



Universidad
Zaragoza



Trabajo Fin de Máster

ORNITÓPODOS (DINOSAURIA, ORNITISCHIA) DE LA FORMACIÓN MIRAMBEL
(CRETÁCICO INFERIOR, CUENCA DEL MAESTRAZGO, TERUEL): TAXONOMÍA Y
PALEOECOLOGÍA

ORNITHOPODS (DINOSAURIA, ORNITISCHIA) OF THE MIRAMBEL FORMATION
(LOWER CRETACEOUS, MAESTRAZGO BASIN, TERUEL): TAXONOMY AND
PALEOECOLOGY



AUTOR

Jerome Hidalgo Sanz

DIRECTORES

Miguel Moreno Azanza

José Manuel Gasca Pérez

Contenido

RESUMEN.....	1
ABSTRACT	1
1. PLANTEAMIENTO	2
2. OBJETIVOS	3
3. METODOLOGÍA	3
4.1 Revisión bibliográfica	3
4.2 Trabajo de campo	4
4.3 Elaboración de datos y síntesis	4
4. MARCO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO	5
5. ANTECEDENTES.....	8
6. RESULTADOS	10
7.1 Cata paleontológica	10
7.2 Estratigrafía y sedimentología	12
7.2.1 Serie estudiada.....	12
7.2.2 Análisis de facies y modelo de sedimentación	14
Asociación de facies-1 (AF-1).....	14
Asociación de facies-2 (AF-2).....	15
Asociación de facies-3 (AF-3).....	16
Interpretación	17
7.3 Paleontología	18
7.3.1 Paleontología sistemática.....	18
7.3.2 Estudio filogenético.....	36
7.3.3 Bioestratinomía y paleoecología: marcas de mordisco en el isquion izquierdo	41
7. DISCUSIÓN	44
8. CONCLUSIONES	46
9. BIBLIOGRAFÍA	47
ANEXO I	53
ANEXO II	54
ANEXO III.....	55
ANEXO IV.....	56
ANEXO V	57

RESUMEN

Este trabajo Fin de Máster consiste en la caracterización morfológica y análisis filogenético de un espécimen de dinosaurio ornitópodo que proviene del yacimiento paleontológico denominado Pepe., situado en la parte superior de la Formación Mirambel de edad Barremiense. Este yacimiento está localizado en el anticlinal de Ladruñán, al NE de la península ibérica (Cuenca del Maestrazgo, provincia de Teruel). Los restos fósiles de ornitópodo estudiados en este trabajo incluyen un arco neural de una vértebra cervical, una vértebra caudal, una espina neural, dos fragmentos de costillas, un isquion (con marcas de dentelladas), dos pubis y un metacarpal III.

El yacimiento estudiado se encuentra en facies continentales que corresponden con un sistema aluvial-lacustre dominado por lutitas de llanura aluvial afectadas por procesos pedogenéticos, depósitos de *crevasse splay* canales fluviales representados por areniscas con estratificación cruzada y calizas laminadas de origen lacustre. Además, la cata paleontológica realizada en Pepe fue positiva, mostrando la riqueza en restos de ornitópodos del yacimiento y anunciando que es necesario realizar una excavación paleontológica para recuperar material fósil más completo.

El estudio sistemático del ornitópodo sugiere que este espécimen pertenece al clado Styracosterna, evidenciando ciertas afinidades con otros taxones de este clado con presencia en la península ibérica como el género *Iguanodon* o taxones como *Mantellisaurus* o *Morelladon*.

Por último, el análisis filogenético incluye algunos caracteres de la cintura pélvica, recuperándolo como miembro del clado Hadrosauriformes, pero sin llegar a incluirse en el clado Iguanodontidae. Trabajos futuros incluyendo la excavación paleontológica en el yacimiento de Pepe ayudarán a saber si el espécimen de ornitópodo representa un nuevo taxón o un individuo más de alguno ya existente, en el contexto de gran diversidad de ornitópodos ibéricos.

ABSTRACT

This Final Master Project consist in a morphological characterization and phylogenetic analysis of an ornithopod dinosaur specimen from Pepe paleontological site, situated in the Upper part of the Barremian Mirambel Formation. This site is located in the Ladruñán anticline in the NE of the Iberian Peninsula (Maestrazgo basin, province of Teruel). The

ornithopod fossil remains included in the study are a neural arch of a cervical vertebra, a caudal vertebra, a neural spine, a haemal arch, two rib fragments, an ischium (with bite marks), two pubes and a metacarpal III.

The studied paleontological site is located in continental facies, specifically in an alluvial-lacustrine system which is dominated by alluvial plain lutites with pedogenic features, crevasse splay deposits, fluvial channels represented by cross-stratificated sandstones and lacustrine laminated limestones. In addition, the paleontological tasting in Pepe was positive, showing its richness in ornithopod remains and noticing that is necessary a paleontological excavation to recover more complete material.

The systematic study of the ornithopod suggest that this specimen was a member of the clade Styraconter, having some affinities with some iberian members of this clade like the genus *Iguanodon* or taxa like *Mantellisaurus* and *Morelladon*.

Finally, the phylogenetic analysis including some pelvic girdle characters of this ornithopod recovers it as a member of the clade Hadrosauriformes, but is not included in the clade Iguanodontidae. Future work, including paleontological excavation on the Pepe site will help to refine its phylogenetic affinities, and elucidate if it represents a new taxon or an additional individual of an existing species, in the context of the very diverse Iberian ornithopods.

1. PLANTEAMIENTO

La Formación Mirambel es una unidad continental de edad Barremiense (Cretácico Temprano) que aflora en la Subcuenca de Morella, incluida dentro de la Cuenca del Maestrazgo (Salas *et al.*, 2001). Su registro fósil de vertebrados es muy abundante, incluyendo tanto huesos como huellas y huevos de una gran diversidad de vertebrados, especialmente dinosaurios. Dentro del registro osteológico de dinosaurios, destaca la gran abundancia de restos de dinosaurios ornitópodos (Gasca *et al.*, 2015; 2017).

Los dinosaurios ornitópodos son un grupo de dinosaurios ornitisquios de dieta fitófaga, cuadrúpedos, capaces de desarrollar locomoción bípeda de manera facultativa y que dominaron los ecosistemas del Cretácico Temprano, extendiéndose y diversificándose con éxito por todo el globo (Norman, 2004). El origen de este grupo se remonta al Jurásico Temprano y perdura hasta el fin del tiempo de los dinosaurios no avianos en el Cretácico Tardío con su extinción en el límite Cretácico/Paleógeno (Norman, 2004). Como apomorfías representativas de este grupo de dinosaurios destacan sobre todo las referidas

a su mandíbula como: poseer una hilera de dientes premaxilar desviada ventralmente, un proceso lateral alargado del premaxilar y una articulación de la mandíbula situada por debajo del nivel de las hileras de dientes maxilares (Spencer, 2007).

En este trabajo se estudian restos de un ornitópodo tentativamente atribuidos al clado Ankylopollexia que representan taxones troncales o de radiación temprana.

Este grupo de formas basales se caracteriza por una relativa baja disparidad anatómica que ha podido enmascarar una gran diversidad que se ha hecho patente en los últimos años, con la identificación de hasta ocho taxones diferentes en el Cretácico Inferior de Iberia (*e.g.*, Verdú *et al.*, 2018; Fuentes-Vidarte *et al.*, 2016; McDonald *et al.*, 2012; Gasulla *et al.*, 2015; Ruiz-Omeñaca, 2011). Esto ha llevado a una reevaluación constante de la filogenia del grupo, la cual es actualmente conflictiva y se explica a través de politomías (Madzia *et al.*, 2021).

2. OBJETIVOS

El objetivo de este Trabajo Fin de Máster es realizar la caracterización paleontológica y sedimentológica del yacimiento paleontológico Pepe (Formación Mirambel, Barremiense, Cuenca del Maestrazgo) con los siguientes objetivos parciales:

- (1) Realizar un análisis de facies basado en observaciones a escala de afloramiento y un perfil de detalle levantado en el entorno del yacimiento.
- (2). Abordar el estudio taxonómico (descripción sistemática y análisis filogenético) de un esqueleto parcial de ornitópodo proveniente del yacimiento Pepe.
- (3) Realizar el estudio bioestratigráfico y paleocológico de los restos. Además, relacionar el origen de la acumulación biogénica con su contexto paleoambiental.
- (4) Evaluar el estado del yacimiento, mediante la realización de una cata paleontológica, para planificar futuras actuaciones en el yacimiento.

3. METODOLOGÍA

4.1 Revisión bibliográfica

Previamente al trabajo en campo se llevó a cabo el estudio de la información preexistente sobre la geología y paleontología del anticlinal de Ladruñán y en particular en lo referente a la Fm. Mirambel en el entorno de la localidad de Ladruñán, con el motivo de familiarizarse con la serie estratigráfica local y los trabajos paleontológicos en yacimientos con restos de vertebrados.

4.2 Trabajo de campo

El trabajo de campo consistió en la realización de 5 jornadas de campo y abarcó el levantamiento de un perfil estratigráfico-sedimentológico, la prospección paleontológica de restos de vertebrados (ambas tareas realizadas en 2 jornadas) y la realización de una cata paleontológica (realizada en 3 jornadas consecutivas).

Se levantó perfil de detalle que abarca la parte estratigráfica que contiene al yacimiento Pepe, en el que se ha estudiado minuciosamente la arquitectura de las facies.

Se estudió el espesor y geometría de los estratos, litología, color, textura, componentes y estructuras sedimentarias, con objeto identificar las facies. Además, se realizaron fotografías de detalle de las estructuras sedimentarias encontradas en las capas de roca del yacimiento.

Para la realización de la cata paleontológica, se revisaron los datos de las campañas anteriores, tanto cuadernos de campo como fotografías y se redactó un permiso de prospección que fue enviado y validado por la Dirección General de Patrimonio Cultural de Aragón, previo a la actuación en el yacimiento (Nº exp. 081/2023). Para este trabajo se utilizó el material habitual en el trabajo de campo sedimentológico y paleontológico: cinta métrica, cámara fotográfica, brújula, lupa de mano, martillo, cinceles, azada, pico, consolidantes (Paraloid B-72 disuelto en acetona) y pegamento Imedio, así como el material necesario para tomar notas y siglar muestras.

4.3 Elaboración de datos y síntesis

El trabajo de gabinete consistió en el tratamiento de datos, incluyendo: la elaboración de un perfil estratigráfico-sedimentológico, sintetizando la información obtenida en el campo y en el laboratorio y realizando una integración de los datos paleontológicos en el contexto paleontológico de la Fm. Mirambel. Tanto el perfil, como la edición de las fotografías se realizaron con el programa *Adobe Illustrator* versión 2020 y *Adobe Photoshop* versión 2021.

También, se llevó a cabo la definición y análisis de facies que comprenden el yacimiento y la interpretación del paleoambiente y el modelo de sedimentación. Adicionalmente, se realizaron los estudios sistemático, bioestratigráfico y paleoecológico de los restos fósiles. Todo esto se ha comparado con los trabajos previos realizados en la zona y en el mismo entorno geológico.

Gran parte del material fósil del yacimiento Pepe estudiado en este trabajo proviene de campañas de prospección y excavación llevadas a cabo entre los años 2009 y 2010 (Gasca et al., 2017). El material se encuentra provisionalmente depositado en el departamento de paleontología de la Universidad de Zaragoza. Para el estudio de los restos se han empleado dos trabajos de referencia principalmente: Norman (1980); Norman (1986); así como varias publicaciones relacionadas con taxones de dinosaurios ornitópodos.

Para la descripción de los restos fósiles se ha utilizado la terminología seguida por Ruiz-Omeñaca (2011) y Gasulla *et al.*, (2015).

Además, para analizar la posición filogenética del ornitópodo de Pepe, este se codificó en la matriz de datos de Madzia *et al.*, 2021, que incluye a 76 taxones con la adición del ejemplar de Pepe, fundamentalmente hadrosauriformes no hadrosaurios y algunos taxones representativos de hadrosaurios, que han sido codificados para 153 caracteres craneales y postcraneales. Debido a la condición fragmentaria del espécimen de Pepe, este sólo pudo ser codificado para 5 caracteres, todos ellos de la cintura pélvica.

La matriz fue analizada con el software *TNT* v1.5 (Goloboff y Catalano, 2016). Para obtener los árboles más parsimoniosos se realizó una búsqueda heurística con 1000 secuencias de adición usando árboles Wagner como semillas, seguida de una optimización usando *Tree Bisection Reconnection* (TBR), reteniendo 10 árboles por réplica. Los árboles resultantes fueron después utilizados como semillas para una segunda búsqueda con TBR.

Por último, se realizaron medidas a varios pubis de distintos taxones de ornitópodos a través de las fotografías de estos que aparecen en sus publicaciones, mediante el programa *Adobe Illustrator* versión 2020.

4. MARCO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO

El yacimiento Pepe se sitúa en las inmediaciones de la localidad de Ladruñán (término municipal de Castellote), al NE de la provincia de Teruel, en Aragón, comunidad autónoma al NE de la península ibérica (España).

Geológicamente, este yacimiento se encuentra enmarcado en el margen más oriental de la Cordillera Ibérica, una estructura alpina de dirección NW-SE formada por inversión tectónica de una serie de cuencas de sedimentación que la componen, con edades situadas en el tránsito Jurásico-Cretácico (Álvaro *et al.*, 1979). Concretamente el yacimiento se sitúa en el anticlinal de Ladruñán, donde afloran materiales con edades comprendidas

entre el Jurásico Tardío y el Cretácico Tardío, que forman parte de la Formación Mirambel, enmarcada en la Cuenca del Maestrazgo y subcuenca de Morella (Figura 1). El anticlinal de Ladruñán posee orientación N-S y un cierre periclinal hacia su zona norte (Richter y Teichmüller, 1933) (Figura 1).

De base a techo se encuentran las siguientes unidades, comprendidas entre el Jurásico Superior y Cretácico Inferior (Martín-Closas, 1989; Salas et al., 2001) (Figura 1).

- Formación La Pleta: formada por calizas y margas de carácter marino somero Titoniense-Berriasiense.
- Unidad de Ladruñán: compuesta por una alternancia entre facies detríticas aluviales (lutitas y areniscas) y facies carbonatadas lacustres, del Berriasiense.
- Formación Herbers: presenta calizas y margocalizas de origen lacustre del tránsito entre los pisos Hauteriviense-Valanginiense.
- Formación Mirambel: comprende una alternancia de facies aluviales y lacustres, del Barremiense.
- Formación Artoles: formada por una alternancia de margas y calizas de origen marino somero, del Barremiense superior.
- Formación Morella: compuesta predominantemente por lutitas de llanura aluvial, del Barremiense superior.
- Formación Chert: calizas y areniscas de ambiente marino somero, del Barremiense superior-Aptiense inferior.

En concreto, la Formación Mirambel es una unidad continental de carácter aluvial y lacustre (Gasca *et al.*, 2017) de edad Barremiense, datada a partir de algas carófitas, correspondiendo con la biozona *Atopochara trivolvis triquetra* (Martín-Closas, 1989; Riveline *et al.*, 1996). Esta unidad posee casi 200 m de espesor y alterna tramos de litologías carbonatadas (ambientes palustres-lacustres someros) con tramos detríticos (depósitos aluviales) (Gasca *et al.*, 2017).

Según Gasca et al. (2017), esta Formación se divide en siete tramos bien diferenciados (Figura 1).

El Yacimiento Pepe se sitúa concretamente en el tramo G de la Formación Mirambel (Figura 1), en su parte superior, en un estrato lutítico rojo y morado de carácter aluvial, afectado por procesos de pedogenización e hidromorfismo.

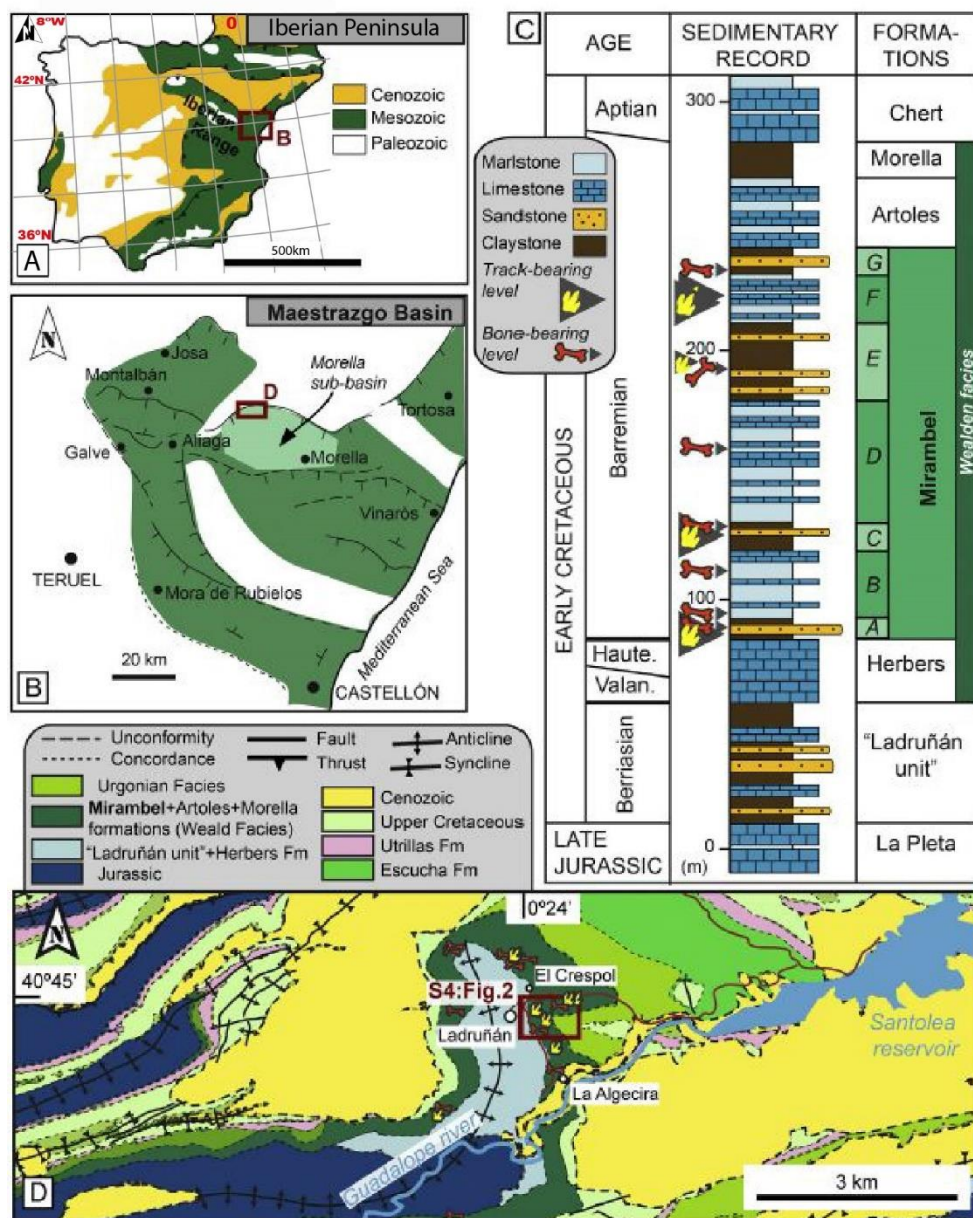


Figura 1: contexto geográfico y geológico de la zona de estudio (modificado de Gasca *et al.*, 2017). A) y B) localización geográfica y geológica del área de estudio. C) columna estratigráfica sintética de las unidades sedimentarias del Jurásico Superior-Cretácico Inferior en el área de Ladruñán, que incluye la distribución de los principales yacimientos paleontológicos con restos óseos y de icnitas descritos en la Formación Mirambel en trabajos previos. D) mapa geológico del área estudiada.

