

**ACTAS DE LAS II JORNADAS INTERNACIONALES
SOBRE PALEONTOLOGÍA DE
DINOSAURIOS Y SU ENTORNO**



Salas de los Infantes
(Burgos, España)

Septiembre de 2001

LA EXTINCIÓN DE LOS DINOSAURIOS Y SU REGISTRO EN LOS PIRINEOS MERIDIONALES.

THE DINOSAUR EXTINCTION AND ITS SOUTH-PYRENEAN RECORD.

N. López-Martínez.

Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid (España).

Resumen

En el tránsito Cretácico-Terciario la biosfera sufrió una importante renovación, atribuida a un evento catastrófico a escala planetaria causado por un impacto meteorítico en el límite Cretácico-Terciario (KTb). Las anomalías geoquímicas y el registro fósil indican que numerosas especies se extinguieron en dicho evento pero otras lo hicieron antes y después. En medios continentales de Norteamérica, Europa y China el KTb, la desaparición de los dinosaurios y el cambio palinológico muestran diacronía, registrándose un *gap* o intervalo estratigráfico sin dinosaurios de 30 cm como mínimo en Norteamérica y 10 m en Francia. No hay evidencias de supervivencia de dinosaurios después del KTb, siendo los fósiles de dinosaurios hallados en depósitos terciarios probablemente reelaborados de depósitos anteriores. Al igual que los ammonites, algunas especies de dinosaurios se extinguen significativamente antes del KTb, pero varias especies debieron subsistir hasta el momento del impacto meteorítico. No se ha registrado un aumento de restos ni una capa de mortalidad en masa esperable tras una catástrofe ecológica. El registro de la extinción de los dinosaurios en los Pirineos sur-centrales permite ordenar 147 yacimientos de dinosaurios durante unos 9 millones de años en una sucesión de cuatro periodos separados por límites de secuencias deposicionales, desde el Campaniense superior hasta el Terciario basal. Esta sucesión muestra una diversidad sostenida de unos 8-9 taxones de terópodos, saurópodos y hadrosaurios en cada periodo hasta las proximidades del KTb. Los abundantes yacimientos de huevos tipo *Megaloolithus* y la nidificación recurrente desaparecen aproximadamente en el límite Campaniense-Maastrichtiense. El ornitópodo *Rhabdodon* y los anquilosaurios se extinguen en la base del Maastrichtiense superior y son reemplazados por hadrosaurios peculiares. Un *gap* de un metro como mínimo separa los fósiles de dinosaurios más recientes del primer nivel del Terciario marcado por una anomalía isotópica del C¹³ y por dos yacimientos ricos en peces y carentes de dinosaurios. Este registro es compatible con el del Western Interior y con una extinción catastrófica de los dinosaurios precedida de importantes cambios, que no preludian su desaparición.

Palabras clave: límite Cretácico-Terciario; extinción; dinosaurios; Pirineos; secuencias deposicionales; correlación.

Abstract

During the Cretaceous-Tertiary transition, the biosphere experienced a strong turnover attributed to a catastrophic event at planetary scale due to a meteorite impact in the Cretaceous-Tertiary boundary (KTb). Geochemical anomalies and the fossil record indicate that many species became extinct at that event, but others did before or after it. In continental environments from North America, Europe and China, the KTb, the dinosaur extinction and the palynological change are diachronic, the record showing a *gap* or barren stratigraphic interval without dinosaurs at least 30 cm thick in North America and 10 m thick in France. There are no evidences of dinosaur survival after the KTb, their fossils from Tertiary deposits being probably reworked. Like the ammonite species, some dinosaur species disappeared significantly before the KTb, although several others probably survived until the meteorite impact event. An increase of bone abundance or mass-mortality bone-bed has not been recorded, as would be expected after an ecological catastrophe in favourable taphonomic conditions. The dinosaur extinction record from South-central Pyrenees shows a succession with 147 fossil sites during about 9 million years from Upper Campanian to basal Tertiary in deposits belonging to four depositional sequences. This succession shows a sustained diversity of about 8-9 theropod, sauropod and hadrosaur taxa in each period, reaching the KTb neighbourhood. The abundant egg sites with nesting grounds and *Megaloolithus*-type eggshells disappeared around the Campanian-Maastrichtian boundary. Ornitopod genus *Rhabdodon* and ankylosaurs extinguish at the beginning of Upper Maastrichtian, being replaced by peculiar hadrosaurs. At least one meter *gap* separates the youngest dinosaur fossils from the first Tertiary level, marked by an isotopic ¹³C anomaly and two fossil sites rich in fish remains and devoid of dinosaurs. This record is compatible with that from the Western Interior and with a catastrophic dinosaur extinction, preceded by important changes that does

not announce their disappearance.

Key words: Cretaceous-Tertiary boundary; extinction; dinosaurs; Pyrenees; depositional sequences; correlation.

1. Introducción

Para muchos autores, la extinción global y masiva del final del Cretácico con la que finaliza la era Mesozoica o Secundaria y que afectó a los dinosaurios, entre otros muchos organismos, se relaciona con una catástrofe producida por la caída de un meteorito gigante que indujo notables modificaciones paleoambientales. Todos los grupos de organismos que hasta entonces habían poblado el planeta durante más de 150 millones de años se habrían visto superados por alteraciones repentinas de todos los ecosistemas, debidas a causas externas a las que no tuvieron tiempo de adaptarse: sofocación por inyección de polvo y aerosoles tóxicos en la atmósfera, rápida intoxicación y acidificación de la hidrosfera, incendios a escala global, oscurecimiento de la luz solar, larga sequía y un invierno generalizado y desconocido hasta entonces durante todo el Mesozoico. Señales del evento han sido halladas en centenares de secciones estratigráficas y sondeos de depósitos oceánicos, que muestran enriquecimiento en iridio y otras anomalías geoquímicas coincidentes. El cráter de Chicxulub (México) con el tamaño, edad y entorno geológico precisos, constituye el mayor documento del impacto buscado.

El descubrimiento de la catástrofe finicretácica, realizado independientemente al inicio de los años 80 por geólogos holandeses y norteamericanos, está cambiando la concepción uniformitarista de la historia del planeta, que prevalecía en la comunidad científica desde Lyell a mediados del siglo XIX. La revolución conceptual que esto implica para la historia de la ciencia es mucho mayor que la generada por la tectónica de placas (Glen, 1996). Sobre este tema puede consultarse en español la Revista Española de Paleontología (volumen especial de 1987 dedicado al Congreso de Bilbao), las revistas *El País Semanal* (27 Marzo 1994) y *Universo* (Mayo 1997) y los trabajos de Raup (1986), Molina (1994), Carreño y Montellano (1997), Alvarez (1997) y Apellániz Ingunza (1998) entre otros.

Sin embargo, la mayoría de especialistas en dinosaurios no se han adherido a la hipótesis catastrofista. Según piensan, la caída del meteorito en Chicxulub aunque produjera efectos devastadores no sería la causa de la extinción biótica, porque ésta ya habría empezado mucho antes con la desaparición temprana de muchas especies y un declive gradual o escalonado de la diversidad (Sargeant & Currie, 2001). Aunque se trate de la extinción por antonomasia, y para muchos sea un tema cerrado, la realidad es que disponemos de muy pocos datos sobre el registro fósil de dinosaurios en torno al límite Cretácico-Terciario (o KTb), en contraste con la alta resolución del registro fósil en medios oceánicos. Además, los fósiles de dinosaurios son muy difíciles de datar, pues las series no-marinas y costeras presentan muchas dificultades bioestratigráficas. Es frecuente la incertidumbre de la edad como Campaniense-Maastrichtiense en los yacimientos más recientes y ricos lo que implica más de 12 Ma (millones de años) de margen de error.

Según muchos expertos, la causa de la crisis biótica sería un cambio climático relativamente lento asociado a grandes emisiones volcánicas y a una paleogeografía cambiante, en la que desaparecieron extensas plataformas hasta entonces inundadas. Muchas especies que sobrevivieron a la crisis del impacto se extinguieron después, durante el Paleoceno. Por tanto, la pauta de desaparición de especies es clave en este debate: si se registra una disminución paulatina y sostenida, la extinción sería gradual y continua. Si la reducción del número de especies se produjo durante algunos millones de años antes y después del impacto, éste no pudo causar la extinción. Para ser compatible con la hipótesis catastrofista, la pauta de desaparición de especies debe de mostrar una extinción repentina y coincidente a escala global.

Esta confrontación muestra el valor científico del registro fósil en la elaboración de hipótesis geológicas y en el proceso de su verificación (técnicamente llamado “falsación” o prueba de rechazo: se puede probar que una hipótesis científica es falsa, pero nunca que es cierta). Aunque los datos paleontológicos, como otros datos científicos, no obligan a adoptar una única interpretación, son el único procedimiento disponible para someter las hipótesis geológicas a la prueba de falsación. Como demostró Cuvier, la Paleontología permite que una idea sobre la evolución del planeta Tierra con su envoltura biótica sea una hipótesis científica y no una mera especulación.

Hasta ahora, los defensores de la simultaneidad de la extinción de los dinosaurios y la de otros organismos en el KTb se apoyan únicamente en los datos de la cuenca del Western Interior de Norteamérica, donde los fósiles de dinosaurios alcanzan aproximadamente el KTb aunque escasean en el intervalo precedente. En Asia se les considera supervivientes a la crisis, y en Europa se ha inferido que su extinción ocurrió 2 Ma antes del KTb. El registro de este importante evento es por tanto aún controvertido e impreciso. Por ello es necesario conseguir nuevos datos en otras regiones, sobre todo en las más alejadas del área del impacto, para comprobar si hubo simultaneidad en la extinción en mar y tierra a escala global.

Para este objetivo son de gran interés los yacimientos de huesos, huevos y huellas de los últimos dinosaurios y el contexto geológico de sus fósiles en la región surpirenaica central (provincias de Huesca y Lleida; ver Llompart & Krauss, 1982; Casanovas *et al.*, 1987, 1999a, 1999b; Masrera & Ullastre, 1988; Krauss, 1990; Galbrun *et al.*, 1993; Sanz *et al.*, 1995; López-Martínez *et al.*, 1998a, 1999; 2001). Por su riqueza paleontológica, la continuidad de sus afloramientos, su correlación marino-continental y su calibración temporal, las formaciones surpirenaicas con los últimos fósiles de dinosaurios proporcionan un registro capaz de compararse al norteamericano y de servir de prueba a la hipótesis de la simultaneidad de la extinción masiva.

En las páginas que siguen, se sitúa la extinción de los dinosaurios en el contexto de la crisis fini-cretácica y se resumen las pautas de su registro fósil en distintos continentes, comentándose después los hallazgos en la región surpirenaica central, para obtener una visión general de los datos paleontológicos y estratigráficos sobre los que se han de apoyar las hipótesis sobre la extinción.

2. La extinción del límite Cretácico/Terciario

La crisis del final del Mesozoico afectó a todas las biotas, tanto en el mar como en tierra. Una visión general de la magnitud relativa de la extinción en diferentes grupos de organismos marinos y terrestres del final del Cretácico muestra una gran variedad de casos (fig. 1). La proporción de especies extinguidas con relación al número de especies finicretácicas existentes en los grupos más afectados oscila entre un 20% (crinoides, plantas) y un 100 % (inocerámidos, rudistas, belemnites, ammonites; dinosaurios, pterosaurios y reptiles marinos). Fueron muy afectados los organismos de esqueleto calcáreo del plancton (el 75 % de especies de foraminíferos planctónicos y el 90 % de nannoplancton extinguidas) y del bentos (casi el 80% de corales y braquiópodos, el 100% de los macroforaminíferos), pero sobrevivieron un 50 % de especies de erizos de mar y prácticamente todas las cianobacterias, algas rojas, caracoles y microforaminíferos bentónicos, todos ellos igualmente provistos de esqueleto calcáreo. Apenas fueron afectados los organismos silíceos del plancton (sólo un 25 % de especies extinguidas de diatomeas; menos de un 10 % de radiolarios, similar a la extinción común o de fondo), pero sí lo fueron las diatomeas del bentos (más del 75 % de extinción). Entre los vertebrados terrestres apenas fueron afectados los anfibios, tortugas, reptiles escamosos y mamíferos placentados, pero se extinguieron la mitad de las especies de cocodrilos y aves y un 80 % de los mamíferos marsupiales. Entre los peces también se encuentran estas curiosas oposiciones: apenas se vieron afectados los peces óseos, pero fueron muy afectados los elasmobranquios (tiburones y rayas).

Extinción K/T

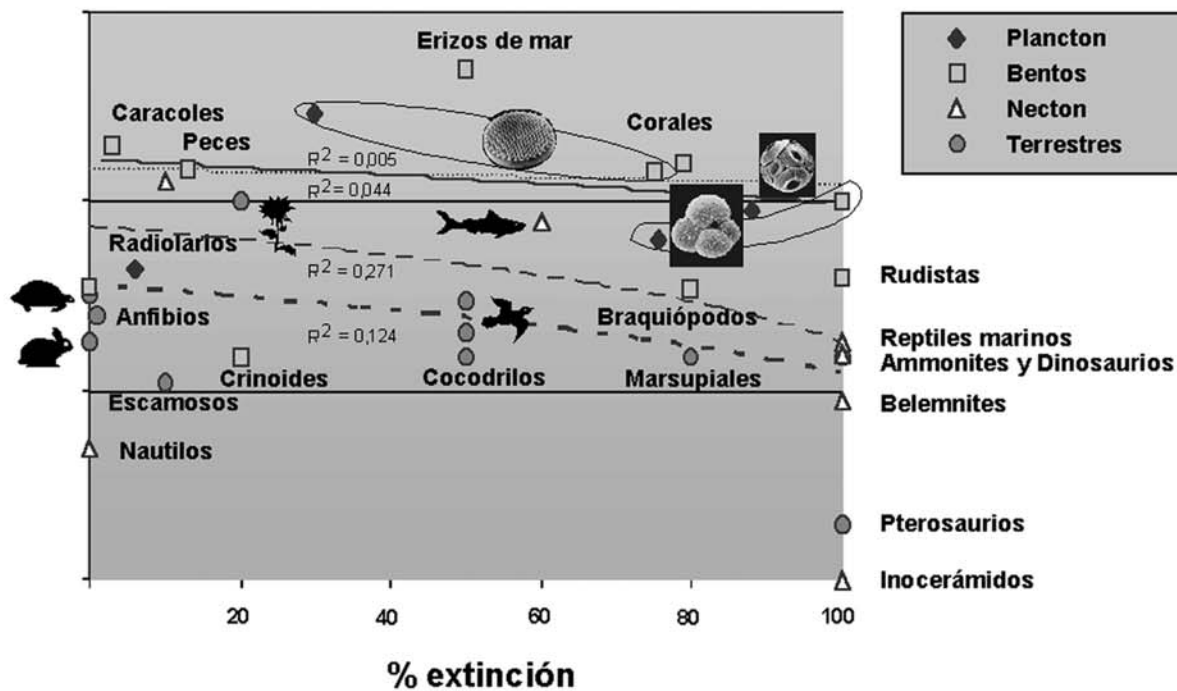


Fig 1. Porcentaje de extinción en el límite Cretácico/Terciario en cuatro tipos de comunidades (tres marinas - plancton, bentos y necton - y una terrestre), en relación con el número de especies existentes al final del Cretácico. Observar las curvas de regresión ajustadas y la correlación prácticamente nula entre la diversidad y la magnitud de la extinción.

