



# *Estudio de los controles paleogeográficos y paleoambientales de los dinosaurios terópodos en el Jurásico y el Cretácico.*



Autor/es:  
Iria Segarra Oliveros.

Director/es:  
José Ignacio Canudo Sanagustín.

24/06/2016

Facultad de Ciencias / Departamento de Ciencias de la Tierra.  
Repositorio de la Universidad de Zaragoza – Zaguan <http://zaguan.unizar.es>

## ÍNDICE:

Índice .....	1
Resumen/Abstract .....	2
Palabras clave/ Key words .....	2
Introducción .....	3
Objetivos .....	4
Metodología .....	4
Contexto paleogeográfico.....	5
Presentación de datos: caracteres diagnósticos de los terópodos estudiados.	
Tyrannosauroidea.....	8
Ornithomimosauria .....	10
Oviraptorosauria.....	11
Spinoasauroidea .....	12
Discusión de resultados: Distribución paleogeográfica y algunas observaciones paleobiológicas de los terópodos estudiados.	
Tyrannosauroidea .....	14
Ornithomimosauria .....	16
Oviraptorosauria.....	17
Spinoasauroidea .....	19
Conclusiones .....	21
Referencias bibliográficas .....	22
Anexo 1: Fichas de los grupos estudiados.	
Anexo 2: Tablas de los taxones de los grupos estudiados.	

## **RESUMEN:**

La distribución paleogeográfica de los dinosaurios y su dispersión entre los continentes es un tema de investigación de gran interés geológico y paleontológico. Desde su aparición en el Triásico hace 231 millones de años hasta su extinción hace 65 millones de años, los dinosaurios fueron capaces de adaptarse a todo tipo de ambientes y medios continentales, llegando a ser los vertebrados dominantes en las tierras emergidas durante 135 millones de años.

En este informe se realiza una síntesis bibliográfica con la que se desarrolla un estudio paleogeográfico incluyendo los patrones de dispersión de los cuatro grupos de dinosaurios terópodos con mayor interés paleogeográfico (Tyrannosauroidea, Ornithomimosauria, Oviraptorosauria y Spinozauroidea) en el Jurásico y el Cretácico. También se discute su facilidad o dificultad de dispersión a través de puentes intercontinentales, así como su capacidad de adaptación a los distintos medios donde habitaron, desde grandes bosques tropicales hasta llanuras desérticas con dunas de arena.

Los resultados se analizan de forma conjunta para discutir la evolución paleoecológica, es decir, si fueron capaces de convivir en una misma zona varios de estos depredadores, y cómo se desarrollaron sus hábitos en esos nichos ecológicos.

**Palabras clave:** Paleogeografía, paleoecología, puentes intercontinentales, Theropoda, Jurásico, Cretácico.

## **ABSTRACT:**

The palaeographic distribution of dinosaurs and their dispersion across continents is a research topic of great geological and paleontological interest. Since its appearance in the Triassic 231 million years ago until his tragic extinction 65 million years ago, they were able to adapt to all kind of environments and inland backgrounds, becoming the dominant organisms in the emerged lands for 135 million years.

In this bibliographic report, a paleogeographical study of those 135 million years will be done, including dispersal patterns of four genera of theropod dinosaurs with the greatest paleogeographical interest during the Jurassic and Cretaceous period (Tyrannosauroidea, Ornithomimosauria, Oviraptorosauria and Spinozauroidea). Here is also debated the easiness or difficulty of dispersion through intercontinental bridges, as well as their ability to adapt to the different environments where they lived, from large tropical forests to desert plains with sand dunes.

The results will be analyzed together to discuss the paleoecological evolution afterwards, that is, if some of these predators were able to coexist in the same area, and how their habits developed into these niches.

**Key words:** Paleogeography, paleoecology, intercontinental bridges, Theropoda, Jurassic, Cretaceous.

## INTRODUCCIÓN:

Cuando se escucha la palabra ‘dinosaurio’, es muy habitual pensar en la imagen de *Tyrannosaurus rex* o de *Velociraptor mongoliensis*, pero para comprender de forma completa de qué trata este trabajo, hay un concepto clave sin el cual no se puede comenzar: ¿Qué es un terópodo?

Othniel Charles Marsh definió este término en 1881 con un nombre que significa “pie de bestia”. Actualmente, se clasifica como el clado más inclusivo que contiene a todos los dinosaurios carnívoros del Triásico, el Jurásico y el Cretácico, y a sus descendientes directos, las aves. Los terópodos son un suborden conformado por un variado y amplio grupo de dinosaurios saurisquios (huesos de la cadera similar a los lagartos, con el pubis apuntando hacia delante (Fig.1)), caracterizados por tener una dieta carnívora y andar de forma bípeda (Young, 1977).

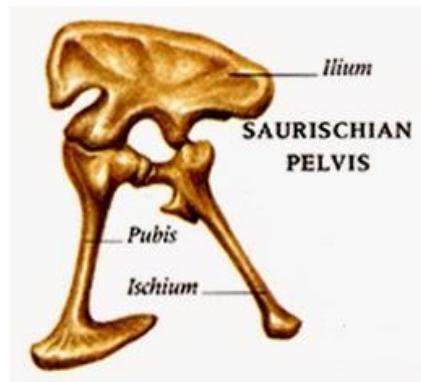


Fig. 1: Huesos de la cadera de Saurischia.

Los terópodos aparecieron en el Triásico Superior, y sus formas varían desde pequeños cazadores primitivos de no más de un metro como *Eoraptor lunensis*, a gigantescos depredadores de más de 14 metros como *Spinosaurus aegyptiacus* (Bates et al., 2009).

Los terópodos modernos se dividen en dos grupos: *Ceratosauria* y *Tetanurae*, y fuera de ellos se encuentran los más primitivos, agrupados en *Herrerasauridae*. El primer grupo incluía a los primeros terópodos grandes, los “*Ceratosaurus*” del Jurásico temprano, y a *Abelisauroidea*, que vivieron en el Cretácico en lo que hoy es Sudamérica, África y la India. Por otra parte, *Tetanurae* abarcaba un amplio abanico de especies más evolucionadas que *Ceratosauria*: incluían a *Spinosauroidae* (grandes depredadores jurásicos y cretácicos) y a *Avetheropoda*, entre los que

destacan el grupo de los Coelurosaurios, a partir del cual han evolucionado las aves (Fig.2).

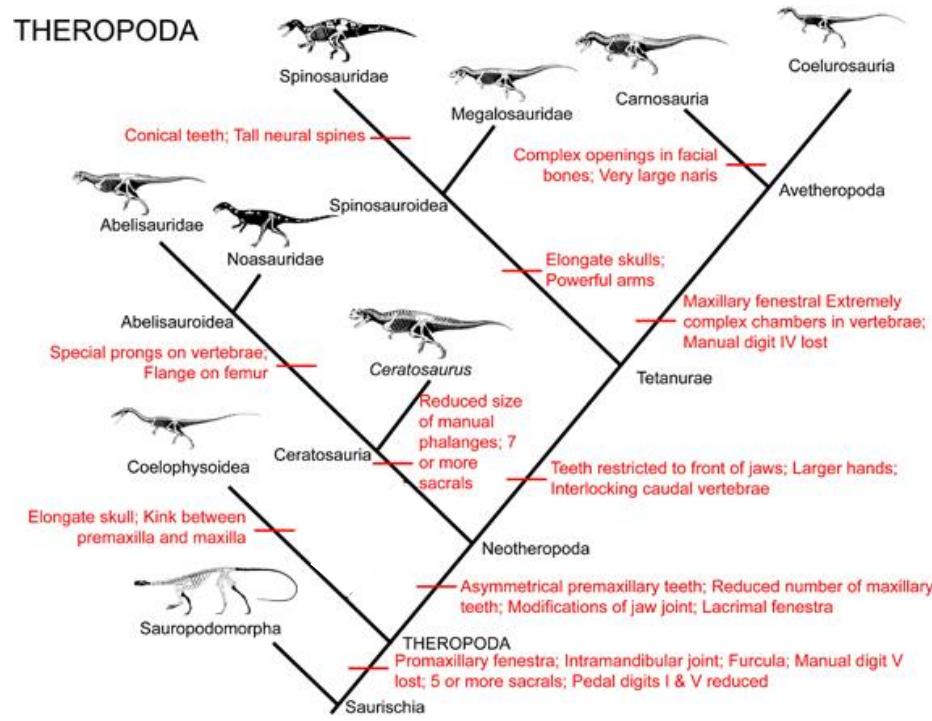


Fig. 2: Cladograma del suborden Theropoda. En rojo se especifican los caracteres que diferencian a cada uno de los grupos en los que se divide el clado.

## OBJETIVOS:

- Formular hipótesis coherentes sobre la localización del área de origen de cada uno de los terópodos incluidos en Tyrannosauroidea, Ornithomimosauria, Oviraptorosauria y Spinozauroidea, así como de los patrones de dispersión entre los diferentes continentes.
- Con una breve descripción paleobiológica de cada grupo, comprobar si es posible que los especímenes estuvieran adaptados a un tipo de medio sedimentario, y a un clima, mejor que a otro.
- En función de la distribución de los grupos descritos, describir brevemente cómo se desarrollaron dentro de los nichos ecológicos.

## MÉTODOLOGÍA:

Este trabajo comenzó con una exhaustiva búsqueda de información a partir de referencias bibliográficas, las cuales han sido extraídas tanto de revistas científicas y actas de congresos (*Nature, Journal of Vertebrate Paleontology, Acta Palaeontologica Polonica...*), como de libros y enciclopedias (*The Dinosauria* (Weishampel *et al.*, 2004), *Encyclopedia of Dinosaurs* (Currie y Padian, 1997)).

Tras esto, se realizó una base de datos mediante fichas de cuatro grupos de terópodos, en las que se describieron los siguientes campos: suborden, clado, infraorden, superfamilia, familia, taxones, edad geológica, distribución continental, nivel geológico (formación), interpretación del medio sedimentario, y referencias bibliográficas (Anexo 1).

A partir de estos datos, se seleccionaron los cuatro grupos tratados en este trabajo (Tyrannosauroidea, Ornithomimosauria, Oviraptorosauria y Spinozauroidea) por su mayor interés de tipo paleogeográfico, y se realizaron cuatro tablas, en las cuales se describen los siguientes campos: nombre del taxón, edad, país, nivel geológico (formación), interpretación del medio sedimentario, y referencias bibliográficas (Anexo 2).

También se han requerido varios mapas paleogeográficos, tanto globales como regionales (Blackey, 2004) que se sitúan en un rango temporal desde el Jurásico medio hasta el Cretácico superior, en los cuales se han representado los taxones descritos en las tablas anteriormente nombradas. En base a estos mapas y a todas las referencias bibliográficas que quedan citadas a lo largo de este informe, se ha elaborado una interpretación del origen y la evolución paleogeográfica de los diferentes grupos.

## CONTEXTO PALEOGEOGRÁFICO:

La distribución de las especies abarca desde pequeñas áreas (una isla, una montaña), a todo un continente, e incluso a veces alcanzan distribuciones prácticamente globales, como es el caso de *Homo sapiens*. Estas diferencias en la distribución son el objeto de estudio de la biogeografía, intentando responder a preguntas como ¿por qué únicamente hay marsupiales en Australia y América, cuando ahora están separados por miles de kilómetros de mar abierto? Sin embargo, el hallazgo de estas respuestas no suele ser sencillo, ya que dependen de diferentes factores, entre los cuales los más importantes son el clima, la disponibilidad de recursos, las barreras en la dispersión y la historia evolutiva del organismo.

África y Sudamérica están separadas en la actualidad por varios miles de km. ocupados por el océano Atlántico. Sin embargo las evidencias geológicas, paleontológicas y biológicas indican una gran similitud entre algunas partes de estos dos continentes (George y Lavocat, 1993).

Las masas continentales se mueven y en su desplazamiento crean barreras geográficas para los vertebrados continentales (como los dinosaurios), tales como la formación de montañas o de océanos. Estas barreras producen el aislamiento de las poblaciones y se pone en marcha uno de los principales mecanismos de la especiación. El movimiento de las placas también produce la unión o separación de las masas continentales aisladas durante millones de años. Como consecuencia, la distribución y la diversidad de los dinosaurios se pueden interpretar temporalmente por los cambios en las configuraciones paleogeográficas en función del movimiento de las placas tectónicas durante el Mesozoico. Los supercontinentes se fragmentan y se reagrupan en unos nuevos, produciéndose intercambios faunísticos reconocibles en el registro fósil del Mesozoico (Russell, 1993; Milner *et al.*, 2000; Upchurch *et al.*, 2002).

El más espectacular acontecimiento paleogeográfico de la Era Mesozoica fue la fragmentación de Pangea, un proceso de *rafting* que comenzó en la región del Tetis, siguiendo la vieja sutura de la Orogenia Hercínica (Fig.3). Durante el Jurásico inferior, el océano Tetis avanzó formando un estrecho y profundo brazo oceánico que separó Europa de África (Fig.4).

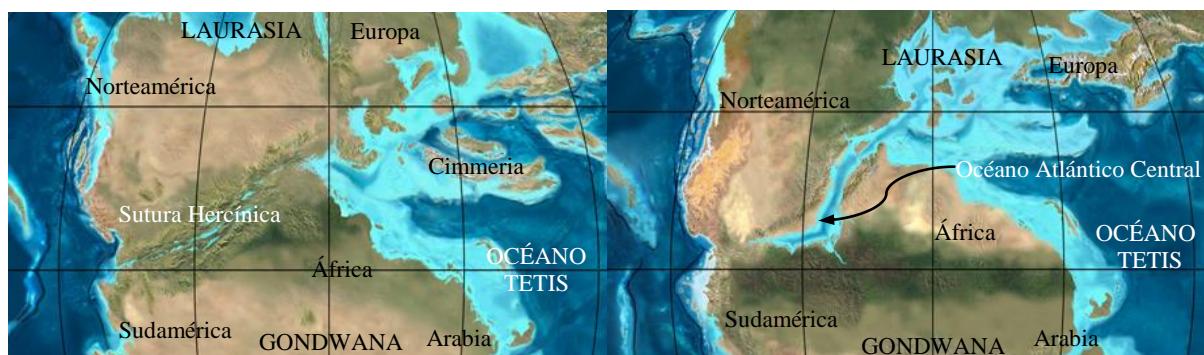


Fig. 3: Mapa paleogeográfico regional del Triásico Superior, que muestra la apertura del Océano Tetis y la Sutura Hercínica, la cual se abrirá posteriormente. Modificado de Blakey, 2004.