En cuanto al material paleontológico encontrado en la Formación Mirambel, este es amplio, diverso y los primeros registros se remontan a la segunda mitad del siglo XX con los estudios de la cordillera ibérica de Lapparent *et al.* (1969). Esta unidad registra restos óseos de dinosaurios ornitópodos (Viera, 1991; Gasca *et al.*, 2009; Bauluz *et al.*, 2014; Gasca *et al.*, 2015), saurópodos (Gasca y Canudo, 2015) y terópodos (Infante *et al.*, 2004; Gasca *et al.*, 2014). También presenta registro oológico e icnológico (Castanera *et al.*,

2016; Gasca *et al.*, 2017). Por último, cabe destacar la presencia de restos esqueléticos de crocodilomorfos, quelonios, osteíctios, condriactios, lisanfibios y mamíferos (Gasca *et al.*, 2017).

5. ANTECEDENTES

El hallazgo del yacimiento se realizó gracias a las indicaciones de Pepe, un pastor y vecino de Ladruñán, al que debe su nombre. Durante una prospección realizada en 2009 por el grupo Aragosaurus-IUCA (Universidad de Zaragoza) se realizó una recolección de restos en superficie y la localización geográfica y estratigráfica del punto. Se extrajo una vértebra caudal de dinosaurio ornitópodo in situ que afloraba prácticamente en superficie (Figura 2) y que corría riesgo de erosión, así como fragmentos de huesos, un fragmento de diente de dinosaurio terópodo sin dentículos en el margen mesial, y dos epífisis de huesos largos de dinosaurio.



Figura 2: Fotografía de la vértebra caudal localizada en 2009 antes de ser extraída durante la primera prospección realizada en el yacimiento Pepe.

Este nivel fosilífero aflora a menos de medio kilómetro del camino antiguo a la Algecira, en la ladera de la cara norte del monte de Santa Bárbara, junto a Ladruñán. Se puede acceder desde el camino que sube al cabezo de Santa Bárbara hasta la primera curva que atraviesa un campo de labor, siguiendo por la linde del campo hacia el norte hasta un pequeño sendero que continúa unos 150 metros. En dicho punto se alcanza una porción de terreno distintivamente rojizo, en la cual se sitúa el yacimiento (Figura 3).



Figura 3: Fotografía aérea realizada con Google Earth donde se marca con una estrella roja la ubicación del yacimiento.

Posteriormente, en 2010 se realizó una actuación paleontológica en el yacimiento con la colaboración de estudiantes de máster, donde se encontraron varios restos desarticulados, pero en relación anatómica: dos pubis (derecho e izquierdo) y un isquion. Asimismo, se encontraron también una vértebra cervical, varios fragmentos de costillas, arco hemal y otros restos fragmentarios. También se identificaron y extrajeron restos desarticulados de otros vertebrados (terópodos, crocodilomorfos y quelonios).

Además, se ha realizado un estudio paleohistológico de algunos de los restos recuperados, así como de microfósiles encontrados mediante triados en las capas de lutita del yacimiento (Maíllo, 2022).

El presente trabajo se centra en los restos del esqueleto axial y apendicular de un dinosaurio ornitópodo sobre todo en su cadera (Figura 4).



Figura 4: Fotografía tomada en 2010 durante la excavación del yacimiento en la que se pueden ver varios restos óseos engasados antes de ser extraídos. A la izquierda se ve un pubis izquierdo fragmentado en varios trozos y a la derecha se observa un isquion izquierdo, ambas piezas son estudiadas en este trabajo.

6. RESULTADOS

7.1 Cata paleontológica

En este apartado del trabajo se describen las actuaciones paleontológicas realizadas en el yacimiento Pepe, que se llevaron a cabo en 4 jornadas de campo durante la primavera de 2023.

Primeramente, durante una de las jornadas de campo, se realizó una prospección sobre el terreno del yacimiento y alrededores. Esta consiste en la exploración y análisis superficial del yacimiento, con el fin de detectar la presencia de elementos o bienes paleontológicos y caracterizar su potencial patrimonial. Durante esta se encontraron numerosos restos óseos en superficie (Figuras 5 y 6). La mayoría de ellos fueron recuperados en el extremo oeste del yacimiento, situados sobre unos regueros que se habían desarrollado en los materiales lutíticos que componen el cuerpo principal del yacimiento.



Figura 5: Fotografía de varios de los restos recogidos durante la primera prospección.



Figura 6: Resultados de la campaña de campo 2023 en el yacimiento Pepe. Izquierda) Fotografía de restos óseos sueltos asociados a fósiles extraídos durante la cata paleontológica. Derecha) Fotografía de un fragmento de costilla de dinosaurio recuperado durante la prospección inicial.

Cuando los antecedentes y hallazgos previos sugieren un alto potencial paleontológico, como lo es en este yacimiento con las actuaciones previas realizadas hace más de una década, es recomendable la realización de catas. Esto permite complementar los estudios realizados anteriormente y optimizar los esfuerzos de protección del patrimonio paleontológico. La zona del yacimiento en la cual se realizaría la cata sería en un principio en la mitad oeste del mismo, donde en las campañas anteriores se habían localizado la mayoría de restos estudiados en este trabajo. Conforme se iba excavando el terreno durante las siguientes dos jornadas se planteó la opción de excavar solo en el extremo oeste del yacimiento, ya que fue en esta zona donde se encontraron la mayoría de restos recuperados durante la cata y prospección inicial.

El resultado de la intervención paleontológica valorativa fue positivo, localizándose en toda la superficie evaluada (10 m2 aproximadamente), varios restos óseos de dinosaurios. Algunos de ellos pertenecen a tendones osificados, otros a fragmentos de vértebras y costillas de dinosaurios (Figura 7).



Figura 7: Izquierda) Fotografía de un resto óseo antes de ser extraído. Derecha) Fotografía de un tendón osificado de dinosaurio recuperado durante la cata paleontológica.

Los restos encontrados se encuentran depositados temporalmente en la Universidad de Zaragoza en el área de paleontología del Departamento de Ciencias de la Tierra, a la espera de ser inventariados, restaurados, estudiados y depositados en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza.

Como consecuencia de esta cata paleontológica y visto el elevado potencial del yacimiento Pepe, se propone realizar una excavación sistemática del yacimiento con el fin de recuperar el mayor número de restos posibles. Esta campaña se realizará a lo largo de 2023.

7.2 Estratigrafía y sedimentología

7.2.1 Serie estudiada

La Figura 8 muestra la columna estratigráfica sintética del yacimiento Pepe. El perfil estratigráfico-sedimentológico de referencia posee las siguientes coordenadas UTM (datum ETRS89):

Base: 30T 720435 4513575

Techo: 30T 720436 4513544

Este perfil levantado en el propio yacimiento Pepe tiene 16 m de espesor y abarca el final del tramo F y gran parte del tramo G de la Formación Mirambel (Figura 1C).

Unos metros por debajo del nivel fosilífero de Pepe se encuentra un nivel de calizas laminadas de origen lacustre que ha proporcionado varios yacimientos de icnitas de dinosaurios: Cabezo de Ladruñán, Barrancada del Crespol (BC) y Voladizo del Crespol (VC), siendo estos dos últimos los más cercanos geográficamente al yacimiento Pepe (Castanera *et al.*, 2016; Gasca *et al.*, 2017) y que constituye la base del perfil (Figura 8). Por encima de este, se encuentra un tramo cubierto de 1,5 m de espesor (tramo 1).

El tramo 2 corresponde con el que se encuentra justo debajo del nivel del yacimiento, en su base y comprende un depósito de areniscas ocre-rojizas de 3 m de espesor con estratificación cruzada. Este tiene una tendencia grano y estratocreciente con cuerpos de arenas de grano fino de entre 30 y 50 cm de espesor en su base y de grano medio y de entre 70 y 80 cm de espesor en el techo, todos ellos de geometría sigmoidal, formando un dispositivo de barras de acreción lateral. Hacia el techo del paquete de arenisca, entre las barras, se encuentran finas intercalaciones de limos púrpuras.

El tramo 3 es un nivel lutítico rojo de 9,5 m de espesor, con intercalaciones de niveles decimétricos tabulares de limos/areniscas grises de grano fino, lutitas moradas, versicolores y grises y areniscas ocre. Además, entre los niveles de lutitas se desarrollan a veces estratos irregulares con coloraciones amarillas que corresponderían con caliches. En este tramo heterolítico se encuentra el yacimiento Pepe, cuyos restos fósiles han sido encontrados en relación con las facies de lutitas rojas y versicolores y también a los limos/areniscas grises de grano fino.

Por encima (tramo 4), se encuentra un nivel de areniscas ocre de 35 cm de espesor que posee estratificación cruzada y ripples, intercaladas con limos laminados morados en finas capas de entre 4 y 7 cm de espesor. Se observa un granocrecimiento en las areniscas, pasando a ser un conglomerado fino a techo. Además, se observan intraclastos arenosos amarillos y está bioturbada por raíces.

Por último, el nivel más superior (tramo 5) está conformado por un estrato de lutitas variegadas de 1,5 m de espesor, que posee laminación horizontal y sobre la que se intercalan niveles de limos/arenas de grano fino de color gris.

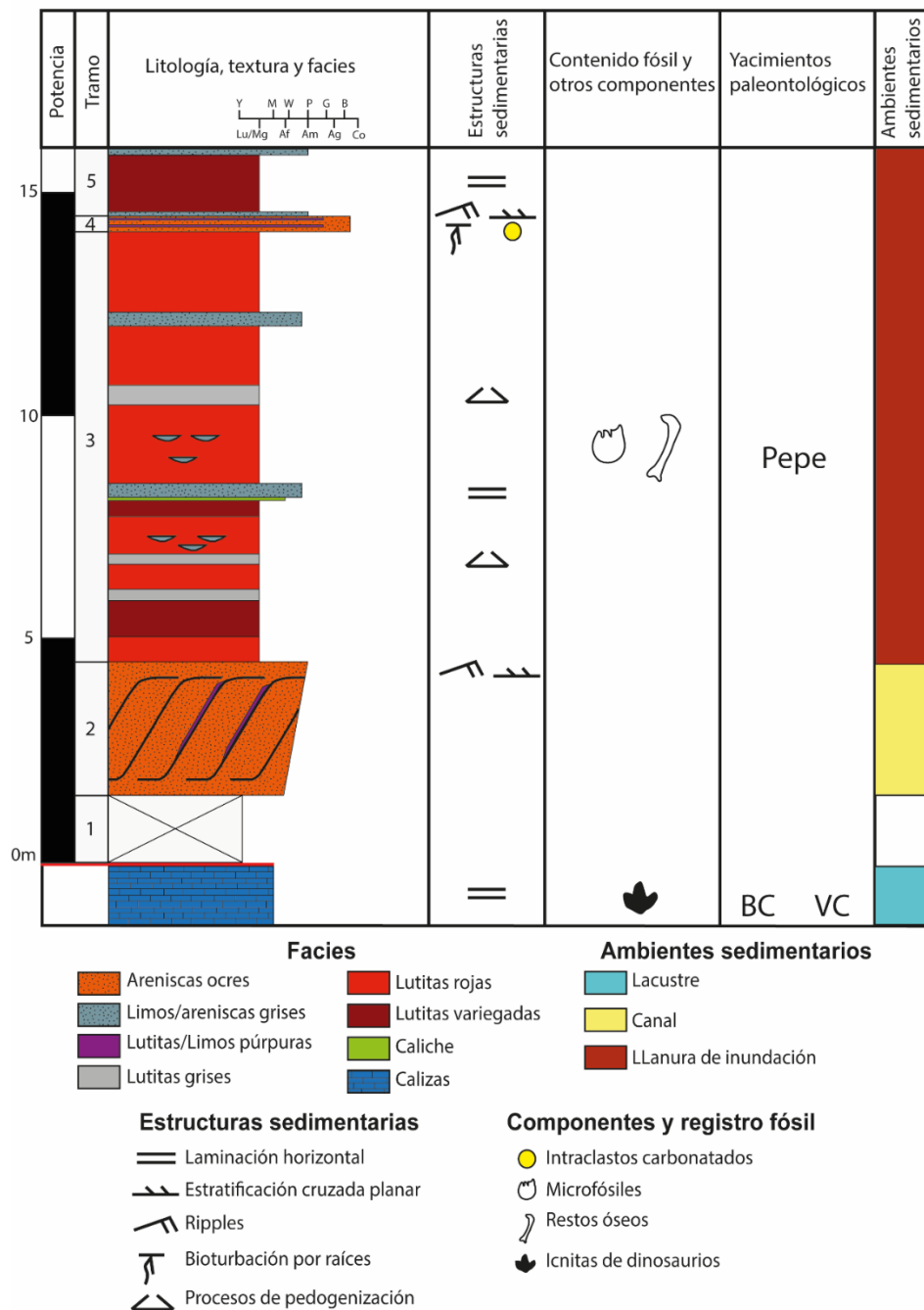


Figura 8: Perfil estratigráfico-sedimentológico levantado en el yacimiento Pepe (parte superior de la Formación Mirambel).

7.2.2 Análisis de facies y modelo de sedimentación

En función de la litología, geometría de los estratos, color, textura, componentes y estructuras sedimentarias, se han reconocido tres asociaciones de facies principales.

Asociación de facies-1 (AF-1)

Esta asociación de facies está dominada por las areniscas ocre, las cuales aparecen principalmente en la base de la columna estratigráfica. Se encuentran asociadas a la facies

de lutitas/limos púrpuras, que se intercalan en niveles laminados centimétricos. Entre las estructuras sedimentarias que poseen las areniscas ocre, destacan la estratificación cruzada planar, ripples asimétricos, bioturbación por raíces y lags basales con intraclastos carbonatados. En la Figura 9 se pueden ver fotos de campo de ambas facies.



Figura 9: Fotografías en campo de facies. A la izquierda, estratos de areniscas ocre. A la derecha, lutitas/limos púrpuras a techo de un estrato de areniscas.

Asociación de facies-2 (AF-2)

Se encuentra dominada por las facies de lutitas (Figuras 10 y 11). Consiste en una alternancia de niveles de lutitas rojas, variegadas, grises y limos/areniscas grises (Figura 11), dispuestos en estratos masivos y tabulares de espesores decimétricos-métricos que presentan ocasionalmente laminación horizontal y alteraciones por desarrollo de suelos hidromórficos (Figura 12). Además, se desarrolla un nivel de caliche de color amarillo-verdoso de gran entidad (Figura 12), asociado a las lutitas variegadas y limos/areniscas grises.



Figura 10: Fotografías en campo de facies. A la izquierda, lutitas rojas. A la derecha, lutitas grises.



Figura 11: Fotografías en campo de facies. A la izquierda, lutitas variegadas. A la derecha, nivel de limos/areniscas grises.



Figura 12: Fotografías de campo, a la izquierda, nivel de caliche; a la derecha, alteraciones por desarrollo de suelos hidromorfos encontradas en lutitas.

Asociación de facies-3 (AF-3)

Dominada por facies carbonatadas: calizas laminadas dispuestas en estratos tabulares de potencia decimétrica-métrica. Presentan icnitas de dinosaurios, localizándose en ellas varios yacimientos paleoicnológicos (Castanera *et al.*, 2016; Gasca *et al.*, 2017). En la Figura 13 se puede ver una fotografía de campo de esta facies.



Figura 13: Fotografía en campo de la facies de calizas. Escala vertical = 2 m.

Interpretación

La Figura 15 ofrece un modelo de sedimentación propuesto por Gasca *et al.*, 2017 para la Formación Mirambel en el entorno de Ladruñán. Las facies reconocidas en este trabajo encajan bien en el mismo, correspondiendo con una zona de llanura aluvial y un ambiente palustre-lacustre. Las facies de areniscas ocreas con geometrías de barras de acreción lateral (AF1) corresponderían con canales meandriformes (Allen, 1963; Miall, 2014) que surcan la llanura aluvial (AF2) en sector medio o distal, donde en momentos de avenida (flujos desconfiados) se depositarían las lutitas/limos púrpuras por decantación (e.g., Bridge, 2003; Cain y Mountney, 2009). Las lutitas rojas y las lutitas versicolores representarían los propios sedimentos de la llanura aluvial con mayor grado de exposición (lutita roja) o desarrollo de suelos hidromorfos (lutitas versicolores), sobre la que se sitúan pequeñas charcas (lutitas grises). Los limos/areniscas grises comprenden depósitos de *crevasse splay* (e.g., Cain y Mountney, 2009), en eventos de cierta energía que movilizaban los restos de algunos dinosaurios ornitópodos (yacimiento Pepe), los cuales sirvieron alimento para los terópodos y otros animales comedores de carne del entorno. Distalmente se desarrollaron ambientes lacustres (calizas: AF3), registrando estos últimos pisadas de dinosaurios (en la orla lacustre, en momentos de nivel bajo del agua, con exposición subaérea).

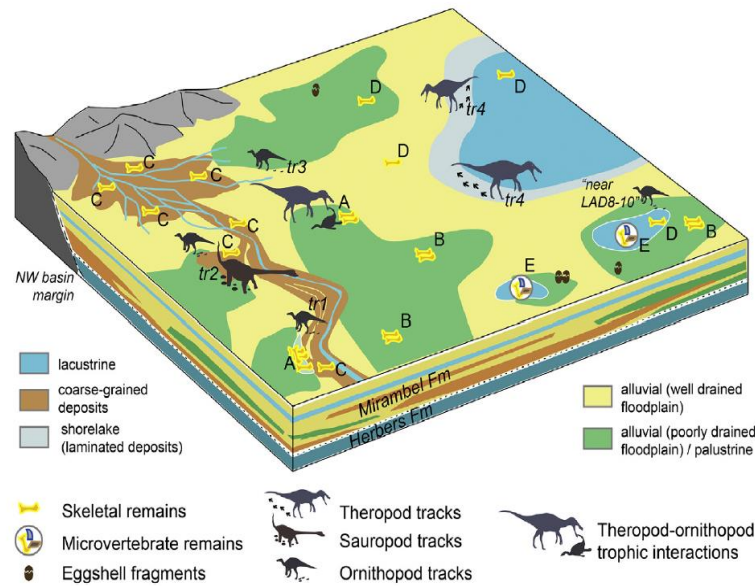


Figura 15: Modelo de sedimentación propuesto por Gasca *et al.* (2017) para la Formación Mirambel en el área de Ladruñán.

7.3 Paleontología

En este apartado se aborda el estudio anatómico y comparativo de los restos asociados de un único individuo de dinosaurio ornitópodo.