No se observa correlación entre la riqueza específica y la magnitud de la extinción, de modo que grupos con numerosas especies se vieron tanto o tan poco afectados como los grupos con muy pocas especies (fig. 1). Tampoco hay correlación entre la magnitud de la extinción y el modo de vida de las especies. Se observa una falta de relación entre posición en la cadena trófica y frecuencia de extinción, que sin embargo se observa durante la extinción de fondo. Las paleocomunidades terrestres y las marinas, las bentónicas, planctónicas y nectónicas fueron afectadas de forma similar durante la crisis del KTb. La única biota que resultó en conjunto menos afectada fue la de las aguas dulces (lacustres y fluviales) (Fara, 2000). Se interpreta que en estos ambientes hay menor dependencia de la producción autótrofa, recibiendo en su lugar aportes organodetríticos externos, por lo que dispondrían de nutrientes durante el periodo crítico de manera privilegiada respecto a otros ecosistemas. La extinción aparentemente también afectó en menor medida a las regiones de latitudes altas que a las tropicales, aunque este extremo sólo se ha podido verificar en el caso de los foraminíferos planctónicos.

Todos los intentos de encontrar un rasgo en común entre las especies más afectadas por la extinción han resultado infructuosos. En el interior de cada grupo afectado se han querido ver correlaciones directamente proporcionales entre la magnitud de la extinción y el tamaño de los individuos, la especialización de sus nichos (inferida en función de sus diseños corporales más complejos) o la mineralización de sus esqueletos, pero estas débiles correlaciones desaparecen al considerar conjuntamente especies de distintos grupos.

Esta variedad de casos de extinción observados se atribuye a una única causa dentro de la hipótesis catastrofista: el colapso de las cadenas tróficas por bloqueo temporal de la fotosíntesis, prolongado durante decenas a centenares o quizá miles de años tras el impacto meteorítico. Durante ese tiempo proliferaron unas pocas especies oportunistas heterótrofas. La recuperación en medios terrestres habría sido incluso más rápida que en medios marinos, donde se consiguió tras unos 300.000 años de reorganización de las comunidades, aunque su estructuración no llegó al

fondo marino hasta 3 millones de años después (D'Hont *et al.*, 1998). La recuperación se produjo por reinvasión de especies sólo temporalmente desaparecidas o de sus especies descendientes, supervivientes en forma de gérmenes o de pequeñas poblaciones procedentes de refugios locales. La continuidad de las especies cretácicas tras la crisis es notable en muchos casos, volviendo una parte de la comunidad desaparecida después del periodo de vacío global. En varios casos se citan taxones "Lázaro", resucitados tras una larga extinción aparente (p. ej. los ostrácodos de agua dulce y los briozoos marinos; Tambareau *et al.*, 1997; Hakansson & Thomsen, 1999). Nuevas extinciones a lo largo del Paleoceno y del Eoceno acaban con los supervivientes del Daniense, el primer piso del Terciario que fue considerado antiguamente como todavía parte del Cretácico.

Dentro de la hipótesis gradualista, el periodo crítico habría sido mucho más largo, precediendo al KTb en más de medio millón de años, y la extinción se debería a tres procesos principales y relacionados: 1) una pérdida de hábitats en el mar por regresión, exhumación y reducción de las plataformas continentales, 2) un enfriamiento climático debido a la retirada del mar, que produjo un mayor gradiente térmico, y 3) la emisión masiva de materiales volcánicos desde la meseta del Deccan en India, que vomitó basaltos hasta producir depósitos de unos 3.000 metros de espesor durante este periodo crítico.

Puede parecer extraño que no haya acuerdo sobre las pautas de extinción documentadas en el registro fósil, sobre cuyos datos de observación no debería haber discrepancia. Sin embargo, las interpretaciones de los datos de observación introducen parcialidades y sesgos en los resultados, a su vez sujetos a parcialidad paleobiológica y sesgo tafonómico. Para llegar a compartir una misma percepción del registro fósil, la comunidad científica tiene que superar la dificultad de obtener, identificar y datar sucesiones paleontológicas lo más continuas posible, en condiciones comparables y en diferentes secciones estratigráficas a través de todo el mundo.

Los defensores de las dos hipótesis enfrentadas, catastrofista y gradualista, recurren a la "imperfeción del registro fósil" como argumento para mantener sus postulados ante los datos paleontológicos desfavorables (Alvarez, 1983; Macleod *et al.*, 1997). El grado de perfección del registro se suele relacionar directamente con el grado de continuidad del proceso de sedimentación, a menudo inferido en función del espesor de los depósitos preservados. Aunque los tres procesos son independientes (la conservación de fósiles no tiene relación con la continuidad de la sedimentación, ni ésta con la mayor agradación o apilamiento de depósitos), en la práctica se buscan las secciones estratigráficas más potentes y ricas en contenido paleontológico para disponer de datos con mayor resolución y representatividad temporal *a priori*. Aún en el caso más favorable, siempre puede haber hiatos (*gaps*) difícilmente detectables en el registro, por lo que la búsqueda de sucesiones lo más completas posible es incesante.

Alrededor del KTb como en todos los casos, nos encontramos con una notable problemática tafonómica, que muestra en los niveles críticos la dificultad de separar por un lado los fósiles de organismos contemporáneos con la sedimentación (fósiles acumulados y resedimentados) y por otro los fósiles exhumados y erosionados de depósitos anteriores (fósiles reelaborados). Este tema afecta a los fósiles de dinosaurios de depósitos del Terciario, aunque la problemática existe en otras muchas secciones y grupos.

Un tercer nivel de dificultad es el ligado al muestreo e identificación, que produce sesgos inevitables cuando se comparan datos de muestras obligadamente parciales y de autores distintos (ver Signor & Lipps, 1982, y el "Test ciego" de El Kef, Ginsburg *et al.*, 1997).

A pesar de todo ello, la riqueza de información acumulada en los últimos veinte años sobre el tránsito Cretácico-Terciario hace de este periodo crítico el mejor estudiado de la historia de la Tierra, y de su registro fósil el más adecuado para abordar el estudio del enigmático proceso de extinción de las especies, tanto como el de su origen.

3. La extinción de los dinosaurios en Norteamérica

Ocupando un área similar a la del continente europeo, la cuenca del Western Interior ocupa actualmente el Medio-Oeste norteamericano desde Canadá a México. Sus sedimentos registran los avances y retrocesos durante el Cretácico y el Paleógeno del mar interior que dividía Norteamérica en dos, situándose el continente de las futuras Montañas Rocosas al Oeste. Los depósitos costeros y continentales de esta cuenca documentan la sucesión de dinosaurios mejor conocida del mundo, muy estudiada desde Alberta hasta Nuevo México a lo largo de más de 5.000 km. de distancia latitudinal.

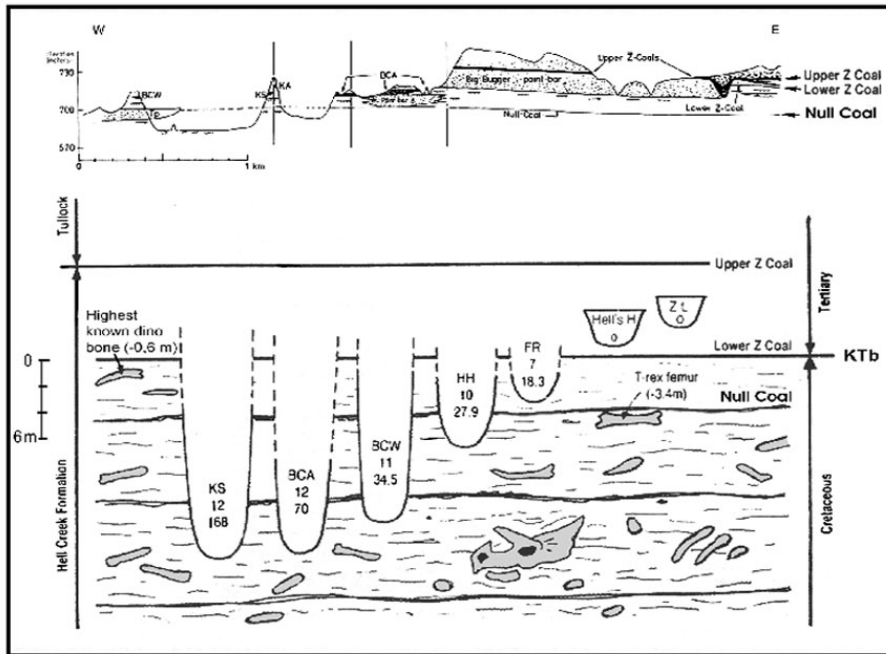


Figura 2. Corte y esquema de la Formación Hell Creek en Montana (USA) con la relación entre el KTb (lignito Z inferior), otras capas de lignito y las localidades con los últimos dinosaurios. Los rellenos de canales abiertos indican que pueden haberse encajado en la Fm. Hell Creek desde la Formación Tullock suprayacente y mezclan fósiles resedimentados y reelaborados. Las cifras indican el número de especies de dinosaurios y la densidad de dientes de dinosaurio por tonelada de residuo tamizado. Según Smit *et al.* (1987) y Williams (1994).

La mayoría de yacimientos de dinosaurios del final del Cretácico proceden de dos formaciones litoestratigráficas, las Formaciones Hell Creek en Estados Unidos y Judith River en Canadá.

La Hell Creek Formation se extiende cerca de un millón de km² por Montana, Wyoming y los Dakotas con un espesor medio de unos 100 metros. Posee numerosos yacimientos de fósiles de vertebrados, la mayoría huesos desarticulados y reagrupados, incluyendo peces óseos, rayas, tiburones, anfibios, tortugas, lagartos, cocodrilos, champsosaurios, dinosaurios, pterosaurios, aves y mamíferos de edad sobre todo Lanciense, aproximadamente equivalente al Campaniense final y al Maastrichtiense de la escala cronoestratigráfica marina. La formación no es sincrónica en toda su extensión y llega a ser de edad terciaria en algunas áreas. Está cubierta por las Formaciones Fort Union o Tullock, de edad paleocena. En estas formaciones son los propios fósiles de vertebrados y de plantas los que proporcionan criterios de datación, calibrada gracias a la magnetoestratigrafía.

La mayoría de los yacimientos de vertebrados se encuentran en depósitos de fondo del relleno de canales fluviales, con los fósiles incluidos como partículas a menudo dentro de cantos blandos. Algunos yacimientos aparecen en depósitos limosos de la llanura de inundación fluvial, que también contiene finas capas de lignito y de cenizas volcánicas que sirven de guía en las correlaciones estratigráficas. Los canales tallan y se encajan en los depósitos precedentes, cortando los niveles-guía y produciendo un intrincado relleno muy difícil de correlacionar (Smit *et al.*, 1987, Fig. 2). Un brusco cambio en la sucesión palinológica permite situar el KTb en un nivel de lignito llamado “carbón Z inferior”, situado entre 4 y 10 metros bajo otro nivel suprayacente (“carbón

Z superior”) con el que a menudo ha sido confundido. En algunas secciones de Alberta y Nuevo México se ha registrado la anomalía de iridio en el nivel Z inferior, ausente en muchas secciones. Como demuestra esta situación, el KTb es muy difícil de detectar en depósitos continentales, en contraste con los de cuenca oceánica donde se reconoce con más facilidad gracias a los fósiles de foraminíferos planctónicos.

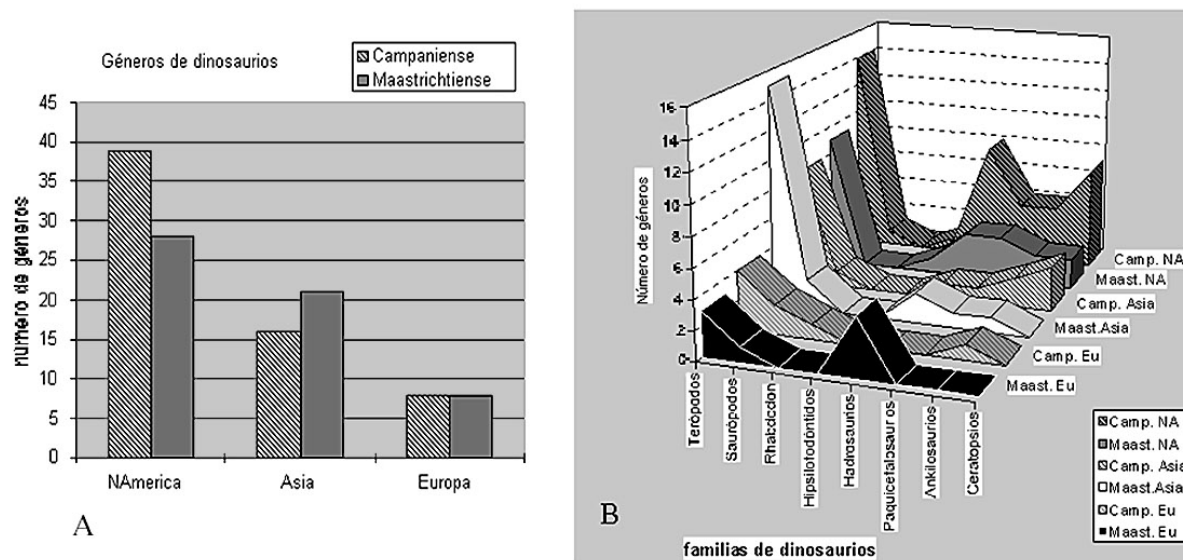


Fig 3. Número de géneros de dinosaurios en tres continentes del hemisferio Norte, donde se dispone de mayor número de datos, durante dos edades consecutivas del Cretácico final (Campaniense - Maastrichtiense). En A se muestra el total de géneros de dinosaurios en Norteamérica, Asia y Europa para cada edad. En B los géneros aparecen desglosados por subórdenes, familias o individualmente. Estas cifras han de variar a medida que se precisen las identificaciones y la calibración temporal. El área muestreada en el caso de Europa difiere en dos órdenes de magnitud respecto a las de Norteamérica y Asia.

En la Formación Hell Creek se ha creído poder documentar de forma inequívoca un empobrecimiento gradual de dinosaurios a lo largo del Cretácico final, tanto en individuos como en taxones (especies, géneros y familias). El registro norteamericano muestra unas 39 especies de dinosaurios en el Campaniense contra sólo 20 en el Maastrichtiense, afectando el empobrecimiento a todas las familias (fig. 3). En base a esta sucesión, documentada por decenas de millares de fósiles, autores como Sloan, Van Valen, Archibald y Clemmens afirmaron contra la hipótesis catastrofista que la extinción de los dinosaurios fue gradual y comenzó con anterioridad al KTb. En los yacimientos más recientes de la Formación Hell Creek, como los de las famosas secciones de Bug Creek (Fig. 2), las especies de dinosaurios disminuyen gradualmente (de 12 a 7) asociadas a mamíferos propios del Paleoceno. Sobre la base de estas asociaciones, algunos autores como Kirby defendieron la supervivencia de los dinosaurios en el Terciario.

