pequeño tamaño, mientras que algunas de las icnitas del Kimmeridgiense de la Costa asturiana y de Portugal son de gran tamaño (Piñuela *et al.*, 2002; Mateus y Milàn, 2005), por lo que parece faltan estas grandes formas en el registro óseo del final del Jurásico de la Península Ibérica.

Draconyx loureiroi está descrito a partir de un ejemplar del que se conservan dientes, vértebras caudales y partes del esqueleto apendicular ante-

rior y posterior. Proviene del Titónico de Vale Frades (Lourinha). Mateus y Antunes (2001) lo sitúan en Camptosauridae, lo cual es coherente con la distribución de esta familia, que se ha citado del Kimmeridgiense al Titónico de Norteamérica y de Inglaterra. Galton (1980b) y Mateus y Antunes (2001) citan la presencia de otros restos de camptosáuridos en Portugal. Ortega *et al.*, 2006 cita tres vértebras cervicales con una morfología similar *Camptosaurus* en el Jurásico Superior de Asturias, teniendo un contorno de los centros vertebrales cercano a *Camptosaurus prestwichii*, aunque prefieren identificarlos *Camptosaurus* indet.

Los “hipsilofodóntidos” es una familia de euornitópodos basales en la que se han incluido numerosas formas de pequeño tamaño del Jurásico Superior y del Cretácico Inferior. Para algunos autores esta familia como se ha considerado tradicionalmente no es monofilética, y debería desestimarse. Sin embargo dado su gran implante en la sistemática paleontológica, se ha preferido usarse en este trabajo con comillas. Los “hipsilofodóntidos” pueden estar representados con dientes aislados en el Kimmeridgiense del yacimiento de la Guimarota descritos con el nombre de *Phyllodon henkelli* Thulborn 1973. Dado lo fragmentario del material es considerado por otros autores como *nomen dubium* (Norman *et al.*, 2004), o se han incluido en Euornithopoda indet. (Weishampel, 2004).

Los driosáuridos también están representados por un ejemplar de Porto das Barcas (Lourinha) cercano a *Dryosaurus* (Dantas *et al.*, 2000). Recientemente se ha descrito una pequeña vértebra caudal juvenil de la Formación Lastres (Kimmeridgiense de Asturias). Esta vértebra presenta un morfología cercana a la *Dryosaurus*, por lo que podría incluirse en esta familia (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2007b), aunque estos mismos autores apuntan que dado lo fragmentario del material no hay que descartar que sea un “hipsilofodóntido”.

1.5. El reemplazamiento de los dinosaurios en el tránsito Jurásico-Cretácico

El tránsito entre el Jurásico y el Cretácico supuso una importante renovación de las asociaciones de dinosaurios en Laurasia. Como ejemplo, se pueden citar el reemplazo de los estegosaurios por los anquilosaurios entre los tireóforos; los camptosáuridos por los iguanodóntidos entre los ornitópodos medianos-grandes. En saurópodos, los abundantes neosaurópodos primitivos, diplodocimorfos y camarasáuridos, fueron sustituidos por los Titanosauriformes. En cuanto a los grandes terópodos, los alosáuridos, fueron sustituidos por carcarodontosáuridos y espinosaurios (Bakker, 1998).

Esta renovación no supuso la extinción de las típicas formas jurásicas, ya que por ejemplo los diplodocimorfos, estegosaurios siguieron presentes en el Cretácico Inferior de Laurasia (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2003; 2005b); aunque estas formas jurásicas quedaron residuales y progresivamente fueron desapareciendo durante el Cretácico Inferior. Existe una buena información de este relevo en Norteamérica (Bakker, 1998), pero hay escasez de

datos en otras partes del mundo. El tiempo y el modo en que se produjo es bastante desconocido, debido a la escasez de registro de dinosaurios en la base del Cretácico. Una de las áreas privilegiadas para investigar este relevo de faunas en el tránsito Jurásico-Cretácico es la Península Ibérica.

El relevo de la fauna de dinosaurios pudo estar relacionado con un enfriamiento producido al final del Jurásico, detectado al menos, hasta el Berriasiense medio (Chumakov, 2003). Las conexiones entre el Tetis y los mares del norte, producirían un aislamiento termal de las latitudes medias del hemisferio norte (Chumakov, 2003). En este contexto se puede hablar de una provincia boreal y otra tética en Laurasia, a la cual pertenecería la Península Ibérica. En torno al tránsito entre el Jurásico y el Cretácico se acelera la fragmentación de Pangea, con la propagación del *rifting* desde el Atlántico Central hacia el dominio del Atlántico Norte y la apertura gradual de la cuenca oceánica nordatlántica (Ziegler, 1988), quedando bien separadas la masa continental europea, de la norteamericana. En este escenario no podría estar relacionado los dinosaurios de una y otra parte del océano.

1.6. ¿La Formación Morrison en la Península Ibérica?

La proximidad morfológica y sistemática de algunos dinosaurios del Kimmeridgiense de Portugal y de la Formación Morrison (EE.UU.) ha sido una constante conclusión entre los investigadores que han estudiado los dinosaurios del final del Jurásico en Portugal (Pérez-Moreno *et al.*, 1999; Rauhut, 2003; Mateus, 2006; Mateus *et al.*, 2006; Malafaia *et al.*, 2007). De hecho, son las únicas evidencias de dinosaurios intercontinentales, en este caso entre Europa y Norteamérica. Para estos autores están bien documentadas en terópodos y de tireóforos.