7.3.1 Paleontología sistemática

Dinosauria Owen, 1842

Ornithischia Seeley, 1887

(sensu Baron et al., 2017)

Ornithopoda Marsh, 1881

Iguanodontia Dollo, 1888

(sensu Sereno 2005)

Dryomorpha Sereno, 1986

(sensu Sereno, 2005)

Ankylopollexia Sereno, 1986

(sensu Sereno, 2005)

Styracosterna Sereno, 1986

(sensu Sereno, 2005)

Hadrosauriformes Sereno, 1997

Horizonte y edad: Los restos se encuentran en un nivel de lutitas rojas con intercalaciones de areniscas grises, en el yacimiento Pepe, enmarcado dentro de la Formación Mirambel. La edad de los materiales es Barremiense superior.

Material: Se trata de un conjunto de elementos del esqueleto axial y apendicular de un dinosaurio ornitópodo que presentan un buen estado de preservación. Pepe23-1 corresponde con una vértebra cervical, Pepe23-2 con una vértebra caudal, Pepe23-3 es una espina neural, Pepe23-4 corresponde con un arco hemal, Pepe23-5 y Pepe23-6 corresponden con fragmentos de costillas, Pepe23-7 es un isquion izquierdo, Pepe23-8 y Pepe23-9 son pubis izquierdo y derecho respectivamente y Pepe23-10 corresponde con un metatacarpal III izquierdo. En la Figura 16, se muestran los restos recuperados en naranja sobre una reconstrucción de un esqueleto de iguanodontio.

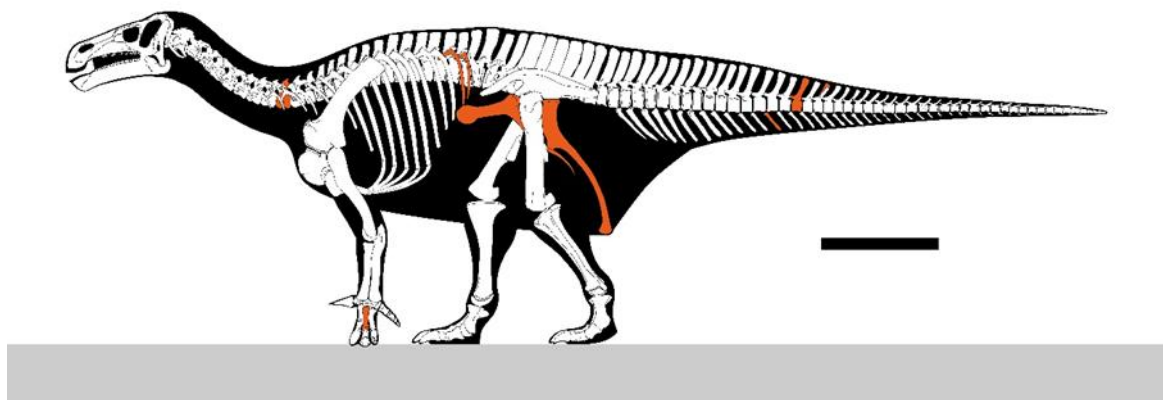


Figura 16: Reconstrucción de un ejemplar de iguanodontio (*I. Bernissartensis*) (realizada por Slate Weasel) con los restos estudiados del ejemplar de Pepe señalados en color naranja. Escala = 1 m.

Tafonomía y tipo de yacimiento: De los huesos estudiados en este trabajo tanto el isquion, como los dos pubis fueron encontrados en relación anatómica. Los demás restos se encontraron dispersos y a diferentes alturas dentro del mismo nivel fosilífero, incluso alguno de ellos se encontró rodado de este nivel. No hay suficientes huesos o área excavada para poder reconocer orientaciones preferentes en los huesos, pero sí que se aprecia una cierta selección por forma, ya que dominan los huesos largos. En cuanto al nivel de fracturación, es mayor en los huesos largos y parcialmente planos, como los dos pubis, el isquion y las costillas; aunque también se presentan erosionados otros como las vértebras, espina neural y arco hemal. Mayoritariamente, las fracturas presentes en los restos se encuentran rellenas por sedimento carbonatado o arenoso lo que indica que estas se produjeron antes de su enterramiento. Ninguno de los restos presenta abrasión por

transporte, pero sí meteorización por exposición subaérea ya que parte de ellos se encuentran muy fracturados y algunas de sus partes no encajan entre sí por estar sus bordes rotos. En el isquion se encuentran signos de bioerosión, ya que se encuentran en él marcas de dientes, cuyo estudio se aborda más adelante (ver apartado 7.3.3 Bioestratinomía y paleoecología). Se han recuperado también restos de otros vertebrados, incluyendo una tibia de cocodrilomorfo indeterminado y dientes de dinosaurios terópodos.

En conclusión, el yacimiento Pepe es una *bonebed* monodominante (ornitópodo), con elementos desarticulados, pero algunos de ellos en relación anatómica y parcialmente fragmentados, mostrando signos de exposición subaérea.

ESQUELETO AXIAL

Vértebra cervical

Pepe23-1 corresponde con el arco neural asociado a una vértebra cervical posterior. Se trata de un arco neural casi completo, asociado a la penúltima o última vértebra de la cadena cervical del animal. Forma un arco amplio y profundo que deja una extensa depresión semicircular para el canal neural. Desde la base del arco se desarrollan dos procesos transversos. En vista dorsal (Figura 17) se observa que las prezigapófisis se encuentran fracturadas y les falta parte de la superficie articular, sobretodo en la izquierda. En la derecha se observa que la forma de estas sería triangular y curvadas hacia la parte anterior. Las postzigapófisis poseen forma de triángulo rectángulo en vista dorsal, se ensanchan hacia la parte posterior y tienen borde subredondeado. También se observa que se curvan posterior y ventralmente, dejando una cavidad para el canal neural más amplia que las prezigapófisis (Figura 17). Tanto las prezigapófisis como las postzigapófisis se proyectan oblicuamente desde la zona media del arco neural.

La espina neural es alta y esta aumenta su altura hacia la zona posterior. Posee forma apuntada, de borde afilado en vista dorsal. En su parte posterior termina en dos crestas afiladas que se unen con las postzigapófisis y su sección es triangular (Figura 17). Además, tiene las caras laterales planoconvexas en su parte anterior y planocóncavas en su parte posterior.

Este arco neural es muy similar a los que preservan las vértebras cervicales de *Iguanodon bernissartensis*, aunque se observan un par de diferencias fundamentales. En el ejemplar estudiado, la espina neural es considerablemente más alta (sobretodo en su parte

posterior) que las de *I. bernissartensis*, generándose una cresta muy amplia que sobresale más de 30 mm por encima de los procesos transversos del arco. La otra diferencia notable es que la curvatura de la espina neural hacia la parte posterior del arco es menor en el ornitópodo de Pepe que en *I. bernissartensis*, donde en este último, forma un ángulo más cerrado entre la espina y el proceso transverso posterior.

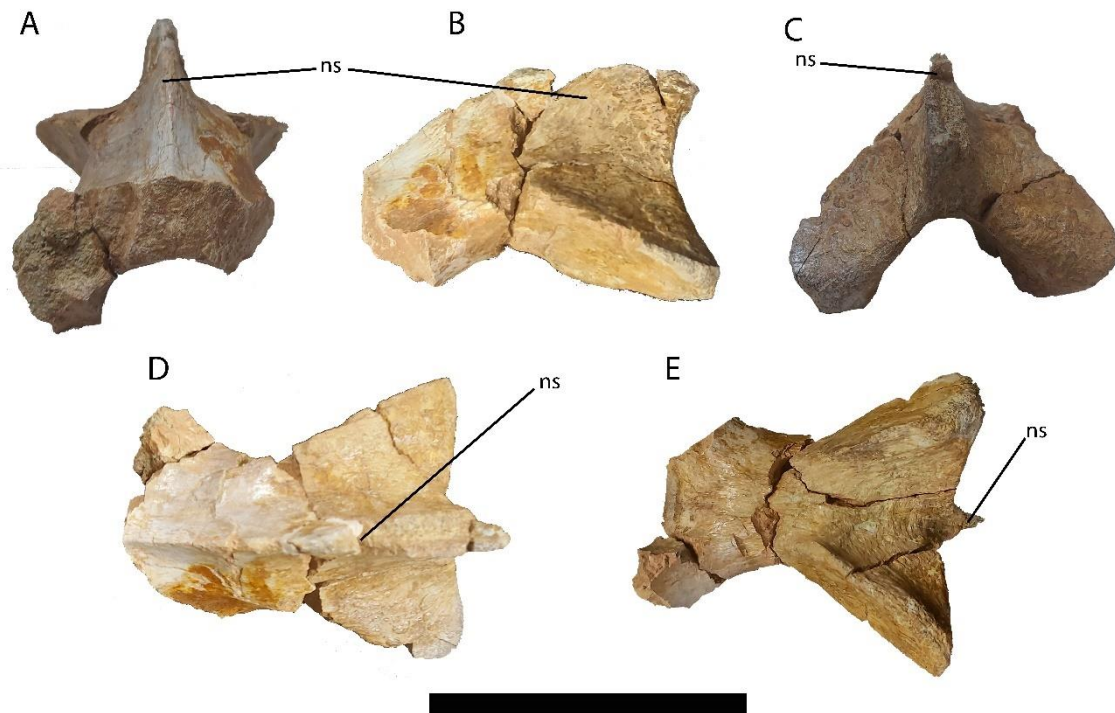


Fig 17: Arco neural cervical en vista anterior (A), lateral izquierda (B), posterior (C), dorsal (D) y ventral (E). Abreviaciones: ns, espina neural. Escala = 10 cm.

Vértebra caudal

Pepe23-2 corresponde con una vértebra caudal anterior (parte media de la cola). Se encuentra casi completa y deformada (cizallada) en torno al eje dorsoventral e incluye gran parte del centro vertebral (a excepción del extremo derecho) y el arco neural, excepto la base de la prezigapófisis izquierda y la parte distal de la espina neural. Se trata de una vértebra platicélica con un centro vertebral expandido anteroposteriormente, caras articulares de contorno circular que se inclinan ambas hacia la parte ventral de la vértebra, adelgazándose en esa zona (Figura 18). La cara anterior posee una superficie mayor que la cara posterior. Los bordes de las caras articulares son prominentes, gruesos y redondeados. Las caras laterales del centro son cóncavas en su parte ventral y dorsal, con una convexidad mayor en la primera y casi planas en su parte media. El canal neural es ovalado, mide 17 mm x 8,6 mm y parece encontrarse ligeramente excavado sobre la zona

dorsal del centro. Las prezigapófisis se proyectan oblicuamente hacia la parte anterior desde la espina neural, poseen forma ovalada: son convexas lateralmente y planocóncavas en su zona medial (caras articulares) (Figura 18). Estas además, sobresalen por delante de la cara articular anterior. La espina neural emerge sobre la zona media del centro vertebral, se encuentra aplanada lateromedialmente, posee el borde anterior ligeramente curvado anteriormente a medida que se extiende hacia arriba en su eje dorsoventral. El borde posterior de la espina es más afilado y estrecho que el anterior. De la parte baja de la espina emergen las postzigapófisis, de tamaño mucho menor que las prezigapófisis, se encuentran proyectadas ventrolateralmente, sus superficies articulares son subcirculares y apenas sobresalen de la cara articular posterior del centro. Las facetas de articulación para los arcos hemales hemapófisis están muy desarrolladas (Figura 18 B), teniendo las posteriores tentativamente más superficie que las anteriores y dejando una oquedad entre ellas que forma el canal hemal (Figura 18).

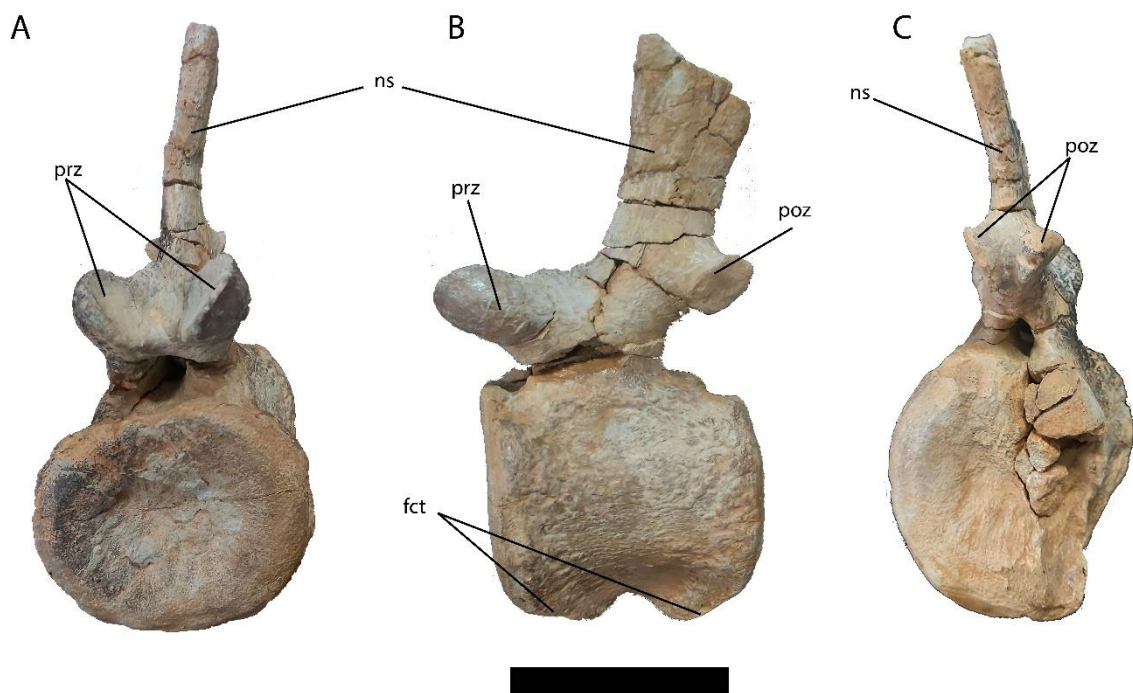


Fig 18: Vértebra caudal en vista anterior (A), lateral izquierda (B) y posterior (C). Abreviaciones: prz, prezigapófisis; poz, postzigapófisis; fct, facetas de articulación para los arcos hemales; ns, espina neural. Escala = 10 cm.

Espina neural

Pepe23-3 es una espina neural incompleta en la que están ausentes la parte del borde distal y gran parte del borde posterior y que además está ligeramente deformada a lo largo del eje dorsoventral. Es una estructura comprimida lateromedialmente, sobretudo hacia

su parte media (Figura 19). En la base de la espina emergen dos crestas que coalescen en su parte media y dejan en una depresión de forma triangular. El borde anterior es cóncavo en su base, recto en su zona media y ligeramente convexo en la zona distal. Los bordes laterales son ligeramente cóncavos. La sección de la espina posee formade “V” en su base, triangular en su zona media y ovalada en su parte distal, donde en vista dorsal se aprecia como existe un engrosamiento lateromedial muy notable.

Si se atiende a la forma del borde proximal y a la morfología inferida tentativamente de la espina (Figura 19), esta se asociaría a una vértebra caudal de la zona media o posterior.



Fig 19: Espina neural incompleta asociada a una vértebra caudal. Escala =10 cm.

Arco hemal

Pepe23-4 es un arco hemal incompleto, ya que le falta la parte proximal de la rama superior izquierda y el final de la rama distal. En los hadrosáuridos los arcos hemaes tienen dos ramas articulares separadas, terminadas cada una de ellas en una faceta articular independiente (Company Rodríguez, 2004), de modo que el canal hemal se encuentra abierto proximalmente como puede parecer en este resto. Sin embargo, en este caso, observando en vista dorsal (Figura 20), existiría un puente óseo muy grueso (cresta transversal), que se sabe que está presente porque se encuentra roto justo por su parte media y que indica que las dos ramas se encuentran fusionadas en el extremo proximal del arco hemal, originando un canal hemal cerrado. Esto mismo ocurre en taxones similares como en *I. bernissartensis*, aunque los situados en una posición más distal en la

cola tienen las dos ramas separadas. Este puente óseo separa las facetas anterior y posterior que articulan con las hemapófisis de las vértebras caudales. En la rama derecha que es donde se preservan estas facetas (Figura 20), la anterior es pequeña y se encuentra inclinada hacia la parte anterior y la faceta posterior de mayor tamaño y disposición subvertical se inclina hacia la zona posterior. Ambas facetas poseen una superficie ligeramente cóncava. Tanto la zona proximal como distal (espina hemal) se encuentran comprimidas lateromedialmente y forma una oquedad alargada y ovoide entre ambas, donde se sitúa el canal hemal y que tiene mayor área en su parte posterior que anterior. La zona proximal posee un borde anterior estrecho que hacia la parte distal (bajo el canal hemal) forma una quilla central fina y afilada. El borde posterior es también estrecho y recorrido a su vez por dos estrechos surcos que comienza bajo el canal hemal y entre ellos se sitúa una cresta afilada y estrecha. Las superficies laterales del mismo son ligeramente cóncavas en la parte proximal y convexas en la distal. La espina hemal se encuentra curvada hacia posterior y a medida que se alarga se estrecha lateromedialmente.

Morfológicamente este arco hemal se asemeja en gran medida al primer arco hemal de *Morelladon* (Gasulla *et al.*, 2015) (holotipo, CMP-MS-03). La fusión de la zona proximal del arco, la morfología de la espina y el tamaño y sección del canal indican que el arco hemal se puede asociar con una vértebra caudal anterior, situada tentativamente entre las tres primeras vértebras caudales.

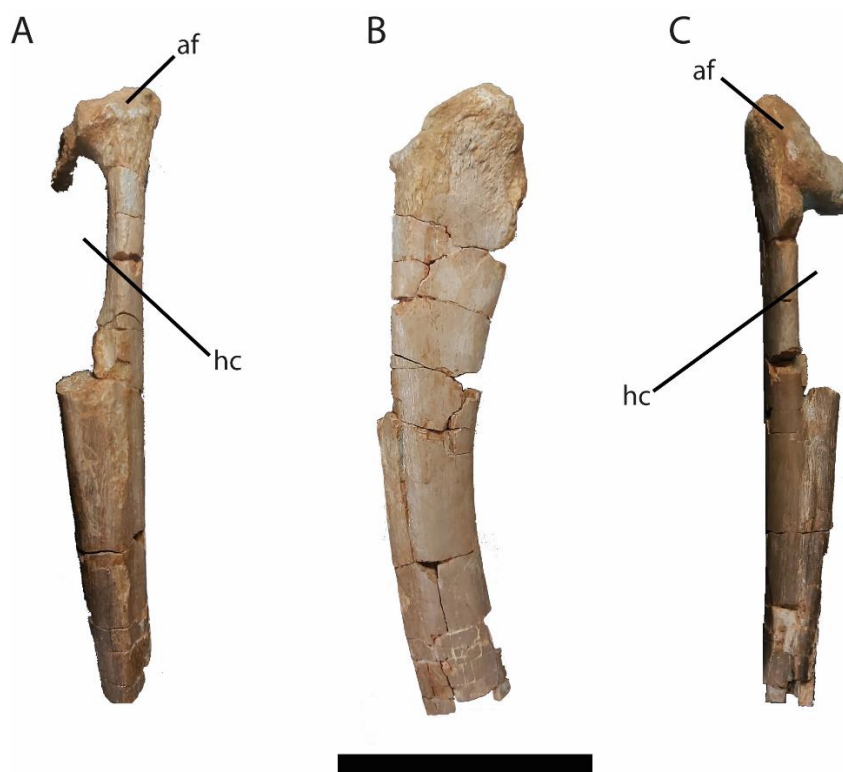


Fig 20: Arco hemal Pepe23-4 en vista anterior (A), lateral izquierda (B) y posterior (C). Abreviaciones: af, faceta articular; hc, arco hemal. Escala = 10 cm.