Sin embargo, numerosos trabajos han mostrado evidencias de mezcla tafonómica en estas asociaciones de vertebrados. Las formaciones continentales muy extensas y poco potentes registran frecuentes procesos de erosión y removilización, que mezclan fósiles de distintas edades en un mismo yacimiento. El empobrecimiento gradual en número y diversidad de dinosaurios observado en las secciones de Bug Creek ha sido atribuido por Williams (1994) entre otros autores, a la reelaboración de fósiles de dinosaurios procedentes de depósitos anteriores, erosionados por canales fluviales encajados en estos depósitos (fig. 2). Argast *et al.* (1987) muestran experimentalmente que los fósiles de vertebrados pueden conservarse a pesar de un largo proceso de exhumación, abrasión y transporte, y ser incorporados posteriormente al relleno de los canales como fósiles reelaborados, junto con restos de vertebrados contemporáneos del sedimento, formando asociaciones diacrónicas mezcladas.

La activa búsqueda de dinosaurios en el Western Interior alrededor del KTb ha llevado a documentar hallazgos de fósiles de dinosaurios no reelaborados (huellas, huesos parcialmente articulados) a distancias cada vez menores del límite (a 1,4 m bajo el KTb en Dakota del Norte; 0,6 m. en Montana; 0,3 m. en Colorado; Sheehan *et al.*, 1991, 2000; Johnson *et al.*, 2000; Pearson *et al.*, 2001; fig. 2). Estos registros son excepcionales, ya que la mayoría de fósiles de dinosaurios se encuentran a distancias superiores respecto al KTb (p. ej., a 24 m. bajo el KTb en Bighorn, Wyoming). Según la calibración paleomagnética de Johnson *et al.* (2000) en Dakota del Norte, un intervalo estratigráfico de 1 m. de espesor en las proximidades del KTb podría representar unos 17.000 años. El intervalo estratigráfico sin fósiles de dinosaurios regularmente observado entre el fósil de dinosaurio más reciente y el KTb, el denominado *gap* o vacío de registro se considera un obstáculo a la hipótesis catastrofista (Alvarez, 1983).

Como argumenta Williams (1994), la hipótesis catastrofista permitiría esperar un incremento del número de fósiles de dinosaurios y otros vertebrados en las proximidades del KTb, hasta llegar a una capa con alta concentración de huesos (*bone-bed*) o nivel de mortalidad en masa producido por el impacto. Por el contrario el *gap* se observa en todas las secciones, aunque su espesor vaya siendo progresivamente reducido. Williams (1994) comenta fenómenos como la migración, que pudieron reducir la frecuencia de fósiles de dinosaurios en vez de aumentar como se esperaría en caso de mortalidad catastrófica. Este ejercicio ilustra lo que constituyen hipótesis *ad hoc*, surgidas para contrarrestar pruebas de falsación desfavorables.

Otros autores salvan este escollo contra la hipótesis catastrofista argumentando que una crisis de mortalidad en masa no produciría una capa de huesos fósiles (Cutler & Behrensmeier, 1996; Ward, 1999: pgs. 51-52). Según estos autores, la duración prolongada del proceso usual de formación de yacimientos de vertebrados diluye la concentración de huesos incluso en caso de mortandad global. Una capa de huesos por mortalidad en masa en el KTb sólo sería esperable en caso de un rápido enterramiento, lo que sería excepcional en la formación de yacimientos de vertebrados. Sin embargo, capas con altas concentraciones de huesos de dinosaurios interpretadas como catastróficas no son infrecuentes en la cuenca del Western Interior de Norteamérica (Dodson, 1971; Rogers, 1991; Varricchio, 1995). En un ambiente apropiado, la catástrofe del impacto podría producir una capa de huesos en el KTb.

Además, muchos *bone-beds* pueden haber sido considerados atricionales (formados durante un largo periodo de producción y concentración de fósiles) sin criterios suficientes, debido al paradigma uniformitarista que condicionaba su interpretación hasta ahora. Por tanto, la frecuencia de *bone-beds* antes del KTb y las condiciones sedimentológicas sin cambios apreciables alrededor del KTb permiten esperar que un brusco aumento de la mortalidad y el subsiguiente incremento en la densidad de restos de vertebrados se traduzca en una mayor concentración de huesos durante la crisis del KTb en los medios sedimentarios favorables.

El *gap* o vacío de registro que se detecta bajo el KTb en el Western Interior no es significativamente mayor que el que existe entre dos registros cualesquiera de fósiles de dinosaurios en otros niveles, como argumentan Sheehan *et al.* (1991; 2000). Pero la existencia del *gap* implica un problema contra la hipótesis catastrofista porque muestra invarianza de las condiciones de fosilización cerca del KTb, en vez del incremento de la frecuencia de fósiles que sería esperable en caso de aumento de mortalidad (Williams, 1994). No hay evidencia de emigración de los dinosaurios fuera de la cuenca en otras crisis anteriores donde hay registro de mortalidad en masa. Tampoco hay evidencia de alteración hidrodinámica durante el evento del KTb que modifique el registro geológico continental en esa región (Izett, 1990, pg. 5). De ello se concluye que la pauta de extinción de los dinosaurios del Western Interior no presenta signos de una catástrofe ecológica (de años a siglos de duración), sino de una catástrofe evolutiva de mayor duración (decenas de miles a millones de años).

Esta situación es comparable a la que muestran los fósiles de otros organismos afectados por la extinción en masa, como los ammonites en diferentes secciones marinas de la cuenca Vasco-Cantábrica (*gap* de 1,3 a 3 m.) y de la Antártida (*gap* de una decena de metros). No se observa aumento, sino regularidad en la densidad de fósiles por debajo del nivel crítico, y ninguno llega a encontrarse justo bajo el KTb. Marshall & Ward (1996) proponen un método estadístico para estimar el rango de confianza alrededor de cada hallazgo puntual de un fósil, en función de la frecuencia de aparición del taxón. Sus resultados son compatibles con una extinción abrupta para la mitad de las especies y gradual para la otra mitad, pero no con una mortalidad en masa.

En contraste con estos casos, el registro fósil de plantas parece mostrar a la vez una catástrofe ecológica y evolutiva generalizada en el Western Interior de Norteamérica. El nivel del KTb muestra una flora compuesta sólo de helechos (el *fern spyke*), atribuida a una colonización pionera tras una devastación ligada a incendios. En esta catástrofe, los productos de la mortalidad en masa se transfieren al sedimento en forma de lignito y hollín, que ha sido encontrado hasta en fondos oceánicos. En la cuenca de Western Interior se extinguieron en el KTb entre el 30 % y el 80 % de los taxones vegetales, tras un periodo de clima especialmente favorable (Johnson *et al.*, 2000). La flora del principio del Terciario presenta una composición empobrecida formada por plantas relictas acuáticas y riparias, que fueron las que menos extinciones sufrieron y que procederían de refugios locales.

4. La extinción de los dinosaurios en otros continentes

Comparado con el registro norteamericano de dinosaurios estudiado con pasión desde hace casi dos siglos, el de los demás continentes es aún muy reducido. El número de géneros de dinosaurios registrados al final del Cretácico sólo en Norteamérica es aproximadamente igual al de todos los demás continentes juntos (figura 3). En ninguna sección de depósitos continentales fuera de Norteamérica ha aparecido aún una anomalía de iridio significativa que permita identificar el KTb. Existe sin embargo un gran potencial e incremento de los estudios, aunque falta aún mucho trabajo y gran inversión en personas, tiempo y dinero para llegar a equiparar las intensidades del muestreo. Además, la falta de recursos y el escaso interés científico causan la pérdida de mucha información paleontológica, por canalizarse gran parte del esfuerzo hacia la extracción ilegal y el comercio de fósiles de dinosaurios.

Los continentes que tienen registro de dinosaurios del Cretácico final (Campaniense superior-Maastrichtiense) parcialmente datado y calibrado son básicamente los del hemisferio Norte, Asia y Europa. En Sudamérica, África, Madagascar y la India existen buenas secciones fosilíferas y notables trabajos paleobiológicos, aunque aún falta realizar el trabajo geológico que permita correlacionarlas con otras regiones del mundo. En este último subcontinente sobre todo, las nuevas dataciones están mejorando sustancialmente la calibración de la sucesión de faunas de dinosaurios finicretácicos, representadas principalmente por yacimientos de huevos (Hofmann *et al.*, 2000). Resumiremos aquí brevemente datos de Asia central y Europa, y remitimos al lector a la bibliografía para otras áreas y detalles (Russell, 1995).

El inmenso potencial de los yacimientos de dinosaurios que contienen los depósitos de las regiones interiores de China y Mongolia apenas puede ser exagerado. Cada expedición de unas pocas semanas organizada por paleontólogos norteamericanos, polacos, rusos, franceses, alemanes, chinos y mongoles ha proporcionado un material de fósiles de vertebrados que requiere decenas de personas especializadas y el tiempo de una generación humana para su estudio. Aunque las condiciones locales no siempre permiten realizar el trabajo geológico detallado de cartografía, levantamiento de series estratigráficas, estudios tafonómicos, sedimentológicos, petrológicos, geoquímicos y paleomagnéticos necesarios para colocar los fósiles en su contexto cronológico y paleoambiental, se han conseguido algunas sucesiones que permiten ser aproximadamente asignadas a la escala global (fig. 3).

La cuenca de Nanxiong en China nord-occidental puede destacarse entre las demás regiones centroasiáticas por la superposición estratigráfica de sus yacimientos, la intensidad del muestreo realizado y la calibración paleomagnética de una de sus secciones. Los estudios sobre huevos de dinosaurios, la sucesión palinológica, las anomalías geoquímicas y el paleomagnetismo hacen de esta región clave para el conocimiento de las pautas de extinción de los dinosaurios asiáticos (Zao *et al.*, 1991; Stets *et al.*, 1996). Es interesante que los autores responsables del estudio han ofrecido en trabajos sucesivos interpretaciones distintas sobre la posición del KTb, lo que muestra la dificultad de localizarle en depósitos continentales.

Por correlación con depósitos oceánicos, el KTb se sitúa en la parte superior de un tramo con paleomagnetismo inverso denominado cron c29r, que dura unos 800.000 años (entre 580.000 y 833.000 según diversas estimaciones) (fig. 4). Los autores chinos situaron el KTb coincidiendo con la extinción de los dinosaurios en la cuenca de Nanxiong, unos 300 m. por encima de la base del tramo correlacionado con el cron c29r, que está allí incompleto (Zao *et al.*, 1991; figura 4). Posteriormente, siguiendo a autores alemanes ubicaron el KTb en la cuenca de Nanxiong en la parte inferior del cron c29r, por encontrarse en esa posición un cambio brusco en la sucesión palinológica con una fuerte caída de la diversidad asociada a un deterioro climático y a anomalías geoquímicas de iridio en las cáscaras de huevos de dinosaurios que podrían relacionarse con el KTb (fig. 4; Stets *et al.*, 1996; Zao *et al.*, 2002). Esta hipótesis supondría la supervivencia de dinosaurios en el Terciario, pues es poco probable que los huevos de dinosaurios suprayacentes al nivel del cambio palinológico sean fósiles reelaborados. Sin embargo, su situación muy cerca de la base del cron c29r y su larga duración hace más probable que se trate de un evento previo al KTb. Esta situación ilustra la dificultad de situar cronológicamente los fósiles de dinosaurios y conocer su pauta de extinción; las dataciones necesitan una verificación independiente de la presencia o ausencia de dinosaurios, para evitar apoyar el razonamiento sobre un círculo vicioso del tipo: “los dinosaurios se extinguen en el KTb ... (puesto que) todos los yacimientos de dinosaurios son *a priori* de edad cretácica”.

El registro de los últimos dinosaurios en Europa, fuera de la región surpirenaica central que veremos luego en detalle, tiene datos cronológicos de apoyo basados en bioestratigrafía (carofitas, polen, invertebrados costeros) aunque menor riqueza paleontológica que los asiáticos y norteamericanos y el inconveniente de presentar gran discontinuidad de afloramientos. Los hallazgos más notables (huesos articulados, huevos) se sitúan en cuencas continentales donde el control cronoestratigráfico y la situación del KTb son inseguras (Corbières y Aix-en-Provence en Francia; Hateg en Rumania; Buffetaut *et al.*, 1997; Garcia & Vianey-Liaud, 2001; Weishampell *et al.*, 1991). Sus dataciones a menudo han sido asignadas a pisos locales (“Fulveliense”, “Rognaciense”) de difícil correlación con la escala cronoestratigráfica global. Por ejemplo, el esqueleto casi completo de *Rhabdodon priscus* del yacimiento de Vitrolles-Couperigne (Garcia *et al.*, 1999) se encuentra en el “Rognaciense” de la cuenca de Aix-en-Provence y se asigna al Maastrichtiense inferior, pero se caracteriza por la especie de carofita *Peckichara cancellata* que data del Campaniense superior (Riveline *et al.*, 1996). Las dificultades de medición magnetoestratigráfica han producido secuencias contradictorias, por lo que las sucesiones están aún insuficientemente calibradas (García & Vianey-Liaud, 2001). Los estudios palinológicos en las cuencas europeas tampoco han podido proporcionar criterios biocronológicos, por mostrar una sucesión continua de cambios graduales sin rupturas durante el tránsito Cretácico-Terciario (López-Martínez *et al.*, 1999).

Las cuencas con depósitos mixtos marinos y continentales, como las de Limburgo, Vasco-Cantábrica y nordpirenaica (Mulder *et al.*, 1998; Astibia *et al.*, 1999), presentan mejores posibilidades de calibración cronológica, pero raramente contienen yacimientos de dinosaurios ricos como el caso de Laño, que a pesar de su situación favorable tampoco ha podido ser datado con precisión entre el Campaniense superior y el Maastrichtiense inferior.