Hay tres géneros de terópodos reconocidos en el Jurásico Superior de Portugal descritos en la Formación Morrison: *Ceratosaurus*, *Torvosaurus* y *Allosaurus* (Antunes y Mateus, 2003). Los géneros *Ceratosaurus* y *Torvosaurus* están descritos en la Formación Morrison. En Portugal, se ha descrito un fragmento de tibia izquierda de *Torvosaurus* y un fémur y tibia de *Ceratosaurus*. Con este material, Mateus *et al.* (2006) apuntan que *Ceratosaurus dentisulcatus* Madsen y Welles 2000 de la Formación Morrison también se encuentra en Portugal. Lo fragmentario de este material indica que estas determinaciones habría que usarlas con cautela (Ortega *et al.*, 2006). El registro de *Allosaurus* produce menos dudas para estos autores. De hecho, se han asignado a *Allosaurus fragilis* Marsh 1877 los restos de terópodo recuperados en el yacimiento Andrés en Portugal. El taxón *A. fragilis* es abundante en la Formación Morrison y su presencia en la Península Ibérica supondría una clara evidencia de una especie transoceánica (Pérez-Moreno *et al.*, 1999; Malafaia *et al.*, 2007). Sin embargo, la asignación del terópodo del yacimiento Andrés a la especie *A. fragilis* se ha puesto en duda recientemente. Para Mateus *et al.* (2006) pertenece a otra especie que describen como *Allosaurus europaeus* Mateus, Welles y Antunes, 2006. De esta mane-

ra interpretan las diferencias morfológicas entre el material portugués y el norteamericano, sobre todo la presencia de algunos caracteres menos derivados en el material del yacimiento Andrés respecto a *Allosaurus* de la Formación Morrison. La conclusión es clara, el género *Allosaurus* presenta una evolución vicariante en la Península Ibérica y Norteamérica en el Kimmeridgiense. En este escenario la conexión entre los dos continentes fue anterior al Kimmeridgiense.

Junto a *Allosaurus fragilis*, las mejores evidencias de la presencia conjunta de especies intercontinentales en la Formación Morrison y en la Península Ibérica la han ofrecido los tireóforos. Recientemente se ha descrito un ejemplar de Stegosauridae asignado a *Stegosaurus* cf. *ungulatus* (Escaso *et al.*, 2007). *Stegosaurus* es uno de los dinosaurios más conocidos de la Formación Morrison por sus espectaculares placas dérmicas. El ejemplar portugués se encontró en sedimentos del Kimmeridgiense - Titónico inferior, es decir en niveles de edad similar que la Formación Morrison en Norteamérica (Escaso *et al.*, 2007). Hasta el momento, el ejemplar de *Stegosaurus* de Portugal representa el mejor ejemplo de un taxón compartido entre la Formación Morrison y la Península Ibérica, con presencia a ambos lados del proto-Atlántico Norte en el Kimmeridgiense (Fig. 1). Sin embargo, el material no es lo suficientemente diagnóstico para tener la certeza que se trata de la misma especie, y podría suceder lo mismo que con *Allosaurus*.

1.7. Los dinosaurios endémicos ibéricos

Los saurópodos del final del tránsito Jurásico-Cretácico en la Península son el grupo de dinosaurios con el registro de ejemplares más completos, pero a la vez son el grupo más enigmático respecto a sus relaciones sistemáticas y paleobiogeográficas. La mejor evidencia de su singularidad es la descripción de 6 taxones nuevos (*Lusotitan*, *Lourinbasaurus*, *Dinheirosaurus*, *Losillasaurus*, *Galvesaurus* y *Turiasaurus*) ninguno de los cuales se encuentra en la Formación Morrison. *Lusotitan* es el único taxón incluido en una familia (Brachiosauridae) presente en la Formación Morrison (*Brachiosaurus*). A este respecto, los braquiosáuridos están descritos en el Kimmeridgiense de África, en una clara distribución pangeática (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004). Por tanto, la presencia de *Lusotitan* en la Península Ibérica puede explicarse bien por una evolución vicariante y no es necesario explicarla por dispersión.

El resto de saurópodos ibéricos difícilmente encajan en las familias tradicionales, lo que ha hecho que su posición sistemática sea objeto de polémica (véase *Galvesaurus*), con opiniones bien diferentes, a pesar que en algunos casos hay bastante material. Canudo *et al.* (2006b) sugirieron la presencia de un linaje endémico en la Península Ibérica, que Royo-Torres *et al.* (2006) describieron a partir del estudio cladístico de los saurópodos de la Formación Villar del Arzobispo con el nombre de Turiasauria (Fig. 7). Estos autores proponen que Turiasauria fue linaje de eusaurópodos no neosauró-

JOSÉ IGNACIO CANUDO

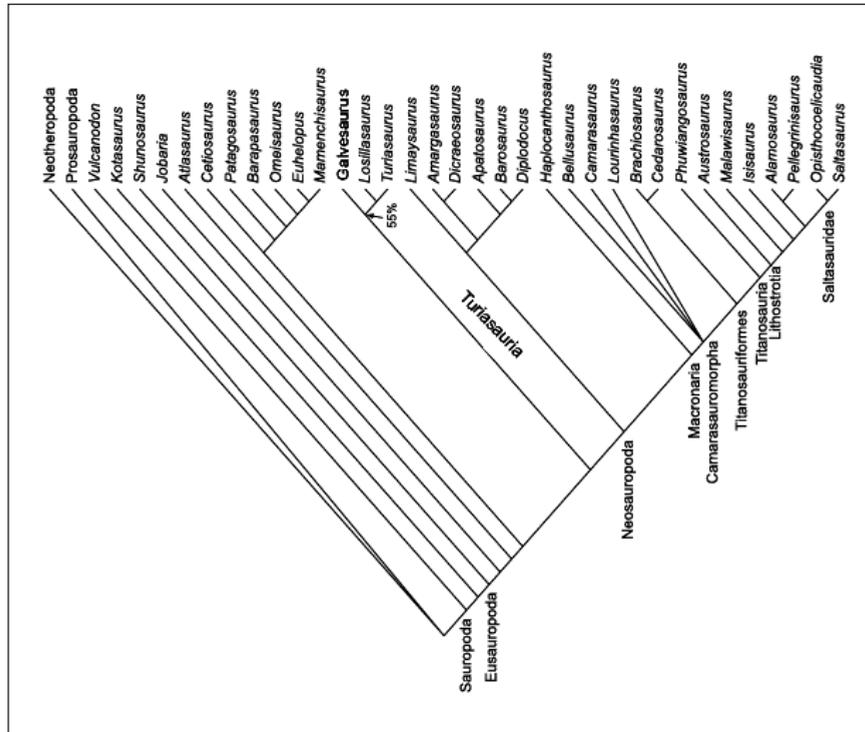


Fig. 7. Cladograma propuesto por Royo-Torres *et al.* (2006) para incluir a los saurópodos de la Formación Villar del Arzobispo (España) en el clado Turiasauria.

podos presente en la Península Ibérica en el tránsito Jurásico-Cretácico. Además Turiasauria podría tener una distribución en otras partes de Europa en base a la reinterpretación de restos fragmentarios como dientes asignados anteriormente a Camarasauridae (Royo-Torres *et al.*, 2006).