Costillas

Pepe23-5 corresponde con la parte proximal de un fragmento de costilla dorsal posterior izquierda que posee el extremo proximal roto, en el que están ausentes el capítulo y el tubérculo y también el distal. Se encuentra aplanada dorsoventralmente y este aplanamiento es mayor hacia la parte distal de la costilla (Figura 21). En vista posterior, se observan dos crestas una que emerge del borde dorsal de la costilla y otra del ventral. Estas dejan un surco en medio de unos 70 mm de longitud que posee forma apuntada y termina hacia la zona distal de la costilla. La cresta del borde dorsal sobresale por encima de la ventral y ambas se juntan en el extremo distal de la costilla. En sección la superficie ventral es plana y la dorsal redondeada en su zona proximal.

Pepe23-6 es la parte distal de un fragmento de costilla dorsal posterior izquierda que conserva el extremo distal y está rota por su zona proximal. Se encuentra aplanada lateromedialmente. En vista lateral (Figura 21) es ligeramente cóncava en su zona proximal, plana en su zona media y convexa en su zona distal. En vista medial es ligeramente convexa en su zona proximal, plana en su zona media y cóncava en su zona distal. En sección la forma de la costilla es elíptica en su zona proximal. Además, su borde distal se engrosa, es redondeado y apunta hacia la zona posterior.



Fig 21: Fragmento proximal de costilla dorsal posterior izquierda Pepe23-5 (A), fragmento distal de costilla dorsal posterior izquierda Pepe23-6 (B). La barra de escala posee 10 cm de longitud.

ESQUELETO APENDICULAR

Isquion

Pepe23-7 es un isquion izquierdo que presenta parte de la rama isquiática, la base del proceso obturador y un fragmento del pedúnculo ilíaco.

El isquion no es un hueso completamente plano; en su parte proximal se encuentra expandido en el eje anteroposterior y comprimido lateromedialmente (Figura 22). Conserva una altura máxima de 153 (dorsoventral) mm y una longitud (anteroposterior) de 392 mm. La superficie lateral es ligeramente cóncava en sentido dorsoventral y convexa en sentido anteroposterior (Figura 22). La superficie medial es plana en sentido dorsoventral y cóncava en sentido anteroposterior desde la base del proceso obturador hacia la parte anterior (Figura 22). En vista lateral (Figura 22), desde la parte central del isquion emerge una cresta de forma subredondeada que no es recta y se desplaza hacia la parte dorsal a medida que se extiende por la rama isquiática (Figura 22) Esta cresta solo se observa en *Brighstoneus* (Lockwood *et al.*, 2021) y *Morelladon* (Gasulla *et al.*, 2015; holotipo, CMP-MS-03).

En la Figura 23 se ofrece una representación gráfica de varios isquiones de ornitópodos estiracosternos con el fin de comparar algunas de sus características. La porción preservada de la rama isquiática es recta y posiblemente lo sea a lo largo de toda su longitud como lo es en *Altirhinus* (Norman, 1998), *Barilium* (Norman, 2011), *Bayannurosaurus* (Xu *et al.*, 2018), *Brighstoneus* (en la porción preservada del mismo, aunque podría curvarse hacia su zona posterior) (Lockwood *et al.*, 2021) *Ouranosaurus* (Bertoizzo *et al.*, 2017), *Morelladon* (Gasulla *et al.*, 2015; holotipo, CMP-MS-03), *Proa* (McDonald *et al.*, 2012b; ejemplar AR-1/103), *Eolambia* (McDonald *et al.*, 2012a), y *Mantellisaurus* (Norman, 2014) y a diferencia de *Hypselospinus* (Norman, 2015), *Iguanodon bernissartensis* (Norman, 1980), *Iguanodon galvensis* (Verdú *et al.*, 2018) y *Delapparentia* (Gasca *et al.*, 2015). Además, hay que tener en cuenta que este carácter puede ser variable en algunas especies como *I. bernissartensis* que puede pasar de tener una morfología casi recta a curvada (Verdú *et al.*, 2017). Algo parecido pasa también en *Mantellisaurus* pudiendo el isquion pasar de recto a ligeramente curvado en otros individuos diferente del holotipo (RBINS R57) que es el que se ha utilizado para realizar

la comparación entre especies de esta característica (Norman, 2014). Otra característica destacable de la rama isquiática es que se expande lateromedialmente, a medida que esta se alarga y se comprime dorsoventralmente de manera progresiva (Figura 22). La expansión lateromedial imprime un cambio en la forma de la sección de la rama que en su parte proximal posee forma triangular (con una anchura de 37,5 mm) y que hacia su parte media es aproximadamente en forma de “D” girada y posee una anchura de 61mm. En su parte media, en vista dorsal (Figura 22) la sección es convexa y en vista ventral es plana. La sección se estrecha más en su zona medial, dejando en su zona lateral una superficie más ancha y plana de bordes subredondeados. La sección de la rama isquiática es otra característica que posee variabilidad entre los ornitópodos (Figura 23), en el ejemplar de Pepe en su parte proximal es similar a la de *I. bernissartensis* (Norman, 1980) que posee forma triangular y en su zona distal se parece a la de *I. galvensis* (Verdú *et al.*, 2018) que posee forma de “D”. Según Verdú *et al.* (2018) en la mayoría de ornitópodos no hadrosaurios del clado Ankylopollexia a medida que se elonga la rama isquiática hacia su parte posterior, se comprime lateromedialmente y se expande en el eje anteroposterior. Esta característica no se observa en *Morelladon* (Gasulla *et al.*, 2015; holotipo, CMP-MS-03) que se expande ligeramente de manera anteroposterior a lo largo de la rama isquiática o en el ejemplar estudiado en este trabajo en el cual le ocurre lo contrario, cuya rama se expande lateromedialmente. Tanto el cambio de sección como la expansión lateromedial se deben a que existe una torsión del plano dorsoventral en la rama isquiática (Figura 22).

El proceso obturador se localiza en el margen ventral del comienzo de la rama isquiática, es estrecho, posee forma cuadrangular, se curva y parece expandirse anteriormente (Figura 22). Seguramente conformaría una superficie ancha, aunque no se conserva por estar erosionada por esa zona. Además, se observaban unas estriaciones en el lado medial del proceso obturador que podrían corresponder con la sínfisis isquiática, es decir, la zona de unión entre los dos isquiones a la altura del proceso obturador. Esta estructura se observa también en *Morelladon*.

Desde el proceso obturador crece una cresta que se expande por el margen ventral de la rama isquiática por lo menos hasta su parte media (fragmento que se conserva). Esta cresta no es recta y a medida que se extiende se desplaza hacia la parte medial de la rama isquiática, es decir, se aprecia una torsión, como se observa también en *Mantellisaurus*. La porción preservada de pedúnculo ilíaco, en su margen dorsal se ensancha hacia su

parte anterior, volviéndose mucho más gruesa y posee una sección en forma de triángulo isósceles. Norman (1980) sugiere que este ensanchamiento se produce como soporte para la parte anterior del anillo acetabular. En vista lateral (Figura 22) el margen posterior del pedúnculo ilíaco posee una curvatura pronunciada y tiene aspecto rugoso.

Por último, cabe destacar que en la superficie lateral del isquion, cerca del proceso obturador y hacia la rama isquiática nacen una serie de rugosidades óseas que se extienden en sentido anteroposterior y dorsoventral que podrían indicar (según Norman, 1980) superficies de anclaje para músculos como los aductores (*M. adductores*).

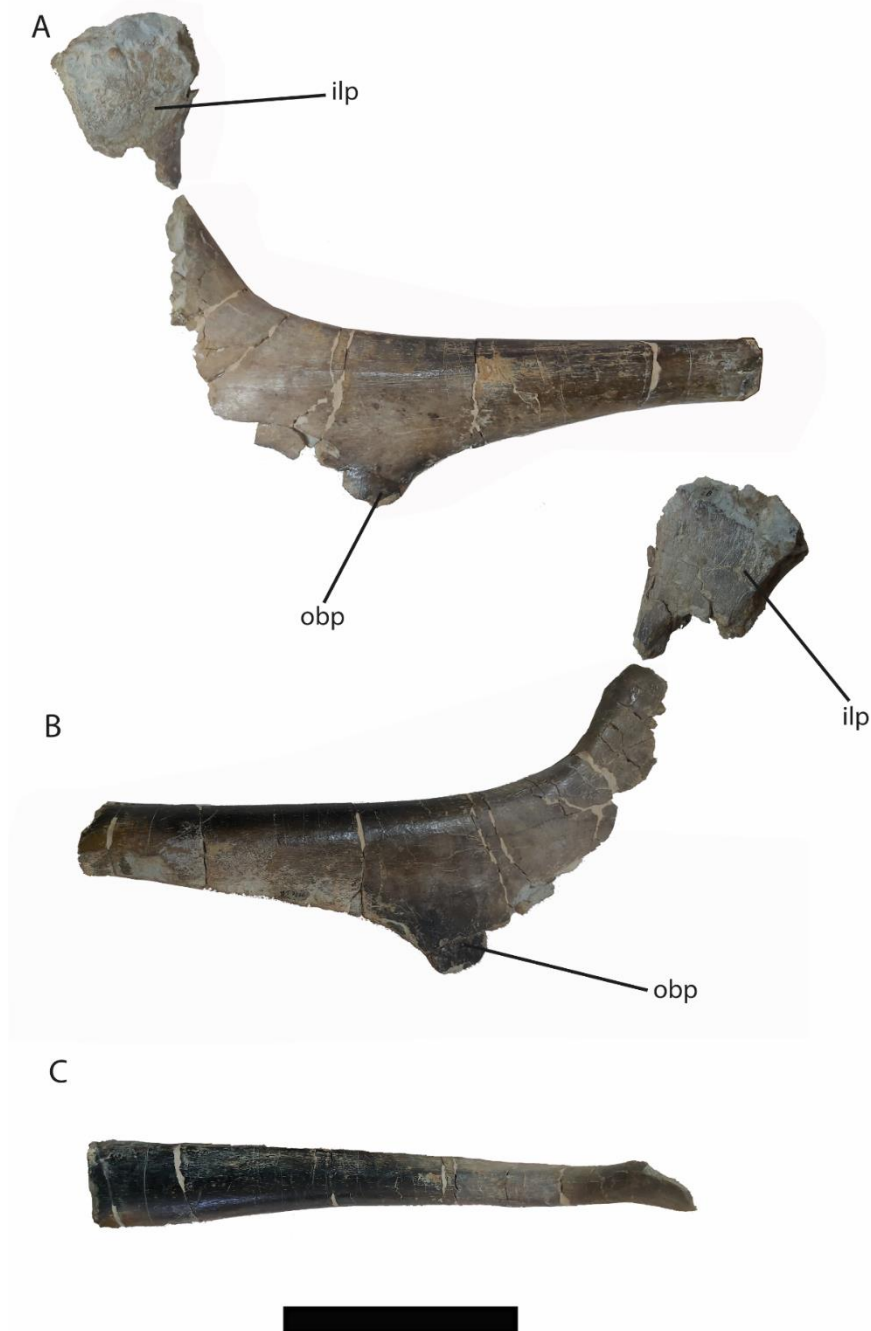


Fig 22: Isquion izquierdo Pepe23-7 en vista lateral (A), medial (B) y dorsal (C). Abreviaciones: ilp, pedúnculo iliaco; obp, proceso obturador. La barra de escala posee 10 cm de longitud.

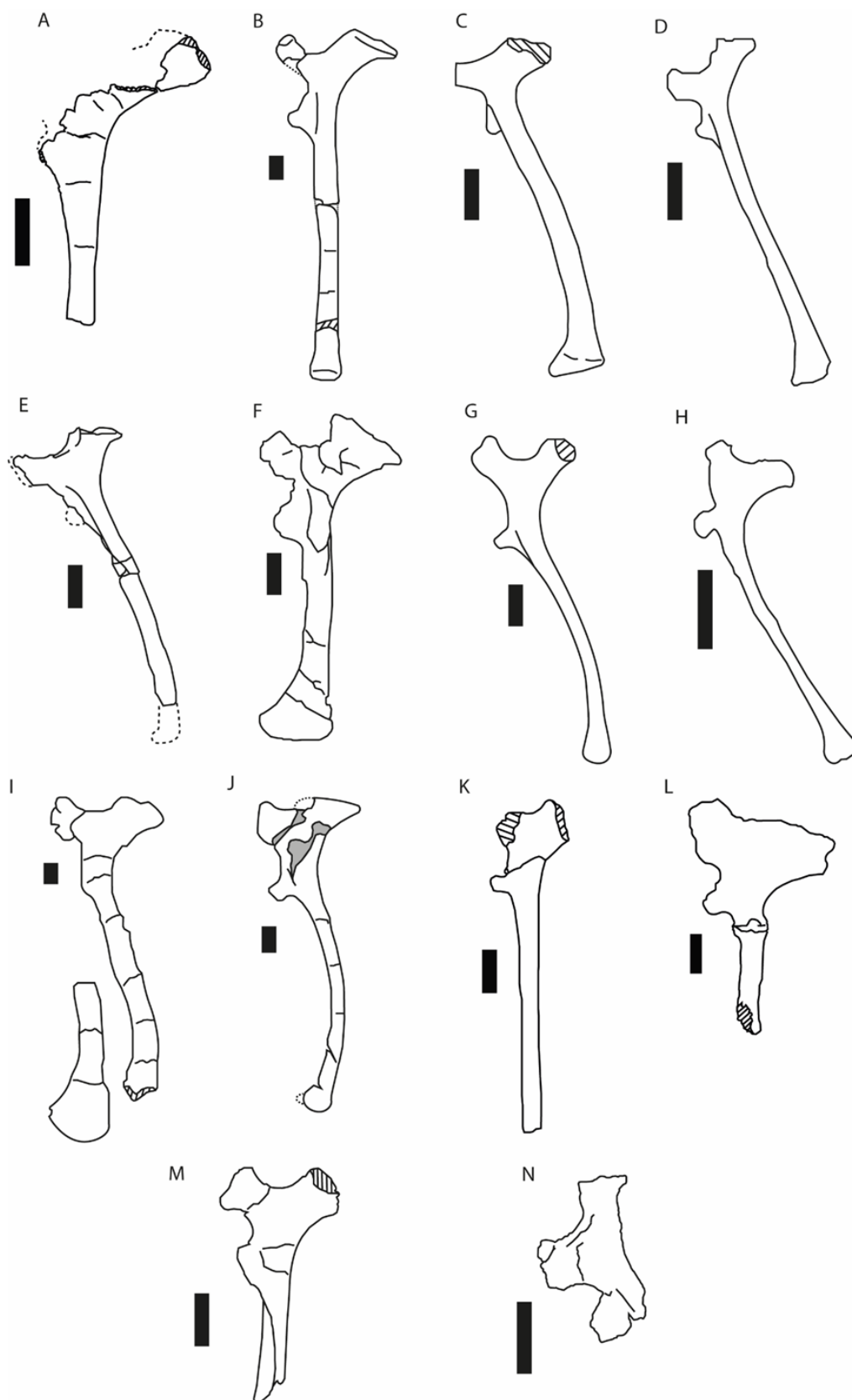


Figura 23: Comparación de los isquiones de varios taxones de ornitópodos estiracosternos en vista lateral. (A) individuo de Pepe, (B) Morelladon, (C) Hypselospinus, (D) Mantellisaurus, (E) Delapparentia, (F) Bayannurosaurus, (G) Ouranosaurus, (H) Eolambia, (I) *I. galvensis*, (J) *I. bernissartensis*, (K) Altirhinus, (L) Barilium, (M) Brighstoneus, (N) Iguanacolossus. Barras de escala = 10 cm de longitud.

Pubis

Pepe23-8 corresponde con un pubis izquierdo bien preservado que presenta gran parte de la lámina prepúbica, la diáfisis y parte de la rama postpúbica; **Pepe23-9** es un pubis derecho que presenta la lámina prepúbica (aunque fragmentada en tres partes) y la diáfisis casi completas. En ambos se encuentran ausentes el borde posterior y la región postpúbica y en el segundo también parte de la diáfisis. La descripción del pubis se ha hecho observando ambos pubis, pero las medidas se han realizado en el izquierdo por estar más completo y mejor preservado.

El prepubis es un hueso aparentemente plano, pero presenta zonas cóncavo-convexas, se encuentra expandido dorsoventralmente y comprimido lateromedialmente. En cuanto a su morfología general, similar a la de *Iguanodon*, con una lámina prepúbica ovoide en vista lateral (Figura 24), aproximadamente simétrica a lo largo del eje anteroposterior, aunque con el borde dorsal más curvado que el ventral, morfología similar a la de *Eolambia*, además de ser cóncavo. Sin embargo, en otros ornitópodos (Figura 25) la lámina prepúbica se encuentra proyectada hacia la zona dorsal como en *Mantellisaurus*, *Delapparentia*, *Lanzhousaurus* (You, Ji y Li, 2005; Holotipo GSLTZP 1- 1), *Bayannurosaurus* (Xu *et al.*, 2018) (holotipo IMMNH PV00001), *Ouranosaurus* e *Hypselospinus* o proyectada hacia la zona ventral como en *Altirhinus* y *Magnamanus* (Fuentes-Vidarte *et al.*, 2016).