Fig. 4: Mapa paleogeográfico regional del Jurásico Inferior, que muestra el origen del Océano Atlántico Central a partir de la Sutura Hercínica. Modificado de Blakey, 2004

Durante el Jurásico Medio, un brazo de *rift* que formó el océano Atlántico se desplazó entre Norteamérica y Sudamérica, dando origen al Golfo de México, mientras que otro dio lugar al Golfo de Vizcaya (Fig.5). Es esta época, el Atlántico Norte era relativamente estrecho.

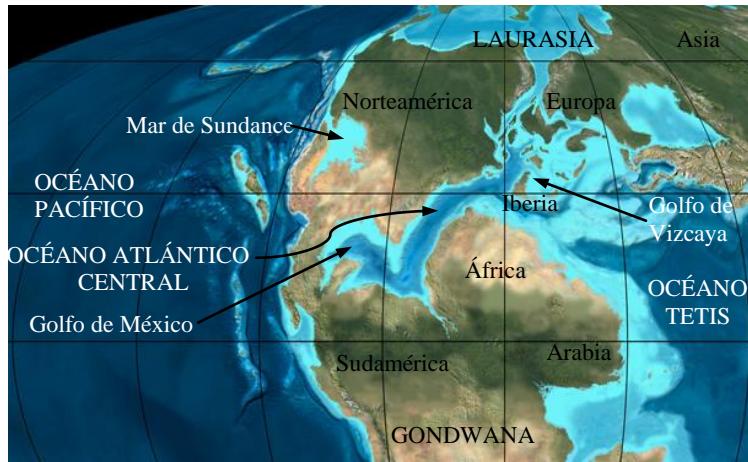


Fig. 5: Mapa paleogeográfico regional del Jurásico Medio, con la formación del Golfo de México y el de Vizcaya por extensión del *rift* Atlántico. Modificado de Blakey, 2004.

Posteriormente, el *rift* se propagó hacia el Norte, y durante el Jurásico Superior hacia el Sur, comenzando a separar Sudamérica y África. Tras este proceso de millones de años, Pangea se transformó en el supercontinente septentrional de Laurasia y el supercontinente meridional de Gondwana (Fig.6) (Eicher y McLester, 1980).



Fig. 6: Mapa paleogeográfico global del Jurásico Superior, que muestra la división de Pangea en los supercontinentes Laurasia y Gondwana, además de algunos de los accidentes geográficos que se formaron durante esa época (Los Andes, los Montes Urales o el Canal de Amuria). Modificado de Blakey, 2004.

Durante el Cretácico, el nivel de los mares estaba en continuo ascenso. Este crecimiento llevó al nivel del mar hasta cotas jamás alcanzadas anteriormente, incluso zonas anteriormente desérticas se convirtieron en llanuras inundadas. En su punto máximo, a comienzos del Cretácico Superior, solamente un 18% de la superficie de la Tierra estaba sobre el nivel de las aguas (Fig.7).

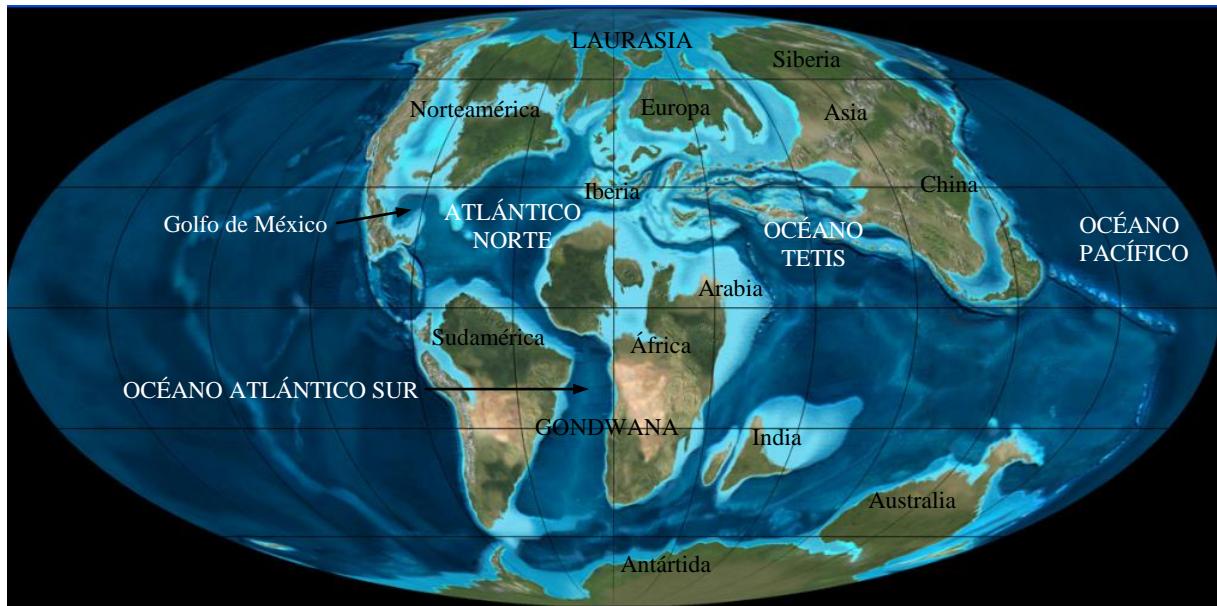
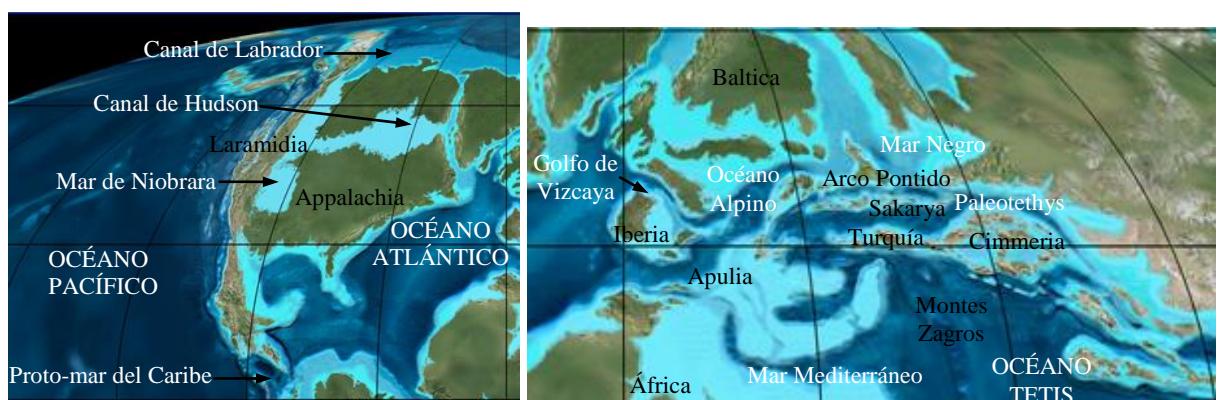


Fig. 7: Punto máximo de ascenso mareal durante el Cretácico superior, cubriendo gran parte de las masas terrestres emergidas. Modificado de Blakey, 2004.

Mientras el Atlántico se ampliaba, las orogenias que habían empezado durante el Jurásico continuaron en la cordillera de Norteamérica, mientras que la Orogenia Nevada fue seguida por otras como la Orogenia Larámide. Una importante masa de agua se extendió desde el Polo Norte hasta la península de Yucatán y México (Fig.8); otra vía marítima cruzó África a través de la región del Sahara central; y el Tetis, que anteriormente limitaba con el sur de Europa, llegó hasta las islas británicas, Europa central, el sur de Escandinavia y la Rusia europea (Fig.9) (Stanley y Wezel, 1985).



Figs. 8 y 9: vías marítimas de Norteamérica y la Europa mediterránea formadas por el ascenso del nivel del mar. Modificado de Blakey, 2004.

El sistema de fallas del Jurásico inferior había separado Europa, África y el continente norteamericano, aunque estas masas permanecieron próximas entre sí. En el límite Cretácico-Paleógeno, la India y Madagascar se estaban alejando de la costa oriental africana, y la Antártida y Australia, todavía juntas, se alejaron de Sudamérica y derivaron hacia el este. Estos movimientos crearon nuevas vías marinas, entre ellas los primitivos Atlántico septentrional y meridional, así como el mar Caribe y el océano Índico (Fig.10) (Eicher y McLester, 1980).

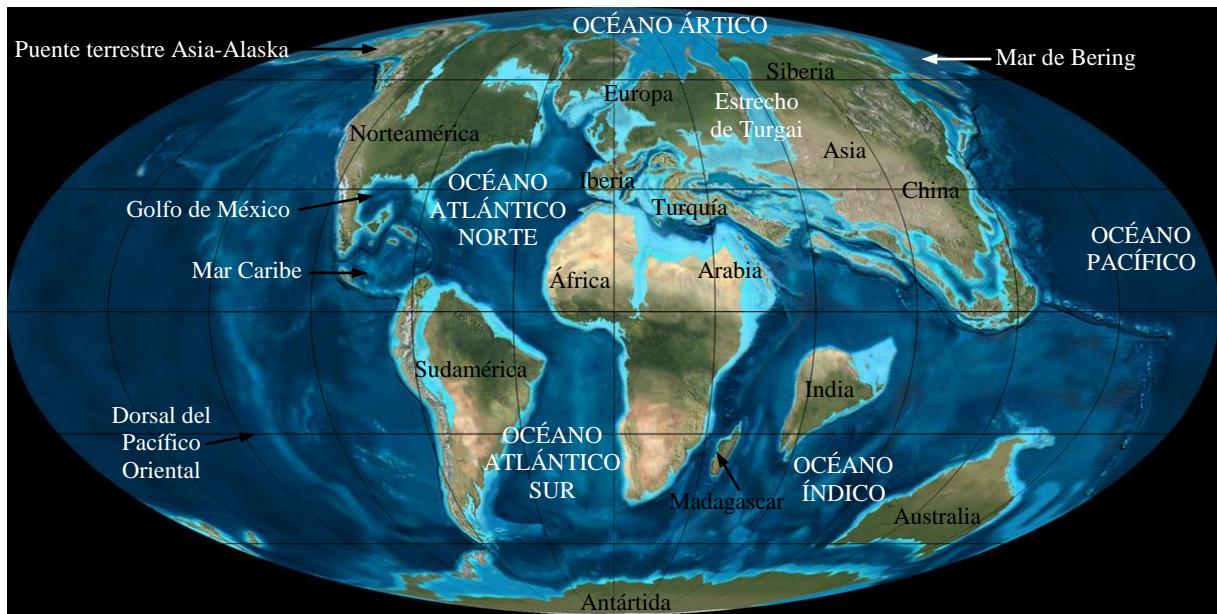


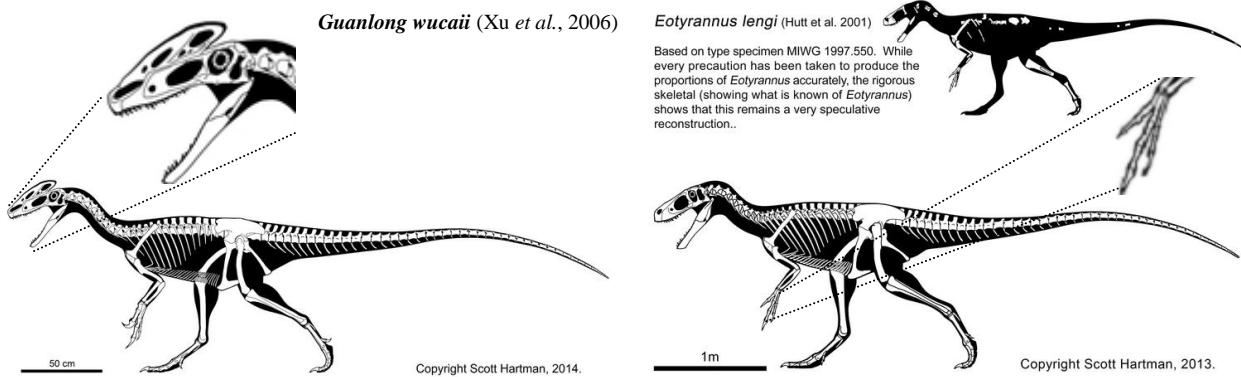
Fig. 10: Mapa paleogeográfico global que muestra la disposición continental durante la extinción del Cretácico, hace 65 millones de años. Modificado de Blakey, 2004.

## **PRESENCIÓN DE DATOS: Caracteres diagnósticos de los terópodos estudiados.**

A continuación se procederá a realizar una descripción morfológica de los grupos seleccionados. Para ello, se han ilustrado con varias reconstrucciones esquemáticas realizadas por el Scott Hartman, en las cuales se puede observar el esqueleto de varios taxones de cada grupo. En algunos casos en los que no se ha descubierto un ejemplar completo, sino tan sólo partes del esqueleto, el autor ha realizado una extrapolación representando tanto los segmentos encontrados como un esqueleto completo. También se han señalado las características más representativas de cada uno de los grupos seleccionados mediante aumentos en las imágenes, los cuales se describen en el texto.