Por otra parte, el resto de taxones de saurópodos tienen difícil acomodo en las familias tradicionales de la Formación Morrison. En algún caso, como *Dinheirosaurus*, son formas relacionadas, en este caso un diplodocimorfo menos derivado que *Diplodocus* y fuera de la familia Diplodocidae (Bonaparte y Mateus, 1999). Los restos fósiles asignados a Diplodocidae y/o Diplodocinae en La Península Ibérica (Cuenca-Bescós *et al.*, 1997; Royo-Torres y Cobos, 2004) son demasiado fragmentarios para incluirlos en esta familia, en el actual estado de conocimientos. Más bien parece que pertenecen a formas más primitivas fuera de Diplodocidae como sucede con *Lourinbasaurus*. *Galvesaurus* es otro taxón sin relaciones con la bien conocida fauna de saurópodos norteamericanos. Su posición sistemática es objeto de debate como se ha explicado, pero independientemente de esta polémica lo que están de acuerdo los diferentes autores es que pertenece a un grupo sin representación en la Formación Morrison.

El registro de terópodos del final del Jurásico de Portugal está compuesto por géneros encontrados exclusivamente en la Península Ibérica como *Lourinbanosaurus* y *Aviatyrannis*, junto con otros taxones descritos en Norteamérica. *Aviatyrannis* junto *Stokesosaurus* de la Formación Morrison representan a los tiranosauroides más antiguos del registro, indicando que su origen es el Jurásico Medio-Superior de Europa / Norteamérica (Rauhut, 2003), su presencia en ambas masas se puede explicar por vicarianza, ya que el origen de este grupo, podría estar en el Jurásico Medio (Rauhut, 2003). Algo similar podría haber sucedido con los driosáuridos, hipsilofodóntidos y camptosáuridos que comparten Portugal y la Formación Morrison (Antunes y Mateus, 2003).

1.8. Evidencias icnológicas de faunas endémicas de dinosaurios

Además de los restos directos, también hay evidencias icnológicas que sugieren la presencia de endemismos en la Península Ibérica en el Berriasiense. Se trata de la presencia de la icnoasociación *Megalosauripus-Therangospodus* en la base del Cretácico de las Tierra Altas de Soria (Barco *et al.*, 2004, 2006b, c). El icnogénero *Megalosauripus* (Fig. 8) fue producido por un gran terópodo, relativamente abundante en el Jurásico Superior (Oxfordiense superior-Kimmeridgiense) de Europa, Asia y Norteamérica. La distribución estratigráfica tan restringida de este icnogénero ha permitido definir la icnoasociación *Megalosauripus-Therangospodus* para el Jurásico Superior (Lockley *et al.*, 1998a, b) y que para estos autores caracteriza esta intervalo temporal.

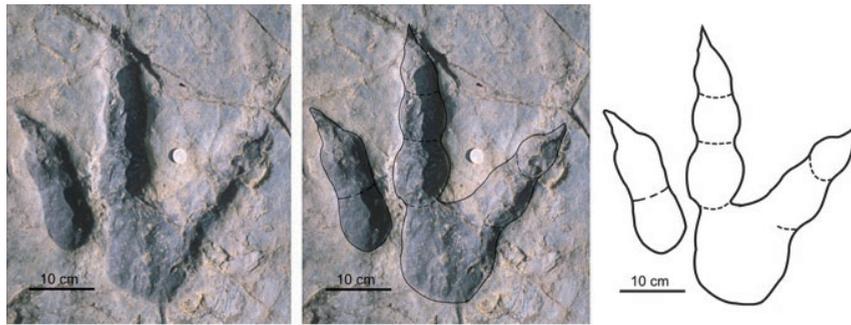


Fig. 8. Fotografía e interpretación de una icnita de terópodo asignada a *Megalosauripus* (Barco *et al.*, 2004). La icnita proviene del yacimiento de La Matecasa (Ruta de las Icnitas de Soria).

La icnoasociación *Megalosauripus-Therangospodus* de las Tierras altas de Soria se encuentra en la Aloformación Huérteles (Lockley *et al.*, 1998a; Barco *et al.*, 2004; 2006b, c). Su presencia en Soria es la primera evidencia de su persistencia en la base del Cretácico. Lockley *et al.* (1998a) sugieren que la Aloformación Huérteles tuviese una edad Jurásico Superior, ya que a

la presencia de estos dos icnogéneros de dinosaurio típicos de esa edad, se une la presencia de *Pteraichnus*. Un icnogénero de pterosaurio ampliamente distribuido en el Oxfordiense-Kimmeridgiense de Norteamérica. Otros argumentos para reforzar la edad jurásica para esta aloformación es la ausencia casi total de icnitas de grandes ornitópodos (“iguanodóntidos”), que son las faunas típicas del Cretácico Inferior en los cercanos Grupos Enciso y Urbión (Moratalla y Sanz, 1997).

Los estudios basados en la estratigrafía secuencial datan la Aloformación Huérteles como Berriasiense medio-superior (Gómez-Fernández y Meléndez, 1994). Por tanto, la presencia de la asociación icnológica *Megalosauripus-Therangospodus* en la Península Ibérica se mantendría hasta el Berriasiense. Hay algunas maneras de interpretar esta aparente contradicción en cuanto a la edad. En primer lugar, algunos de los argumentos para situar la aloformación Huérteles en el Jurásico Superior parecen poco adecuados. Así la ausencia de icnitas de grandes ornitópodos carece de significado, ya que tanto los grupos Enciso y Urbión son más modernos (no son Berriasiense) y por tanto con una asociación de dinosaurios distinta. Por otra, el registro paleoicnológico del Berriasiense a nivel mundial es muy escaso, y al menos arriesgado circunscribir la asociación *Megalosauripus-Therangospodus* al Jurásico Superior, pudiendo pervivir en la base del Cretácico. Existe una tercera posibilidad, que es la explorada por Barco *et al.*, (2004) que consideraron la presencia de esta asociación en el Berriasiense de la Península Ibérica, como una prueba de la persistencia de faunas endémicas (“jurásicas”) en la base del Cretácico en esta parte de Europa.

2. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las reconstrucciones paleogeográficas sitúan una serie de islas en el Jurásico Superior de Europa, de las cuales la Península Ibérica sería la situada en posición más meridional. El papel de las islas en biogeografía y en evolución es fundamental, ya que es uno de los lugares donde se produce el aislamiento reproductivo y la especiación. Estamos aún lejanos de poder cuantificar la importancia de generador de nuevos taxones en el archipiélago europeo, pero la presencia de taxones endémicos, especialmente de saurópodos indica que pudo ser importante. Ahora bien, Iberia no era una masa terrestre totalmente aislada biogeográficamente como prueba la presencia de dinosaurios “europeos” y “norteamericanos” en el final del Jurásico de la Península Ibérica. Además, la diversidad y el tamaño de dinosaurios del Jurásico Superior de la Península Ibérica es notable y dado que hay individuos de tamaño grande parece poco compatible insularidad y aislamiento. Parece razonable la existencia de comunicación entre estas islas europeas, bien en momentos de bajada del mar con exposición subaérea o bien por la presencia de mares poco profundos que fácilmente fueran superados por la natación.

La conexión de los dinosaurios entre Norteamérica y Europa durante el Jurásico Superior ha sido propuesta en la década de los 1970 por Galton (1977) para explicar la presencia del pequeño ornitópodo *Dryosaurus* en

Gondwana y Laurasia y de otros ornitópodos muy cercanos morfológicamente en Europa y Norteamérica (Galton, 1980b; Galton y Powell, 1980). Pero la cuestión se plantea si esa conexión seguía vigente al final del Jurásico, cuando los datos geotectónicos indican que el Atlántico Norte separaba Iberia de Norteamérica (Fig. 1).

Hay datos que indican la presencia de esta conexión, al menos para algunos tipos de dinosaurios. Las comunidades de dinosaurios de EE.UU. y Portugal presentan la mayor similitud entre terópodos y estegosaurios del Jurásico encontrados entre diferentes continentes. Las evidencias más significativas son las citas de algunas especies descritas en el Jurásico Superior de Norteamérica en yacimientos de Iberia. Se trata del terópodo tetanuro *Allosaurus fragilis* (Pérez-Moreno *et al.*, 1999) y el tireóforo estegosáurido *Stegosaurus unguulatus* (Escaso *et al.*, 2007b). Sin embargo, hay bastantes dinosaurios ibéricos sin representantes en Norteamérica, esto se puede interpretar que la conexión se estableció en intervalos de tiempo cortos y/o para algunos grupos de dinosaurios. Una conexión intermitente es un modelo similar a la ruta de Apulia que conecta de manera intermitente la masa africana y europea durante el Cretácico y parte del Terciario (Gheerbrant y Rage, 2006). Un modelo similar es el que propondrían Escaso *et al.* (2007b) con una conexión por el corredor "Terranova-Iberia" para el Kimmeridgiense superior-Titónico inferior, que es cuando se registra una regresión a nivel mundial, aunque la tendencia regresiva en el Atlántico norte continúa hasta el Berriasiense. Esta tendencia produciría nuevas áreas emergidas y la reducción de las barreras marinas entre Iberia y Terranova. Incluso con interrupción de la comunicación entre el suroeste de Iberia y las áreas más boreales del Atlántico Norte (Escaso *et al.*, 2007b).

Sin embargo una conexión Terranova-Iberia en el Kimmeridgiense no soluciona satisfactoriamente la presencia de taxones cercanos a los norteamericanos in Iberia, pero que claramente son diferentes especies, como sucede en los pequeños ornitópodos y algunos terópodos. Mateus *et al.* (2006) apunta que un aislamiento anterior al Kimmeridgiense daría lugar a una especiación de dinosaurios con nuevas especies vicariantes ibéricas respecto a las norteamericanas. Este modelo explicaría mejor el conjunto de la asociación de dinosaurios presente en la Península Ibérica, que es en general son más primitivos o que no están representados en la Formación Morrison, como sucede con la mayoría de los saurópodos.

Por otra parte, la evidencia de "faunas jurásicas" en la base del Cretácico de la Península Ibérica plantea interrogantes que debemos integrar en nuestro modelo. Este aislamiento se puede visualizar en la formación del archipiélago Ibérico, lugar adecuado para la supervivencia de endemismos. Explicado de otra manera, el aislamiento pudo producirse antes del relevo faunístico que caracteriza el límite Jurásico-Cretácico, provocando la permanencia de faunas endémicas jurásicas, al menos hasta bien entrado el Berriasiense. El momento preciso en que se produjo el relevo de estas faunas jurásicas por las neocomienses, así como nuevas pruebas de este aislamiento faunístico y su ámbito geográfico, deberán ser revelados por futuras investigaciones paleontológicas.

JOSÉ IGNACIO CANUDO

AGRADECIMIENTOS

Agradecer al Doctor Félix Pérez Lorente su amable invitación para la dictar esta conferencia en el marco de los Campos de trabajo de las Icnitas de la Rioja (Enciso). Este trabajo se encuentra subvencionado por el Ministerio de Educación y Ciencia, por los fondos Feder (CGL2007-62469) y el Gobierno de Aragón (Grupos Consolidados 2009 y la Dirección General de Patrimonio).