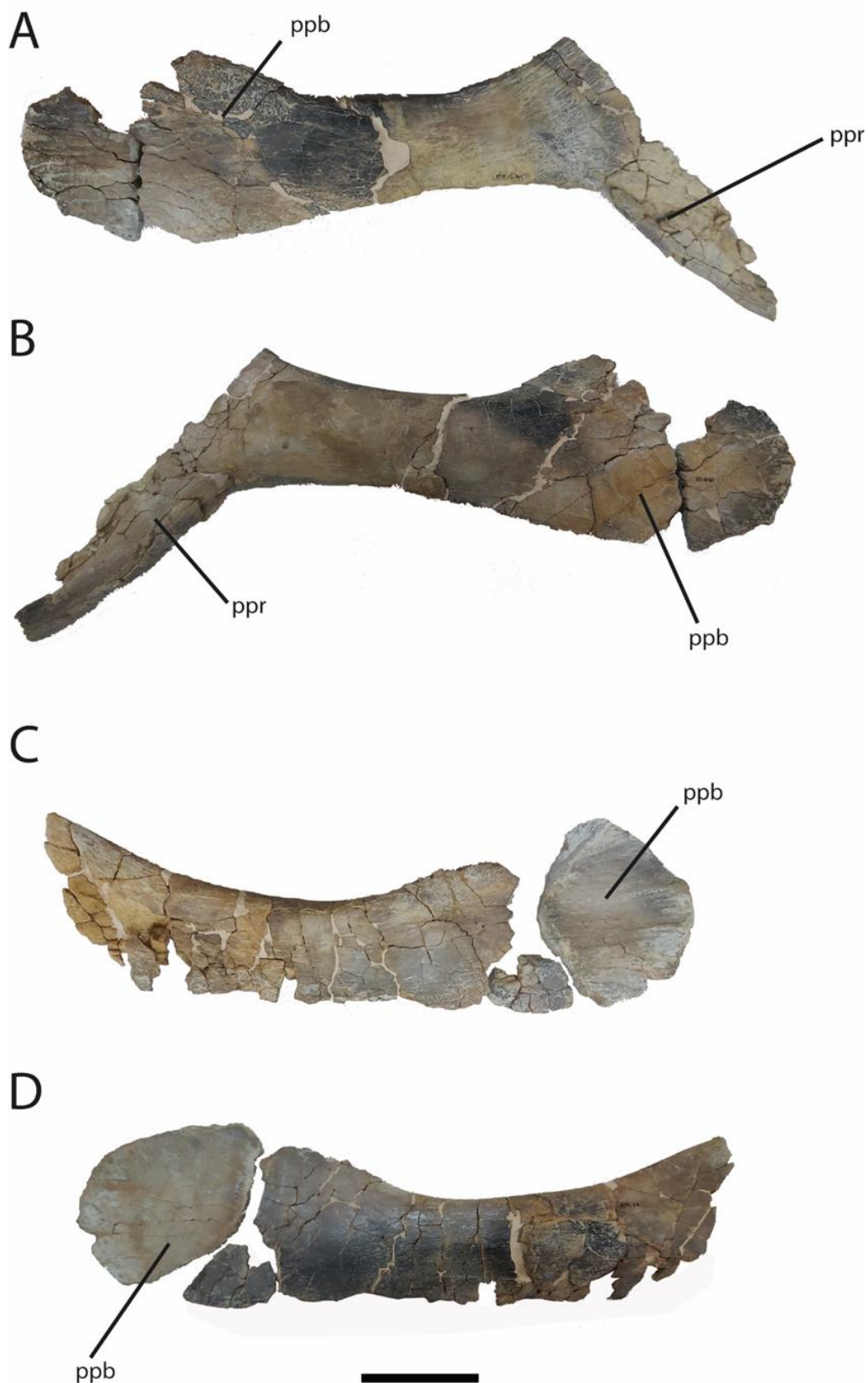


Figura 24: Pubis izquierdo Pepe23-8 en vista lateral (A) y medial (B). Pubis derecho Pepe23-9 en vista lateral (C) y medial (D) Abreviaciones: ppb, lámina prepúbica; ppr, rama postpúbica. La barra de escala posee 10 cm de longitud.

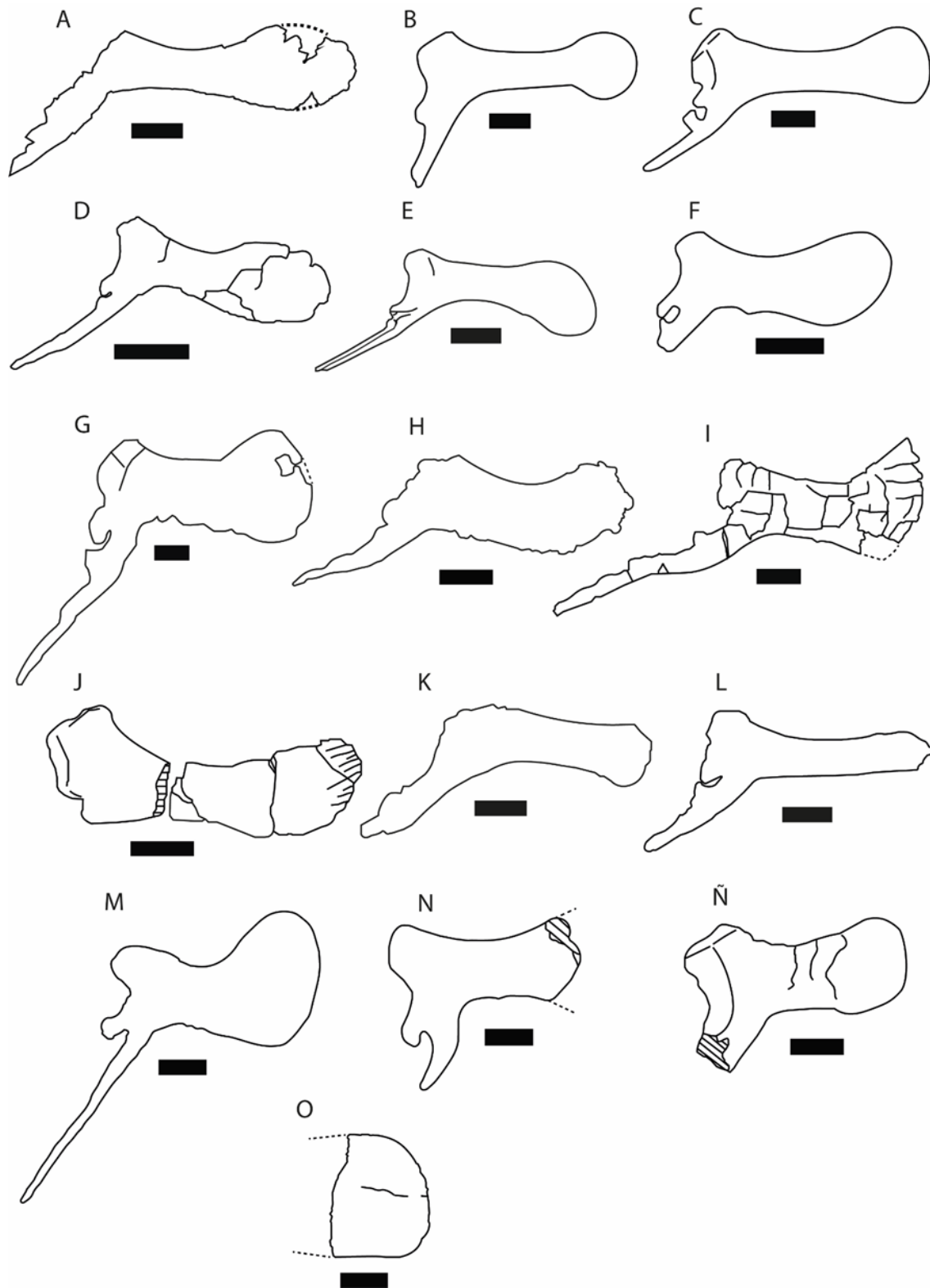


Figura 25: Comparación de los pubis de varios taxones de dinosaurios estiracosternos en vista lateral. (A) individuo de Pepe, (B) *I. bernissartensis*, (C) *I. galvensis*, (D) *Eolambia*, (E) *Altirhinus*, (F) *Mantellisaurus*, (G) *Lanzhousaurus*, (H) *Iguanacolossus*, (I) *Bayannurosaurus*, (J) *Delapparentia*, (K) *Magnamanus*, (L) *Proa*, (M) *Ouranosaurus*, (N) *Barilium*, (Ñ) *Hypselospinus*, (O) *Brighstoneus*. Barras de escala = 10 cm.

En la Tabla 1 se muestran algunas mediciones realizadas para los pubis de varios taxones de ornitópodos siguiendo el esquema de la Figura 26.

MEDIDAS	A(cm)	B(cm)	C(cm)	$\alpha(^{\circ})$	A/B	A/C	B/C
Pepe	42	16,5	7,7	48	2,5	5,5	2,1
<i>Mantellisaurus atherfieldensis</i>	33,1	18,8	9,1	48	1,8	3,6	2,1
<i>Eolambia caroljonesa</i>	22,5	11,5	6,2	33	2	3,6	1,9
<i>Iguanodon bernissartensis</i>	42,4	16,4	9,1	63	2,6	4,7	1,8
<i>Iguanodon galvensis</i>	42	17,4	9	43	2,4	4,7	1,9
<i>Iguanacolossus fortis</i>	36,1	13,9	11,7	34	2,6	3,1	1,2
<i>Ouranosaurus nigeriensis</i>	27,1	22,6	12	53	1,2	2,3	1,9
<i>Hypselospinus fittoni</i>	27,2	18	12,5	55	1,5	2,2	1,4
<i>Lanzhousaurus magnidiens</i>	51,1	31	17,8	55	1,7	2,9	1,7
<i>Proa valdearinnoensis</i>	34,6	7,7	6,5	35	4,5	5,3	1,2
<i>Magnamanus soriaensis</i>	32	11,6	9,2	25	2,8	3,5	1,3
<i>Altirhinus kirzanovi</i>	27,1	15	7,5	28	1,8	3,6	2

Tabla 1: Mediciones en pubis de varios taxones de ornitópodos

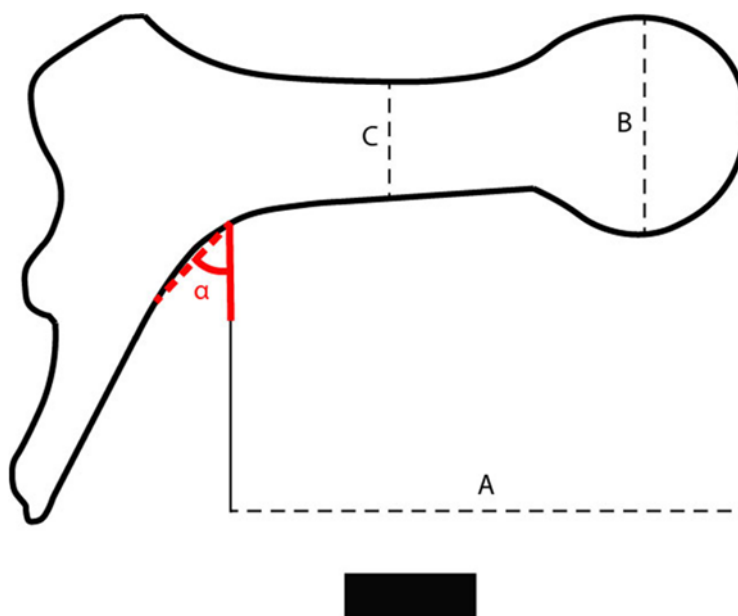


Figura 26: Esquema seguido para tomar las mediciones en los pubis. A= Longitud del prepubis (tomada desde la lámina prepúbica hasta el comienzo de la rama postpúbica); B= Altura máxima de la lámina prepúbica; C= Altura mínima de la diáfisis prepúbica y α = ángulo entre la diáfisis y la rama postpúbica. Barra de escala = 10 cm.

La altura máxima de la lámina prepúbica es de 165 mm, con valores similares a los de *I. bernissartensis* (164 mm), *I. galvensis* (174 mm), *Delapparentia* (151 mm) y *Altirhinus* (150mm) (Tabla 1). La longitud máxima del prepubis (medida desde el extremo anterior de la lámina hasta el inicio de la rama postpúbica) es de 420 mm, siendo la de la lámina prepúbica de 270 mm y la de la diáfisis de 180 mm.

La longitud estimada de todo el pubis es de 530 mm. La longitud máxima del prepubis del ejemplar de Pepe si es comparada con las obtenida para otros taxones de ornitópodos (Tabla 1), es igual o muy similar a las obtenidas para taxones como *I. galvensis* (420 mm), *I. Bernissartensis* (424 mm) y *Delapparentia* (457 mm).

Otra de las medidas que se han analizado es el ángulo existente entre la diáfisis y la rama postpúbica y coincide en el ornitópodo estudiado con el de *Mantellisaurus* (48°) y es similar al de *I. galvensis* (43°) (Tabla 1).

En vista lateral (Figura 24) en la lámina prepúbica se encuentran hasta trece surcos longitudinales para inserciones musculares; dichos surcos tienen una longitud máxima de 40 mm y una profundidad máxima de 5 mm. Estas inserciones musculares se aprecian muy bien en los pubis de *Delapparentia* e *I. bernissartensis*. Además de por surcos, el prepubis está ornamentado por rugosidades que se extienden desde el borde anterior de la lámina prepúbica, tanto en su parte ventral como dorsal, hasta el inicio de la rama postpúbica. El borde dorsal del prepubis es convexo en sentido dorsal en la lámina prepúbica y cóncavo en sentido ventral en la diáfisis prepúbica. El borde ventral de la lámina prepúbica es convexo en sentido ventral y ligeramente cóncavo en sentido dorsal en la diáfisis prepúbica. En vista medial el prepubis es liso, sin rugosidades. En vista anterior la lámina prepúbica mide 23 mm de anchura y 165 mm de altura y se observa que entre esta y la diáfisis se forma un ángulo aproximado de 35°.

La diáfisis prepúbica es plana en su cara lateral y convexa en sentido medial, tiene una altura mínima de 77 mm y un grosor mínimo de 31 mm que pasa a 37 mm hacia la mitad de la diáfisis; su borde dorsal es redondeado y el ventral afilado. La diáfisis es alargada como en *I. bernissartensis*, *I. galvensis*, *Altirhinus*, *Iguanacolossus* (McDonald *et al.*, 2010; Holotipo UMNH VP 20205), *Delapparentia*, *Magnamanus* y *Proa*, además, la diáfisis se comprime hacia su parte media como en *I. bernissartensis*, *I. galvensis*, *Eolambia*, *Altirhinus*, *Bayannurosaurus*, *Delapparentia*, *Ouranosaurus*, *Barilium* e *Hypselospinus* (Figura 25). La altura mínima de la diáfisis en el ejemplar estudiado es de

77 mm, valor similar a los de *Altirhinus* (75 mm) y próximo a *Proa* (65 mm) y *Eolambia* (62 mm) (Tabla 1).

En la Figura 27 se ofrece una reconstrucción del miembro izquierdo de la cadera del ornitópodo estudiado con el fin de ilustrar como estarían situados los elementos pélvicos.

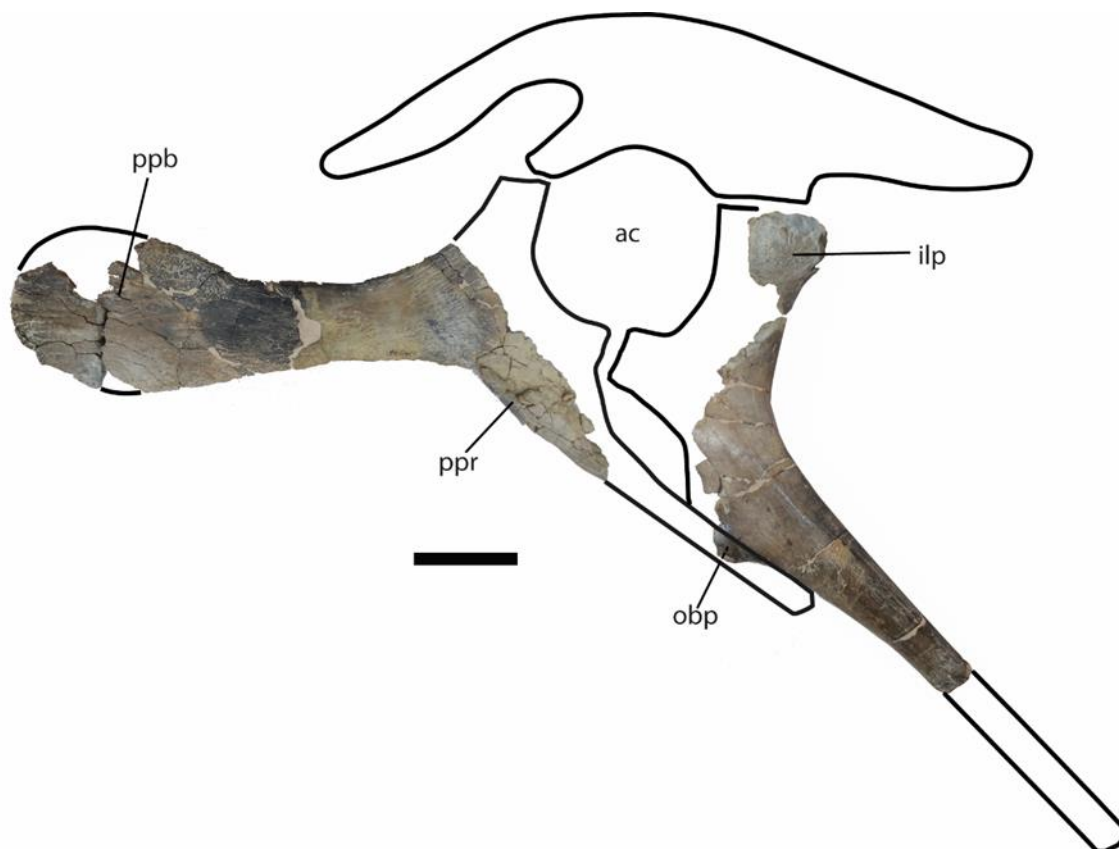


Figura 27. Cadera izquierda del individuo estudiado reconstruida. Elementos pélvicos izquierdos (ilion, pubis e isquion) en vista lateral izquierda. Abreviaciones: ac, acetábulo; ppb, lámina prepública; obp, proceso obturador; ppr, rama postpública; ilp, pedúnculo ilíaco.

Metacarpo

Pepe23-10 corresponden a un metacarpal III izquierdo. La superficie articular proximal es amplia y de forma trapezoidal (Figura 28 E). La superficie articular distal es asimétrica, con el cóndilo izquierdo más reducido que el derecho (Figura 28 F). Ambas superficies articulares son convexas y presentan rugosidades. La superficie dorsal (Figura 28 D) de la diáfisis está estriada, es cóncava en los extremos y plana en su zona media. La superficie ventral (Figura 28 B) se encuentra profundamente estriada. En la superficie lateral que coincide con la zona de apoyo del metacarpal IV, presenta una cresta en su tercio distal (Figura 28 A). La superficie lateral que coincide con la zona de apoyo del metacarpal II (Figura 28 C) se encuentra también estriada y es cóncava.