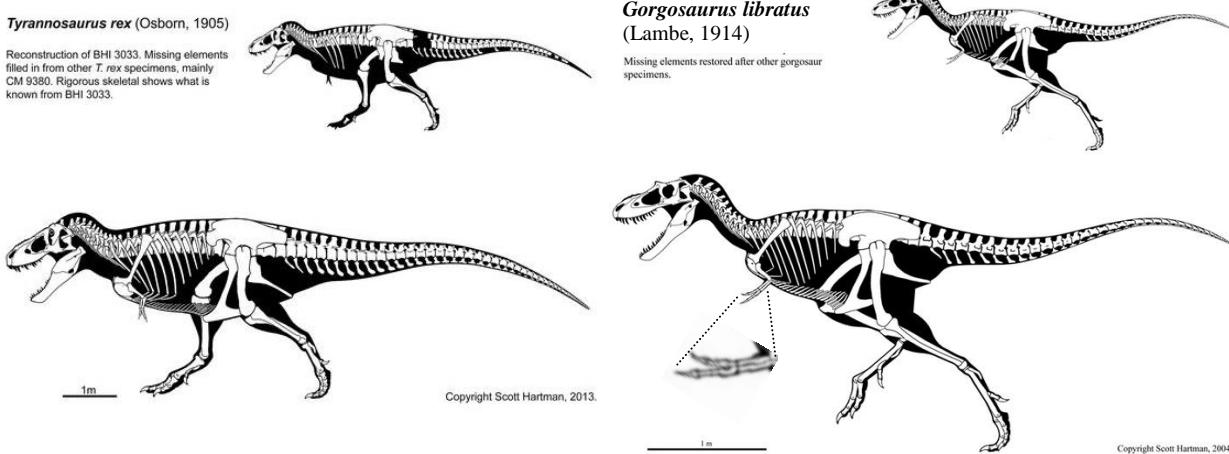
### **⊕ Tyrannosauroidea:**

Los tiranosauroideos eran carnívoros bípedos, representados por numerosos caracteres esqueléticos, especialmente del cráneo y la pelvis. Al principio de su existencia, los tiranosauroideos eran pequeños depredadores con largos brazos de tres falanges, como se observa en *Guanlong wucai* (Xu *et al.*, 2006) (Fig.11) y en *Eotyrannus lengi* (Hutt *et al.*, 2001) (Fig.12).



Figs. 11 y 12: Representación de los taxones más primitivos del género Tyrannosauroidea, *Guanlong wucai* (Hartman, 2014) y *Eotyrannus lengi* (Hartman, 2013). En el caso de éste último están representados los restos descubiertos y una extrapolación del esqueleto completo.

Sus descendientes del Cretácico Superior evolucionaron en grandes individuos, incluyendo a algunos de los mayores depredadores terrestres que hayan existido, pero muchos de estos géneros tenían brazos proporcionalmente pequeños de sólo dos falanges, como es el caso de *Gorgosaurus libratus* (Lambe, 1914) (Fig.13) y *Tyrannosaurus rex* (Osborn, 1905) (Fig.14). Al comparar las figuras posteriores, puede observarse que las extremidades anteriores son cada vez más pequeñas, mientras que el tamaño del cráneo va aumentando conforme nos aproximamos hacia el final del Cretácico.



Figs. 13 y 14: Representación de dos taxones más primitivos del género Tyrannosauroidea, *Gorgosaurus libratus* (Hartman, 2004) y *Tyrannosaurus rex* (Hartman, 2013). En ambos casos están representados los restos descubiertos y una extrapolación del esqueleto completo.

Se han hallado plumas primitivas en Dilong (Xu et al., 2004), un tiranosauroideo basal descubierto en China, y pudieron haber estado presentes en otros tiranosauroideos también. De la misma forma, prominentes crestas y protuberancias óseas de diferentes tamaños y formas encontradas en los cráneos de algunos tiranosauroideos pudieron haberles servido para funciones de exhibición.

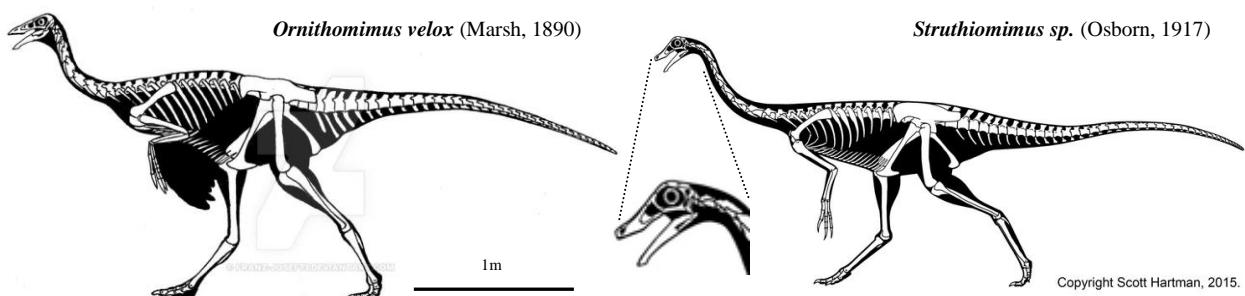
◆ **Ornithomimosauria:**

Ornithomimosauria es un grupo de terópodos de medio a gran tamaño, con una estructura esquelética ligera, conocidos por sedimentos del Cretácico de Asia central y Norteamérica. Se caracterizan por tener cortos y delicados cráneos, extremidades anteriores largas y débiles, garras no raptorinas (huesos metacarpales y falanges de la misma longitud en los tres dedos), y extremidades posteriores largas (Makovicky et al., 2004). Los taxones más avanzados carecían de dientes, aunque los miembros más basales poseían una dentición derivada, como en *Pelecanimimus polyodon* (Pérez-Moreno et al., 1994) (Figs.15-16), con hasta 220 dientes, mientras que *Harpymimus ocklandnilovi* y *Shenzhousaurus orientalis* poseían muchos menos, y sólo en la mandíbula inferior.



Figs. 15 y 16: Cráneo de *Pelecanimimus polyodon* hallado en el yacimiento de conservación excepcional (fossil Lagerstätte) de Las Hoyas (Cuenca), y paleo escultura del mismo basada en Kobayashi y Barsbold, (2005).

Marsh (1890) describió el primer ornitomimido, *Ornithomimus velox*, y erigió la familia Ornithomimidae (Fig.17). Osborn (1917) estableció el segundo, *Struthiomimus sp.* (Fig. 18). Un gran número de nuevas especies de ornitomimidos fueron descritas a lo largo de la primera mitad del siglo XX, y posteriormente, Russell (1972) añadió a esta lista el *Dromiceiomimus brevitertius*, tras revisar los restos hallados en Norteamérica. Las exploraciones paleontológicas desarrolladas en Mongolia por expediciones conjuntas Soviético-Mongolas y Polaco-Mongolas llevaron al descubrimiento de cuatro nuevos taxones, incluyendo varios individuos de *Gallimimus bullatus* (Osmolska et al., 1972).



Figs. 17 y 18: Representación de dos taxones del género Ornithomimosauria, *Ornithomimus velox* y *Struthiomimus sp.* (Hartman, 2015). Ambos pertenecen al Cretácico superior, por lo que poseen mandíbulas sin dentición.

Los ornitomimosauros más recientemente descritos son *Pelecanimimus polyodon* (Pérez-Moreno et al., 1994), *Anserimimus planinyauchus* (Barsbold, 1988), *Sinornithomimus dongi* (Kobayashi y Lu, 2003), y *Shenzhousaurus orientalis* (Ji et al., 2003).

#### ⊕ Oviraptorosauria:

Los cráneos de los oviraptorosauroides difieren respecto a los de la mayoría de los manirraptos. Cuentan con hocicos reducidos, mandíbulas similares a un pico con pocos dientes o ninguno, y una gran abertura en el hueso inferior de la mandíbula. Los miembros más primitivos contaban con pocos dientes en la parte frontal del hocico, como *Caudipteryx* sp. (Ji et al., 1998) y sus congéneres, *Caudipteryx dongi* (Zhou y Wang, 2000) y *Caudipteryx zoui* (Ji et al., 1998) (Fig.19).

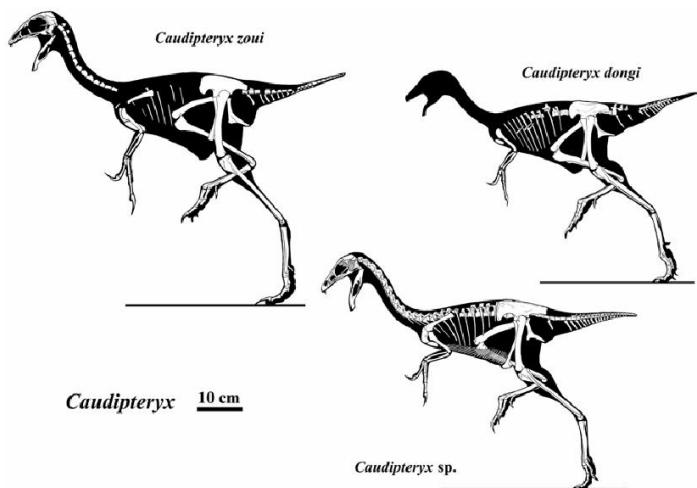


Fig. 19: Representación de *Caudipteryx*. Arriba izda.: *Caudipteryx zoui*, basado en los ejemplares NGMC 97-4 y 97-9; arriba dcha.: *Caudipteryx dongi*, basado en el ejemplar IVPP V12344; abajo: *Caudipteryx* sp., basado en el ejemplar IVPP V12430.

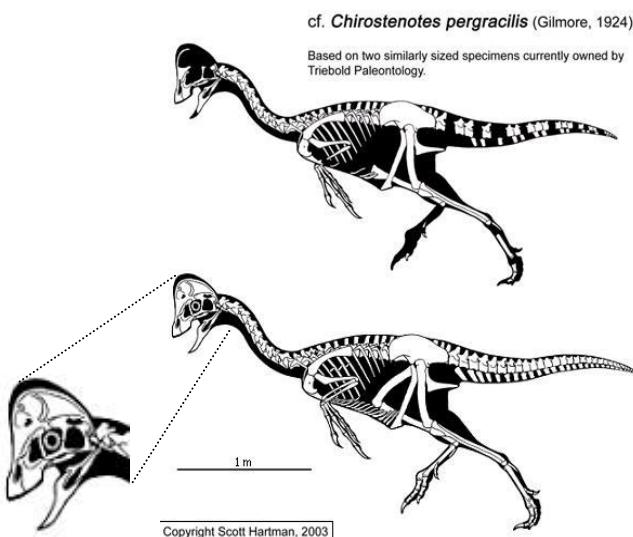
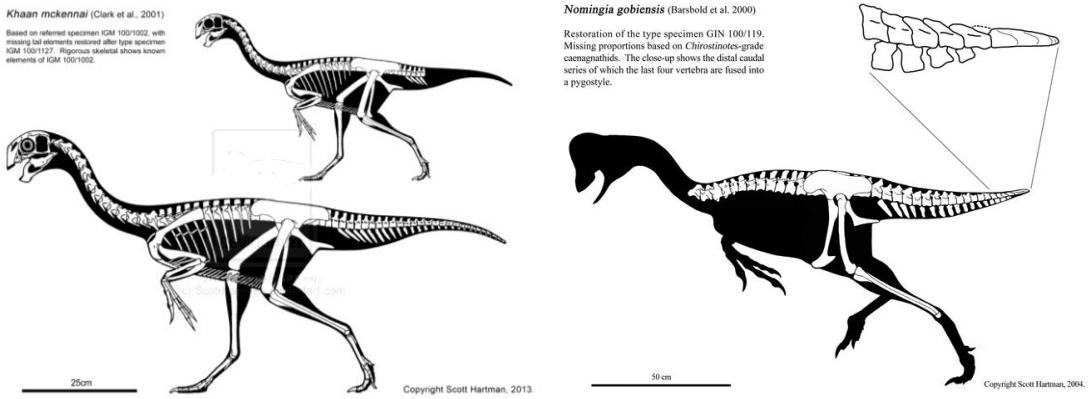


Fig. 20: Representación del esqueleto de *Chirostenotes pergracilis* (Hartman, 2003). En la parte superior están representados los restos descubiertos y en la inferior una extrapolación del esqueleto completo, con una vista aumentada de la cresta ósea del cráneo.

Con la excepción de *Gigantoraptor erlianensis* (Xu et al., 2007), de ocho metros de largo, eran animales de mediano tamaño que raramente superaban los 2 metros de longitud, como *Khaan mckennai* (Clark et al., 2001) (Fig.21). Los cráneos y vértebras de los miembros más avanzados presentan significativos espacios huecos. Asimismo, algunos taxones del Cretácico Superior, como *Nomingia gobiensis* (Barsbold et al., 2000) presentan las últimas cuatro vértebras caudales fusionadas, formando el llamado ‘pigostilo’, carácter comúnmente presente en las aves (Fig.22).

Algunos tienen crestas óseas en la parte superior del cráneo, como se observa en *Chirostenotes pergracilis* (Gilmore, 1924) (Fig.20). En general, las extremidades superiores son extensas (aunque muy reducidas en algunas especies avanzadas) y la cintura escapular es larga y maciza, con el hueso coracoides retorcido y con protuberancias prominentes para sostener los fuertes músculos del brazo.

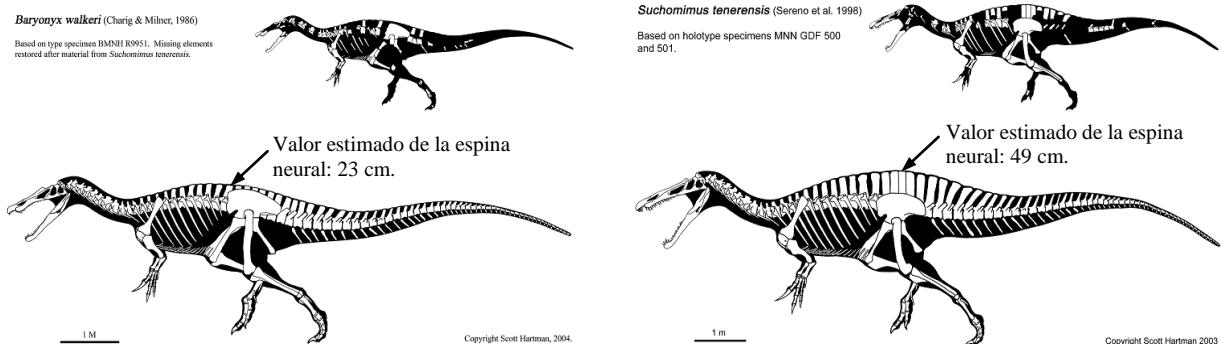


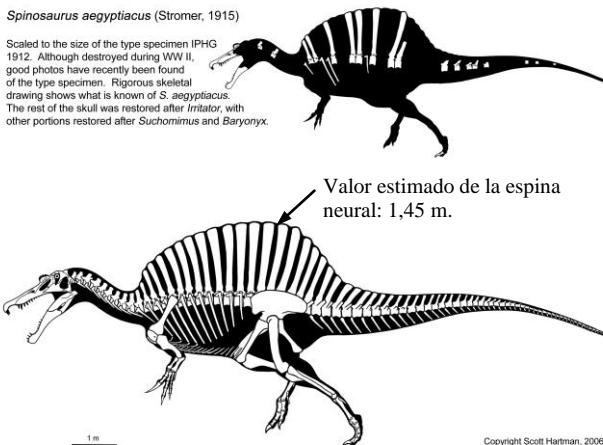
Figs. 21 y 22: Representación de dos taxones de Oviraptorosauria del Cretácico Superior de Mongolia, *Khaan mckennai* (Hartman, 2013) y *Nomingia gobiensis* (Hartman, 2004). Este último es uno de los más derivados de este infraorden.