La sucesión de dinosaurios europeos ha sido interpretada por algunos autores como una disminución de la diversidad y una renovación durante el Maastrichtiense. Según esto, los dinosaurios

saurópodos, los anquilosaurios y el ornitópodo *Rhabdodon* se habrían extinguido durante una regresión en el Maastrichtiense superior, antes de la entrada de los hadrosaurios (Buffetaut *et al.*, 1997). Otros autores sostienen que los dinosaurios europeos se habían extinguido unos dos

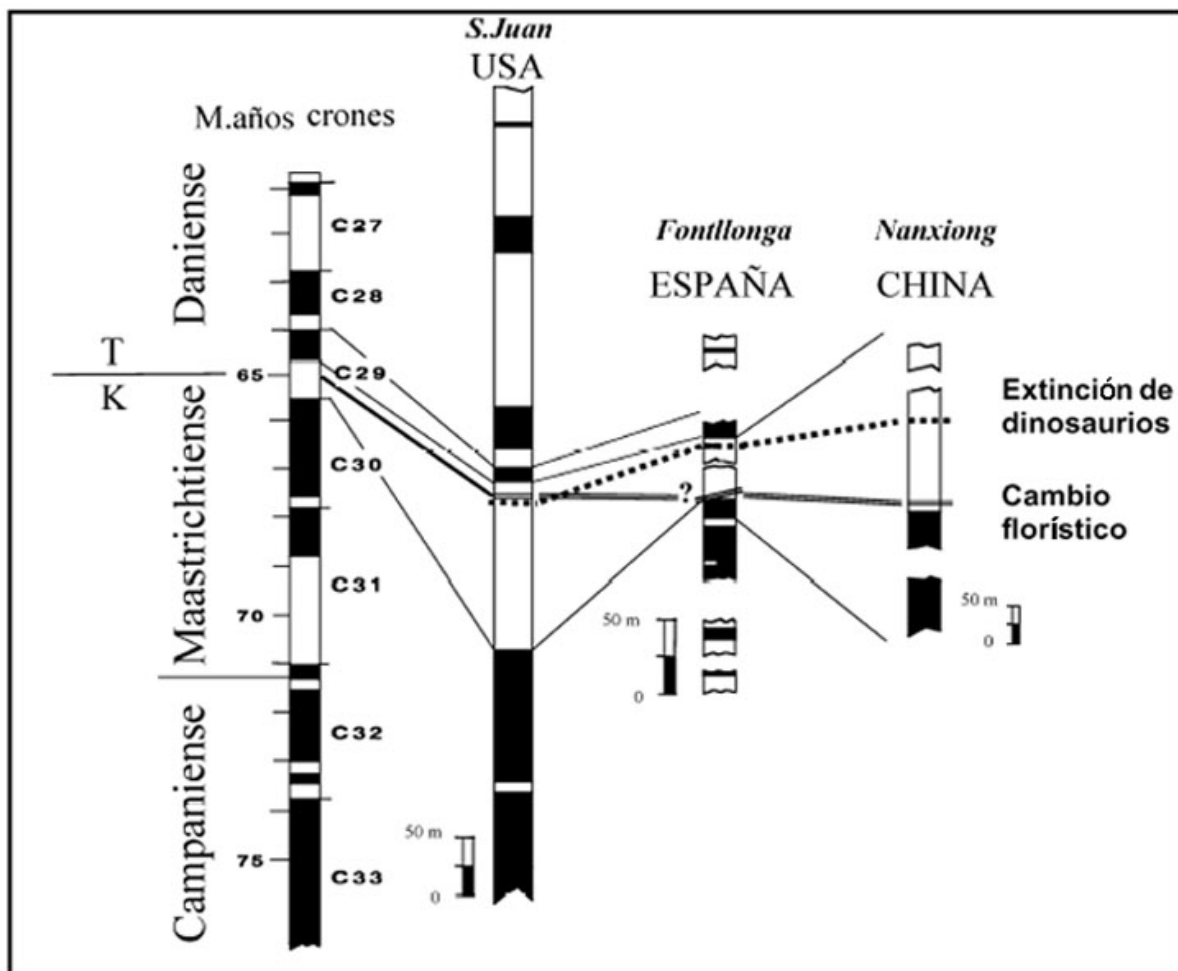


Fig 4. Secciones magnetoestratigráficas de Norteamérica (Western Interior, San Juan, USA, según Lindsay *et al.*, 1981) y de Asia (Nanxiong, China, de Stets *et al.*, 1996; Zao *et al.*, 2002) correlacionadas entre sí y con la escala geocronológica estándar, comparadas con la de Fontllonga (Lleida, España, López-Martínez *et al.*, 1998a). El evento de crisis florística en Norteamérica coincide con el KTb en la parte superior del cron c29r, muy próximo a la extinción de los dinosaurios, mientras que en Asia y en Europa estos eventos están separados por muchos metros de serie.

millones de años antes que los norteamericanos (Colombo, 1996; Galbrun, 1997). El estudio más reciente muestra la existencia de un *gap* de 10 a 25 m entre el más reciente fósil de dinosaurio y la posición supuesta del KTb en Francia (García & Vianey-Liaud, 2001).

El registro de dinosaurios de los Pirineos sur-centrales permite modificar las ideas preexistentes sobre la pauta de extinción de los dinosaurios en Europa, que aún requiere mucho trabajo para llegar a considerarse suficientemente documentada (López-Martínez *et al.*, 2001).

5. El registro geológico en los Pirineos sur-centrales

El gran interés que presenta la región surpirenaica central en el registro de la extinción de los dinosaurios, y de la extinción del KTb en general, se basa en la gran continuidad, excelentes condiciones de afloramiento, riqueza paleontológica, importantes espesores y variedad de depósitos marinos y continentales que presentan dos de sus formaciones litoestratigráficas, las Formaciones Arén y Trepmp (Mey *et al.*, 1968; fig. 5). Esta última es la que contiene el KTb que por no ser directamente observable ha sido situado en posiciones controvertidas (Rosell, 1967; Feist & Colombo, 1983; Rosell & Llompart, 1988).

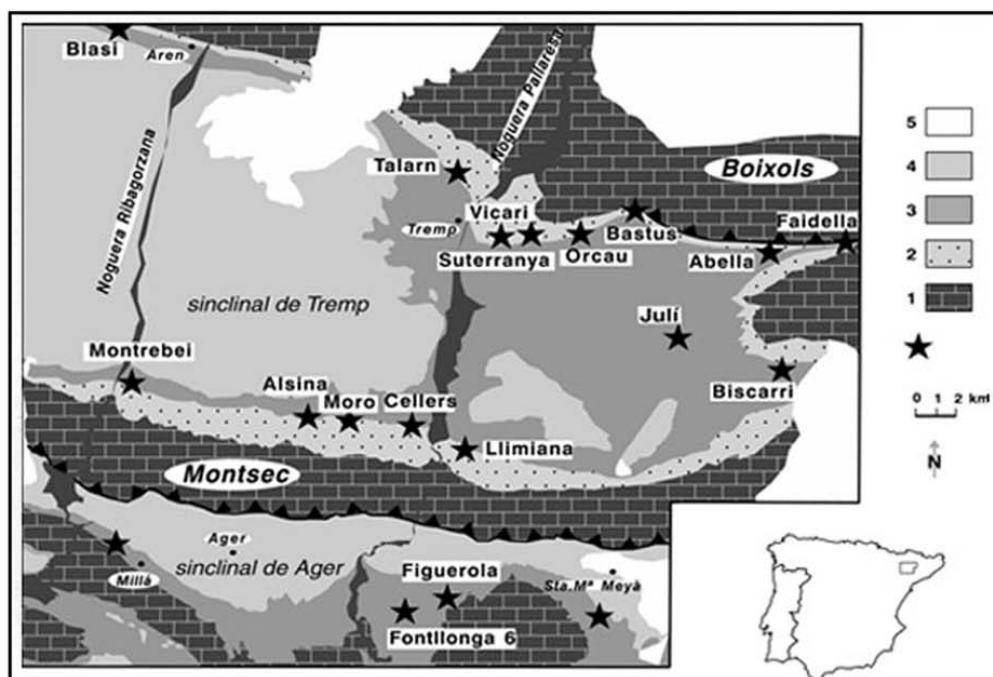


Figura 5. Mapa del sector central de la región surpirenaica central, con la distribución de yacimientos de dinosaurios: 1) depósitos infrayacentes del Mesozoico; 2) Formación Arén (Campaniense medio-Maastrichtiense); 3) Formación Trepmp (Campaniense superior-Paleoceno); 4) Eoceno inferior (Ilerdiense y "Cuisiense") y 5) Eoceno superior-Oligoceno. Se distingue la unidad de Boixols al N (donde no afloran las formaciones Arén y Trepmp), la unidad del Montsec en el centro (sinclinal de Trepmp y anticlinal cabalgante del Montsec) y la unidad de Sierras Marginales al S (sinclinal de Ager, anticlinal de St. Mamet, etc.). El sinclinal de Coll de Nargó se encuentra a unos 40 km. al este, en la misma latitud que Trepmp.

Estas formaciones registran la colmatación de la cuenca pirenaica ocurrida durante el cambio de movimiento entre las placas ibérica y europea. Anteriormente estas placas estaban muy distanciadas y deslizaban lateralmente una sobre otra, siendo la placa ibérica solidaria de la placa africana. La apertura del Golfo de Vizcaya a principios del Cretácico separó la placa ibero-africana de la europea y abrió la cuenca pirenaica. A finales del Cretácico, un movimiento de convergencia oblicua comienza a acortar distancias entre ambas placas. Esta convergencia produjo la cadena pirenaica, que emergió del mar hace unos 40 millones de años tras haber comprimido en su interior más de 150 km. de corteza continental. Después, la placa ibérica pasó a ser solidaria de la europea y el movimiento de convergencia se hizo frontal, continuando actualmente con la deformación de la corteza entre África y la península Ibérica.

5.1. Formaciones Arén y Trepmp

Las dos formaciones que presentan yacimientos de dinosaurios, la Arenisca de Arén y la Formación Trepmp, han sido definidas en la región surpirenaica central (fig. 5), aunque depósitos similares se reconocen en todos los Pirineos, Provenza y Cordillera Ibérica. Estos depósitos forman parte de un gran ciclo de regresión y transgresión, en el que el mar pirenaico que se abría hacia el Atlántico

se retira durante la transición Cretácico-Terciario (Maastrichtiense-Paleoceno) y vuelve otra vez a invadir la cuenca desde el Atlántico en el Eoceno inferior (Ilerdiense) (Souquet, 1967; Garrido & Ríos, 1972; Plaziat, 1984).

Los depósitos conjuntos de las dos formaciones, sedimentados durante unos veinte millones de años, tienen más de 1,5 km. de espesor. Lateralmente pasan a facies marinas profundas de talud y cuenca (margas y turbiditas de las Formaciones Salás y Vallcarga, fig. 6), que contienen foraminíferos planctónicos adecuados para el control bioestratigráfico. La Arenisca de Arén se sitúa generalmente debajo de la Formación Tresp, pero en la zona de contacto se observa un cambio lateral entre ellas: las capas de depósitos costeros y continentales de la Formación Tresp pasan lateralmente a depósitos marinos de la Formación Arén. Esta disposición se interpreta como un sistema deposicional costero de cordones litorales e islas barrera (Formación Arén) que protegían las lagunas costeras y llanuras de marea (Formación Tresp) detrás de una difusa línea de costa. Los depósitos de ambas formaciones contienen restos de huesos, huevos y huellas de dinosaurios junto con otros vertebrados (peces óseos, rayas, tiburones, anfibios, tortugas, cocodrilos), invertebrados (moluscos, ostrácodos, foraminíferos bentónicos) y vegetales (polen y esporas, hojas y troncos de plantas, oogonios de carofitas, oncolitos y estromatolitos de cianobacterias), además de restos de organismos desconocidos (*Microcodium*). En el flanco norte del sinclinal de Tresp se observa claramente el cambio lateral de facies entre estas dos formaciones, y la concentración de yacimientos de dinosaurios especialmente en el contacto entre ambas (figs. 5 y 6).

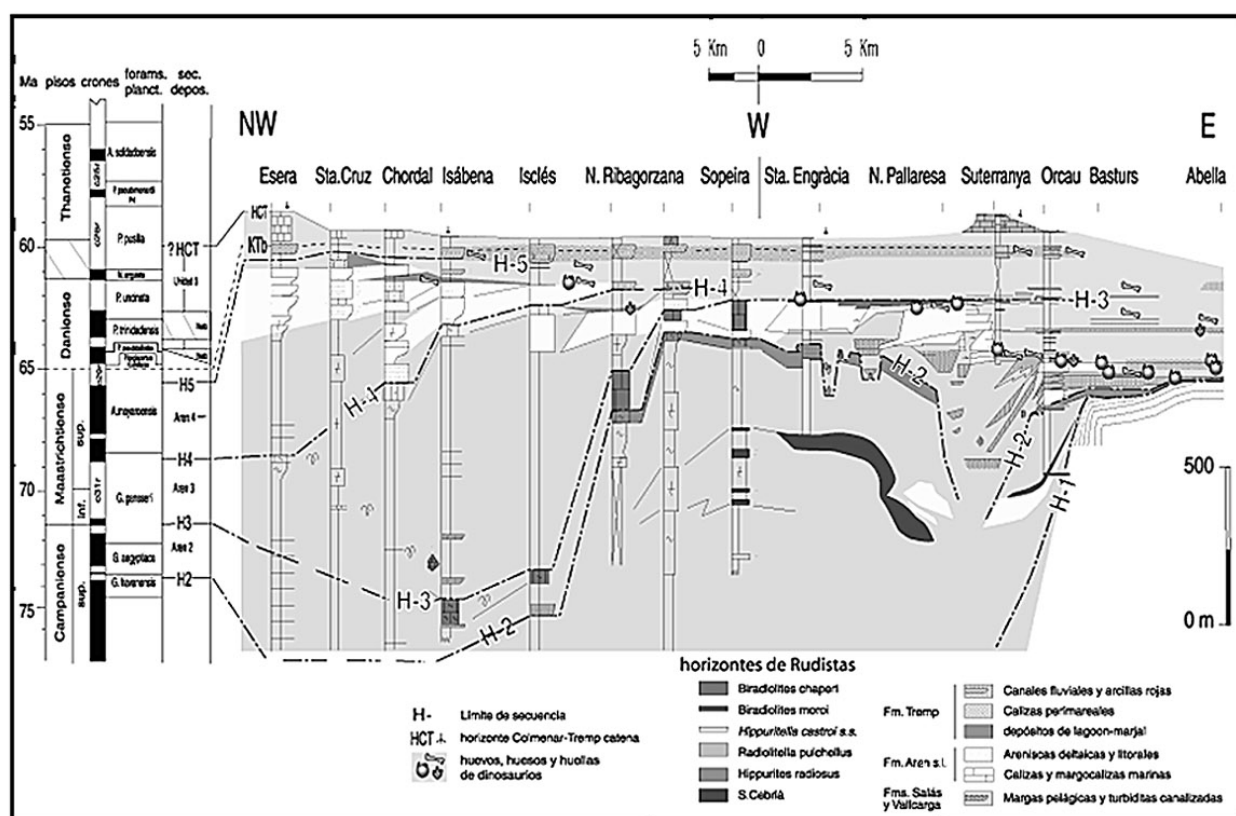


Figura 6. Sección transversal de la Formación Arén y parte inferior y media de la Formación Tresp en el flanco Norte del sinclinal de Tresp (ver situación en fig. 5). Se observa el cambio lateral de facies entre los depósitos continentales de la Formación Tresp y los marinos de la Formación Arén, que va siendo progresivamente más reciente hacia el NW. Se indican los límites de secuencias deposicionales (H-1 a H-5) y su posición cronoestratigráfica (datos de Ardèvol *et al.*, 2000, Vicens *et al.*, 2001 y López-Martínez *et al.*, 2001). Se indica la situación de los yacimientos de dinosaurios según contengan principalmente huevos, huesos o huellas. La sección representada termina en los paleosuelos del Horizonte Colmenar-Tresp, situados aproximadamente en mitad del Paleoceno. La Formación Tresp comprende aún más de 400 m de Paleoceno superior por encima.