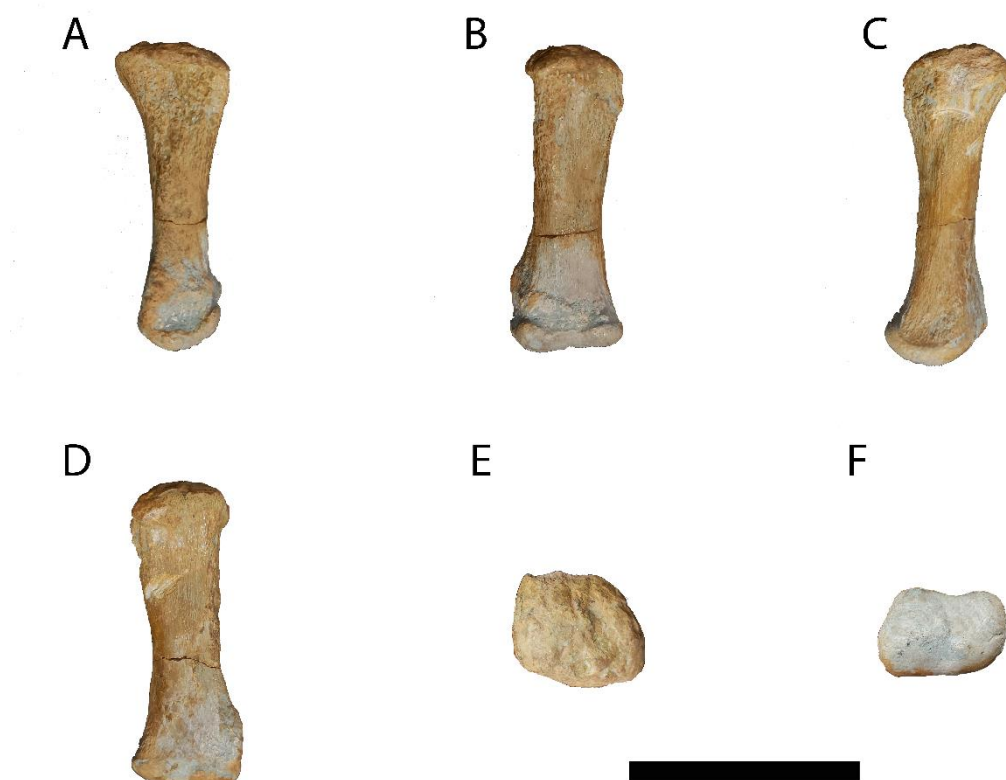


Figura 28: Metacarpal Pepe23-10 en vista anterior (A), lateral izquierda (B) y posterior (C). Abreviaciones: af, faceta articular; hc, arco hemal. La barra de escala posee 10 cm de longitud.

7.3.2 Estudio filogenético

El análisis produjo 50000 árboles más parsimoniosos de 560 pasos de longitud. El índice de Consistencia (IC), es de 0,398; lo que indica una cantidad alta de homoplasia en la matriz. La homoplasia se define como el cambio evolutivo paralelo que hace que dos o más organismos adquieran un carácter de manera independiente. El Índice de Retención (IR), es de 0,758; indicando una gran cantidad de homología. Se entiende por homología a la compartición de un mismo carácter en taxones de una misma línea filogenética. Por último, el Índice de Consistencia Reescalado (ICR), es de 0,302.

El árbol de consenso obtenido, recuperándose solo los grupos que divergen más tempranamente, como Iguanodontia, y dentro de este Rhabdodontomorpha y Dryomorpha. Dentro de este último, se recuperan Dryosauridae y Ankylopolesia, donde se localiza el ornitópodo de Pepe en una gran politomía, donde sólo está resuelto Camptosauridae (Figura 29).

Para mejorar la resolución del árbol de consenso y poder precisar la situación filogenética del ornitópodo de Pepe, se realizó un podado iterativo de taxones inestables (*wildcard*) con la técnica de *IterPrunning* integrada en el programa *TNT*. El resultado fue un árbol de consenso reducido (*Reduced Consensus Tree*) que incluye sólo 60 taxones (16 eliminados) (Figura 30).

Este árbol es equivalente al de consenso estricto, pero incrementa la resolución de algunos nodos, especialmente Ankylopollexia, donde ahora se recuperan clados sucesivos como Styracosterna y Hadrosauroidea, dentro del cual se encuentra el ornitópodo de Pepe en una gran politomía donde solo se recupera como monofilético Iguanodontida y un clado con tres hadrosauroideos (*Jinzhosaurus*, *Xuwulong* y *Ouranosaurus*). Así pues, el ornitópodo de Pepe puede ser identificado como un Hadrosauriforme no iguanodóntido. De todas formas, el soporte para esta topología es muy bajo y la incorporación de nuevos elementos anatómicos del ornitópodo de Pepe puede resultar en cambios significativos en su posición filogenética.

A continuación, se ofrece un breve comentario de la reconstrucción de los caracteres presentes en el ornitópodo de Pepe:

- El carácter 108 (0-1) se define como la presencia o ausencia de lámina prepúbica, el cual como se puede ver en el árbol para este carácter (ANEXO I) es reconocible en la mayoría de los taxones de ornitópodos. Además, el estado 1 para este carácter (presencia de lámina prepúbica expandida dorsoventralmente, con sus márgenes que divergen distalmente) se podría considerar una sinapomorfía, de los taxones pertenecientes al clado Hadrosauriformes. No obstante, este carácter es ambiguo para muchos de los miembros de este clado.
- El carácter 109 (0-1) se define como la morfología del margen dorsal del proceso púbico anterior. En el ANEXO II se ofrece el árbol para este carácter y se puede ver que también es reconocible en la mayoría de los taxones de ornitópodos. El estado 1 para este carácter (margen dorsal de la lámina prepúbica cóncavo), es una característica compartida en el clado Styracosterna.
- El carácter 142 (0-1) se define como la orientación de la expansión dorsoventral del proceso prepúbico. Como se puede ver en el ANEXO III es ambiguo para la mayoría de taxones de ornitópodos, aunque el estado 1 para este carácter (lámina

prepública dirigida dorsalmente) es una característica compartida en el clado Hadrosauriformes.

- El carácter 141 (0-2) se define como la longitud anteroposterior del proceso prepúbico en relación con esta, pero medida en la diáfisis prepública. En el ANEXO IV se muestra el árbol para este carácter, que como se puede ver es ambiguo para la mayoría de taxones.
- El carácter 112 (0-2) hace referencia a la morfología de la rama isquiática. Queda reflejado en el árbol del ANEXO V, donde se puede observar que es un carácter reconocible para la mayoría de ornitópodos y que consigue una buena agrupación de los mismos. El estado 2 para este carácter (rama isquiática recta) se considera como una sinapomorfía del clado Styracosterna.

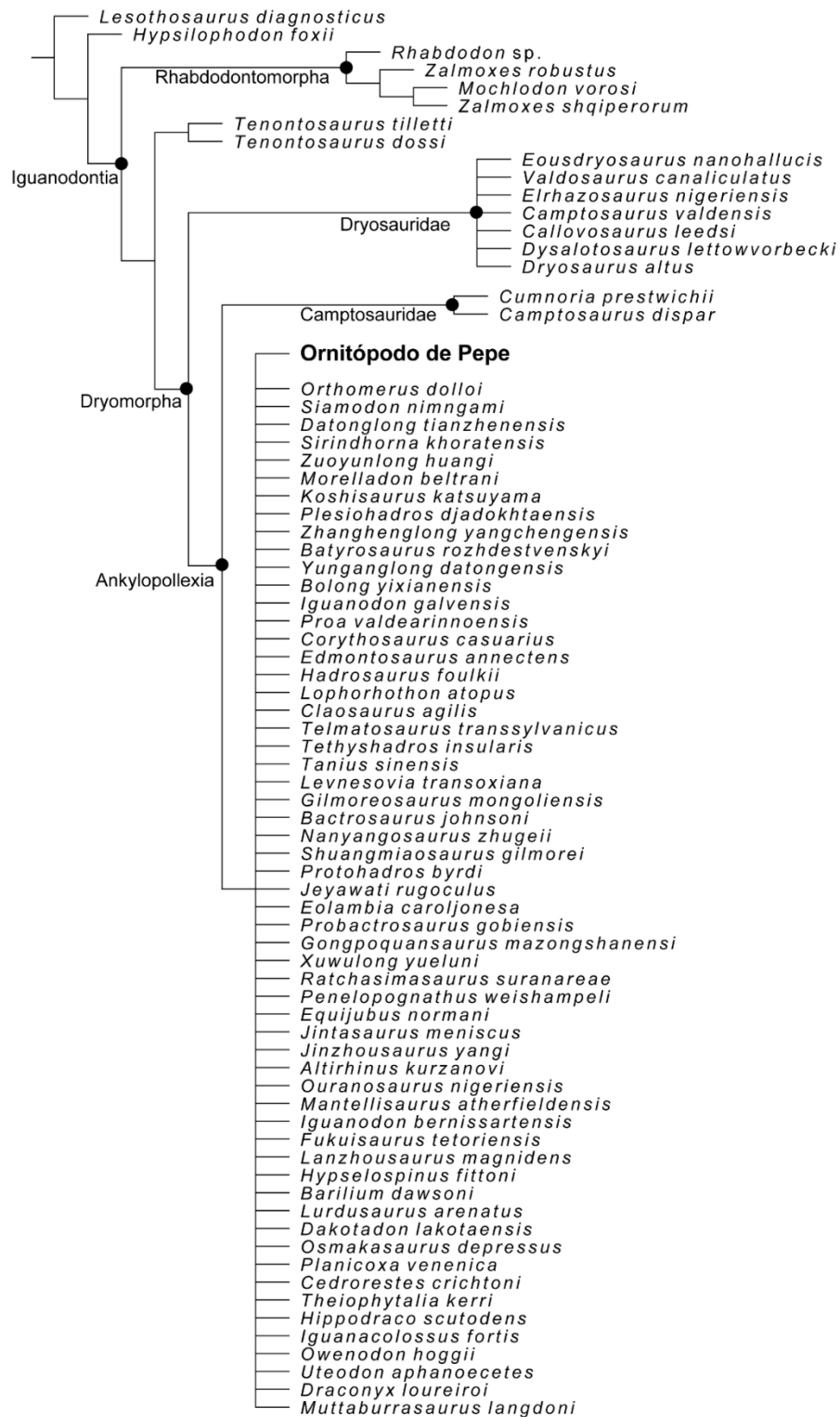


Figura 29: Árbol de consenso obtenido para el ornitópodo de Pepe.

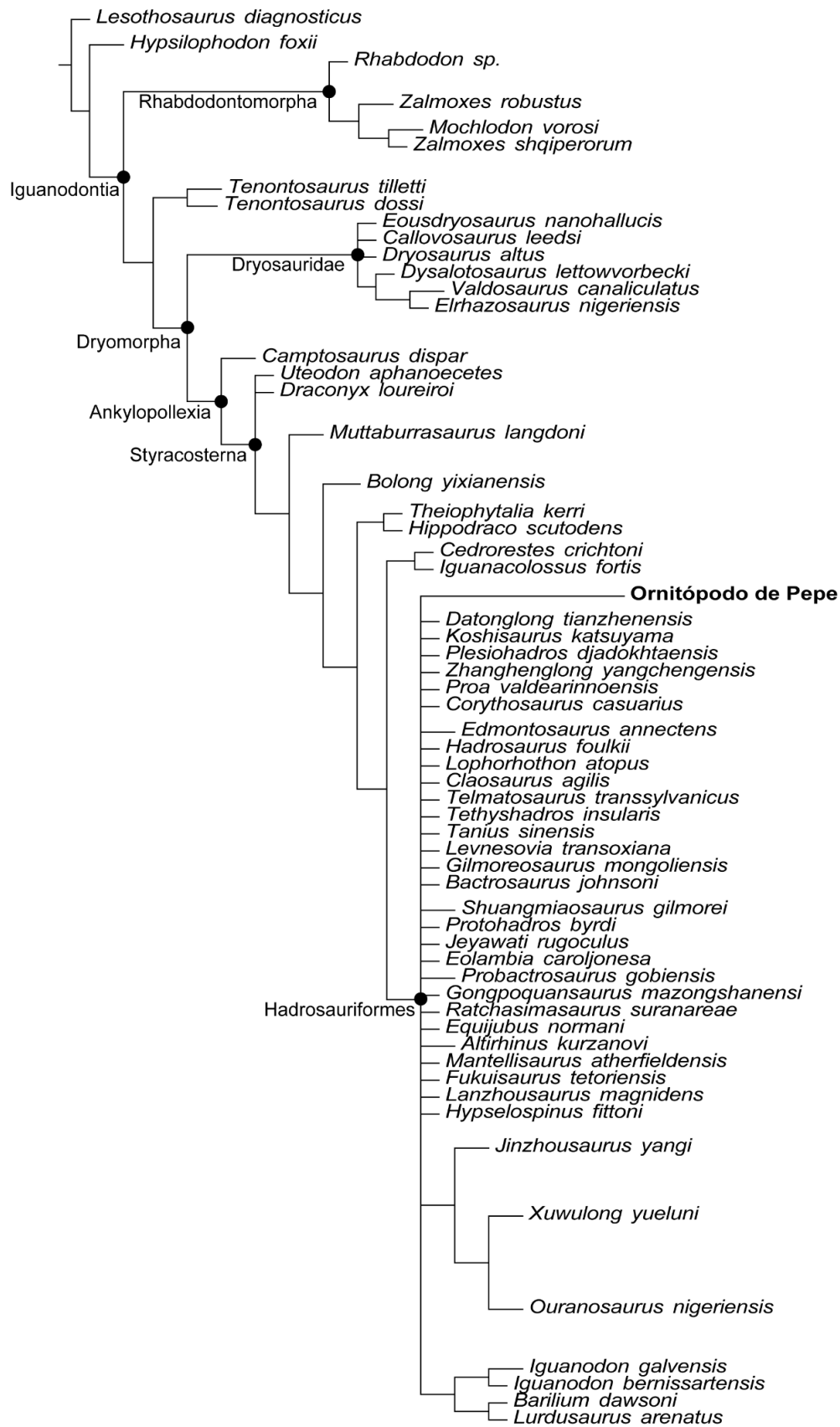


Figura 30: Árbol de consenso reducido obtenido para el ornítópodo de Pepe.

7.3.3 Bioestratinomía y paleoecología: marcas de mordisco en el isquion izquierdo

En este apartado del trabajo se pretende ahondar en una parte del análisis bioestratinómico de uno de los restos estudiados, el isquion izquierdo (Pepe23-7). Este, presenta marcas de mordidas en su parte dorsal y medial lo que podría indicar que el animal en vida fue depredado o que otro animal/es se alimentó de sus restos una vez muerto el primero. Normalmente, no se suelen encontrar este tipo de marcas en huesos de dinosaurios que fueran producidas por otros dinosaurios carnívoros (terópodos) (Chure *et al.*, 2000). Sin embargo, a la hora de alimentarse de sus presas o de carroña, es posible que dejaran marcas de dentelladas en los huesos, sin intención de ingerir los huesos del animal muerto (Hone y Rauhut, 2009), ya que este tipo de dinosaurios no se consideran osteofágicos (Chure *et al.*, 2000).

En la Figura 31 se muestra el isquion con las marcas de dientes identificadas en el mismo.

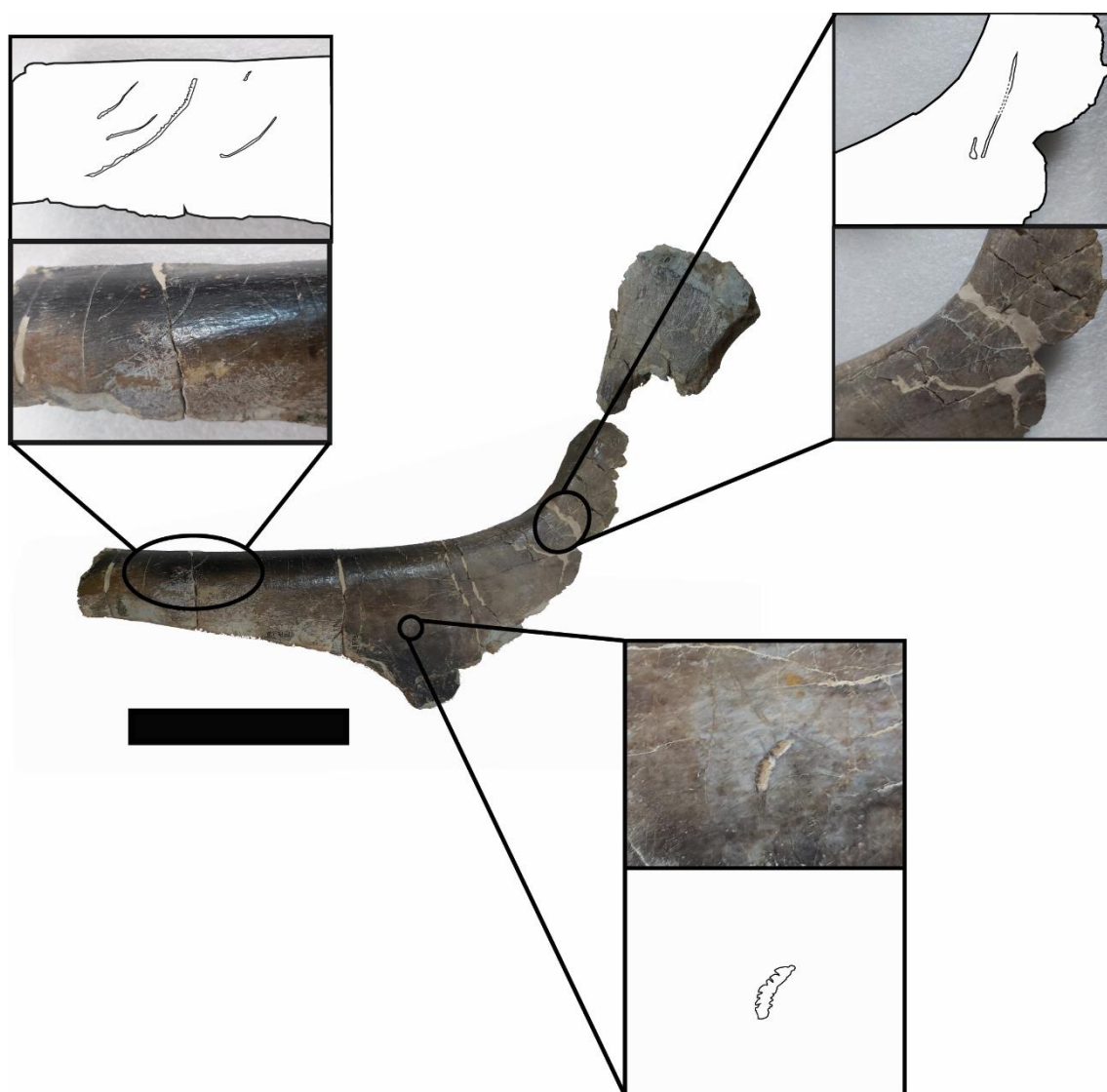


Figura 31: Isquion estudiado en el que se ofrece imágenes de detalle y dibujos interpretativos de las marcas de dientes que aparecen en el mismo. La barra de escala equivale a 10 cm. Las fotografías en detalle no están a escala ya que el tamaño entre ellas es muy variable.

Se identifican hasta un total de ocho marcas, que se pueden agrupar de las siguientes maneras: Si la marca posee una forma circular o linear, pueden presentar un origen o productor diferentes. Además, en algunas marcas lineares se observan también marcas de dentículos de la carena de los dientes que mordieron el isquion, lo que permite clasificarlas de manera distinta, clasificando el animal que las produjo, al menos asociarlas de manera general al grupo de dinosaurios que las dejó.

De las ocho marcas identificadas, cinco se encuentran agrupadas y se encuentran en la parte dorsal y medial de la rama isquiática; dos en la parte más proximal del isquion y una en la cara medial del isquion, cerca del proceso obturador. A continuación, se ofrece una breve descripción de estas:

- Las cinco que se encuentran juntas poseen forma linear y se disponen de manera paralela o subparalela (Figura 32). Sus longitudes varían entre 0,75 y 4,63 cm. La de mayor longitud parece poseer marcas de la carena dental (dentículos) de los dientes que las produjeron, pero no se ve del todo claro. En las cuatro restantes no se observan marcas de la carena. La disposición paralela de las mismas encaja muy bien con que el productor de estas fuera un dinosaurio terópodo (Currie y Jacobsen, 1995; Chure, Fiorillo y Jacobsen, 2000; Hone y Watabe, 2010), hecho más que plausible al haberse recuperado dientes de terópodos en el yacimiento, como se ha comentado anteriormente según Gasca *et al.* (2017).