#### ⊕ Spinosauroides:

El nombre de la familia alude a la típica estructura en forma de vela que se extiende a lo largo del dorso del género tipo, *Spinosaurus*. La función de esta estructura es controvertida, ya que pudo haber servido como regulador de temperatura, para intimidar adversarios, o como parte del despliegue sexual durante el cortejo (Bailey, 1997).

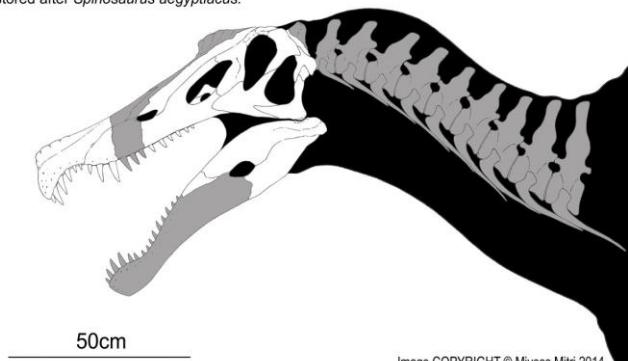
Existe una gran diferencia morfológica entre las apófisis vertebrales de las diferentes especies de espinosauroideos. En *Ichthyovenator laosensis* ésta se divide en una vela dorsal que incluye al menos las vértebras dorsales D12 y D13, y otra vela en el sacro que incluye desde S2 hasta S5 y las dos primeras vértebras caudales (Allain *et al.*, 2012). En *Baryonyx walkeri* (Fig.23) la vela dorsal es incipiente, mientras que la sacra es desconocida (Charig y Milner, 1986). En *Suchomimus tenerensis* (Fig.24) el vértice de la vela se encuentra sobre el sacro (Sereno *et al.*, 1998), y en *Spinosaurus aegyptiacus* (Fig.25), dichas apófisis se prolongaban a lo largo de todo el dorso (Stromer, 1915), pudiendo alcanzar en casos excepcionales hasta 1,6 m. de altura (Bailey, 1997).





Figs. 23, 24 y 25: Representación de taxones de Spinosauroidea: *Baryonyx walkeri* (Hartman, 2004), *Suchomimus tenerensis* (Hartman, 2003) y *Spinosaurus aegyptiacus* (Hartman, 2006). El valor estimado de la espina neural de las vértebras se ha calculado en base a la escala métrica situada en el margen inferior izquierdo de cada imagen.

*Irritator challengerii* (Martill et al., 1996)  
Rigorous skeletal reconstruction showing what is known of *I. challengerii* skull and jaw based on holotype specimen SMNS 58022. Premaxilla restored after *Angaturama limai* USP GP/2/T-5. Sagittal crest, dentary and cervical vertebrae restored after *Spinosaurus aegyptiacus*.



Los estudios sobre espinosáuridos como *Irritator challengerii* (Martill et al., 1996), han mostrado que tenían una forma craneal y una constitución muy distinta de la mayoría de otros grandes dinosaurios depredadores como *Allosaurus* y *Tyrannosaurus*, ya que el hueso dentario frontal estaba desplegado. En muchos dinosaurios depredadores, las mandíbulas eran amplias en cuanto a altura, ancho o ambos, mientras que en espinosáuridos, eran delgadas y estrechas, con dientes cónicos y sin dentículos, o de tamaño diminuto (Fig.26).

Fig.26: Representación de la reconstrucción de un cráneo de *Irritator challengerii* (en gris), en base a los hallazgos realizados hasta la fecha (en blanco). Mitri, 2014.

## DISCUSIÓN DE RESULTADOS: Distribución paleogeográfica y algunas observaciones paleobiológicas de los terópodos estudiados.

A continuación se expondrán las investigaciones en relación al origen y la distribución de cada uno de los grupos, además de algunas hipótesis propias referentes a las vías de dispersión. Para ello, se ha elaborado una representación individualizada de cada grupo en varios mapas paleogeográficos (Blakey, 2004), situando los taxones detallados en las tablas anexas según su rango temporal. Sin embargo, el número de dispersiones puede estar subestimado, ya que en dichos mapas sólo se han representado taxones ya completos y diagnosticados, por lo que los fenómenos de dispersión quedan reducidos al mínimo. Asimismo, se realizará una interpretación del medio sedimentario asociado a los diferentes taxones para corroborar o desmentir la idea de que pudiera haber una relación específica con un tipo de ambiente u otro.

## ◆ Tyrannosauroidea:

### Localización del área de origen y patrones de distribución:

Los primeros tirannosauroideos vivieron a finales del Jurásico, como *Guanlong wucai* del Noroeste de China (Xu *et al.*, 2006), *Stokesosaurus clevelandi* del occidente de EE. UU. y *Aviatyrannis jurassica* de Portugal (Rauhut, 2003) (Fig.27). *Iliosuchus incognitus* del Jurásico Medio de Inglaterra podría ser el género más antiguo conocido, sugiriendo que la superfamilia tuvo su origen en Europa, pero debido a los pocos restos encontrados, su clasificación es dudosa (Galton, 1976). Por esta razón, se considera que los tirannosauroideos tuvieron su área de origen en Asia, al menos hasta que se hallen restos más antiguos de este grupo, o nuevos restos de *Iliosuchus incognitus*.

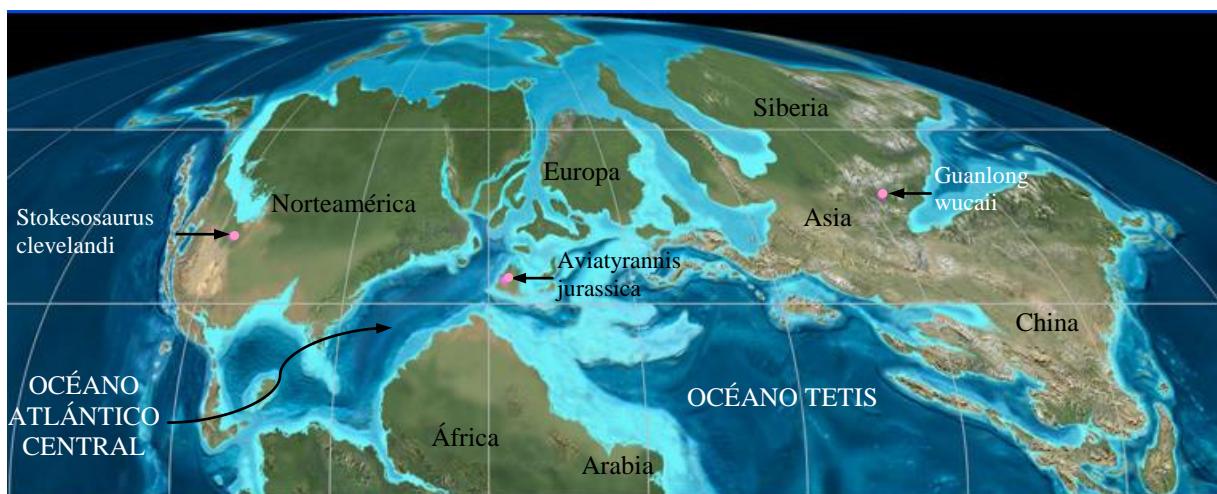


Fig. 27: Localización de los taxones más primitivos de Tyrannosauroidea: *Guanlong wucai*, *Aviatyrannis jurassica* y *Stokesosaurus clevelandi*. *Iliosuchus incognitus* no se ha representado. (Ver Anexo 2: Tabla I)

Se han hallado restos de tirannosauroideos del Cretácico Inferior en los tres continentes del hemisferio Norte. *Eotyrannus lengi* de Inglaterra (Hutt *et al.*, 2001) y *Dilong paradoxus* del Noreste de China (Xu *et al.*, 2004) son los únicos dos géneros descritos de esta época, pero también se han encontrado varios premaxilares de Tyrannosauroidea en la Fm. Cedar Mountain del Albieno de Utah (Kirkland *et al.*, 1997) y en el Grupo Tetori de Japón (Manabe, 1999).

A mediados del Cretácico, ya no hay constancia de restos fósiles de Tyrannosauroidea en Europa, pero sí se han encontrado varios dientes y posibles cuerpos fosilizados en la Fm. Dakota de Norteamérica (Kirkland *et al.*, 1997) (Fig.28), y en formaciones del Turoniense y el Cenomaniense de Kazajstán, Tayikistán y Uzbekistán (Nessov, 1995), por lo que podemos sugerir que hubo una desaparición local en el continente europeo, mientras que en el resto del hemisferio norte se diversificaron.

Los primeros restos de la familia Tyrannosauridae aparecen ya en el Campaniense, en el Cretácico Superior de Norteamérica y Asia, la cual se divide en dos subfamilias: Albertosaurinae, sólo localizados en América del Norte, y Tyrannosaurinae, que se han encontrado tanto en Norteamérica como en Asia (Holtz, 2004). Además, con el



Fig. 28: Localización de los restos de premaxilares de taxones indeterminados, datados del Cretácico Inferior tardío.

descubrimiento reciente de varios restos fósiles en Alaska, se ha formulado la hipótesis de que este territorio pudo haber servido de puente terrestre entre Norteamérica y Asia, permitiendo la dispersión de los tiranosauroideos entre ambos continentes (Fiorillo y Gangloff, 2000). (Fig.29)

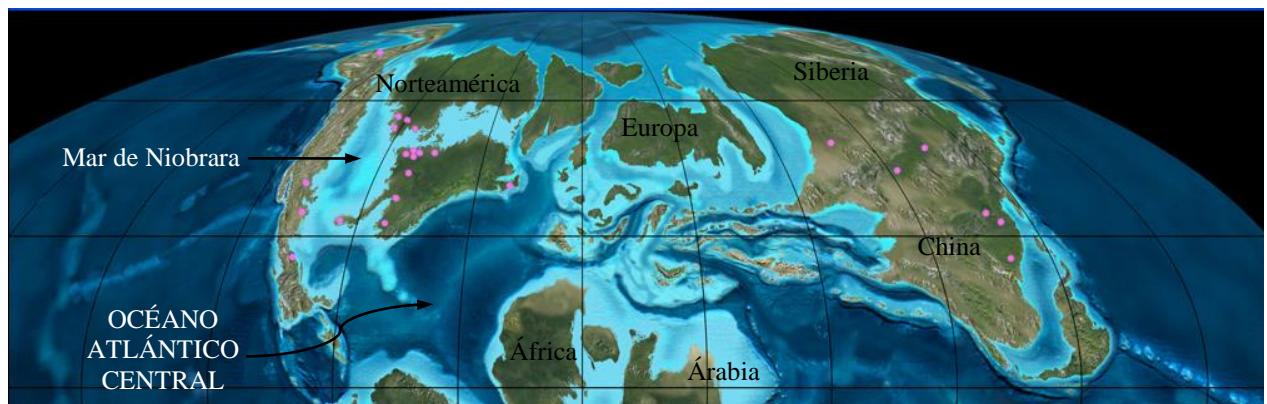


Fig. 29: Localización de los taxones de Tyrannosauroidea pertenecientes al Cretácico Superior (ver Anexo 2: Tabla I). Nótese su ausencia en el continente europeo y su diversificación por Asia y América.

Una observación a destacar es que la parte oriental de Norteamérica quedó aislada de la parte occidental por el Mar de Niobrara a principios del Cretácico superior. Pero en la figura 29 hay varios taxones representados en la región de Laramidia, lo cual indicaría que antes de que ambas regiones quedaran separadas por esta vía marítima, hubo una dispersión hacia el Oeste del continente. En la región de Appalachia permanecieron otros taxones, tanto derivados como basales. Dos ejemplos del segundo tipo son *Dryptosaurus aquilunguis* y *Appalachiosaurus montgomeriensis*, que sobrevivieron como una población relictua hasta finales del Cretácico (Carr *et al.*, 2005).

#### Observaciones paleobiológicas y asociación con el medio sedimentario:

Los tiranosauroideos estuvieron ausentes en las zonas con un paleoclima más árido o xerófilo (p.ej. las formaciones Djadoktha y Barun Goyot) (Jerzykiewicz *et al.*, 1993), lo cual es esperable debido a que su gran tamaño requeriría de gran cantidad de alimento. Algunos de los tiranosauroideos más basales (*Stokesosaurus* y *Eotyrannus*) y miembros derivados como *Tyrannosaurus* habitaron en entornos con marcada estacionalidad, como las formaciones Morrison, Wessex y Frenchman (Hutt *et al.*, 2001). También fueron comunes en zonas deltaicas y llanuras fluviolacustres, como las de las formaciones Two Medicine y Hell Creek, donde se han recuperado desde restos parciales hasta esqueletos completos.

En Mongolia se han descubierto restos fósiles en las formaciones Nemegt y Bayanshiree Svita, (Loope *et al.*, 1998), lo que sugiere una preferencia ecológica por los ambientes húmedos, o tal vez que las presas estuvieran habituadas a esos ambientes.

Asimismo, también se han encontrado en un mismo lugar restos de individuos pertenecientes a un único taxón, en diferentes etapas de crecimiento, lo que daría a entender un comportamiento gregario que hasta hace poco se creía limitado a los dinosaurios herbívoros. Dichos restos pertenecen a *Tyrannosaurus*, *Tarbosaurus* y *Albertosaurus* (Holtz, 2004).