La geología del petróleo impulsó los estudios en esta región, pues la Arenisca de Arén constituye una buena roca almacén por su porosidad y permeabilidad, mientras que las capas rojas de la Formación Tresp contribute a su sellado e impermeabilización. A este interés y al de su rico contenido paleontológico se une el de su arquitectura, con ejemplos de geometrías en afloramiento a escala de perfil sísmico (discordancias, avulsiones, clinofomas, etc.). Ello ha conducido a varios autores a realizar estudios detallados de los modelos sedimentarios que produjeron sus facies, y a dividir en secuencias deposicionales el relleno conjunto de ambas formaciones (ver Nagtegaal *et al.*, 1983; Díaz-Molina, 1987 y Ardèvol *et al.*, 2000 y la extensa bibliografía citada por estos autores). Este rico registro geológico ofrece por tanto inmejorables perspectivas para conocer las condiciones ambientales, los organismos que se sucedieron en la región y la evolución de un paisaje dinámico que experimentó la crisis del KTb.

La Formación Arén constituye un aparato clástico progradante que avanza sobre la cuenca como un gran frente por todo el margen continental de los Pirineos sur-centrales, continuándose en los Pirineos sur-occidentales con la Arenisca de Marboré (Souquet, 1967; Garrido & Ríos, 1972). Presenta espesores de 700 m en un mismo afloramiento, aunque la potencia del conjunto es mucho mayor por su geometría progradante. Son areniscas bioclásticas de colores claros, grises o amarillentos, con un 25% máximo de cuarzo y sin apenas fragmentos de rocas ni matriz. El componente terrígeno está muy bien clasificado y redondeado y puede alcanzar tamaño de microconglomerado y grava aunque predomina el tamaño de arena media y fina. Forma cuerpos generalmente tabulares (techos y bases paralelos) y localmente lóbulos (techo convexo) o rellenos de canales (base cóncava). Presenta a menudo estratificación cruzada a gran y pequeña escala, con estructuras sigmoidales (mareas) y onduladas (oleaje), indicando su situación superficial en la plataforma marina. Los mismos materiales forman localmente depósitos gravitacionales de rellenos de cañón en el talud, y canales y lóbulos turbidíticos en la cuenca (fig. 6). Los yacimientos de dinosaurios en la Formación Arén (huellas, huevos y huesos, figs. 5 y 6) se localizan en el techo de secuencias de somerización en facies de playas, llanuras de marea y lóbulos deltaicos emergidos (Díaz-Molina, 1987; Sanz *et al.*, 1995; Ardèvol *et al.*, 1999; López-Martínez, 2000; figs. 5 y 6).

La Formación Tresp es un ejemplo clásico de “capas rojas” en las que predominan los depósitos detríticos de colores rojizos y ocre por su contenido en óxidos de hierro. Cuando no existe la Formación Arén, la Formación Tresp se apoya sobre calizas bioclásticas de la Formación Les Serres. (Souquet, 1967; Garrido & Ríos, 1972). Presenta espesores de hasta 900 m de depósitos muy variados, desde muy oxidados (arcillas rojas) hasta muy reducidos (lignitos), pasando por margas carbonosas grises, calizas blancuzcas, paleosuelos carbonáticos blancos y yesíferos rosados, lutitas abigarradas de colores violetas y pardos, y areniscas ocre. La Formación Tresp intercala dos unidades carbonáticas (Unidades 1 y 3) y dos unidades detríticas (Unidades 2 y 4) de edad Campaniense superior a Paleoceno superior (figuras 6 y 7). Las facies carbonáticas contienen filamentos de cianobacterias, foraminíferos y carofitas, y localmente también rudistas y corales, y se interpretan como depósitos de lagunas costeras de salinidad marina normal, salobre o dulceacuícola. Las facies terrígenas están constituidas por bioclastos, cuarzo, feldespatos y fragmentos de rocas, en general poco clasificados y de forma angulosa, alcanzando tamaños de conglomerado a arena fina. Forman cuerpos gradados tabulares o rellenan canales anchos y poco profundos. Se observa a menudo estratificación cruzada a gran y pequeña escala con estructuras de acreción lateral (meandros), sigmoides (corrientes de marea), dunas y *ripples* (corriente unidireccional). Son frecuentes los oncolitos y las envueltas travertínicas de vegetales. Un elemento característico es *Microcodium*, fósil en forma de mazorca de maíz que penetraba y corroía las rocas carbonáticas cuando estaban emergidas. Sus fragmentos llegan a ser el componente dominante de algunas areniscas (microcoditas). Los yacimientos de dinosaurios en la Formación Tresp (huellas, huevos y huesos, figs. 5 y 6) se localizan en calizas y margas perimareales y en cuerpos arenosos y lutíticos de la llanura de marea (Llompert, 1979; Llompert *et al.*, 1984; Díaz-Molina, 1987; Ardèvol *et al.*, 1995; Vianey-Liaud & López-Martínez, 1997; López-Martínez *et al.*, 1998a, 1998c, 2001) (Figs. 5, 6 y 7).

5.2. Datación

El relleno conjunto de estas dos formaciones ha sido dividido en cuatro secuencias deposicionales, Aren-1 a 4 separadas por cinco límites de secuencia (H-1 a H-5); cada secuencia representa un episodio de descenso y ascenso del nivel de base, creándose primero un espacio de acomodación, que se rellena después con sedimentos detríticos y luego carbonáticos, hasta que se colmata (Ardèvol *et al.*, 2000). El conjunto de secuencias muestra la progradación de los sistemas deposicionales, con la línea de costa en cada secuencia más avanzada hacia la cuenca respecto a la secuencia anterior. La dirección de progradación o de avance es hacia el Oeste y Noroeste (figs. 5 y 6). Las secuencias deposicionales han podido ser datadas gracias a los foraminíferos planctónicos presentes en los depósitos de cuenca de las áreas más distales, que por su distribución cosmopolita pueden referirse a la escala bioestratigráfica global (datos de Orue-Etxebarria, UPV-EHU; ver López-Martínez *et al.*, 2001). Los depósitos costeros y de plataforma, que contienen fósiles de organismos marinos someros, pueden ser datados gracias a su correlación con los depósitos de cuenca. Las sucesiones magnetoestratigráficas y los isótopos de estroncio permiten confirmar la datación de los horizontes reconocidos (capas guía, niveles de rudistas y límites de secuencias; ver Vicens *et al.*, 1999, 2001).

Los yacimientos de dinosaurios de la región surpirenaica central han podido así ser situados en el esquema estratigráfico secuencial, entre las secuencias Aren-2 a Aren-4 y en el tramo de edad cretácica situado sobre el límite de secuencia H-5 (secuencia Aren-5). Los yacimientos reunidos, que no incluyen hallazgos de restos aislados, abarcan unos 9 millones de años de duración. Los depósitos donde se hallan han sido correlacionados, calibrados con la escala magnetoestratigráfica y datados en relación a la escala cronoestratigráfica global (figs. 6 y 7; Tabla 1). En relación a la posición cronológica de los pisos clásicos hay controversia. Las antiguas escalas del Campaniense y el Maastrichtiense, basadas principalmente en fósiles de especies marinas someras (macroforaminíferos, ammonites y belemnites, inocerámidos, rudistas, equínidos, carofitas), han sido referidas a la escala de foraminíferos planctónicos y recalibradas. Las nuevas dataciones del Maastrichtiense, que se situaba antes entre 74 y 66 Ma, lo sitúan ahora entre 71 y 65 Ma (Gradstein *et al.*, 1995).

6. La sucesión de dinosaurios en los Pirineos sur-centrales

Los yacimientos de dinosaurios en la cuenca de Tremp son conocidos desde mediados del siglo XX. Los antiguos hallazgos y sus autores pueden ser consultados en la abundante literatura reciente que existe sobre esta región (Ullastre & Masriera, 1983; Masriera y Ullastre, 1988; Casanovas *et al.*, 1987, 1993; 1995; 1999a, 1999b; Galbrun *et al.*, 1993; Álvarez-Sierra *et al.*, 1994; Sanz *et al.*, 1995; Ardèvol *et al.*, 1995; Vianey-Liaud & López-Martínez, 1997; López-Martínez *et al.*, 1998a, 1998b, 1999, 2001; Pereda-Suberbiola, 1999; López-Martínez, 2000; Vicens *et al.*, 1999, 2001, en prensa; Prieto-Márquez *et al.*, 2001; Torices, este volumen).

En la figura 6 se han situado los más importantes yacimientos de huesos, huevos y huellas de dinosaurios del flanco norte del sinclinal de Tremp, en relación con las formaciones litoestratigráficas y las secuencias deposicionales. En la misma figura se sitúa una escala bio- y cronoestratigráfica con la calibración paleomagnética. Se pueden observar las importantes variaciones de facies y espesores y la dificultad de correlación de los niveles (Ardèvol *et al.*, 2000). En la figura 7 se sitúan los yacimientos de dinosaurios del sinclinal de Ager en relación a la litoestratigrafía y a la escala cronoestratigráfica global. Otros yacimientos de los sinclinales de Tremp (flanco sur) y Coll de Nargó se han correlacionado con estas secciones.

La variedad de condiciones de afloramiento, muestreo y fosilización han permitido recuperar muy diversos restos de dinosaurios. Los restos de huesos aparecen en la mayoría de casos desarticulados, dispersos y fragmentados (figura 8), pero excepcionalmente se encuentran restos articulados (López-Martínez *et al.*, 2001). Muchos dientes aislados se recuperan por lavado-tamizado

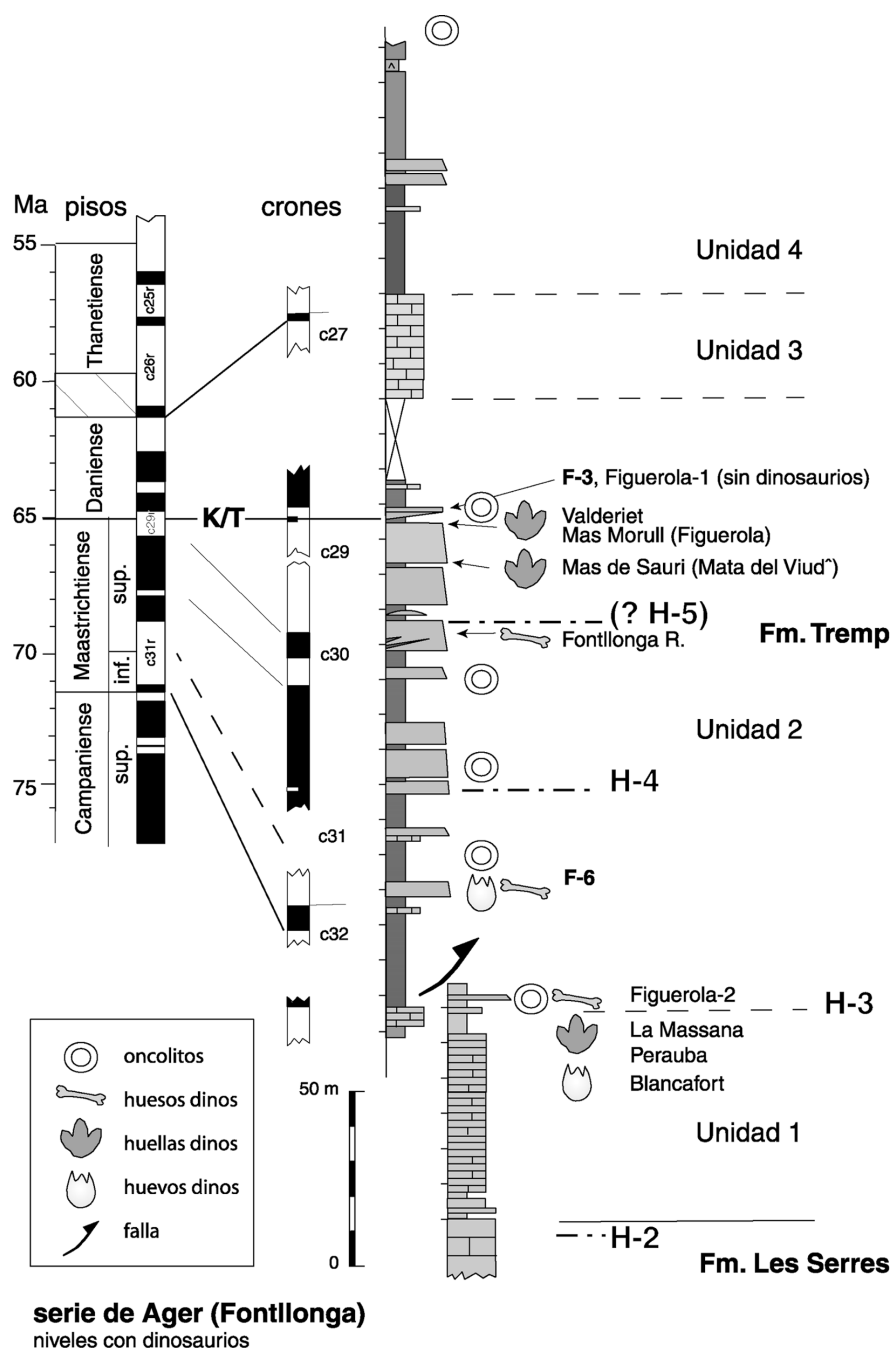


Fig 7. Posición de los yacimientos de dinosaurios del sinclinal de Ager (ver situación en fig. 5) en relación a las Formaciones Les Serres y Tremp, a los límites de secuencias deposicionales (H-2 a H-5) y a la magnetoestratigrafía correlacionada con la escala cronoestratigráfica global (según Galbrun *et al.*, 1993). El límite K/T se sitúa en relación a una anomalía geoquímica del isótopo C^{13} y a los yacimientos de Fontllonga-3 (F-3) y Figuerola-1, que contienen fósiles de peces y mamíferos atribuidos al Daniense y no contienen dinosaurios (López-Martínez *et al.*, 1998a). El intervalo (*gap*) entre el último nivel con dinosaurios y el nivel de peces tiene 1 metro de espesor mínimo.

de sedimentos no consolidados (figura 9). También aparecen por este procedimiento numerosos restos de cáscaras de huevos, aunque los huevos enteros y los nidos son frecuentes, además de los sitios de nidificación recurrente (figura 10; López-Martínez, 2000). Por último, los yacimientos de huellas de dinosaurios son menos abundantes (figura 11), pero alcanzan los niveles más recientes y tienen el interés añadido de no poder confundirse con fósiles reelaborados, por tratarse siempre de fósiles acumulados.

Aunque el registro fósil de dinosaurios de esta región se encuentra aún insuficientemente muestreado, como se comprueba por la cantidad de sitios nuevos que aparecen continuamente, la muestra

disponible es lo bastante importante para obtener algunos resultados representativos. Una síntesis de los 147 yacimientos de dinosaurios compilados en el Cretácico final de la región surpirenaica central muestra una pauta decreciente de abundancia, observada sobre todo en el número de yacimientos de huevos y huesos que constituyen más del 90 % del total (figura 12). Esta pauta cambia si referimos la abundancia de yacimientos a la duración de cada uno de los cuatro periodos diferenciados (secuencias Aren-2 a Aren-5). Los tres últimos periodos presentan una frecuencia similar, de unos 5 yacimientos por millón de años, lo que indica que el número de yacimientos registrados en los 6 millones de años finales del Cretácico (Maastrichtiense) es linealmente proporcional al tiempo transcurrido. Sin embargo se confirma una pauta fuertemente decreciente de abundancia de yacimientos entre la secuencia Aren-2 y Aren-3 (aproximadamente entre el Campaniense y el Maastrichtiense); la caída en la frecuencia de yacimientos por unidad de tiempo es de un orden de magnitud (de 50 a 5 yacimientos por millón de años). Como puede observarse, esta caída se debe sobre todo a la espectacular disminución del número de yacimientos de huevos, pues los yacimientos de huesos no muestran tanta diferencia por periodos (figura 12).