Figura 32: Marcas de dentelladas en la parte dorsal de la rama isquiática. A la izquierda, fotografía. A la derecha, dibujo interpretativo. Escala = 5 cm.

- Las dos marcas situadas en la región proximal miden 0,63 cm la más corta y 3,74 cm la más larga. Se disponen también de manera paralela y poseen forma linear, sin marcas de dentículos, aunque la más corta presenta una depresión casi circular en uno de sus bordes. Además, posee poco recorrido lo que hace pensar que esta haya sido causada por el impacto del diente con poco movimiento de arrastre después o que se atribuya a un cocodrilo extinto como productor, los cuales suelen dejar marcas circulares, más profundas ya que su estilo de mordida y alimentación es diferente. Estos tienden a astillar y romper los huesos antes de tragarlos, algo que no es habitual en terópodos (Njau y Blumenschine, 2006; Drumheller y Brochu, 2014; Botfalvai, Prondvai y Ósi, 2014). La marca de mayor longitud se asemeja a las atribuidas anteriormente a terópodos, en su forma y disposición paralela a su contigua. Ambas se pueden observar en la Figura 33.

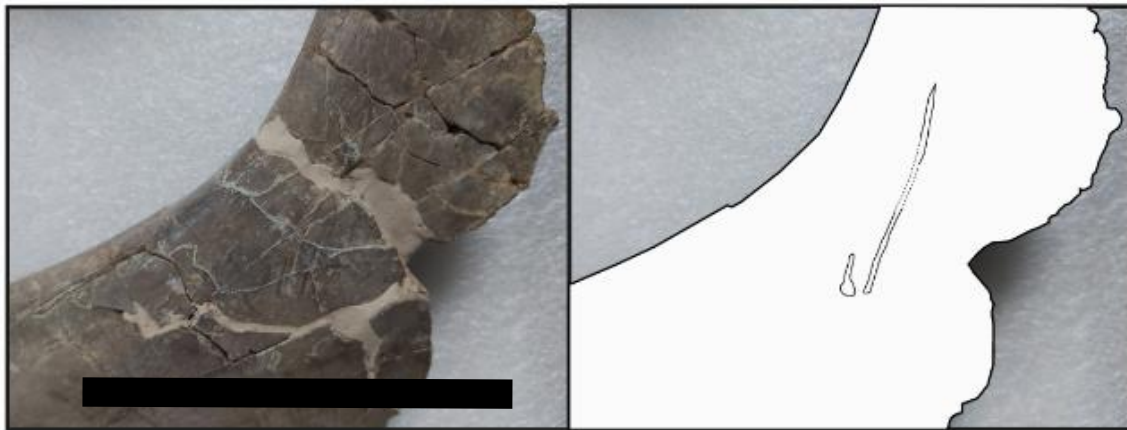


Figura 33: Marcas de dentelladas en la zona proximal del isquion. A la izquierda, fotografía. A la derecha, dibujo interpretativo. Escala = 5 cm.

- La marca aislada (Figura 34) mide 0,76 cm de longitud es relativamente más ancha que las demás y en ella se ven marcas de la carena dental del animal que la produjo, la cual poseía dentículos desarrollados. Algunos de los dientes encontrados en el yacimiento se pueden ver en la Figura 35, son en su mayoría conodontos (Hendrickx, Mateus, y Araújo 2015), con carenas con dentículos muy pequeños o ausentes. Estos se asocian a cocodrilos extintos y terópodos de la familia Spinosauridae (Owen, 1840–1845; Prasad y de Lapparent de Broin, 2002; Longrich, 2008). Ninguno de estos dientes presenta carenas con dentículos tan desarrollados como los que se ven en la Figura 34, que por su morfología y tamaño relativo se pueden asociar tentativamente a dientes con carenas de dentículos muy

desarrollados, cifodontos (Hendrickx, Mateus, y Araújo 2015), pertenecientes a terópodos de la familia Abelisauridae (D'Amore, 2009; Brink y Reisz, 2014; Brink *et al.*, 2015).



Figura 34: Marca de dentellada en la zona medial del isquion. A la izquierda, fotografía. A la derecha, dibujo interpretativo. Escala = 4 cm.



Figura 35: Dientes conodontos atribuibles a terópodos de la familia Spinosauridae, encontrados en el yacimiento Pepe. Escala = 5 cm.

7. DISCUSIÓN

El ornitópodo de Pepe posee una serie de caracteres que hacen que se pueda incluir dentro del grupo de ornitópodos iguanodontios y que lo asemeja a los incluidos en el clado Styracosterna.

La morfología general del arco neural cervical (Pepe23-1) es similar a la de *I. bernissartensis*, aunque difiere de este último, en que su espina neural es más alta y curvada hacia la parte posterior. La vértebra caudal (Pepe23-2) encaja dentro la morfología general que poseen este tipo de vértebras (platicélicas) en taxones como *I. bernissartensis* y *Mantellisaurus*.

En cuanto a la porción preservada de isquion (Pepe23-7), morfológicamente se asemeja en gran medida a *Morelladon*, con una rama isquiática recta al igual que algunos taxones

como *Altirhinus*, *Barilium*, *Bayannurosaurus*, *Ouranosaurus*, *Proa*, *Eolambia* y *Mantellisaurus* y a diferencia de *Hypselospinus*, *Iguanodon* y *Delapparentia*. Esta característica es la que permite asignar al ornitópodo de Pepe dentro del clado Styracosterna. Además, la morfología de la sección de la rama isquiática cambia a lo largo su longitud (torsión de la rama), característica que no se observa en otros ornitópodos ankylopollexios donde esta sección posee forma de “D” como en *Iguanodon*.

El ornitópodo de Pepe posee un pubis (Pepe23- 8 y Pepe23-9) con una morfología similar a la de *I. bernissartensis* e *I. galvensis*, con una lámina prepúbica expandida dorsoventralmente y con el borde dorsal de la misma más curvado que el ventral, como ocurre en *Eolambia*, *Lanzhousaurus* o *Mantellisaurus* y que difiere en gran medida de *Iguanacolossus*, *Bayannurosaurus*, *Magnamanus* y *Proa*. Además, posee el margen dorsal cóncavo de la lámina prepúbica, característica que incluye al ornitópodo de Pepe como miembro del clado Styracosterna. Además, la diáfisis prepúbica se encuentra comprimida dorsoventralmente en su parte media como en: *Iguanodon*, *Eolambia*, *Altirhinus*, *Bayannurosaurus*, y *Delapparentia*, entre otros, y el ángulo entre esta y la rama postpúbica coincide con el de *Mantellisaurus* (48°) y difiere mucho de otros taxones como *Magnamanus*, *Altirhinus* y *Eolambia*.

De entre las características descritas del ornitópodo de Pepe, las referidas a los huesos de su pelvis y sobretodo su pubis, poseen mayor información taxonómica (como además atestiguó el análisis cladístico), aunque no la suficiente como para pensar que pudiera constituir un nuevo taxón. Se requerirían encontrar más restos de este individuo con relevancia taxonómica como lo es el ilion o el cráneo en el caso de dinosaurios ornitópodos.

El estudio de los restos óseos del ornitópodo de Pepe permite asemejarlo con taxones registrados en la península ibérica en depósitos del Barremiense como lo es *Morelladon* o *Mantellisaurus*, con notables diferencias en algunos como con *I. galvensis*, *I. bernissartensis* y *Delapparentia*. Además, el ejemplar estudiado apenas presenta afinidades morfológicas con otros taxones ibéricos como *Proa* o ninguna, como con *Magnamanus*.

8. CONCLUSIONES

La sección estratigráfica estudiada en la parte alta de la Formación Mirambel donde aflora el yacimiento con restos de vertebrados fósiles llamado Pepe (Ladruñán, provincia de Teruel, NE de España) comprende una sucesión de 16 m de espesor de lutitas, areniscas y calizas; interpretadas como facies continentales de edad Barremiense.

El análisis sedimentológico ha permitido distinguir tres asociaciones de facies. AF-1 compuesta principalmente por areniscas ocreas, asociadas a un canal fluvial. AF-2 dominada por lutitas que representan depósitos de llanura aluvial media-distal, donde se localiza el yacimiento Pepe. AF-3, con facies carbonatadas interpretadas como depósitos lacustres, que incluyen algunos yacimientos paleoicnológicos.

En este yacimiento, se ha recuperado un esqueleto parcial de ornitópodo. Comparte varias características diagnósticas relativas al clado Styracosterna, por ejemplo: la morfología de su rama isquiática, o el margen dorsal de la lámina prepúbica cóncavo. Comparado con otros estiracosternos ibéricos, el ejemplar de Pepe comparte la morfología general de su pubis con *Iguanodon* y también el poseer una lámina prepúbica expandida dorsoventralmente. Además, la región dorsal de la lámina prepúbica se proyecta dorsalmente como en *Mantellisaurus*. También posee una diáfisis prepúbica comprimida dorsoventralmente en su zona media, carácter que comparte con *Iguanodon* y *Delapparentia*. El ángulo entre la diáfisis prepúbica y la rama postpúbica es de 49°, coincidiendo con *Mantellisaurus*. Finalmente, la rama isquiática es recta lo que concuerda bien con la morfología de esta en *Mantellisaurus* y *Morelladon*.

El análisis filogenético recupera al ornitópodo de Pepe como miembro del clado Hadrosauriformes, pero lo excluye del clado Iguanodontidae, debido a una única sinapomorfia: la longitud dorsoventral de la lámina prepúbica es mayor que la misma mitad en la diáfisis prepúbica. Estos resultados deberían ser tratados con cuidado porque el número de caracteres codificados es pequeño, aunque permiten reforzar los resultados del estudio morfológico.

El análisis tafonómico muestra que Pepe es una *bonebed* monodominante de restos de ornitópodo que presenta elementos desarticulados, algunos de ellos en relación anatómica. Los huesos se encuentran parcialmente fragmentados y erosionados, mostrando signos de exposición subaérea y bioerosión, incluyendo marcas de dientes en

el isquion. La morfología de las marcas de dientes permiten asociarlas a productores como dinosaurios terópodos y cocodrilos extintos. Además, algunos de estos dientes han sido recuperados en el yacimiento, mostrando las interacciones tróficas entre ornitópodos y otros animales carnívoros presentes en los ecosistemas barremienses de la Formación Mirambel.

Los resultados de la cata paleontológica fueron positivos, mostrando que Pepe es un yacimiento paleontológico rico con un gran potencial. Como resultado, será excavado a finales de año. Se espera que los nuevos restos que aparezcan ayuden a comprender el conocimiento sobre la diversidad de ornitópodos ibéricos.

9. BIBLIOGRAFÍA

- Allen, J.R.L. (1963): The classification of cross-stratified units, with notes on their origin. *Sedimentology*, 2: 93-114p.
- Álvaro, M., Capote, R., Vegas, R. (1979): Un modelo de evolución geotectónica para la Cadena Celtibérica. *Acta Geológica Hispánica*, 14 (1): 172-177p.
- Baron, M. G., Norman, D., Barrett, P. M. (2017): A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution. *Nature*, 54: 501-506p.
- Bertozzo, F., Dalla Vecchia, F.M., Fabbri, M. (2017): The Venice specimen of *Ouranosaurus nigeriensis* (Dinosauria, Ornithopoda). *PeerJ*, 6.
- Botfalvai G., Prondvai E., Ósi A. (2014): Inferred bite marks on a Late Cretaceous (Santonian) bothremydid turtle and a hylaeochampsid crocodilian from Hungary. *Cretaceous Research*, 50: 304-317p.
- Bridge, J. S. (2003): Rivers and floodplains: forms, processes and sedimentary record. Blackwell Science, Oxford, 491p.
- Brink, K. S., R. R. Reisz, A. R. H. LeBlanc, R. S. Chang, Y. C. Lee, C. C. Chiang, T. Huang, D. C. Evans. (2015): Developmental and evolutionary novelty in the serrated teeth of theropod dinosaurs. *Scientific Reports*, 5: 1-12p.

- Brink, K. S., R. R. Reisz. (2014): Hidden dental diversity in the oldest terrestrial apex predator *Dimetrodon*. *Nature Communications*, 5: 1-9p.
- Cain, S. A., & Mountney, N. P. (2009): Spatial and temporal evolution of a terminal fluvial fan system: the Permian Organ Rock Formation, South-east Utah, USA. *Sedimentology*, 56 (6): 1774-1800p.
- Castanera, D., Díaz-Martínez, I., Moreno-Azanza, M., Canudo, J.I., Gasca, J.M. (2016): An overview of the Lower Cretaceous dinosaur tracksites from the Mirambel Formation in the Iberian Range (NE Spain). In: Khosl, A., Lucas, S.G. (Eds.), *Cretaceous Period: Biotic Diversity and Biogeography*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin. New Mexico Museum of Natural History & Science: 65-74p.
- Chure, D.J., Fiorillo, A.R., Jacobsen, R. (2000): Prey bone utilization by predatory dinosaurs in the Late Jurassic of North America, with comments on prey bone use by dinosaurs throughout the Mesozoic. *Gaia*, 15: 227-232p.
- Currie, P.J., Jacobsen, A.R. (1995): An azhdarchid pterosaur eaten by a velociraptorine theropod. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 32: 922-925p.
- D'Amore, D. C. (2009): A functional explanation for denticulation in theropod dinosaur teeth. *The Anatomical Record*, 292: 1297-1314p.
- Dollo L. (1888): *Iguanodontidae et Camptonotidae*. *C R Acad Sci., Paris*, 106: 775-777p.
- Drumheller, S. K., Brochu, C.A. (2014): A diagnosis of *Alligator mississippiensis* bite marks with comparisons to existing crocodylian datasets. *Ichnos*, 21: 131-146p.
- Gasca, J. M., Canudo, J. I. (2015): Sobre la presencia de Sauropoda (Dinosauria) en la Formación Mirambel (Barremiense inferior, Teruel, España). *Geogaceta*, 57: 59-62p.
- Gasca, J. M., Canudo, J. I., Moreno-Azanza, M. (2009): New iguanodontian dinosaur remains from the Early Barremian of Spain (Castellote, Teruel). En: 57th Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29 (Suppl.3):103p.
- Gasca, J. M., Canudo, J. I., Moreno-Azanza, M. (2014): A large-bodied theropod (Tetanurae: Carcharodontosauria) from the Mirambel Formation (Barremian) of

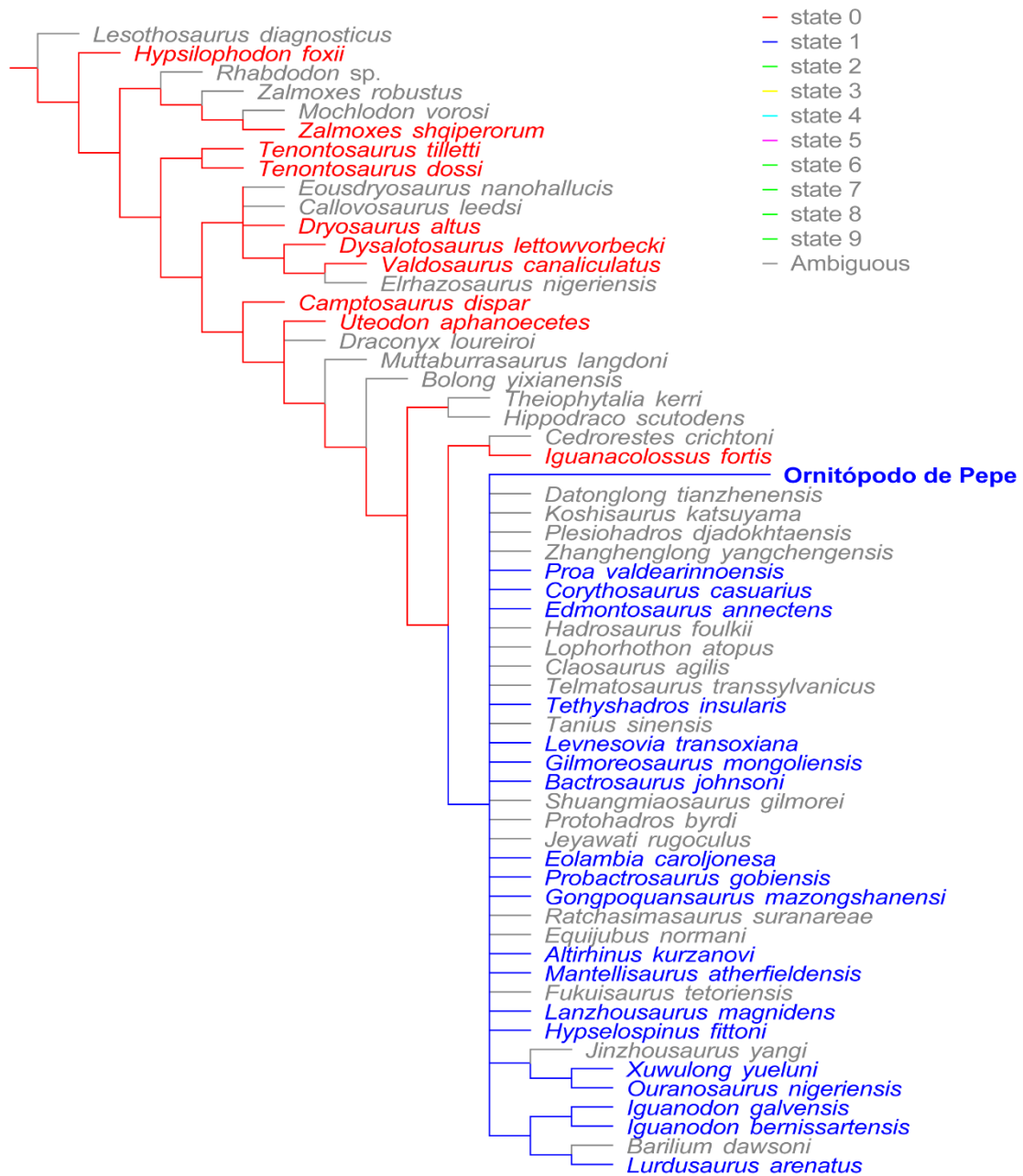
- Spain. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 273: 13-23p.
- Gasca, J. M., Moreno-Azanza, M., Bádenas, B., Díaz-Martínez, I., Castanera, D. Canudo, J. I., Aurell, M. (2017): Integrated overview of the vertebrate fossil record of the Ladruñán anticline (Spain): Evidence of a Barremian alluvial-lacustrine system in NE Iberia frequented by dinosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 472: 192-202p.
- Gasca, J. M., 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).
- Gasca, J. M., Ramón del Río, D., Moreno-Azanza, M. y Canudo, J. I. (2015): Fósiles aislados de dinosaurios ornitópodos (Iguanodontia) de la Formación Mirambel (Cretácico Inferior, Teruel, España). *Geogaceta*, 57: 63-66p.
- Gasulla, J. M., Escaso, F., Narváez, I., Ortega, F., Sanz, J. L. (2015): A New Sail-Backed Styracosternan (Dinosauria: Ornithopoda) from the Early Cretaceous of Morella, Spain. In L. Claessens (Eds.), *PLOS ONE*, 10 (12).
- Hone, D. W. E., & Watabe, M. (2010). New Information on Scavenging and Selective Feeding Behaviour of Tyrannosaurids. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55 (4): 627-634p.
- Hone, D. W. E., Rauhut, O. W. M. (2009). Feeding behaviour and bone utilization by theropod dinosaurs. *Lethaia*, 43 (2): 232-244p.
- Lapparent, A. de, Curnelle, R., Defaut, B., Miroschedji, A. de, Pallard, B. de. (1969): Nouveaux gisements de Dinosauriens en Espagne centrale. *Estud. Geol.*, 25: 311-315p.
- Lockwood, J. A. F., Martill, D. M., Maidment, S. C. R. (2021): A new hadrosauriform dinosaur from the Wessex Formation, Wealden Group (Early Cretaceous), of the Isle of Wight, southern England. In *Journal of Systematic Palaeontology*, 19, (12): 847-888p.