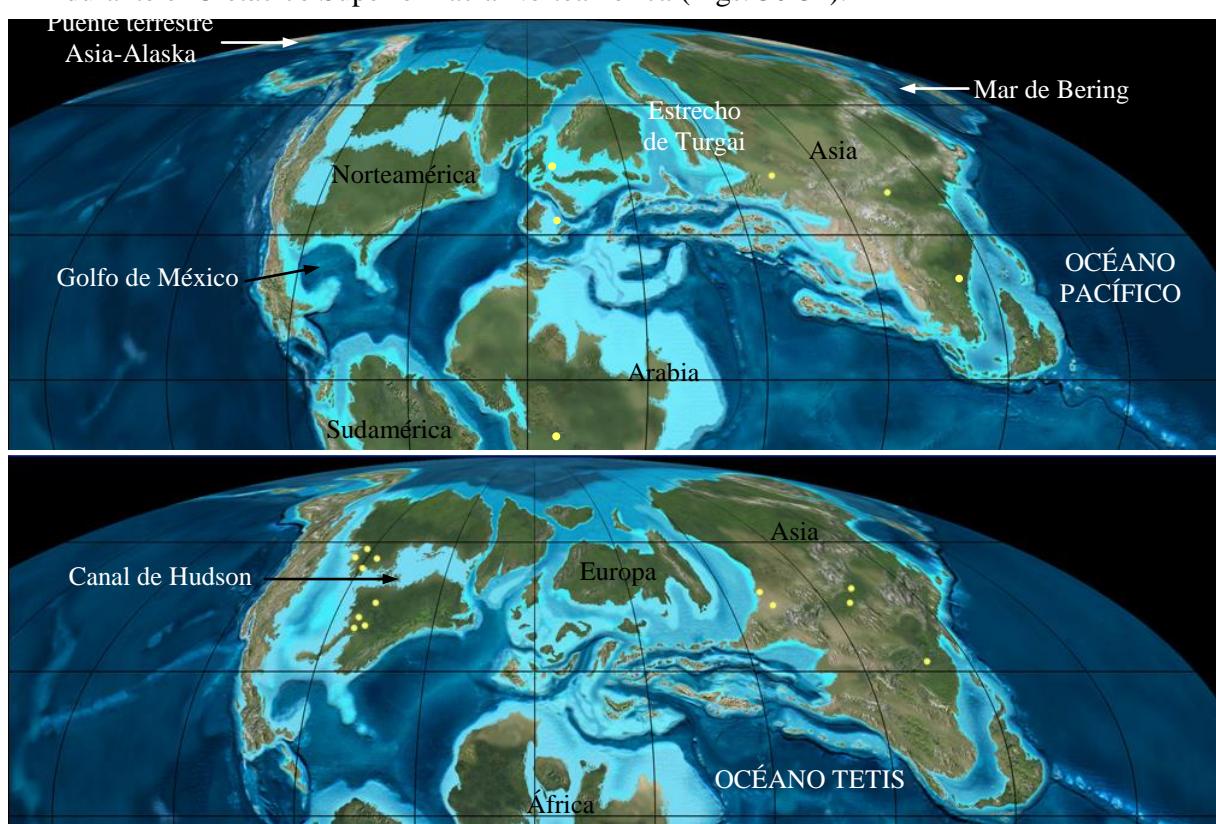
Independientemente del grado de estacionalidad que se encuentra en estas unidades sedimentarias, las rocas en las que se han descubierto fósiles de tiranosauroideos tienden a tener una alta abundancia y diversidad de dinosaurios herbívoros de gran tamaño.

❖ *Ornithomimosauria*:

Localización del área de origen y patrones de distribución:

La mayoría del registro fósil de los ornitomimosauroideos proviene de Asia Central y el Oeste de Norteamérica, lo cual implica que gran parte de su historia evolutiva se desarrolló en el interior de Asia, como ocurre con *Shenzosaurus*, *Harpyimus*, y *Garudimimus*. Sin embargo, recientes investigaciones han descrito un ornitomimosauroideo del Valanginiense en Sudáfrica (*Nqwebasaurus thwazi*) y reevaluaron a *Valdoraptor oweni*, resultando ambos los miembros más antiguos del género *Ornithomimosauria*, incluso más que el *Pelecanimimus* del Barremiense de España (Pérez-Moreno *et al.*, 1994). Dada la estrecha relación del pequeño terópodo sudafricano con otros ornitomimosauroideos basales, se podría sugerir un origen en el continente africano, y una posterior dispersión de los miembros basales antes de la fragmentación completa de Pangea, así como una distribución más compleja durante el Cretácico Inferior, y nuevas conexiones entre Europa y Asia antes del Aptiense, lo cual puede estar vinculado a un descenso del nivel marino a principios del Cretácico, lo que habría permitido el intercambio de fauna entre Euramérica y Asia (Allain *et al.*, 2014).

Dentro de la familia *Ornithomimidae*, es decir, las formas más derivadas de los ornitomimosauroideos, tendría que haber habido al menos una dispersión desde Asia hacia Norteamérica a través del Estrecho de Bering para explicar la presencia de *Struthiomimus* y *Ornithomimus* en Norteamérica, a condición de que éstos fueran taxones hermanos (clado monofilético), si no, habría que explicar de otra forma la dispersión de los ornitomimidos durante el Cretácico Superior hacia Norteamérica (Figs. 30-31).



Figs. 30 y 31: Localización de los taxones de *Ornithomimosauria* pertenecientes al periodo Cretácico (Ver Anexo 2: Tabla II). En la figura superior están representadas las especies del Cretácico Inferior (Berriasiense-Albiense), y en la figura inferior, las especies del Cretácico Superior (Cenomanense-Maastrichtense).

Tras comparar ambas imágenes se puede deducir que después de la dispersión desde Asia hasta Norteamérica a través del Estrecho de Bering, se produjo una segunda dispersión hacia la zona central del continente, antes de que el Canal de Hudson dividiera la región de Appalachia en dos partes. Al otro lado del globo, los miembros más derivados de Ornithomimosauria, tales como *Archeornithomimus*, *Gallimimus*, *Anserimimus* y *Deinocheirus* estuvieron confinados hasta el final del Cretácico en Asia, tras la separación de Europa y Asia por el Estrecho de Turgai.

#### **Observaciones paleobiológicas y asociación con el medio sedimentario:**

Los fósiles de ornitomimidos han sido hallados más comúnmente en depósitos fluviales o lacustres asociados a entornos estacionalmente húmedos, como aquellos interpretados en las formaciones Iren Dabasu, Nemegt y Dinosaur Park, sin embargo son muy escasos o incluso están ausentes en ambientes más secos como los de la Formación Djadokhta (Makovicky *et al.*, 2004; Norell *et al.*, 2001b). En muchos de los restos descubiertos en China, como los de *Shenzhousaurus* y *Sinornithomimus* también se han encontrado gastrolitos de grano fino, los cuales indicarían una dieta filtrante en los ornitomimidos, dado el fino tamaño de algunos gastrolitos y el uso de la arena como mecanismo filtrante por las aves actuales en su dieta (Kobayashi *et al.*, 1999). Es decir, que es posible que algunos ornitomimosauroios incluyeran en parte de su dieta fauna de agua dulce.

Algunas asociaciones específicas de conjuntos de huesos de *Archaeornithomimus* en Iren Dabasu (Gilmore, 1933a; Currie y Eberth, 1993) y varios enterramientos en masa de *Sinornithomimus* en la Formación Ulansuhai (Kobayashi y Lu, 2003), e la provincia china de Mongolia interior, demuestran que al menos los ornitomimosauroios más avanzados podrían haber exhibido algún tipo de comportamiento gregario. Estos hallazgos conservan restos con un rango de tamaños desde individuos infantiles a adultos. No está claro si la conducta gregaria era común a lo largo de toda la vida, o si era estacional o facultativa, ya que la mayoría de restos fósiles de ornitomimidos se han descubierto de forma individual, al margen de otros especímenes.

#### **◆ *Oviraptorosauria*:**

##### **Localización del área de origen y patrones de distribución:**

Casi todos los oviraptóridos descubiertos provienen de depósitos del Desierto de Gobi en Mongolia, y de la República Popular de China, como son *Caudipteryx* e *Incisivosaurus*, ambos del Barremiense (Cretácico inferior) (Fig.32).

Por otro lado, el miembro más antiguo conocido de Oviraptorosauria en Norteamérica es el *Microvenator celer*, cuyos restos, hallados en los estados de Montana y Wyoming, fueron datados entre el Aptiense y el Albiense (Makovicky y Sues, 1998). Esto indicaría un origen asiático del grupo, y una posterior migración hacia Norteamérica a través del Estrecho de Bering, ya que era la única vía terrestre que comunicaba Asia con Norteamérica en aquella época (Fig.33).



Fig. 32: Localización de los taxones de Oviraptorosauria pertenecientes al Cretácico inferior. (Ver Anexo 2: Tabla III)



Fig. 33: Localización de los restos de *Microvenator celer* hallados en Norteamérica (Ver Anexo 2: Tabla III)

Durante el Cretácico superior aparecieron los primeros caenagnatidos, que convivieron con los oviraptóridos en el continente asiático. El más antiguo conocido es *Caenagnathasia martinsoni*, del Turoniense de la Formación Bissekty en Uzbekistán (Currie *et al.*, 1994). Pero más tarde, en el Campaniense del oeste de Norteamérica aparecieron nuevos restos de caenagnatidos, concretamente de *Chirostenotes pergracilis* y *Hagryphus giganteus*, lo que indica una migración hacia el continente americano similar a la realizada por la familia Oviraptoridae durante el Cretácico inferior tardío (Currie y Russell, 1988).

Prácticamente al final del Cretácico superior en Mongolia, durante el Campaniense y Maastrichtiense, se desarrolla la tercera familia: Ingeniidae, la cual engloba a *Ingenia yanshini* y *Conchoraptor gracilis*.

En la figura 34 se observa que algunos taxones se distribuyeron en la frontera entre Europa y Asia, donde se encuentran los Montes Urales, antes de que el Estrecho de Turgai separara ambos continentes durante la subida máxima del nivel del mar en el Cretácico superior. Asimismo, en el continente americano, quedaron aislados por el Mar de Niobrara y el Canal de Hudson.

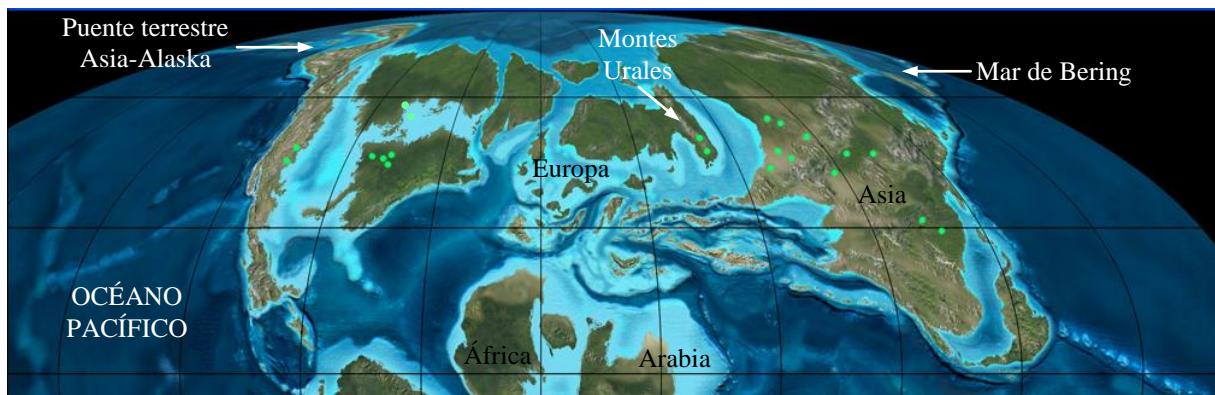


Fig. 34: Localización de los taxones de Oviraptorosauria durante el Cretácico superior. Nótese que algunos quedaron aislados por las barreras marítimas. (Ver Anexo 2: Tabla III)

#### Observaciones paleobiológicas y asociación con el medio sedimentario:

Los oviraptorosauroides han sido hallados en un amplio rango de ambientes de depósito del Cretácico Superior en el hemisferio Norte. Son muy comunes sobre todo en depósitos de la formación Djadokhta (Jerzykiewicz y Russell, 1991) de Asia central, y están entre los restos de vertebrados más usualmente recuperados en Ukhaa Tolgod en Mongolia (Clark *et al.*, 1999). Estos depósitos se han interpretado como facies de dunas e interdunas depositadas en una región árida (Eberth, 1993; Loope *et al.*, 1998). Asimismo, varios especímenes de *Oviraptor philoceratops* han sido hallados en las formaciones Tugrigin-Shire, y Zamyn-Khond en Mongolia, y en la formación Bayan Mandahu, cerca de la frontera con China.

Los procesos tafonómicos que se desarrollaron en los paleoambientes donde habitaron los oviraptorosauroides jugaron un papel importante en el entierro y conservación de restos fósiles de nidos y huevos. Dong y Currie (1996) atribuyen el entierro de los nidos a tormentas de arena. De hecho, los depósitos donde se encuentran huesos en las formaciones Flaming Cliffs y Ukhaa-Tolgod en Mongolia y en la formación Bayan Mandahu (Jerzykiewicz *et al.*, 1993),

muestran claramente que las dunas de arena fueron generalizadas durante algunos períodos del Cretácico Superior.

En Norteamérica se han descubierto caenagnatidos en sedimentos fluviales del Campaniense y el Maastrichtiense, pertenecientes a las formaciones Kaiparowits, Dinosaur Park y Hell Creek, las cuales corresponden a un medio continental fluvial y planicies aluviales cerca de Mar Interior del Oeste. La variedad de tamaño dentro de los taxones de Caenagnathidae y su morfología craneal sugieren que pudieron evolucionar para explorar diferentes nichos ecológicos, ya que el clima húmedo de Norteamérica distaba mucho del árido en el Desierto de Gobi en Mongolia.