BIBLIOGRAFÍA

- Abella, J., Suñer, M. 2004. Un nuevo diente aislado de terópodo del yacimiento de El Chopo (Alpuente, Los Serranos, Valencia). In *Libro de Resúmenes del II Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología*, 87-88.
- Antunes, M.T., Mateus, O. 2003. Dinosaurs of Portugal. *Comptes Rendus Palevol*, (2), 1, 77-95.
- Bakker, R.T. 1998. Dinosaur Mid-Life Crisis: The Jurassic-Cretaceous Transition in Wyoming and Colorado. Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems. *New Mexico Museum of Natural History and Science*, 14, 67-77.
- Barco, J.L. 2005. Estudio y comparación del esqueleto axial de un saurópodo (Dinosauria, Sauropodomorpha) procedente de la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense) de Galve, Teruel. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, (13), 15-59.
- Barco, J.L., Canudo, J.I., Cuenca-Bescós, G. 2006a. Descripción de las vértebras cervicales de *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós y Ruiz-Omeñaca, 2005 (Dinosauria, Sauropoda) del tránsito Jurásico-Cretácico en Galve (Teruel, Aragón, España). *Revista Española de Paleontología*, (21), 2, 189-205.
- Barco, J.L., Canudo, J.I., Cuenca-Bescós, G., Ruiz-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.
- Barco, J.L., Canudo, J.I., Cuenca-Bescós, G., Ruiz-Omeñaca, J.I. 2006b. Implications of the presence of the *Megalosauripus-Therangospodus* ichnoassociation (Theropoda) in the Berriasian (Early Cretaceous) of the Iberian Peninsula. *Journal of Vertebrate Paleontology*, (26), 3, 39A.
- Barco, J.L., Canudo, J.I., Ruiz-Omeñaca, J.I. 2004. Presencia de la icnoasociación *Megalosauripus-Therangospodus* en el Berriasiense (Cretácico inferior) de la Península Ibérica (Cuenca de Cameros, Soria): implicaciones paleobiogeográficas. *Geo-Temas*, (6), 5, 15-18.
- Barco, J.L., Canudo, J.I., Ruiz-Omeñaca, J.I. 2006c. New data on *Therangospodus oncalensis* from the Berriasian Fuentesalvo tracksite (Villar del Río, Soria, Spain): an example of gregarious behaviour in theropod dinosaurs. *Ichnos*, (13), 237-248.

- Barco, J.L., Ruiz-Omeñaca, J.I. 2001a. Primeros dientes de terópodo (Dinosauria, Saurischia) en la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense): yacimientos Cuesta Lonsal y Las Cerradicas 2 (Galve, Teruel). In *XVII Jornadas de Paleontología. Los fósiles y la Paleogeografía*. Meléndez, G., Herrera, Z., Delvene, G., Azanza, B. Eds. Sociedad Española de Paleontología y Área y Museo de Paleontología de la Universidad de Zaragoza, (1), 239-246.
- Barco, J.L., Ruiz-Omeñaca, J.I. 2001b. Primeros restos postcraneales de terópodo (Dinosauria, Saurischia) en la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense): Un centro vertebral caudal del yacimiento Carretera (Galve, Teruel). In *XVII Jornadas de Paleontología. Los fósiles y la Paleogeografía*. Meléndez, G., Herrera, Z., Delvene, G., Azanza, B. Eds. Sociedad Española de Paleontología y Área y Museo de Paleontología de la Universidad de Zaragoza, (1), 247-254.
- Blakey R. 2004. Global Plate Tectonics and Paleogeography, <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/120moll.jpg>
- Bonaparte, J.F., Mateus, O. 1999. A new diplodocid, *Dinheirosaurus lourinbanensis* gen. et sp. nov., from the Late Jurassic beds of Portugal. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, (5), 2, 13-29.
- Canudo, J.I., 2006. La ambigüedad paleobiogeográfica de los dinosaurios ibéricos durante el Cretácico Inferior. In *Actas de las III Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas, Ed., 21-45.
- Canudo, J.I., Aurell, M., Barco, J.L., Cuenca-Bescós, G., Ruiz-Omeñaca, J.I. 2005. Los dinosaurios de la Formación Villar del Arzobispo (Titónico medio-Berriasiense inferior) en Galve (Teruel). *Geogaceta*, (38), 39-42.
- Canudo J.I., Ruiz-Omeñaca J.I., Aurell M., Barco J.L., Cuenca-Béscos, G., 2006a. A megatheropod tooth from the late Tithonian-lower Berriasian (Jurassic-Cretaceous transition) of Galve (Aragon, NE Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, (239), 1, 77-99.
- Canudo, J.I., Ruiz-Omeñaca, J. I., Barco, J.L., García-Ramos, J. C., Piñuela, L. 2006b. The discovery of a singular fauna: the sauropods from the Late Jurassic and earliest Cretaceous of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, (26), 3, 47A.
- Canudo, J.I. Salgado, L. 2003. Los dinosaurios del Neocomiense (Cretácico inferior) de la Península Ibérica y Gondwana occidental: implicaciones paleobiogeográficas. In *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. Pérez-Lorente, F., Ed., Instituto de Estudios Riojanos, (26), 251-268.
- Casnovas-Cladellas, M.L., Santafe-Llopis, J.V., Santisteban-Bove, C. 1993. First dinosaur teeth from the Lower Cretaceous of Benicatzara (Aras de Alpuente, Valencia). *Revue de Paléobiologie*, (Vol. spec. 7), 37-44.
- Casnovas, M.L., Santafé, J.V., Sanz, J.L., 2001. *Losillasaurus giganteus*, un nuevo saurópodo del tránsito Jurásico - Cretácico de la cuenca de "Los Serranos" (Valencia, España). *Paleontología i Evolució*, (32-33), 99-122.