- Longrich, N. (2008): Small theropod teeth from the Lance Formation of Wyoming, USA. En: J. T. Sankey, and S. Baszio (Eds.), *Vertebrate Microfossil Assemblages: Their Role in Paleoecology and Paleobiogeography*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana: 135-158p.
- Maíllo, J. (2022): Paleohistología en dinosaurios ornitópodos del Barremiense de Ladruñán (Teruel). Trabajo Fin de Grado, Universidad de Zaragoza.
- Marsh O.C. (1881): Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part V. *Am J Sci.*, XXI: 417-423p.
- Martín-Closas, C. (1989): Els caròfits del cretaci inferior de les conques perifèriques del bloc de l'Ebre. Publicacions Universitat de Barcelona, Barcelona.
- McDonald, A. M., Bird, J., Kirkland, J. L., & Dodson, P. (2012a): Osteology of the Basal Hadrosauroid *Eolambia caroljonesa* (Dinosauria: Ornithopoda) from the Cedar Mountain Formation of Utah. *PLOS ONE*, 7(10).
- McDonald, A. M., Kirkland, J. L., DeBlieux, D. D., Madsen, S. K., Cavin, J. L., Milner, A., Panzarin, L. (2010): New Basal Iguanodonts from the Cedar Mountain Formation of Utah and the Evolution of Thumb-Spiked Dinosaurs. *PLOS ONE*, 5(11).
- McDonald, A.T., Espilez, E., Mampel, L., Kirkland, J.I., Alcalá, L. (2012b): An unusual new basal iguanodont (Dinosauria: Ornithopoda) from the Lower Cretaceous of Teruel, Spain. *Zootaxa*, 3595: 61-76p.
- Miall, A. D. (2014): *Fluvial depositional systems*. Cham: Springer International Publishing, 14: 316p.
- Njau JK, Blumenschine RJ. (2006): A diagnosis of crocodile feeding traces on larger mammal bone, with fossil examples from the Plio-Pleistocene Olduvai Basin, Tanzania. *Journal of Human Evolution*, 50 (2): 142-162p.
- Norman, D. B. (1998): On Asian ornithopods (Dinosauria: Ornithischia). A new species of iguanodontid. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 122: 291-348p.
- Norman, D. B. (2004): Basal Iguanodontia. En: *The Dinosauria: second edition* (David B. Weishampel, Peter Dodson, Halszka Osmólska, Eds.). University of California Press, Berkeley, 413-477p.

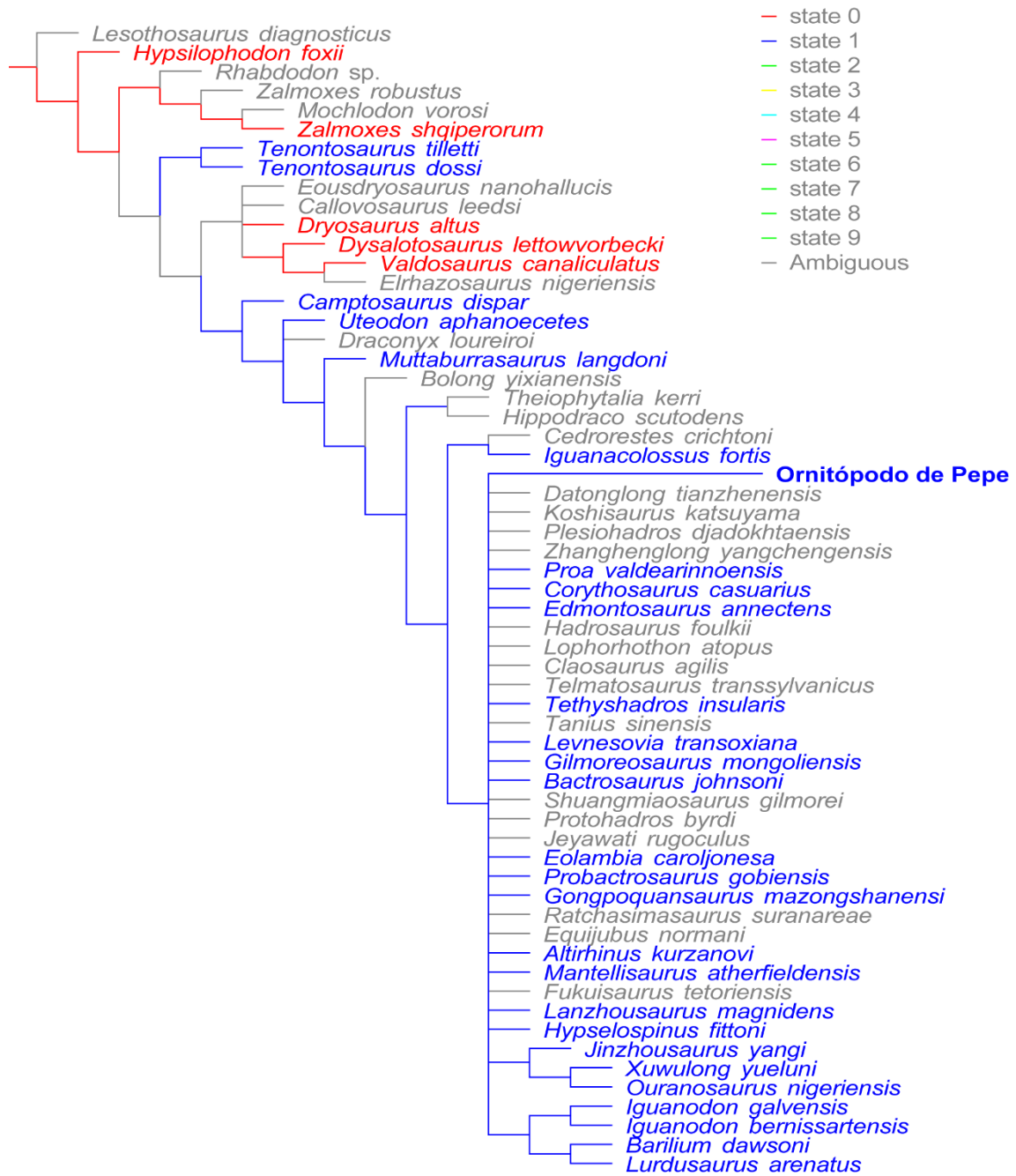
- Norman, D.B. (1980): On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* from the Lower Cretaceous of Bernissart (Belgium). *Memoires Institut Royal Des Sciences Naturelles de Belgique*, 178.
- Norman, D.B. (1986): On the anatomy of *Iguanodon atherfieldensis* (Ornithischia: Ornithopoda) *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.: Sciences de la Terre*, 56.
- Norman, D.B. (2011): On the osteology of the lower Wealden (Valanginian) ornithopod *Barilium dawsoni* (Iguanodontia: Styracosterna). *Special Papers in Palaeontology*, 86: 165-194p.
- Norman, D.B. (2014): *Iguanodonts from the Wealden of England: do they contribute to the discussion concerning hadrosaur origins?* En: Eberth, D.A., Evans, D.C. (Eds.), *Hadrosaurs*. Indiana University Press, Bloomington: 10-43p.
- 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 (1): 92-189p.
- Owen R. (1842): Report on British fossil reptiles. Part II. Rep Br Assoc Adv Sci. (Plymouth), XI: 60-204p.
- Owen, R. (1840–1845): *Odontography; Or, A Treatise on the Comparative Anatomy of the Teeth; Their Physiological Relations, Mode of Development, and Microscopic Structure, in the Vertebrate Animals*. Hippolyte Baillière, London.
- Prasad, G. V., F. de Lapparent de Broin. (2002): Late Cretaceous crocodile remains from Naskal (India): comparisons and biogeographic affinities. *Annales de Paléontologie*, 88: 19-71p.
- Richter, G., Teichmüller, R. (1933): *Die entwicklung der keltiberischen ketten*. Weismannsche Buchhandlung.
- Riveline, J., Berger, J. P., Feist, M., Martín-Closas, C., Schudack, M., Soulie-Maersche, I. (1996): European Mesozoic-Cenozoic charophyte biozonation. *Bulletin de la Societe Geologique de France*, 167: 453-468p.
- Ruiz-Omeñaca, J. I. (2011): *Delapparentia turolensis* nov. gen et sp., un nuevo dinosaurio iguanodontoideo (Ornithischia: Ornithopoda) en el Cretácico Inferior de Galve. En: *Estudios Geológicos* (Editorial CSIC), 67 (1): 83p.

- Salas, R., Guimerà, J., Mas, R., Martín-Closas, C., Meléndez, A., Alonso, Á. (2001): Evolution of the Mesozoic Central Iberian Rift System and its Cainozoic inversion (Iberian Chain). *Mém. Muséum Natl. Hist. Nat. Peri-Tethys Mem.*, 6: 145-186p.
- Seeley H.G. (1887): On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. *Proc R Soc Lond.*, 43: 165-171p.
- Sereno P. C. (1986): Phylogeny of the bird-hipped dinosaurs. *Natl Geogr Res.*, 2: 234-256p.
- Sereno, P.C. (2005): The logical basis of phylogenetic taxonomy. *Systematic Biology*, 54: 595-619p.
- Spencer, G. L. (2007): Ornitópodos. En: *Dinosaurios: un libro de texto*, Quinta edición (The McGraw-Hill Companies, Eds.). Ediciones Omega, Barcelona, 101-114p.
- Verdú, F. V., Royo-Torres, R., Cobos, A. y Alcalá, L. (2017): New systematic and phylogenetic data about the early Barremian *Iguanodon galvensis* (Ornithopoda: Iguanodontoidea) from Spain. *An International Journal of Paleobiology*, 30: 437-474p.
- Verdú, F.J., Royo-Torres, R., Cobos, A., Alcalá, L. (2018): New systematic and phylogenetic data about the early Barremian *Iguanodon galvensis* (Ornithopoda: Iguanodontoidea) from Spain. *Historical Biology*, 30 (4): 437-474p.
- Villanueva-Amadoz, U., Santisteban, C., Santos-Cubedo, A. (2014): Age determination of the Arcillas de Morella Formation (Maestrazgo Basin, Spain). In *Historical Biology*, 27 (3-4): 389-397p.
- Xu, X., Tan, Q., Gao, Y., Bao, Z., Yin, Z., Guo, B., Wang, J., Tan, L., Zhang, Y., Xing, H. (2018): A large-sized basal ankylopollexian from East Asia, shedding light on early biogeographic history of Iguanodontia. *Science Bulletin*, 63 (9): 556-563p.

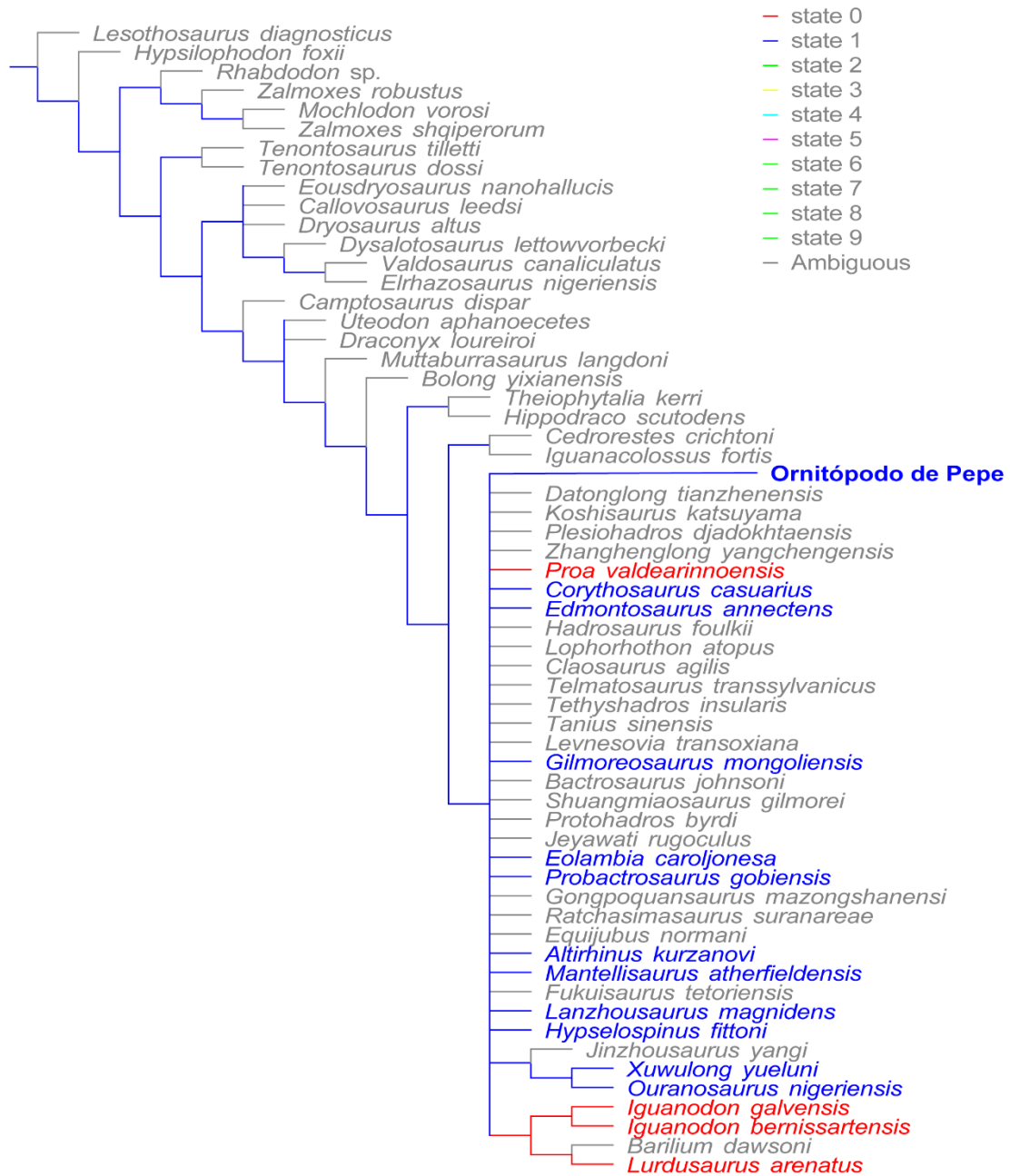
ANEXO I



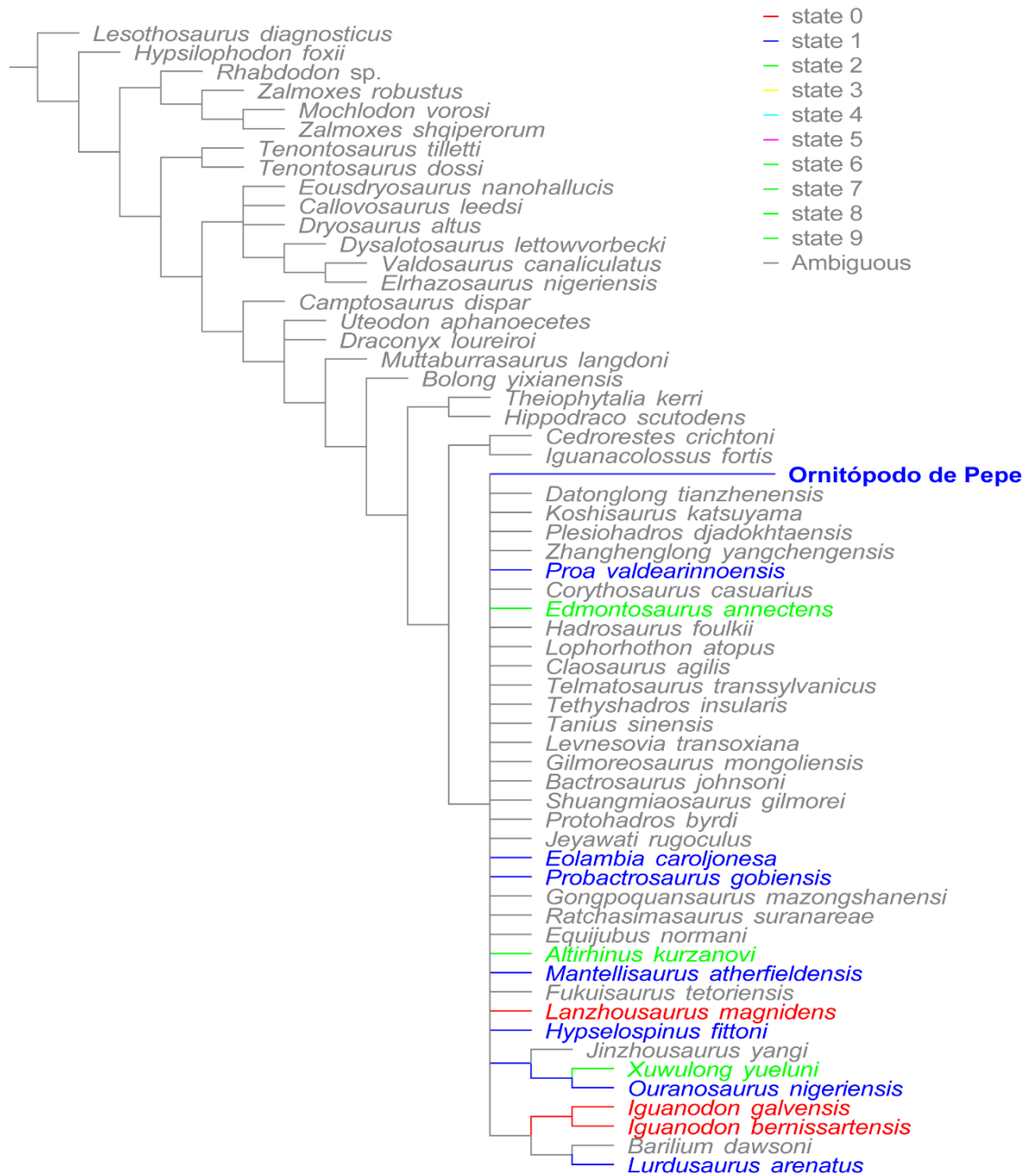
ANEXO II



ANEXO III



ANEXO IV



ANEXO V