#### ⊕ *Spinosauroidea:*

##### *Localización del área de origen y patrones de distribución:*

La superfamilia Spinosauroidea (también conocida como Megalosauroidea) apareció a mediados del Jurásico en Europa. Dentro de este gran grupo se encuentran los Megalosauridae, cuyos miembros más basales se desarrollaron en Inglaterra y Francia, siendo el ejemplar más antiguo conocido *Magnosaurus nethercombensis* de Inglaterra (Huene, 1932) (Fig.35). Tras numerosas discusiones relacionadas con la clasificación de los diferentes taxones que se han ido describiendo y restos fósiles encontrados, esta superfamilia se ha separado en dos subgrupos: Megalosauridae y Spinosauridae, el cual se desarrolla en este apartado (Stromer, 1915).

Se han encontrado restos fósiles de espinosaurídos en Europa, Asia, África y Sudamérica, pero no en Norteamérica. Sin embargo, su dispersión temporal va desde el Jurásico Superior hasta el Cretácico Inferior (Holtz *et al.*, 2004). La interpretación tradicional de la dispersión paleogeográfica de los espinosaurídos sugería que los dos subgrupos (Baryonychinae y Spinosaurinae) se separaron tras la apertura de la vía marítima del Tetis, por lo cual los barioniquinos evolucionaron en Laurasia y los espinosaurinos lo hicieron en Gondwana (Sereno *et al.*, 1998), dejando la aparición de *Suchomimus tenerensis* en el Aptiense de Níger como un evento aislado de dispersión en el Cretácico Inferior, posiblemente a través de la placa Ibérica (Milner, 2003; Buffetaut, 2007). Sin embargo, nuevos hallazgos han demostrado que los restos más antiguos de Spinosauridae pertenecen a *Ostafrikasaurus crassiserratus*, un espinosaurído hallado en la Fm. Tendaguru de Tanzania (Buffetaut, 2012). Esto podría indicar la posibilidad de un origen africano y una posterior dispersión por Europa y Asia a través de la placa Ibérica y la placa Cimmerica durante el Cretácico Inferior (Fig.36).

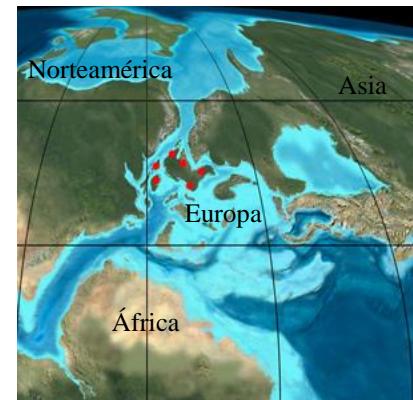


Fig.35: Localización de los taxones más basales de Spinosauridae (subgrupo Megalosauridae). (Ver Anexo 2: Tabla IV)

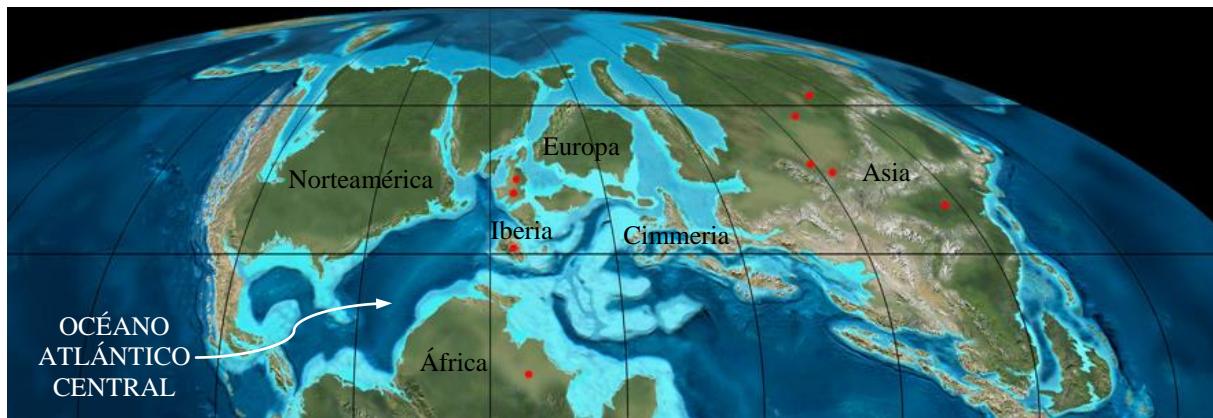


Fig. 36: Localización de los taxones de Spinosauridae durante el Cretácico Inferior. (Ver Anexo 2: Tabla IV)

Un posible diente de espinosaurino del Cenomaniense de China (Lü *et al.*, 2009), plantea la posibilidad de que se puedan encontrar fósiles de espinosaurídos en Norteamérica. A partir del Aptiense/Albiense, la vía intercontinental a través del Estrecho de Bering permitió la dispersión de fauna entre Asia y el oeste de Norteamérica durante el Cretácico Superior (Russell, 1993). Por otro lado, antes de que la parte sur del océano Atlántico se abriera, se produjo una dispersión desde África hacia Sudamérica, pues se han hallado los restos de *Irritator challengeris* y *Oxalaia quilombensis* en las formaciones Santana y Alcântara de Brasil (Martill *et al.*, 1996). A mediados del Cretácico Superior las huellas de este grupo desaparecen, siendo los restos más modernos los de *Siamosaurus suteethorni*, *Spinosaurus aegyptiacus* y *Sigilmassasaurus brevicollis*, hallados en Tailandia, Egipto y Marruecos, respectivamente. Sin embargo, un posible diente de barioniquino hallado en el Santoniense de China aumentaría el rango temporal del subgrupo en varios millones de años, pero a día de hoy sigue siendo necesario recopilar más material para estudiar la dispersión de los espinosaurídos (Hone *et al.*, 2010) (Fig.37).

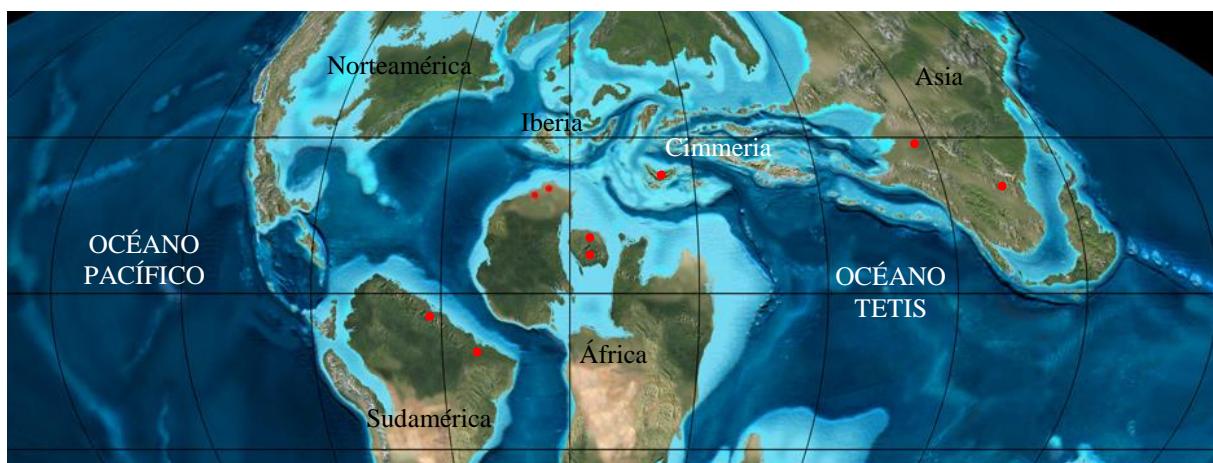


Fig. 37: Localización de los taxones de Spinosauridae a mediados del Cretácico Superior, antes de su desaparición. (Ver Anexo 2: Tabla IV)

#### Observaciones paleobiológicas y asociación con el medio sedimentario:

Los espinosaurídos han sido frecuentemente considerados como piscívoros, basándose en comparaciones de sus mandíbulas con las de los actuales crocodilos. Rayfield *et al.* (2007), fueron los primeros en desarrollar un estudio biomecánico sobre un cráneo de espinosaurído (*Baryonyx*), comprobando que la estructura y fuerza de mordida de los cráneos de barioniquinos era casi idéntica a la de los gaviales modernos, lo cual apoya que los

Barioniquinos eran principalmente piscívoros, mientras que los espinosaurinos parecen haber sido más generalistas (Reyfield *et al.*, 2007).

La evidencia fósil muestra que los espinosaurídos se alimentaban tanto de peces como de otros animales pequeños y medianos, incluyendo dinosaurios pequeños y pterosaurios (Buffetaut *et al.*, 2004). Es probable que los espinosaurídos fueran generalistas, especializándose en consumir presas pequeñas de cualquier clase, peces incluidos (Sues *et al.*, 2002). Romain Amiot y colaboradores hallaron que las tasas de los isótopos de oxígeno en los huesos de espinosaurídos indican un estilo de vida semiacuático. Las tasas de isótopos de los dientes de los géneros *Baryonyx*, *Irritator*, *Siamosaurus*, y *Spinosaurus* fueron comparados con las composiciones isotópicas de terópodos, tortugas y crocodilianos contemporáneos. Los autores concluyeron que los hábitos de vida semiacuáticos y el ser piscívoros puede explicar cómo este grupo coexistió con otros grandes terópodos: al alimentarse de presas distintas y vivir en hábitats diferentes, los distintos tipos de terópodos pudieron haber evitado la competencia directa (Amiot *et al.*, 2010).

## CONCLUSIONES:

An area of origin for the theropod dinosaurs included in Tyrannosauroidea, Ornithomimosauria, Oviraptorosauria and Spinosauroida is proposed. Tyrannosauroids had an Asian origin during the Late Jurassic, while the Oviraptorosaurs, despite also appearing for the first time in Asia, they did it in the Early Cretaceous. On the other hand, Ornithomimosaurs originated in Africa during the Early Cretaceous, like the Spinosaurids, whose first appearance took place in Africa during the Late Jurassic.

Tyrannosauroids scattered across Europe and North America during the Early Cretaceous. However, in the Mid Cretaceous there was a local extinction in Europe, so they lived only in North America and Asia during the Late Cretaceous.

Ornithomimosaurs had a first spread to Europe through the Iberian plate and Cimmeria, and subsequently distributed in Asia and North America through the Bering and Turgai Straits, taking advantage of the drop in sea level in the Early Cretaceous.

Spinosaurids scattered throughout Europe and South America during the Late Jurassic, before the opening of the South Atlantic and the Tethys Ocean, and subsequently distributed throughout Asia before the opening of the Turgai Strait. However, in the Mid Cretaceous, they were confined to North Africa, South America and Asia.

Oviraptorosaurs only had a dispersion phase from Asia to North America during the Early late Cretaceous through the Bering Strait.

By studying the geological formations in which fossil remains of the four groups studied have been found, it can be determined that all of them have specimens associated with environments with access to water. In the case of Tyrannosauroids, because of their size, they would need a great supply of both food and drinking water, and in the case of Spinosaurids, based on their piscivorous diet.

It is noteworthy that in many cases, the areas where medium sized theropods like Ornithomimosaurs and Oviraptorosaurs have been located correspond to the location of remains of Tyrannosauroids and Spinosaurids, so we can conclude that they shared ecological niches, and therefore there is a possibility that the medium sized theropods acted as reservoirs of the large ones.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- Allain, R.; Xaisanavong, T.; Richir, P. y Khentavong, B. (2012): The first definitive Asian spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the early Cretaceous of Laos. En: *Naturwissenschaften* **99**: 369–377.
- Allain, R.; Vullo, R.; Le loeuff, J. y Tournepiche, J.F. (2014): European ornithomimosaurs (Dinosauria, Theropoda): an undetected record. En: *Geologica Acta* **12** (2): 127-135.
- Amiot, R.; Buffetaut, E.; Lécuyer, C.; Wang, X.; Boudad, L.; Ding, Z.; Fourel, F.; Hutt, S.; Martineau, F.; Medeiros, A.; Mo, J.; Simon, L.; Suteethorn, V.; Sweetman, S.; Tong, H.; Zhang, F. y Zhou, Z. (2010): Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. En: *Geology* **38** (2): 139–142.
- Bailey, J.B. (1997): Neural spine elongation in dinosaurs: sailbacks or buffalo-backs? En: *Journal of Paleontology* **71** (6): 1124–1146.
- Barsbold, R. (1988): A new Late Cretaceous ornithomimid from the Mongolian People's Republic. En: *Paleontological Journal* **22**: 124-127.
- Barsbold, R.; Osmólska, H.; Watabe, M.; Currie, P.J. y Tsogtbaatar, K. (2000): New Oviraptorosaur (Dinosauria, Theropoda) From Mongolia: The First Dinosaur with a Pygostyle. En: *Acta Palaeontologica Polonica*, **45** (2): 97-106.
- Bates, K.T.; Manning, P.L.; Hodgetts, D. y Sellers, W.I. (2009). Estimating mass properties of dinosaurs using laser imaging and 3D computer modelling. En: *PLoS ONE* **4** (2): e4532.
- Benson, R.B.J.; Barrett, P.M.; Rich, T.H. y Vickers-Rich, P. (2010): A southern tyrant reptile. En: *Science* **327** (5973): 1613.
- Buffetaut, E.; Martill, D. y Escuillié, F. (2004): Pterosaurs as part of a spinosaur diet. En: *Nature*, **429**: 33.
- Buffetaut, E. (2007). The spinosaurid dinosaur Baryonyx (Saurischia, Theropoda) in the Early Cretaceous of Portugal. En: *Geological Magazine* **144**: 1021-1025.
- Buffetaut, E. (2012). An early spinosaurid dinosaur from the Late Jurassic of Tendaguru (Tanzania) and the evolution of the spinosaurid dentition. En: *Oryctos* **10**: 1-8.
- Carr, T.D.; Williamson, T.E. y Schwimmer, D.R. (2005): A new genus and species of tyrannosauroid from the Late Cretaceous (middle Campanian) Demopolis Formation of Alabama. En: *Journal of Vertebrate Paleontology* **25** (1): 119–143.
- Charig, A.J. y Milner, A.C. (1986): *Baryonyx*, a remarkable new theropod dinosaur. En: *Nature* **324** (6095): 359-361
- Clark, J.M.; Norell, M.A. y Chiappe, L.M. (1999). An oviraptorid skeleton from the Late Cretaceous at Ukhaa Tolgod, Mongolia, preserved in an avianlike brooding position over an oviraptorid nest. En: *American Museum Novitates*. **3265**: 1–36.
- Clark, J.M.; Norell, M.A. y Barsbold, R. (2001): Two new oviraptorids (Theropoda: Oviraptorosauria), Upper Cretaceous Djadokhta Formation, Ukhaa Tolgod, Mongolia. En: *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21** (2): 209-213.
- Currie, P.J. y Eberth, D.A. (1993): Palaeontology, sedimentology and palaeoecology of the Iren Dabasu Formation (Upper Cretaceous), Inner Mongolia, People's Republic of China. En: *Cretaceous Research* **14**: 127–144.
- Currie, P.J., Godfrey, S.J. y Nessov, L.A. (1994): New caenagnathid (Dinosauria: Theropoda) specimens from the Upper Cretaceous of North America and Asia. En: *Canadian Journal of Earth Sciences* **30**: 2255-2272.