JOSÉ IGNACIO CANUDO

- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V., Pereda-Suberbiola, X. 1997. Nuevo material de estegosaurios en el Cretácico Inferior de Valencia (Aras de Alpuente, localidad de Losilla D). *Paleontologia i Evolució*, 28-29, 269-274.
- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V., Pereda-Suberbiola, J., Santisteban-Bové, C. 1995a. Presencia, por primera vez en España, de dinosaurios estegosaurios (Cretácico inferior de Aldea de Losilla, Valencia). *Revista Española de Paleontología*, (10), 1, 83-89.
- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V., Santisteban-Bové, C. 1995b. *Dacentrurus armatus* (Stegosauria, Dinosauria) del Cretácico inferior de los Serranos (Valencia, España). *Revista Española de Paleontología*, (10), 2, 273-283.
- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé Llopis, J.V., Santisteban Bové, C., Pereda-Suberbiola, X. 1999. Estegosaurios (Dinosauria) del Jurásico superior-Cretácico inferior de la Comarca de los Serranos (Valencia, España). *Revista Española de Paleontología*, n.º extraordinario. *Homenaje al Prof. J. Truyols*, 57-63.
- Chumakov, N.M. 2003. Trends in global climate changes inferred from geological data. *Stratigraphy and Geological Correlation*, (12), 2, 117-138.
- Cuenca-Bescós, G., Canudo, J.I., Ruiz-Omeñaca, J.I. 1997. Dinosaurios del tránsito Jurásico-Cretácico en Aragón. In *V Jornadas Aragonesas de Paleontología "Vida y ambientes del Jurásico"*, J.A. Gámez Vintaned, J.A., Liñán, E., Eds., 193-221.
- Dantas, P. 1990. Dinossaurios de Portugal. *Gaia*, (2), 17-26.
- Dantas, P.M., Sanz, J.L., Galopin de Carvalho, A.M. 1992. Dinossáurio de Praia de Porto Dinheiro (datos preliminares). *Gaia*, (5), 31-35.
- Dantas, P., Sanz, J.L., Marques da Silva, C., Ortega, F., Dos Santos, V.F., Cachao, M. 1998. *Lourinbasaurus* n. gen. Novo dinossáurio saurópode do Jurássico superior (Kimmeridgiano superior-Tithoniano inferior) de Portugal. In *V Congreso Nacional de Geología*, (84), 91-94.
- Dantas, P., Yagüe, P., Hazevoet, C.J., Ortega, F., Santos, V.F., Sanz, J.L., Cachao, M., Galopin de Carvalho, A M., Santos, J.J. 2000. Estudio preliminar de um novo iguanodontia basal do Jurássico superior português. *I Congreso Ibérico de Paleontología / XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Sociedad española de Paleontología Ed., 12-13.
- Dercourt, J., Gaetani, M., Vrielynck, G., Barrier, B., Biju-Duval, B., Brunet, M.F., Cadet, J.P., Sandulescu, M. (eds.) 2000. *Atlas Peri-Tethys, Palaeobiogeographical maps*. CCGM/CGMW, Paris: maps and explanatory notes, 269 p.
- Díaz-Molina, M., Yébenes, A., Goy, A., Sanz, J.L. 1985. Le Jurassique Supérieur detritique-carbonaté du synclinal de Galve (Teruel). *Strata*, Série (2), 2, 155-182.

- Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P., Malafaia, E. 2006. Thyreophora del Jurásico superior de la Península Ibérica. In *IV Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología*, Salamanca, 79-80.
- Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P., Malagaia, E., Pimentel, N.L., Pereda-Su-berbiola, X., Sanz, J.L., Kullberg, J.C., Kullberg, M.C., Barriga, F. 2007a. New evidence of shared dinosaur across Upper Jurassic Proto-North Atlantic: *Stegosaurus* from Portugal. *Naturwissenschaften*, (94), 5, 367-374.
- Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P., Malafaia, E., Silva, B. y Sanz, J.L. 2007b. Elementos postcraneales de *Dacentrurus* (Dinosauria: Stegosauria) del Jurásico Superior de Moçafaneira (Torres Vedras, Portugal). In *Cantera Paleontológica*. Diputación Provincial de Cuenca, 157-171.
- Galton, P.M. 1977. The ornithopod dinosaur *Dryosaurus* and a Laurasia-Gondwanaland connection in the Upper Jurassic. *Nature*, (268), 230-232.
- Galton, P.M. 1980a. Partial skeleton of *Dracopelta zbyszewskii* n. gen. and n. sp. an ankylosaurian dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. *Géobios*, (13), 3, 451-457.
- Galton, P.M. 1980b. European Jurassic ornithopod dinosaurs of the families Hypsilophodontidae and Camptosauridae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, (160), 1, 73-95.
- Galton, P.M. 1991. Postcranial remains of stegosaurian dinosaur *Dacentrurus* from Upper Jurassic and Portugal. *Geologica et Palaeontologica*, (25), 299-327.
- Galton, P.M., Powell, P. 1980. The ornithischian dinosaur *Camptosaurus prestwichii* from the Upper Jurassic of England. *Palaeontology*, (33), 2, 411-443.
- Galton, P. M., Upchurch, P. 2004. Stegosauria. In *The Dinosauria*, Weis-hampel, D.B., Dodson, P. Osmólska, H., Eds. University of California Press, 343-362.
- Gheerbrant, E., Rage, J.C. 2006. Paleobiogeography of Africa: How distinct from Gondwana and Laurasia?. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, (241), 224-246.
- Gómez Fernández, J.C., Meléndez, N. 1994. Estratigrafía de la "Cuenca de Cameros" (Cordillera Ibérica Noroccidental, N de España) durante el tránsito Jurásico-Cretácico. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 7, 121-139.
- Harris, J.D., Dodson, P. 2004. A new diplodocoid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Acta Palaeontologica Polonica*, (49), 2, 197-210.
- Janensch, W. 1961. Die Gliedmaszen und Gliedmaszengürtel der Sauropoden der Tendaguru-schichten. *Palaeontographica*, (Suppl. 7), 2, 178-233.
- Lapparent, A.F., Zbyszewski, G., 1957. Les Dinosauriens du Portugal. *Memoire Services Géologiques du Portugal*, (2), 1-61.