Fig. 8. Yacimiento con restos fósiles de huesos de dinosaurios desarticulados y fragmentados, sobre una superficie exhumada de arenisca del techo de la Formación Arén; Campaniense superior, Bastús-3 (Isona i Conca Dellà, Lleida).

Esta rápida reducción del número de yacimientos de huevos y sitios de nidificación se detecta de forma brusca a partir del techo de la secuencia Aren-2, tras observarse una gran abundancia de ellos en los depósitos subyacentes en toda la región (López-Martínez, 2000; figura 6). Las mismas formaciones y litologías que en la secuencia Aren-2 han proporcionado uno de los más importantes registros del mundo sobre nidificación de dinosaurios, muestran una rápida desaparición durante el Maastrichtiense. Probablemente esta fuerte disminución de yacimientos de huevos observada entre las secuencias Aren-2 y 3 será corroborada en el futuro, pues numerosas observaciones constatan la repetida ausencia de yacimientos de huevos en depósitos de edad y facies favorables a su preservación. Aún no se ha podido inferir si el cambio se debe a alteración de las condiciones paleoambientales, paleoclimáticas o paleobiológicas por lo que los dinosaurios dejaron de utilizar para su nidificación las costas de la región surpirenaica central en el tránsito Campaniense/Maastrichtiense.

En cuanto a la pauta de sucesión de la biodiversidad durante los últimos 9 millones de años del Cretácico en esta región, resulta más constante de lo que se esperaría de un registro desigual, disperso y tafonómicamente variado. En la Tabla 1 se han compilado los resultados taxonómicos del estudio de restos óseos, huevos y huellas de dinosaurios de la región surpirenaica central, realizados por autores distintos en condiciones diversas de observación. Las referencias a géneros pobremente caracterizados, como *Hypselosaurus* y *Orthomerus* que se heredaron de los estudios preliminares están siendo abandonadas por las revisiones más recientes. El resultado muestra una consistente

diversidad de unas 8 ó 9 especies de dinosaurios en cada periodo, que se sostiene a pesar de sufrir importantes renovaciones. Los dinosaurios terópodos (principalmente dromeosaurios), los saurópodos titanosaurios y tipos peculiares de hadrosaurios se encuentran en todos los periodos. En las secuencias Aren-2 y 3 se encuentran además *Rhabdodon* y anquilosaurios, que desaparecen en las secuencias Aren-4 y 5, donde se incrementa la diversidad de terópodos y hadrosaurios compensándose así la riqueza específica total (López-Martínez *et al.*, 2001). Esta riqueza y composición taxonómica de la fauna de dinosaurios de la región surpirenaica central es comparable a la observada en otras regiones europeas (Torices, 2002).

Es de esperar que el estudio de los numerosos yacimientos de huevos del Campaniense final de esta rica región aporte

nuevos datos sobre la biodiversidad de los numerosos dinosaurios nidificantes en el área. Los primeros estudios han mostrado que la riqueza específica de las faunas de dinosaurios basada en el estudio de las cáscaras de huevos es mayor que, y complementaria de, la basada en el estudio de huesos (Vianey-Liaud y López-Martínez, 1997; López-Martínez *et al.*, 2001). Las dificultades en la diferenciación para-taxonómica de las cáscaras (Peitz, 2000) que inciden en las correlaciones bioestratigráficas problemáticas entre sucesiones de distintas regiones, podrán probablemente ser solventadas en el futuro mediante nuevas observaciones detalladas y análisis estadísticos del significado de las diferencias (X. Penedés, en preparación).



Fig 10. Huevo de dinosaurio con cáscara tipo tuboesferulítico, ooespecie *Megaloolithus siruguei*, de las margas de la base de la Unidad 1, en la parte inferior de la Formación Trepmp; Campaniense superior, Biscarri (Isona i Conca Dellà, Lleida; ver López-Martínez *et al.*, 2000).

Estos yacimientos se encuentran separados de los yacimientos con los últimos dinosaurios por un intervalo (*gap*) mínimo de 1 metro, en sedimentos idénticos a los del final del Cretácico y contienen sobre todo ricas asociaciones de peces óseos, además de anfibios, tortugas, lagartos, cocodrilos y escasos mamíferos. Este último grupo está prácticamente ausente de los yacimientos con dinosaurios muestreados hasta ahora. A falta de detectar la anomalía de iridio que aún no se ha registrado en

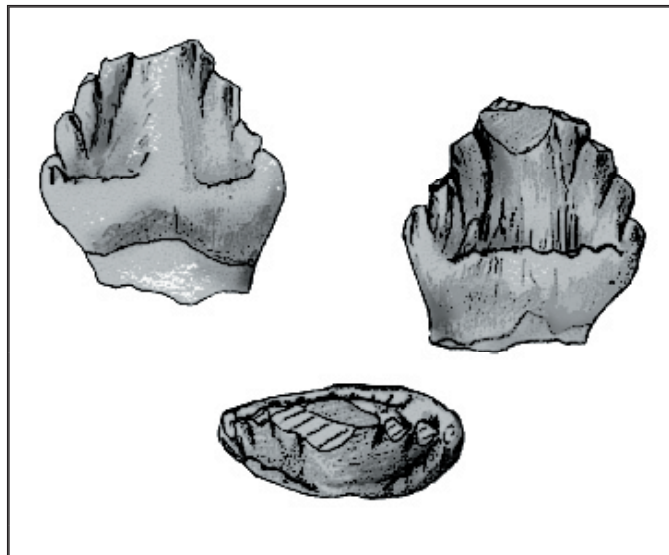


Fig 9. Diente de dinosaurio anquilosaurio obtenido por lavado-tamizado de las margas del techo de la Unidad 1 en la parte inferior de la Formación Trepmp; Campaniense terminal, Julí (Isona i Conca Dellà, Lleida).

Los yacimientos de los últimos dos millones de años del Cretácico, aunque todavía son escasos, muestran la persistencia de diversos tipos de dinosaurios hasta las proximidades del KTb, incluyendo los saurópodos de los que se había postulado su extinción unos cuatro millones de años antes del KTb. Dos ricos yacimientos del Terciario basal de la Formación Trepmp muestran la ausencia significativa de restos de huesos o cáscaras de huevos de dinosaurios a pesar de un importante esfuerzo de muestreo.

depósitos continentales del Viejo Mundo, una significativa caída del isótopo C^{13} se encuentra asociada al nivel de peces sin dinosaurios del Cretácico basal, confirmando la impresión de cambio drástico en los ecosistemas continentales que registran los fósiles de vertebrados en el KTb. Hasta ahora sin embargo, los datos paleobotánicos en estas mismas secciones muestran continuidad sin cambios importantes en la flora a través de la crisis del cambio de Era, aunque se detectan cambios mayores en periodos anteriores (Ashraf & Erben, 1986; Médus *et al.*, 1992; López-Martínez *et al.*, 1999; Mayr *et al.*, 1999; fig. 4).



Fig. 11. Mega-yacimiento de huellas atribuidas a pequeños dinosaurios cuadrúpedos cerca del techo de la Unidad 2, parte media de la Formación Trepmp; Maastrichtiense terminal, Valderiet (Sta. M^a de Meyá, Lleida; López-Martínez *et al.*, 1998a, 1999).

La sucesión de dinosaurios en Pirineos muestra algunas similitudes con la del Western Interior: la reducción de la abundancia entre el Campaniense y el Maastrichtiense; la regularidad de la frecuencia de fosilización durante el Maastrichtiense; la extinción prematura de algunos grupos como los anquilosaurios; la alta diversidad de hadrosaurios y terópodos hasta el final del Cretácico, y la existencia de un pequeño *gap* entre los fósiles más recientes de dinosaurios y el KTb. Dado que el muestreo en los Pirineos es aún escaso, estando pendiente todavía la caracterización

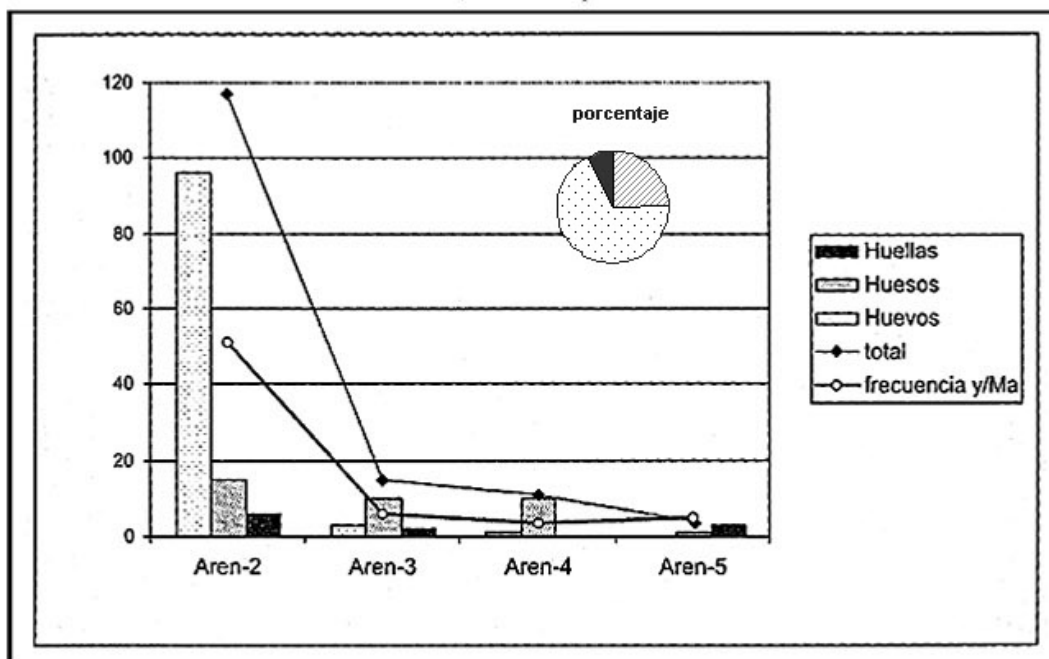


Fig. 12. Proporción de tipos de yacimientos de dinosaurios en la región surpirenaica central, y distribución temporal por periodos (secuencias deposicionales Aren-2 a 5, definidas por Ardèvol *et al.*, 2000) separados por límites de secuencias H-2 a 5. Se indica el total de yacimientos en cada periodo y su frecuencia en relación con la duración del periodo (promedio de yacimientos por millón de años, y /Ma). No se contabilizan hallazgos aislados.

paleobotánica del KTb y del hallazgo de la anomalía de iridio, es previsible que el espesor de 1 m que muestra el *gap* será reducido en futuros trabajos.

7. Conclusiones

El resultado de esta visión general del registro geológico del tránsito Cretácico-Terciario muestra la importante renovación que sufrió la biosfera durante este periodo. Aunque el registro estratigráfico en la mayoría de las secciones del mundo no muestra modificaciones significativas asociadas a un evento del KTb, las anomalías geoquímicas y el registro fósil permiten detectar un evento a escala planetaria asociado a un episodio de impacto meteorítico. Este cambio brusco es fácilmente perceptible en las series de depósitos oceánicos gracias a la diferente composición de los microfósiles planctónicos antes y después del KTb, pero en medios continentales resulta muy difícil de detectar. Los datos en Norteamérica, Europa y China sobre la relación entre el KTb y la desaparición de los dinosaurios muestra cierta diacronía entre ambos sucesos. El KTb, marcado en Norteamérica por un importante cambio palinológico, se sitúa sobre un *gap* o intervalo estratigráfico sin dinosaurios que tiene como mínimo 30 cm en Norteamérica y 10 m en Francia. Los fósiles de dinosaurios hallados en depósitos posteriores al KTb son probablemente reelaborados de depósitos anteriores. Algunas especies de dinosaurios se extinguen significativamente antes del KTb al igual que los ammonites, pero verosíblemente varias especies debieron subsistir hasta el momento del impacto meteorítico, aunque no se ha registrado una capa de mortalidad en masa que documente una catástrofe ecológica que afectara a las últimas poblaciones de dinosaurios

El registro de la extinción de los dinosaurios en los Pirineos sur-centrales es potencialmente uno de los mejores del mundo, por la calidad de sus afloramientos y su riqueza paleontológica. Las dataciones, calibraciones y correlaciones realizadas en estos depósitos permiten ordenar 147 yacimientos de dinosaurios en una sucesión de cuatro periodos separados por límites de secuencias deposicionales, desde el Campaniense superior hasta el Terciario basal durante unos 9 millones de años. La sucesión de dinosaurios muestra una diversidad sostenida de 8 a 9 taxones de terópodos, saurópodos y hadrosaurios en cada periodo, hasta las proximidades del KTb, refutando así la supuesta extinción precoz de todos los dinosaurios en Europa dos millones de años antes que en Norteamérica, o la de los dinosaurios saurópodos cuatro millones de años antes del KTb como se había postulado. Se detectan dos periodos de cambios en la sucesión de faunas de dinosaurios con anterioridad al KTb. El primero es la desaparición de los abundantes yacimientos de huevos con cáscaras de tipo *Megaloolithus* y de la nidificación recurrente de dinosaurios, que se detecta entre las secuencias Aren-2 y 3 (aproximadamente el límite Campaniense-Maastrichtiense según Gradstein *et al.*, 1995). El segundo es la extinción aparente del ornitópodo *Rhabdodon* y de los anquilosaurios entre las secuencias Aren-3 y 4 (base del Maastrichtiense superior), y su reemplazamiento por grupos nuevos de hadrosaurios aún no registrados fuera de la región pirenaica. En las secciones pirenaicas se detecta un *gap* de un metro como mínimo entre los fósiles de dinosaurios más recientes (varios yacimientos de huellas) y el primer nivel del Terciario, asociado a una anomalía isotópica del C¹³ y a dos yacimientos ricos en peces y carentes de dinosaurios. Este registro es compatible con el del Western Interior y con una extinción catastrófica, aunque precedida de importantes cambios en la sucesión de dinosaurios que no pueden considerarse precursores de su desaparición.

8. Agradecimientos

Este trabajo ha sido realizado gracias a la colaboración de numerosas personas a lo largo de nueve años de proyectos de investigación subvencionados por el Ministerio de Educación y Ciencia (PB91-a PB98-0813 y BTE 2002-1430). Agradecemos en primer lugar a L. Ardèvol (Geoplay, Tremp), M^a E. Arribas, (UCM), J. Civis, A. González, M.F. Valle (Univ. Salamanca), M.T. Fernández-Marrón, P. Peláez-Campomanes (CSIC), A. Lacasa (IEI Lleida), A. Robador (IGME), R. Soler-Gijón (UCM-HUB), y E. Vicens (UAB) por su larga y fructífera colaboración. Desde el comienzo fueron decisivas las aportaciones de J.L. Sanz y J.J. Moratalla (UAM), S. Krauss (Geoprep), M. Díaz-Molina, O. Kálin (UCM), B. Marandat, B. Sigé, M. Vianey-Liaud (USTL, Montpellier), M.A. Alvarez-Sierra y R. Daams (UCM). La investigación se ha enriquecido con la colaboración de J.I. Canudo, G. Cuenca, J.I. Ruiz de Omeñaca y R. Royo-Torres (Univ. Zaragoza), y fundamentado gracias a E.