- Dong, Z. y Currie, P.J. (1996). On the discovery of an oviraptorid skeleton on a nest of eggs at Bayan Mandahu, Inner Mongolia, People's Republic of China. En: *Canadian Journal of Earth Sciences* **33**: 631–636.
- Eberth, D.A. (1993). Depositional environments and facies transitions of dinosaur bearing Upper Cretaceous red beds at Bayan Mandahu (Inner Mongolia, People's Republic of China). En: *Canadian Journal of Earth Sciences* **30**: 2196–2213.
- Eicher, D.L. y McLester, A.L. (1980). *History of the Earth*. Prentice-Hall Inc., New Jersey, 413pp.
- Fiorillo, A.R. & Gangloff, R.A. (2000): Theropod teeth from the Prince Creek Formation (Cretaceous) of northern Alaska, with speculations on Arctic dinosaur paleoecology. En: *Journal of Vertebrate Paleontology* **20** (4): 675–682.
- Galton, P.M. (1976): Iliosuchus, a Jurassic dinosaur from Oxfordshire and Utah. En: *Palaeontology* **19**: 587-589.
- George, W. y Lavocat, R. (1993): *The Africa-South America Connection*. Clarendon Press. Oxford, 166pp.
- Gilmore, C.W. (1924): A new coelurid dinosaur from the Belly River Cretaceous of Alberta. En: *Canada Department of Mines Geological Survey Bulletin (Geological Series)* **38** (43): 1-12.
- Gilmore, C.W. (1933a): On the dinosaurian fauna of the Iren Dabasu Formation. En: *Bulletin of American Museum of Natural History* **67**: 23–78.
- Holtz Jr., T.R. (2004): Tyrannosauroidea. En: *The Dinosauria*, (D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska, eds.). University of California Press, Berkeley, 111-136.
- Holtz Jr., T.R., Molnar, R.E. y Currie, P.J. (2004): Basal Tetanurae. En: *The Dinosauria*, (D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska, eds.). University of California Press, Berkeley, 71-110.
- Hone, D.W. y Rauhut, O.W. (2010). Feeding behaviour and bone utilization by theropod dinosaurs. En: *Lethaia* **43**: 232-244.
- Huene, F. (1932). Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. En: *Monographien zur Geologie und Palaeontologie* **1**(4). 361pp.
- Hutt, S.; Naish, D.; Martill, D.M.; Barker, M.J. y Newberry, P. (2001): A preliminary account of a new tyrannosauroid theropod from the Wessex Formation (Early Cretaceous) of southern England. En: *Cretaceous Research* **22** (2): 227–242.
- Jerzykiewicz, T. y Russell, D.A. (1991). Late Mesozoic stratigraphy and vertebrates of the Gobi Basin. En: *Cretaceous Research* **12**: 345–377.
- Jerzykiewicz, T.; Currie, P.J.; Eberth, D.A.; Johnston, P.A.; Koster, E.H. y Zheng J.J. (1993). Djadokhta Formation correlative strata in Chinese Inner Mongolia: An overview of the stratigraphy, sedimentary geology, and paleontology and comparisons with the type locality in the pre-Altai Gobi. In: *Canadian Journal of Earth Sciences* **30**: 2180–2195.
- Ji, Q.; Currie, P.J.; Norell, M.A. y Ji, S. (1998): Two feathered dinosaurs from northeastern China. En: *Nature*, **393** (6687): 753-761.
- Ji, Q.; Norell, M.; Makovicky, P.J.; Gao, K.; Ji, S. y Yuan, C. (2003): An early ostrich dinosaur and implications for ornithomimosaur phylogeny. En: *American Museum Novitates* **3420**: 1-19.
- Kirkland, J.I.; Britt, B.; Burge, D.L.; Carpenter, K.; Cifelli, R; DeCourten, F.; Eaton, J.; Hasiotis, S. y Lawton, T. (1997): Lower to Middle Cretaceous Dinosaur faunas of the central

- Colorado Plateau: a key to understanding 35 million years of tectonics, sedimentology, evolution, and biogeography. En: *Brigham Young University Geology Studies* **42** (2): 69–103.
- Kobayashi, Y.; Lu J.C.; Dong Z.M.; Barsbold, R.; Azuma, Y. y Tomida, Y. (1999): Herbivorous diet in an ornithomimid dinosaur. En: *Nature* **402**: 480–481.
  - Kobayashi, Y. y Lü, J.C. (2003): A new ornithomimid dinosaur with gregarious habits from the Late Cretaceous of China. En: *Acta Palaeontologica Polonica* **48**: 235-259.
  - Kobayashi, Y. y Barsbold, R. (2005): Anatomy of *Harpyimus okladnikovi* Barsbold and Perle 1984 (Dinosauria; Theropoda) of Mongolia. En: Carpenter K, ed. *The carnivorous dinosaurs*. Bloomington: Indiana University Press. 97-126.
  - Loope, D.B.; Dingus, L.; Swisher, C.C. III y Minjin, C. (1998). Life and death in a Late Cretaceous dunefield, Nemegt Basin, Mongolia. En: *Geology* **26**: 27–30.
  - Lü, J.; Xu, L.; Jiang, X.; Jia, S.; Li, M.; Yuan, C.; Zhang, X. y Ji, Q. (2009). A preliminary report on the new dinosaurian fauna from the cretaceous of the Ruyang Basin, Henan Province of central China. En: *Journal of the Paleontological Society of Korea* **25**: 43-56.
  - Makovicky, P.J. y Sues, H.D. (1998): Anatomy and phylogenetic relationships of the Theropod Dinosaur *Microvenator celer* from the Lower Cretaceous of Montana. En: *American Museum Novitates* **3240**. p. 27pp.
  - Manabe, M. (1999): The early evolution of the Tyrannosauridae in Asia. En: *Journal of Paleontology* **73** (6): 1176–1178.
  - Marsh, O.C. (1890): Description of new dinosaurian reptiles. En: *The American Journal of Science*, series 3 **39**: 81-86.
  - Martill, D.M.; Cruickshank, A.R.I.; Frey, E.; Small, P.G. y Clarke, M. (1996): A new crested maniraptoran dinosaur from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of Brazil. En: *Journal of the Geological Society* **153**: 5.
  - Milner, A.C.; Milner, A.R. y Evans, S.E. (2000): Amphibians, reptiles and birds: a biogeographical review. En: *Biotic Response to Global Change - The Last Million 145 Million Years*, (S.J. Culver y P.F. Rawson, eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 316-332.
  - Milner, A.C. 2003. Fish-eating theropods: a short review of the systematics, biology and palaeo-biogeography of spinosaurids. En: *Actas de las II Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno (2001)*. (P. Huerta & F. Torcida, eds. 2003), Colectivo Arqueológico–Paleontológico de Salas, Salas de los Infantes, 129-138.
  - Nessov, L.A. (1995): Dinosaurs of Northern Eurasia: new data about assemblages, ecology and paleobiogeography. En: *St. Petersburg: Scientific Research Institute of the Earth's Crust, St. Petersburg State University*. 156pp.
  - Norell, M.A., Makovicky, P.J. y Currie, P.J. (2001b): The beaks of ostrich dinosaurs. En: *Nature* **412**: 873–874.
  - Osborn, H.F. (1917): Skeletal adaptations of *Ornitholestes*, *Struthiomimus* & *Tyrannosaurus*. En: *Bulletin of the American Museum of Natural History* **35** (43): 733-771.
  - Osmólska, H.; Roniewicz, E. y Barsbold, R. (1972): A new dinosaur, *Gallimimus bullatus* n. gen., n. sp. (Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Mongolia. En: *Palaeontologia Polonica* **27**: 103-143
  - Perez-Moreno, B.P.; Sanz, J.L.; Buscalioni, A.D.; Moratalla, J.J.; Ortega, F. y Raskin-Gutman, D. (1994): A unique multitoothed ornithomimosaur from the Lower Cretaceous of Spain. En: *Nature*, **30**: 363-367.

- Rauhut, O.W. (2003): A tyrannosauroid dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. En: *Palaeontology* **46** (5): 903–910.
- Rayfield, E.J.; Milner, A.C.; Xuan, V.B. y Young, P.G. (2007): Functional morphology of spinosaur 'crocodile-mimic' dinosaurs. En: *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27** (4): 892–901.
- Russell, D.A. (1972): Ostrich dinosaurs from the late Cretaceous of western Canada. En: *Canadian Journal of Earth Sciences* **9**: 375-402
- Russell, D.A. (1993): The role of Central Asia in dinosaurian biogeography. En: *Canadian Journal of Earth Sciences*, **30**: 2002-2012.
- Sereno, P.C. (1999a): The evolution of dinosaurs. En: *Science* **284**: 2137–2147.
- Sereno, P.C.; Beck, A.L.; Dutheil, D.B.; Gado, B.; Larsson, H.C.; Lyon, G.H.; Marcot, J.D.; Rauhut, O.W.; Sadleir, R.W.; Sidor, C.A.; Varricchio, D.D.; Wilson, G.P. y Wilson, J.A. (1998): A long-snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of spinosaurids. En: *Science* **282** (5392): 1298–1302.
- Stanley, D. y Wezel, F.C. (1985). *Geological evolution of the Mediterranean basin*. Springer-Verlag, New York. 589pp
- Sternberg, R.M. (1940): A toothless bird from the Cretaceous of Alberta. En: *Journal of Paleontology* **14** (1): 81–85.
- Stromer, E. (1915): Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 3. Das Original des Theropoden *Spinosaurus aegyptiacus* nov. gen., nov. spec. En: *Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-physikalische Klasse* (en alemán) **28** (3): 1–32.
- Sues, H.D.; Frey, E. y Martill, D.M. (2002): *Irritator challengeri*, a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. En: *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22** (3): 535–547.
- Upchurch, P.; Hunn, C.A. y Norman, D.B. (2002): An analysis of dinosaurian biogeography: evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. En: *Proceedings of the Royal Society of London*, **269**: 613–621.
- Xu Xing, X; Norell, M.A.; Kuang, X.; Wang, X.; Zhao, Q. y Jia C. (2004): Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. En: *Nature* **431** (7009): 680–684.
- Xu Xing, X; Clark, J.M.; Forster, C.A.; Norell, M.A.; Erickson, G.M.; Eberth, D.A.; Jia, C. y Zhao, Q. (2006): A basal tyrannosauroid dinosaur from the Late Jurassic of China. En: *Nature* **439** (7077): 715-718.
- Xu Xing, X.; Tan, Q.; Wang, J.; Zhao, X. y Tan, L. (2007): A gigantic bird-like dinosaur from the Late Cretaceous of China. En: *Nature*, **447** (7146): 844-847.
- Young, J.Z. (1977). *La vida de los vertebrados*. Ed. Omega, Barcelona, 660pp.
- Zhou, Z. y Wang, X. (2000): A new species of *Caudipteryx* from the Yixian Formation of Liaoning, northeast China. En: *Vertebrata Palasiatica*, **38** (2): 113-130.
- Blakey, R. (2004): Global Plate Tectonics and Paleogeography:  
<https://www2.nau.edu/rcb7/mollglobe.html>
- Scott Hartman's Skeletal Drawing: <http://www.skeletaldrawing.com/>

## ANEXO 1:

### Ficha I: DATOS DEL GRUPO TYRANNSAUROIDEA:

Suborden:	Theropoda.	Edad geológica:	Jurásico sup. (Kimmeridgiense) - Cretácico sup. (Campaniense-Maastrichtiense).
Clado:	Tyrannoraptora.	Distribución continental:	Norteamérica, Alaska, Europa (Portugal, Inglaterra), Asia (China, Japón, Kazajstán, Tayikistán y Uzbekistán).
Infraorden:		Nivel geológico (fm):	Fm. Morrison, Fm. Wessex, Fm. Frenchman, Fm. Nemegt, Fm. Two Medicine, Fm. Hell Creek, Fm. Cedar Mountain, grupo Tetori.
Superfamilia:	Tyrannosauroidea.	Medio sedimentario:	Ambientes con marcada estacionalidad, y ambientes con humedad moderada, con depósitos deltáticos y fluviacustres.
Familia:	Tyrannosauridae.	Publicación:	(Xu et al., 2006), (Rauhut, 2003), (Galton, 1976), (Hutt et al., 2001), (Xu et al., 2004), (Kirkland et al., 1997), (Manabe, 1999), (Nessov, 1995), (Florillo & Gangloff, 2000), (Lambe, 1914), (Maleev, 1955), (Osborn, 1905)
Especies características:	Tyrannosaurus, Tarbosaurus, Aviatyrannis, Daspletosaurus, Alectrosaurus, Guanlong, Gorgosaurus, Albertosaurus, Eotyrannus, Dryotosaurus, Stokesosaurus, Dilong, Eotyrannus.		