- Le Loeuff, J. 1997. Biogeography. In *Encyclopedia of Dinosaurs*. Currie, P.J. Padian, K., Eds. Academic Press, 51-56.
- Lockley, M.G., Meyer, C.A., dos Santos, V.F. 1998a. *Megalosauripus* and the problematic concept of Megalosaur footprints. *Gaia. Aspects of Theropod Paleobiology*, 15, 312-337.
- Lockley, M.G., Meyer, C.A., Moratalla, J. 1998b. *Therangospodus*: trackway evidence for the widespread distribution of a late Jurassic Theropod with well-padded feet. *Gaia. Aspects of Theropod Paleobiology*, 15, 339-353.
- Madsen, J.H.Jr., Welles, S.P., 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda); a revised osteology. Miscellaneous Publication, *Utah Geological Survey*, (00-2), 1-80.
- Malafaia, E., Dantas, P., Ortega, F., Escaso, F. 2007. Nuevos restos de *Allosaurus fragilis* (Theropoda: Carnosauria) del yacimiento de Andrés (Jurásico Superior; Centro-Oeste de Portugal). In *Cantera Paleontológica*. Diputación Provincial de Cuenca, 255-271.
- Malafaia, E., Ortega, F., Silva, B., Escaso, F. 2008. Fragmento de un maxilar de terópodo de Praia da Corva (Jurásico Superior. Torres Vedras, Portugal). *Palaeontologica Nova. SEPAZ*, (8), 273-279.
- Marsh, O.C. 1877. Notice of some new dinosaurian reptiles from the Jurassic Formation. *American Journal of Science, ser. 3*, (14), 514-516.
- Martínez, R., García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Lires, J., Luna, M., Veigas, D. 2000a. Dientes de Theropoda (Dinosauria: Saurischia) del Jurásico superior de Asturias, España. In *I Congreso Ibérico de Paleontología / XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Sociedad Española de Paleontología, Ed., 109-110.
- Martínez, R., García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Lires, J., Luna, M., Veigas, D. 2000b. Primer registro de Diplodocidae y Camarasauridae (Saurischia: Sauropoda) en el Jurásico superior de Asturias, España. In *I Congreso Ibérico de Paleontología / XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Sociedad Española de Paleontología, Ed., 111-112.
- Martínez, R., García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Lires, J., Luna, M., Veigas, D. 2000c. Vértebras caudales de Sauropoda y Theropoda (Dinosauria: Saurischia) del Jurásico superior de Asturias, España. In *I Congreso Ibérico de Paleontología / XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Sociedad Española de Paleontología, Ed., 113-114.
- Martínez, R.D., García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Lires, J., Luna, M. 2001. Dinosaur remains from the principality of Asturias, Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* (Supplement to number 3), 78A.
- Mateus, O. 1998. *Lourinhanosaurus antunesi*, a new Upper Jurassic Allosaurid (Dinosauria: Theropoda) from Lourinha (Portugal). *Memórias da Academia de Ciências de Lisboa, Classe de Ciências*, (37), 111-124.

- Mateus, O., 2006. Late Jurassic dinosaurs from the Morrison Formation (USA), The Lourinha and Alcobaça Formations (Portugal), and the Tendaguru beds (Tanzania): a comparison. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, (36), 223-232.
- Mateus, O., Antunes, M.T. 2000. *Torvosaurus* sp. (Dinosauria: Theropoda) in the Late Jurassic of Portugal. In *I Congresso Ibérico de Paleontologia / XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, 115-117.
- Mateus, O., Antunes, M.T. 2001. *Draconyx loureiroi*, a new camptosauridae (Dinosauria, Ornithopoda) from the Late Jurassic of Lourinha, Portugal. *Annales de Paléontologie*, (87), 61-73.
- Mateus, O., Antunes, M.T., Taquet, Ph. 2001. Dinosaur ontogeny: the case of *Lourinbanosaurus* (Late Jurassic, Portugal). *Journal of Vertebrate Paleontology*, (21, Supplement to number 3), 78A.
- Mateus, O., Milán, J. 2005. Ichnological evidence for giant ornithopod dinosaurs in the Late Jurassic Lourinha Formation, Portugal. In *Abstract Book-International Symposium on dinosaurs and other vertebrates Palaeoichnology*, Fumanya, 64.
- Mateus, O., Walen, A., Antunes, M.T. 2006. The Large theropod fauna of the Lourinha Formation (Portugal) and its similarity to the Morrison Formation, with a description of a new species of *Allosaurus*. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, (36), 123-129.
- McIntosh, J.S. 1990. Sauropoda. In *The Dinosauria*, Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H., Eds. University of California Press, 345-390.
- Molnar, R.E. 1997. Biogeography for dinosaurs. In *The Complete Dinosaur*. Farlow, J.O., Brett-Surman, M.K., Eds. Indiana University Press, 581-606.
- Moratalla, J.J., Sanz, J.L. 1997. Cameros Basin Megatracksite. In *Encyclopedia of Dinosaurs*. Currie, P.J., Padian, K. Eds. Academic Press, 87-89.
- Norman, D.B., Sues, H.-D., Witmer, L.M., Coria, R.A. 2004. Basal Ornithopoda. In *The Dinosauria*, Weishampel, D.B., Dodson, P. Osmólska, H., Eds. University of California Press, 393-412.
- Ortega, F., Escaso, F., Gasulla, J.M., Dantas, P., Sanz, J.L. 2006. Los Dinosaurios de la Península Ibérica. *Estudios geológicos*, (62), 1-2, 219-240.
- Pereda Suberbiola, J. 1994. *Polacanthus* (Ornithischia, Ankylosauria), a transatlantic armoured dinosaur from the Early Cretaceous of Europe and North America. *Palaeontographica. Abteilung A: Palaeozoologie-Stratigraphie*, (232), 4-6, 133-159.
- Pereda Suberbiola, X., Dantas, P., Galton, P.M., Sanz, J.L. 2005a. Autopodium of the holotype of *Dracopelta zbyzwevskii* (Dinosauria, Ankylosauria) and its type horizon and locality (Upper Jurassic: Tithonian, western Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, (235), 175-196.