Apellániz, J.I. Baceta, X. Murelaga, X. Orue-Etxebarria, X. Pereda-Suberbiola y V. Pujalte (Universidad del País Vasco-EHU), además de la incorporación de S. Cuezva, J. Elez, F. Fonollá, D. Rasskin-Gutman y A. Torices (UCM). Agradecemos la generosa ayuda de Y. Tambareau, y de G. Bessière, M. Bilotte y J. Villatte (Univ. Toulouse), y el asesoramiento de A. Garrido (Repsol), M. Soler (Madrid), P. Souquet (Univ. Toulouse), M. Feist (USTL) y J. García Senz (UB). Los estudios magnetoestratigráficos de O. Oms (UAB) y J. Dinarés (U. Roma) abren nuevas perspectivas. Muchas personas han trabajado en la tarea de prospección y lavado-tamizado, entre otros A. de la Peña, J. Expósito, J. Ibarz, J. Oró, F. Ortega, I. Pérez, J. Pérez, B. Pérez-Moreno, J. Pocino, R. Remacha, P. Sevilla y el colectivo Paleoymás. Agradecemos el apoyo prestado por el Departament de Medi Ambient de la Generalitat de Catalunya en Lleida y las autoridades de Arén (Huesca), Camarasa y Pallars-Jussá (Lleida). Mi agradecimiento por su amable invitación y mi enhorabuena a los integrantes del Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas de los Infantes (Burgos) por la organización de las II Jornadas Internacionales sobre Paleontología de dinosaurios y su entorno celebradas en Septiembre de 2001.

Secuencia deposicional y edad aproximada en millones de años	Huesos	Huevos	Huellas
Aren-5 65,5 a 65 Ma	<i>Euhadrosauria</i> sp. 1		Cuadrúpedo sub-isópodo pequeño Saurópodo grande Ornitópodo cuadrúpedo heterópodo
Aren-4 68,6 a 65,5 Ma	Dromeosauridae A (Veloc?) Dromeosauridae B (Dr.nae) cf. <i>Euronychodon</i> Coelurosauria indet. Titanosauridae indet. <i>Euhadrosauria</i> sp. 1 <i>Euhadrosauria</i> sp. 2	6 ornitoides 1 <i>Megaloolithidae</i>	
Aren-3 71,2 a 68,6 Ma	Dromeosauridae indet 1 Dromeosauridae indet 2 Dromeosauridae indet 3 Dromeosauridae indet 4 Coelurosauria indet. Theropoda indet. (grande) Titanosauridae indet. <i>Rhabdodon</i> sp. Ornitopoda indet. <i>Pararhabdodon isonensis</i> Ankylosauria indet.	<i>Megalool. cf.aureliensis</i> <i>M. petralta</i> <i>Prismatolithidae</i> n.gen. <i>P. tenuis</i> <i>P. aff.matellensis</i> <i>Pseudogeckoolithus</i> <i>Ageroolithus</i> 3 ornithoid	Ornitópodo grande bípedo Saurópodo Pequeño cuadrúpedo heterópodo Pequeño cuadrúpedo isópodo
Aren-2 73,5 a 71,2 Ma	Dromeosauridae indet 4 cf. <i>Richardoestesia</i> Titanosauridae Hadrosauria indet. Iguanodontidae Ankylosauria indet.	<i>M. pseudomamillare</i> <i>M. mamillare</i> <i>M. siruguei</i> <i>Megalool. cf.aureliensis</i> <i>M. petralta</i> otros <i>Megaloolithidae</i> <i>Prismatoolitidae</i> Ornithoid	<i>Ornithopodichnites magna</i> (Ornit. grande) <i>Orcauichnites garumnensis</i> (Ornit. pequeño) Saurópodo cuadrúpedo 65 cm long pes, 40 cm manus

Tabla 1. Taxones de dinosaurios identificados mediante distintos tipos de fósiles (huesos, huevos y huellas) en cuatro periodos sucesivos de cuatro secuencias deposicionales denominadas Aren-2 a Aren-5 (Ardévol *et al.*, 2000). Cronología en López-Martínez *et al.*, 2001. Datos tomados de diversos trabajos de Canudo, Casanovas, Lacasa, Llompert, López-Martínez, Moratalla, Pereda-Suberbiola, Santafé, Sanz, Torices y Vianey-Liaud, entre otros autores.

9. Bibliografía

ALVAREZ, L.W. (1983). Experimental evidence that an asteroid impact led to the extinction of many species 65 million years ago. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 80: 627-642, Washington D.C.

ALVAREZ, W. (1997, trad. 1998). *Tyrannosaurus rex y el cráter de la muerte*. Ed. Crítica, 201 pgs., Barcelona.

ALVAREZ-SIERRA, M.A., ARRIBAS M.E., ARDEVOL, L., CIVIS, J., DAAMS, R., KRAUSS, S., LÓPEZ-MARTÍNEZ, N., DE LA PEÑA, A., SOLER, R., VIANEY-LIAUD, M., LACASA, A., MARANDAT, B., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., SEVILLA, P. & SIGÉ, B. (1994). El límite Cretácico-Terciario en la sección de Fontllonga (cuenca de Ager, provincia de Lérida). *II Congreso del G.E.T. Jaca, Comunicaciones: 23-26*, Jaca.

APELLANIZ INGUNZA, E. (1998). *Los foraminíferos planctónicos en el tránsito Cretácico/Terciario. Análisis de cuatro secciones en depósitos de cuenca profunda de la Región Vasco-Cantábrica*. Tesis Doctoral, Universidad País Vasco / Euskal Herriko Unibertsitatea, 390 pp., Bilbao

ARDEVOL, L., CASANOVAS, M. L. & SANTAFÉ, J. V. (1995). Restos de dinosaurios del Maastrichtiense de la Conca de Tremp, Lleida (cuenca de antepais Pirenaica Meridional). In G. López, A. Obrador & E. Vicens, eds. "XI Jornadas de Paleontología", Tremp, Spain: 25-27, Barcelona.

ARDEVOL, L., KLIMOWITZ, J., MALAGÓN, J. & NAGTEGAAL, P.J.C. (2000). Depositional sequence response to foreland deformation in the Upper Cretaceous of the Southern Pyrenees, Spain. *Bull. Amer. Assoc. Petr. Geol.*, 84 (4): 566-587, Tulsa.

ARDEVOL, L., VICENS, E., CAPDEVILA, J. & LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. (1999). *Field trip guide*. First Int. Symp. on dinosaur eggs and babies, Isona. 18 pgs. Lleida

ARGAST, S., FARLOW, J.O., GABET, R.M. & BRINKMAN, D.L. (1987). Transport-induced abrasion of fossil reptilian teeth: implications for the existence of Tertiary dinosaurs in the Hell Creek Formation, Montana. *Geology*, 15: 927-930, Boulder.

ASHRAF, A.R. & ERBEN, H.K. (1986). Palynologische Untersuchungen an der Kreide/Tertiär-Grenze west-mediterraneaner Regionen. *Palaeontographica (B)* 200: 111-163, Stuttgart.

ASTIBIA, H., CORRAL, C., MURELAGA, X., ORUE-ETXEBARRIA, X. & PEREDA-SUBERBIOLA, X. Eds. (1999). *Geology and palaeontology of the Upper Cretaceous vertebrate-bearing beds of the Laño quarry (Basque-Cantabrian region, Iberian Peninsula)*. Est. Museo C. Nat. Alava, 14: 1-380, Vitoria-Gasteiz.

BUFFETTAUT, E., LE LOEUFF, J., CAVIN, L., DUFFAUD, S., GHEERBRANT, E., LAURENT, Y., MARTIN, M., RAGE, J.C., TONG, H. & VASSE, D. (1997). Late Cretaceous non-marine vertebrates from Southern France: a review of recent finds. *Geobios*, M.S. 20: 101-108, Lyon.

CARREÑO, A.L. & MONTELLANO BALLESTEROS, M. (1997) eds. Extinción masiva del límite Cretácico-Terciario: mitos y realidades. Unión Geofísica Mexicana, Monografía nº 4, 174 pgs., Ensenada.

CASANOVAS, M. L., PEREDA SUBERBIOLA, X., SANTAFÉ, J. V. & WEISHAMPEL, D. B. (1999a). First lambeosaurinae hadrosaurid from Europe: palaeobiogeographical implications. *Geol. Mag.* 136: 205-211, Londres.

CASANOVAS, M. L., PEREDA SUBERBIOLA, X., SANTAFÉ, J. V. & WEISHAMPEL, D. B.

- (1999b). A primitive euhadrosaurian dinosaur from the uppermost Cretaceous of the Ager syncline (southern Pyrenees, Catalonia). *Geol. Mijnb.*, 78: 345-356, Amsterdam.
- CASANOVAS, M.L., SANTAFÉ, J.V. & ISIDRO, A. (1993). Pararhabdodon isonense n. gen. n. sp. (Dinosauria). Estudio morfológico, radiotomográfico y consideraciones biomecánicas. *Paleont. I Evol.*, 26-27: 121-131, Sabadell.
- CASANOVAS, M. L., SANTAFÉ, J. V., SANZ, J. L. & BUSCALIONI, A. D. (1987). Arcosaurios (Crocodylia, Dinosauria) del Cretácico superior de la Conca de Tremp (Lleida, Spain). *Estudios Geol.*, vol. extra. Galve-Tremp: 95-110, Madrid.
- CASANOVAS, M.L., SANTAFÉ, J.V., SANZ, J.L. & POWELL, J.E. (1995). Nuevos restos de dinosaurios (Titanosauria y Ornithopoda) en el Cretácico superior de las cuencas de Tremp y Dellà (Lleida, España). *Estudios Geol.*, 51: 277-283, Madrid.
- COLOMBO, F. (1996). Stratigraphic and sedimentary characteristics of the Cretaceous-Tertiary boundary in the Ager basin, Lleida Province, Spain. In McLeod, N. & Keller, G. eds., *Cretaceous-Tertiary mass extinctions. Biotic and environmental changes*. Norton : 399-413, Nueva York.
- CUTLER, A. H. & BEHRENSMEYER, A.K. (1996). Models of vertebrate mass mortality events at the K/T boundary. In Ryder, G., Fastovsky, D. & Gardtner, S. eds., *The Cretaceous-Tertiary event and other catastrophes in Earth history*. *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper* 307: 375-379, Boulder.
- D'HONT, S., DONAGHAY, P., ZACHOS, J.C., LUTTENBERG, D. & LINDINGER, M. (1998). Organic carbon fluxes and ecological recovery from the Cretaceous-Tertiary mass extinction. *Science*, 282: 276-279, Washington D.C.
- DÍAZ-MOLINA, M. (1987). Sedimentación sintectónica asociada a una subida relativa del nivel del mar durante el Cretácico superior (Fm. Tremp, provincia de Lérida). *Estudios Geol.*, vol. extr. Galve-Tremp, 69-93, Madrid.
- DODSON, P. (1971). Sedimentology and taphonomy of the Oldman Formation (Campanian), Dinosaur Provincial Park, Alberta (Canada). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 10: 21-74, Amsterdam.
- FARA, E. (2000). Diversity of Callovian-Ypresian (middle Jurassic-Eocene) tetrapod families and selectivity of extinctions at the K/T boundary. *Geobios*, 33: 387-396, Lyon.
- FEIST, M. & COLOMBO, F. (1983). La limite Cretacé-Tertiaire dans le nord-est de l'Espagne du point de vue des charophytes. *Geol. Médit.*, 10: 303-326, Marsella.
- GALBRUN, B. (1997). Did the European dinosaurs disappear before the K-T event? Magnetostratigraphic evidence. *Earth Planet. Sci. Letters*, 148: 569-579, Amsterdam.
- GALBRUN, B., FEIST, M., COLOMBO, F., ROCCHIA, R. & TAMBAREAU, Y. (1993). Magnetostratigraphy and biostratigraphy of Cretaceous-Tertiary continental deposits, Ager basin, province of Lerida, Spain. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 102: 41-52, Amsterdam.
- GARCIA, G., PINCEMAILLE, M., VIANEY-LIAUD, M., MARANDAT, B., LORENZ, E., CHEYLAN, G., CAPPETTA, H., MICHAUX, J. & SUDRE, J. (1999). Découverte du premier squelette presque complet de *Rhabdodon priscus* (Dinosauria, Ornithopoda) du Maastrichtien inférieur de Provence. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 328: 415-421, Paris.
- GARCIA, G. & VIANEY-LIAUD, M. (2001). Dinosaur eggshells as biochronological markers in Upper Cretaceous continental deposits. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 169: 153-

164, Amsterdam.

GARRIDO MEGÍAS, A. & RÍOS ARAGÜES, L.M. (1972). Síntesis geológica del Secundario y Terciario entre los ríos Cinca y Segre. *Bol. Geol. Min. España*, 83: 1-47, Madrid.

GINSBURG, R.N., CANUDO, J.I., KELLER, G., MASTERS, B.A., OLSON, R.K., ORUE-ETXEBARRIA, X. & SMIT, J. (1997). The Cretaceous-Tertiary boundary: the El Kef blind test. *Marine Micropal.*, 29: 101-103, Amsterdam.

GLEN, W. (1996). Observations on the mass-extinction debates. In G. Ryder, D. Fastowsky & S. Gardner eds. "The Cretaceous-Tertiary event and other catastrophes in Earth History". Geol. Soc. America Spec. Paper 307: 39-54, Boulder.

GRADSTEIN, F.M., AGTERBERG, F.P., OGG, J.G., HARDENBOL, J., VAN VEEN, P., THIERRY, J. & HUANG, Z. (1995). A Triassic, Jurassic and Cretaceous time scale. In W.A. Berggren, D.V. Kent, M.P. Aubry & J. Hardenbol, eds. "Geochronology, time scales and global stratigraphic correlation", Soc. Econ. Pal. Min., Spec. Publ., 54: 95-126, Tulsa.

HAKANSSON, E. & THOMSEN, E. (1999). Benthic extinction and recovery patterns at the K/T boundary in shallow water carbonates, Denmark. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 154: 67-85, Amsterdam.

HOFMANN, C., FÉRAUD, G. & COURTILOT, V. (2000). $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of mineral separates and whole rocks from the Western Ghats lava pile: further constraints on duration and age of the Deccan traps. *Earth Planet. Sci. Letters*, 180: 13-27, Amsterdam.

IZETT, G.A. (1990). The Cretaceous/Tertiary boundary interval, Raton Basin, Colorado and New Mexico, and its content of shock-metamorphosed minerals; Evidence relevant to the K/T boundary impact-extinction theory. *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper* 249: 1-100, Boulder.

JOHNSON, K., NICHOLS, D., LABANDEIRA, C. & PEARSON, D. (2000). Devastation of terrestrial ecosystems at the K-T boundary in North America: the first calibrated record of plant and animal response to the Chicxulub. *Catastrophic Events & Mass extinctions: Impacts and Beyond. L.P.I. Contribution*, 1053: 85-86, Viena.

KRAUSS, S. (1990). Stratigraphy and facies of the "Garumnian" - Late Cretaceous to Early Paleogene - in the Tremp region, Central Southern Pyrenees. - *Tübinger Geowiss. Arb.*, 11, 1-152, Tübingen.

LINDSAY, E.H., BUTLER, R.F. & JOHNSON, N.M. (1981). Magnetic polarity zonation and biostratigraphy of Late Cretaceous and Paleocene continental deposits, San Juan Basin, New Mexico. *Amer. Journ. Science*, 281: 390-435, Washington D.C.

LLOMPART, C. (1979). Yacimiento de huellas de pisadas de reptil en el Cretácico superior prepirenaico. *Acta Geol. Hisp.*, 14: 333-336, Barcelona.

LLOMPART, C., CASANOVAS, M.L. & SANTAFÉ, J.V. (1984). Un nuevo yacimiento de icitas de dinosaurios en las facies garumnienses de la conca de Tremp (Lleida, España). *Acta geol. Hisp.*, 19: 143-147, Barcelona.

LLOMPART, C. & KRAUSS, S. (1982). Restos de moluscos y dinosaurios en formaciones estromatolíticas garumnienses al S. del Montsec (Prov. de Lérida). *Bol. Geo. Min. España*, 93: 371-378, Madrid.

LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. (2000). Eggshell sites from the Cretaceous-Tertiary transition in South-

- central Pyrenees (Spain). In A. Bravo & T. Reyes eds. "First International Symposium on Dinosaur eggs and babies. Extended abstracts". Publ. Exma. Diputación Prov. Lleida: 95-115, Lleida.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N., ARDÈVOL, L., ARRIBAS, M.E., CIVIS, J. & GONZÁLEZ-DELGADO, A., (1998a). The geological record in non-marine environments around the K/T boundary (Trempe Formation, Spain). *Bull. Soc. Géol. France*, 169 (1): 11-20, Paris.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N., CANUDO, J.I., ARDÈVOL, L., PEREDA SUBERBIOLA, X., ORUE-ETXEBARRÍA, X., CUENCA-BESCÓS, G., RUIZ OMEÑACA, J. I., MURELAGA, X & FEIST, M. (2001). New dinosaur sites correlated with Upper Maastrichtian pelagic deposits in the Spanish Pyrenees: implications for the dinosaur extinction pattern in Europe. *Cretaceous Research*. 22: 41-61, Londres.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N., CIVIS, J., ROBADOR, A., GONZÁLEZ-DELGADO, J.A., ARDÈVOL, L., ARMENTEROS, I., ORUE-ETXEBERRIA, X. & VALLE, M.F. (1998b). El límite Cretácico-Terciario en la sección de Campo (Cuenca de Trempe-Graus, Pirineos Sur-centrales). Sedimentología, micropaleontología e isótopos estables de C y O. *XIV Jornadas de Paleontología, Tenerife, Libro de Resúmenes*: 105-107, Tenerife.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N., FERNÁNDEZ-MARRÓN, M.T. & VALLE, M. F. (1999). The succession of vertebrates and plants across the Cretaceous-Tertiary boundary in the Trempe Formation, Ager valley (South-central Pyrenees, Spain). *Geobios*, 32 (4), 617-627, Lyon.
- LÓPEZ MARTÍNEZ, N., LACASA RUIZ, A. & MARTINEZ DELCLOS, X. (1998c). Icnites de dinosaures sauròpodes en el Cretaci superior de Camarasa (la Noguera, Lleida). *Ilerda "Ciències"* 52: 35-46, Lleida.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N., MORATALLA, J.J. & SANZ, J.L. (2000). Dinosaur nesting in tidal flats. *Palaeogeogr., Paleoclimatol., Paleoecol.*, 160: 153-163, Amsterdam.
- MACLEOD, N., RAWSON, P.F., FOREY, P.L., BANNER, F.T., BOUDAGHER-FADEL, M.K., BOWN, P.R., BURNETT, J.A., CHAMBERS, P., CULVER, S., EVANS, S.E., JEFFERY, C., KAMINSKI, M.A., LORD, A.R., MILNER, A.C., MILNER, A.R., MORRIS, N., OWEN, E., ROSEN, B.R., SMITH, A.B., TAYLOR, P.D., URQUHART, E. & YOUNG, J.R. (1997). The Cretaceous-Tertiary biotic transition. *J. Geol. Soc.*, London, 154: 265-292. Londres.
- MARSHALL, C.R. & WARD, P.D. (1996). Sudden and gradual molluscan extinctions in the Latest Cretaceous of Western European Tethys. *Science*, 274: 1360-1363, Washington D.C.
- MASRIERA, A. & ULLASTRE, J. (1988). Nuevos datos sobre las capas maestrichtienses con *Septorella*: su presencia al norte del Montsec (Pirineo catalán). *Acta Geol. Hisp.*, 23, 71-77, Barcelona.
- MAYR, C., THÜMMLER, B., WINDMAIER, G., ALTENBACH, A.V., KÖHLER, H., & TIEDEMANN, R. (1999). New data about the Maastrichtian/Danian transition in the Southern Pyrenees (Ager Basin, Catalonia, Spain). *Rev. Esp. Micropal.* 31(3), 357-368, Madrid.
- MÉDUS, J., COLOMBO F. & DURAND J.P. (1992). Pollen and spores assemblages of uppermost Cretaceous continental formations of South-Eastern France and North-Eastern Spain. *Cretaceous Research*, 13, 119-132, Londres.
- MEY, P., NAGTEGAAL, P., ROBERTI, K. & HARTEVELT, J. (1968). Lithostratigraphic subdivision of posthercynian deposits in the South Central Pyrenees, Spain. *Leidse Geol. Mededel.*, 41: 221-228, Leiden.

- MOLINA, E. ed. (1994). *Extinción y registro fósil*. Mira Eds., S.I.U.Z. Cuad. Interdisciplinares nº 5: 1-228, Zaragoza.
- MULDER, E.W.A., JAGT, J.W.M., KUYPERS, M.M.M., PEETERS, H.H.G. & ROMPEN, P. (1998). Preliminary observations on the stratigraphic distribution of Late Cretaceous marine and terrestrial reptiles from the Maastrichtian type area (SE Netherlands, NE Belgium). *Oryctos*, 1: 55-64, Esperaza.
- NAGTEGAAL, P.J.C., VAN VLIET, A. & BROUWER, J. (1983). Syntectonic coastal offlap and concurrent turbidite deposition: the Upper Cretaceous Aren Sandstone in the South-Central Pyrenees, Spain. *Sedimentary Geol.*, 34: 185-218, Amsterdam.
- PEARSON, D.A., SCHAEFER, T., JOHNSON, K.R. & NICHOLS, D.J. (2001). Palynologically calibrated vertebrate record from North Dakota consistent with abrupt dinosaur extinction at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Geology*, 29: 39-42, Boulder.
- PEITZ, C. (2000). Megaloolithid dinosaur eggs from the maastrichtian of Catalunya (NE-Spain) Parataxonomic implications and stratigraphic utility. In A. Bravo & T. Reyes eds. "First International Symposium on Dinosaur eggs and babies. Extended abstracts". Publ. Exma. Diputació Prov. Lleida: 155-159, Lleida.
- PEREDA-SUBERBIOLA, X. (1999). Las faunas finicretácicas de dinosaurios ibéricos. *Zubía*, 17: 259-279, Logroño.
- PLAZIAT, J.C. (1984). *Le domaine Pyrénéen de la fin du Crétacé à la fin de l'Éocène. Stratigraphie, paléoenvironnements et évolution paléogéographique*. Thesis Univ. Paris-Sud, Orsay, 2885: 1-1362, Paris.
- PRIETO-MÁRQUEZ, A., GAETE, R., GALOBART, A. & ARDÈVOL, L. (2000). A Richardoestia-like theropod tooth from the Late Cretaceous foredeep, south-central Pyrenees, Spain. *Eclogae Geol. Helvet.*, 93: 497-501, Basel.
- RAUP, D.M. (1986, trad., 1990). *El asunto Némesis. Una historia sobre la muerte de los dinosaurios*. Alianza ed., 243 pgs., Madrid.
- RIVELINE, J., BERGER, J.P., FEIST, M., MARTIN-CLOSAS, C., SCHUDACK, M. & SOULIÉ-MÄRSCHÉ, I. (1996). European Mesozoic-Cenozoic charophyte biozonation. *Bulletin Société géologique de France*, 167: 453-468, Paris.
- ROGERS, R.R. (1991). Taphonomy of three dinosaur bone beds in the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of northwestern Montana: evidence for drought-related mortality. *Palaaios*, 5: 394-413, Tulsa.
- ROSELL, J. (1967). Estudio geológico del sector del Prepirineo comprendido entre los ríos Segre y Noguera Ribagorçana (Provincia de Lérida). *Pirineos*, 75: 5-225, Jaca.
- ROSELL, J. & LLOMPART, C. (1988). *Guia geològica del Montsec i de la vall d'Ager*. Publicacions Centre Excursioniste Catalunya, 168 p., Barcelona.
- RUSSELL, D.E. (1993). The role of Central Asia in dinosaurian biogeography. *Can. J. Earth Sci.*, 30: 2002-2012, Ottawa.
- SANZ, J. L., MORATALLA, J. J., DÍAZ MOLINA, M., LÓPEZ-MARTÍNEZ, N., KALIN, O. & VIANEY LIAUD, M. (1995). Dinosaur nests at the sea shore. *Nature*, 376: 731-732, Londres.

- SARJEANT, W.A.S. & CURRIE, P.J. (2001). The “Great Extinction” that never happened: the demise of the dinosaurs considered. *Can. J. Earth Sci.*, 38: 239-247, Ottawa.
- SHEEHAN, P.M., FASTOVSKY, D.E., HOFFMANN, R.G., BERGHAUS, C.D. & GABRIEL, D. (1991). Sudden extinction of the Dinosaurs: Latest Cretaceous, Upper Great Plains, U.S.A. *Science*, 254: 835-839, Washington D.C.
- SHEEHAN, P.M., FASTOVSKY, D.E., BERRETO, C. & HOFFMANN, R.G. (2000). Dinosaur abundance was not declining in a “3 m gap” at the top of the Hell Creek Formation, Montana and North Dakota. *Geology*, 28: 523-526, Boulder.
- SIGNOR, P.W. & LIPPS, J.H. (1982). Sampling bias, gradual extinction patterns and catastrophes in the fossil record. In Silver, L.T. & Schultz, P.H. eds. “Geological implications of impacts of large asteroids and comets on the Earth”. *Geol. Soc. Amer. Spec. Papers*, 190: 291-296, Boulder.
- SMIT, J., VAN DER KAARS, W.A. & RIGBY, J.K. Jr. (1987). Stratigraphic aspects of the Cretaceous-Tertiary boundary in the Bug Creek area of eastern Montana, USA. *Mém. Soc. Géol. France*, N.S. 150: 53-73, Paris.
- SOUQUET, P. (1967). *Le Crétacé supérieur Sud-pyrénéen en Catalogne, Aragon et Navarre*. Thèse Doc. Univ. Toulouse: 1-529; Toulouse.
- STETS, J., ASHRAF, A.R., ERBEN, H.K., HAHN, G., HAMBACH, U., KRUMSIEK, K., THEIN, J. & WURSTER, P. (1996). The Cretaceous Tertiary boundary in the Nanxiong basin (continental facies, Southern China), In N. McLeod & G. Keller, eds. “*Cretaceous Tertiary mass extinctions. Biotic and environmental changes*”. Norton: 349-371, New York.
- TAMBAREAU, Y., HOTTINGER, L., RODRÍGUEZ LÁZARO, J., VILLATTE, J., BABINOT, J.-F., COLIN, J.-P., GARCÍA ZARRAGA, E., ROCCHIA, R. & GUERRERO, N. (1997). Communautés fossiles benthiques aux alentours de la limite Crétacé-Tertiaire dans les Pyrénées. *Bull. Soc. géol. France*, 168 (6), 795-804, Paris.
- TORICES, A. (2002). Estudio preliminar de dientes aislados de terópodos del Cretácico Superior de la cuenca de Tremp (Pirineos sur-centrales, Lleida). *Actas II Jornadas Int. Pal. Dinosaurios Salas de los Infantes*.
- ULLASTRE, J. Y MASRIERA, A. (1983). Le passage Crétacé-Tertiaire dans les régions sud-pyrénéennes de la Catalogne: données nouvelles. *Géol. Médit.*, 10: 277-281, Marsella.
- VARRICCHIO, D.J. (1995) Taphonomy of Jack’s Birthday Site, a diverse dinosaur bonebed from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 114, 297-323. Amsterdam.
- VIANEY LIAUD, M. & LÓPEZ MARTÍNEZ, N. (1997). Late Cretaceous dinosaur eggshells from the Tremp basin (Southern Pyrenees, Lleida, Spain). *J. Paleont.*, 71 (6), 1157-1171, Chicago.
- VICENS, E., ARDÈVOL, L. & LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. (1999). The Rudists as biostratigraphic markers: an example from the Late Cretaceous of the Southern Pyrenees, Spain. *Erlanger geol. Abh.*, 3: 74-75, Erlangen.
- VICENS, E., ARDÈVOL, L., LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. & ARRIBAS, M.E., 2001. Correlación de alta resolución del Campaniense-Maastrichtiense, Pirineos sud-centrales. *Geotemas*, 3: 261-264, Madrid.

- VICENS, E., ARDÈVOL, L. & LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. & ARRIBAS, M.A. (en prensa). Rudist biostratigraphy in the Upper Cretaceous of the Southern Pyrenees, Spain. *Courier Seckenberg.*, Frankfurt.
- WARD, P., (1999). *The call of the distant mammoths*. Copernicus, Springer Verlag, 241 pgs. New York.
- WEISHAMPEL, D.B., GRIGORESCU, D. & NORMAN, D.B. (1991). The dinosaurs of Transylvania: island biogeography in the Late Cretaceous. *National Geogr. Research and Exploration*, 7 (2), 196-215, Washington D.C.
- WILLIAMS, M.E. (1994). Catastrophic *versus* noncatastrophic extinction of the dinosaurs: testing, falsifiability, and the burden of proof. *J. Paleont.* 68: 183-190, Chicago.
- ZHAO, Z.K., LI, H.M., ZHAO, Z.H. & YAN, Z. (1991). Extinction of the dinosaurs across the Cretaceous Tertiary boundary in Nanxiong basin, Guandong province. *Vertebrata Palasiatica*, 29: 1-2, Beijing.
- ZHAO, Z.K., MAO, X.Y., CHAI, Z.F., YANG, G.C., KONG, P., EBIHARA, M. & ZHAO, Z.H. (2002). A possible causal relationship between extinction of dinosaurs and K/T iridium enrichment in the Nanxiong Basin, South China: evidence from dinosaur eggshells. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 178: 1-17, Amsterdam.