- Pereda Suberbiola, X., Galton, P.M., Ruiz-Omeñaca J.I., Canudo, J.I. 2005b. Dermal spines of stegosaurian dinosaurs from the Lower Cretaceous (Hauterivian-Barremian) of Galve (Teruel, Aragón, Spain). *Geogaceta*, (38), 35-38.
- Pereda Suberbiola, X., Torcida, F., Izquierdo, L.A., Huerta, P., Montero, D., 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.
- Pérez-Moreno, B.P., Chure, D.J., Pires, C., Marques da Silva, C., Dos Santos, V., Dantas, P., Povoas, L., Cachao, M., Sanz, J.L., Galopim de Carvalho, A. M. 1999. On the presence of *Allosaurus fragilis* (Theropoda: Carnosauria) in the Upper Jurassic of Portugal: first evidence of an intercontinental dinosaur species. *Journal of the Geological Society, London*, (156), 449-452.
- Pérez-Oñate, J., Cuenca-Bescós, G., Sanz, J.L. 1994. Un nuevo saurópodo del Jurásico Superior de Galve (Teruel). In *Comunicaciones de las X Jornadas de Paleontología*, Sociedad Española de Paleontología Ed., 159-162.
- Piñuela, L., García-Ramos, J.C., Lires, J. 2002. Comportamiento gregario de ornitópodos en el Jurásico de Asturias. In *Congreso Internacional sobre Dinosaurios y otros Reptiles Mesozoicos de España*. Resúmenes de las comunicaciones y ponencias. Pérez-Lorente, F., Ed., 44-45.
- Rauhut, O.W.M. 1996. Dinosaur remains from the Lignite Coals of Guimarota (Kimmeridgian, Portugal) and Uña (Barremian, Spain) and paleoecological implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, (16, Supl. to 3), 59A.
- Rauhut, O.W.M. 2000. The dinosaur fauna from the Guimarota mine. In *Guimarota. A Jurassic Ecosystem*, Martin, T., Krebs, B., Eds., Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 75-82.
- Rauhut, O.W.M. 2003. A tyrannosauroid dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. *Palaeontology*, (46), 5, 903-910.
- Rauhut, O.W.M., Fechner, R. 2005. Early development of the facial region in a non-avian theropod dinosaur. *Proceedings of the Royal Society B*, 272, 1179-1183.
- Rauhut, O.W.M., Kriwet, J. 1994. Teeth of a big Theropod Dinosaur from Porto das Barcas (Portugal). *Berliner Geowissenschaften Abhandlungen* (E13), 179-185.
- Riggs, E.S. 1901. The largest known dinosaur. *Science*, (13), 549-550.
- Royo-Torres, R., Cobos, R. 2004. Estudio sistemático de un ilion de Sauropoda del yacimiento Pino de Jarque 2 en Riodeva (Teruel). *Geo-Temas*, (6), 5, 59-62.
- Royo-Torres, R., Cobos, R. 2005. Presencia en Riodeva (Teruel) de la mayor vértebra caudal (Dinosauria, Sauropoda) de Europa. *Geogaceta*, (38), 23-26.

- Royo-Torres, R., Cobos, A., Alcalá, L. 2006. A giant european dinosaur and a new sauropod clade. *Science*, (314), 1925-1927.
- Royo-Torres, R., Cobos, A., Alcalá, L., Bello, Y. 2003. Primeros restos de dinosaurio en el Cretácico Inferior de Riodeva (Teruel). In *XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Pardo Alonso, M.V., Gozalo, R. Eds., Morella, 147.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Canudo, J.I., Aurell, M., Bádenas, B., Cuenca-Bescós, G., Ipas, J. 2004. Estado de las investigaciones sobre los vertebrados del Jurásico superior y el Cretácico inferior de Galve (Teruel). *Estudios geológicos*, (60), 179-202.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Canudo, J.I., Piñuela, L., García Ramos, J.C. 2007a. Dientes de dinosaurios carnívoros (Saurischia: Theropoda) del Jurásico Superior de Asturias. In *IV Jornadas Internacionales sobre Dinosaurios y su Entorno*, 95-97.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Piñuela, L., García-Ramos, J.C. 2007b. Una vértebra de un pequeño ornitópodo (Dinosauria: Ornithischia) del Kimmeridgiense (Formación Lastres) de Tazones (Villaviciosa, Asturias). *Geogaceta*, (42), 83-86.
- Russell, D.A. 1993. The role of Central Asia in dinosaurian biogeography. *Canadian Journal of Earth Sciences*, (30), 2002-2012.
- Sánchez-Hernández, B. 2005. *Galveosaurus herreroi*, a new sauropod dinosaur from Villar del Arzobispo Formation (Tithonian-Berriasian) of Spain. *Zootaxa*, (1034), 1-20.
- Santafé-Llopis, J.V. 1996. Los estegosaurios y su presencia en el Mesozoico de "Los Serranos" (Valencia). *Zubia*, (14), 105-111.
- Sereno, P. 1999. Dinosaurian biogeography; vicariance, dispersal and regional extinction. In *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium. National Science Museum Monographs*, Tomida, Y., Rich, T.H. Vickers-Rich, P., Eds. 15, 249-257.
- Sereno, P.C., Wilson, J.A., Larsson, H.C.E., Dutheil, D.B., Sues, H.D. 1994. Early Cretaceous dinosaurs from the Sahara. *Science*, (265), 267-271.
- Thulborn, R. A. 1973. Teeth of ornithischian dinosaurs from the Upper Jurassic of Portugal, with description of a new hypsilophodontid (*Phyllo-don benkeli* gen. et sp. nov.) from the Guimarota lignite. *Serviços Geológicos de Portugal*, (22), 89-134.
- Upchurch, P., Barrett, P.M., Dodson, P. 2004. Sauropoda. In *The Dinosauria*, Weishampel, D.B., Dodson, P. Osmólska, H., Eds. University of California Press, 259-322.
- Vila, B., Suñer, M., Santos-Cubedo, A., Canudo, J.I., Poza, B., Galobart, A. 2008. Los saurisquios a través del tiempo. In *Dinosaurios del Levante peninsular*. Poza, B., Galobart, A., Suñer, M., Nieto, M.E., Eds., 136-163.
- Weishampel, D.B. 2004. Ornithischia. In *The Dinosauria*, Weishampel, D.B., Dodson, P. Osmólska, H., Eds. University of California Press, 323-324.

JOSÉ IGNACIO CANUDO

- Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, (136), 2, 215-275.
- Wilson, J.A., Sereno, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, (18, Supl. 2), 1-68.
- Yagüe, P., Dantas, P., Ortega, F., Cachão, M., Santos, F.A.M., Gonçalves, R., Lopes, S. 2006. New sauropod material from the Upper Jurassic of Areia Branca (Lourinhã, Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, (240), 313-342.
- Ziegler, P.A. 1988. Evolution of the Arctic-North Atlantic and Western Tethys. *American Association of the Petroleum Geologists*, 43, 98p.
- Zinke, J., Rauhut, O.W.M. 1994. Small theropods (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Jurassic and Lower Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen* (E 13), 163-177.