### Ficha II: DATOS DEL GRUPO ORNITHOMIMOSAURIA:

Suborden:	Theropoda.	Edad geológica:	Cretácico (Barremiense-Maastrichtiense).
Clado:	Maniraptoriformes.	Distribución continental:	Asia (Mongolia), Europa (España, Inglaterra) y Norteamérica.
Infraorden:	Ornithomimosauria.	Nivel geológico (fm):	Fm. Iren Dabasu, Fm. Nemegt, Fm. Wealden, Fm. Ulansuhai, y Fm. Dinosaur Park. Escasos en la Fm. Djadokhta.
Superfamilia:		Medio sedimentario:	Abundantes en dep. fluviales y lacustres de ambientes estacionalmente húmedos, y escasos en ambientes áridos.
Familia:	Ornithomimidae.	Publicación:	(Xu et al., 2011), (Sereno, 2005), (Shapiro et al., 2003), (Sternberg, 1933), (Marsh, 1890), (Barsbold, 1976), (Osmolska et al., 1972), (Pérez-Moreno et al., 1994), (Barsbold, 1988), (Kobayashi & Lu, 2003), (Ji et al., 2003).
Especies características:	Garudimimus, Pelecanimimus, Harpymimus, Ornithomimus, Gallimimus, Sinornithomimus, Struthiomimus, Anserimimus, Archeornithomimus, Deinocheirus, Shenzhousaurus.		

### Ficha III: DATOS DEL GRUPO OVIRAPTOROSAURIA:

Suborden:	Theropoda.	Edad geológica:	Cretácico inf. (Aptiense) - Cretácico sup. (Campaniense-Maastrichtiense)
Clado:	Maniraptora.	Distribución continental:	Asia (desierto de Gobi, Mongolia, China) y Norteamérica.
Infraorden:	Oviraptorosauria.	Nivel geológico (fm):	Fm. Djadokhta, Fm. Ukhaa Tolgod, Fm. Yixian, Fm. Horseshoe Canyon, Fm. Two Medicine.
Superfamilia:		Medio sedimentario:	Facies de dunas e interdunas depositadas en región árida. Escasos en sedimentos fluviales.
Familia:	Oviraptoridae.	Publicación:	(Jerzykiewicz and Russell, 1991), (Ji et al., 2000), (Jerzykiewicz et al., 1993), (Clark et al., 1999), (Eberth, 1993), (Loope et al., 1998), (Ostrom, 1970), (Gilmore, 1924), (Sternberg, 1940), (Paul, 2002), (Barsbold, 1986).
Especies características:	Caudipteryx, Incisivosaurus, Avimimus, Microvenator, Caenagnathasia, Oviraptor, Khaan, Citipati, Hagryphus, Conchoraptor, Chirostenotes, Rinchenia, Gigantoraptor, Nomingia, Elmisaurus, Nemegtomaia.		

### Ficha IV: DATOS DEL GRUPO SPINOSAUROIDEA:

Suborden:	Theropoda.	Edad geológica:	Cretácico inf. (Berriasiense) - Cretácico sup. (Turonense)
Clado:	Tetanurae.	Distribución continental:	Europa, Norteamérica y Gondwana tropical.
Infraorden:		Nivel geológico (fm):	Fm. Morrison, Fm. Wessex, Fm. Baharija, Fm. Ulansuhai, Fm. Elharz, Fm. Kem Kem Beds, Fm. Middle Oxford Clay, Fm. Marnes de Dives
Superfamilia:	Spinosauroidea.	Medio sedimentario:	Depósitos fluviolacustres, llanuras costeras estacionalmente áridas, ambientes de manglares tropicales.
Familia:		Publicación:	(Foster et al., 2001), (Chen et al., 1998), (Currie & Chen, 2001), (Ostrom, 1978), (Dal Sasso & Signore, 1998), (Dodson et al., 1980), (Reyfield et al., 2007), (Sues et al., 2002), (Amiot et al., 2010), (Cavin, 2010).
Especies características:	Magnosaurus, Megalosaurus, Baryonyx, Piveteasaurus, Poekilopleuron, Irritator, Kaijiangosaurus, Eustreptospondylus, Piatnitzkysaurus, Metriacanthosaurus, Torvosaurus, Suchomimus, Spinosaurus.		

**ANEXO 2:**  
**Tabla I: TAXONES DEL GRUPO TYRANNOSAUROIDEA:**

<b><u>Taxón:</u></b>	<b><u>Edad:</u></b>	<b><u>Localización:</u></b>	<b><u>Formación:</u></b>	<b><u>Med. sedim.:</u></b>	<b><u>Bibliografía:</u></b>
<i>Iliosuchus incognitus</i>	Jurásico medio (Bathoniense)	Inglaterra	Fm. Middle Oxford Clay	Medio marino somero sin oleaje. Depósito de barros.	Von Huene, 1932; Galton, 1976
<i>Guanlong wucai</i>	Jurásico sup. (Oxfordiense)	R.P. China (Xinjiang)	Fm. Shishugou (cuenca de Junggar)	Medio fluvial con bosques y clima estacional.	Xu Xing <i>et al.</i> , 2006
<i>Stokesaurus clevelandi</i>	Jurásico sup. (Kimmeridgiense-Tithoniense)	EE.UU. (Utah)	Fm. Morrison	Clima húmedo con bosques de secuoyas.	Madsen, 1974
<i>Aviatyrannis jurassica</i>	Jurásico sup. (Kimmeridgiense)	Portugal	Fm. Alcobaça	Medio fluviodeltaico con transgresiones marinas periódicas.	Rauhut, 2003; Mateus, 2006
<i>Dilong paradoxus</i>	Cretácico inf. (Hauteriviense)	R.P. China	Fm. Yixian	Medio fluvial tropical con vulcanismo frecuente.	Xu Xing <i>et al.</i> , 2004
<i>Eotyrannus lengi</i>	Cretácico inf. (Barremiense)	Inglaterra (Isla de Wight)	Fm. Wessex	Medio continental con clima estacional marcado.	Hutt <i>et al.</i> , 2001
<i>Tyrannosauridae indet. (dientes y premaxilares)</i>	Cretácico inf. tardío (Albiense-Turoniense)	EE.UU. (Utah), Japón.	Fms. Dakota, Cedar Mountain, Grupo Tetori.	Medio fluvial y lacustre que pasa a medio marino somero con depósitos de lodo.	Kirkland <i>et al.</i> , 1997; Manabe, 1999
<i>Tyrannosauridae indet. (dientes y premaxilares)</i>	Cretácico sup. (Cenomaniense-Santoniano)	Kazajstán, Tayikistán, Uzbekistán.	Fms. Beleuta Svita, Bostobe Svita, Kankazgan, Bissekty.	Medio fluvial anastomosado que desemboca en el mar. Período de regresión marina.	Nessov, 1995; Redman & Leighton, 2009
<i>Alectrosaurus olseni</i>	Cretácico sup. (Cenomaniense-Campaniense)	R.P. China, Mongolia	Fms. Iren Dabasu, Bayanshiree Svita.	Medio fluvial meandriforme con inundaciones periódicas.	Mader & Bradley, 1989; Currie & Eberth, 1993
<i>Gorgosaurus libratus</i>	Cretácico sup. (Campaniense medio)	EE.UU. (Arizona Montana), Canadá (Alberta).	Fms. Dinosaur Park, Judith River, Fruitland.	Medio fluvial y aluvial que drenan a una llanura costera.	Lambe, 1914
<i>Daspletosaurus torosus</i>	Cretácico sup. (Campaniense medio-tardío)	EE.UU. (Montana), Canadá (Alberta), Nuevo México.	Fms. Dinosaur Park, Oldman, Kirtland, Two Medicine.	Medio fluvial canaliforme y aluvial, con clima estacional marcado.	Russell, 1970
<i>Alioramus remotus</i>	Cretácico sup. (Campaniense)	Mongolia	Fms. Nemegt, Nogon-Tsav.	Ambiente húmedo con planicies anegables, ríos y paleosuelos. Dep. de caliche indican sequías periódicas.	Kurzanov, 1976; Carr <i>et al.</i> , 2005
<i>Appalachiosaurus montgomeriensis</i>	Cretácico sup. (Campaniense)	EE.UU. (Alabama)	Fm. Demopolis Chalk	Medio costero de bahía con sedimentos pelágicos formando depósitos de creta.	Carr <i>et al.</i> , 2005; Holtz, 2004
<i>Dryptosaurus aquilunguis</i>	Cretácico sup. (Campaniense-Maastrichtiense)	EE.UU. (New Jersey)	Fms. Navesink, Mount Laurel, Marshalltown.	Medio marino somero con depósitos neríticos.	Marsh, 1877; Carr <i>et al.</i> , 2005
<i>Albertosaurus sarcophagus</i>	Cretácico sup. (Campaniense-Maastrichtiense)	EE.UU. (Wyoming, Montana, Alabama), Canadá (Alberta).	Fms. Horseshoe Canyon, Judith River, Lance, Demopolis Chalk.	Medio marino costero con clima cálido. Depósitos pelágicos.	Osborn, 1905

<i>Tarbosaurus bataar</i>	Cretácico sup. (Campaniense-Maastrichtiense)	Mongolia, R.P.China	Fms. Nemegt, Quiba, Subashi, Yuanpu, grupo Wangshi.	Medio fluvial con clima húmedo y bosques.	Maleev, 1955
<i>Tyrannosaurus rex</i>	Cretácico sup. (Campaniense-Maastrichtiense)	EE.UU.(Montana, Dakota, Texas, Colorado, Utah), Canadá (Alberta).	Fms. Hell Creek, Lance, Laramie, North Horn, Willow Creek, Frenchman.	Medio fluvial y pantanoso con clima húmedo, cercano a zona costera.	Osborn, 1905

**Tabla II: TAXONES DEL GRUPO ORNITHOMIMOSAURIA:**

<b><u>Taxón:</u></b>	<b><u>Edad:</u></b>	<b><u>Localización:</u></b>	<b><u>Formación:</u></b>	<b><u>Med. sedim.:</u></b>	<b><u>Bibliografía:</u></b>
<i>Nqwebasaurus thwazi</i>	Cretácico inf. (Valanginiense)	Sudáfrica	Fm. Kirkwood	Medio continental costero con depósitos fluviales y marino somero.	De Klerk <i>et al.</i> , 2000; Allain <i>et al.</i> , 2014
<i>Valdoraptor oweni</i>	Cretácico inf. (Valanginiense tardío)	Inglaterra	Fm. Tunbridge Wells Sand, Grupo Wealden	Medio continental fluvial con influencia marina costera.	Olshevsky, 1991; Allain <i>et al.</i> , 2014
<i>Pelecanimimus polyodon</i>	Cretácico inf. (Barremiense tardío)	España	Fm. Calizas de la Huergina.	Llanuras costeras fangosas carbonat., con influencia marina, y lagos carbonatados.	Perez-Moreno <i>et al.</i> , 1994
<i>Shenzhousaurus orientalis</i>	Cretácico inf. (Barremiense)	R.P. China	Fm. Yixian.	Medio fluvial tropical con vulcanismo frecuente.	Ji <i>et al.</i> , 2003
<i>Sinornithomimus dongi</i>	Cretácico inf. (Aptiense-Albiense)	R.P. China	Fm. Ulansuhai	Medio fluvial con grandes inundaciones periódicas.	Kobayashi <i>et al.</i> , 1999; Kobayashi & Lu, 2003
<i>Harpymimus ocklandnilovi</i>	Cretácico inf. (Albiense tardío)	Mongolia	Fm. Shinekhudag Svita	Medio fluvial con clima árido.	Barsbold & Perle, 1984
<i>Garudimimus brevipes</i>	Cretácico sup. (Cenomaniense-Santonense)	Mongolia	Fm. Bayanshiree Svita	Medio fluvial meandriforme con clima semiárido.	Barsbold, 1981
<i>Ornithomimus velox</i>	Cretácico sup. (Campaniense-Maastrichtiense)	EE.UU. (Utah, Colorado, Wyoming), Canadá (Alberta)	Fms. Denver, Ferris, Horsehoe Canyon, Dinosaur Park, Kaiparowits	Medio fluvial de alta sinuosidad, con pantanos y estuarios y clima tropical.	Marsh, 1890
<i>Struthiomimus altus</i>	Cretácico sup. (Campaniense-Maastrichtiense)	Canadá (Alberta)	Fms. Dinosaur Park, Horsehoe Canyon.	Medio continental (zonas de aluvión y pantanos carbonif.) y marino costero (canales de estuario)	Lambe, 1902; Osborn, 1917; Gilmore, 1920; Parks, 1928
<i>Dromiceiomimus brevitertius</i>	Cretácico sup. (Campaniense-Maastrichtiense)	EE.UU. (Montana), Canadá (Alberta)	Fms. Judith River, Horsehoe Canyon.	Medio continental (zonas de aluvión) y marino costero (canales de estuario)	Russell, 1972; Parks, 1926
<i>Archeornithomimus asiaticus</i>	Cretácico sup. (Campaniense)	R.P. China	Fm Iren Dabasu	Medio fluvial meandriforme con inundaciones periódicas.	Russell, 1972; Gilmore, 1933; Currie & Eberth, 1993
<i>Gallimimus bullatus</i>	Cretácico sup. (Maastrichtiense)	Mongolia	Fm. Nemegt	Medio fluvial con clima húmedo y bosques.	Osmolska, Roniewicz, & Barsbold, 1972
<i>Anserimimus planinyaichus</i>	Cretácico sup. (Maastrichtiense)	Mongolia	Fm. Nemegt Svita	Medio deltaico con depósitos fluviolacustres.	Barsbold, 1988
<i>Deinocheirus mirificus</i>	Cretácico sup. (Maastrichtiense)	Mongolia	Fm. Nemegt	Medio fluvial con clima húmedo y bosques.	Osmolska & Roniewicz, 1970

**Tabla III: TAXONES DEL GRUPO OVIRAPTOROSAURIA:**

<b><u>Taxón:</u></b>	<b><u>Edad:</u></b>	<b><u>Localización:</u></b>	<b><u>Formación:</u></b>	<b><u>Med. sedim.:</u></b>	<b><u>Bibliografía:</u></b>
<i>Incisivosaurus gauthieri</i>	Cretácico inf. (Barremiense)	R.P. China	Fm Yixian	Medio fluvial tropical con vulcanismo frecuente.	Xu, Cheng, Wang, & Chang, 2002
<i>Caudipteryx zoui</i>	Cretácico inf. (Barremiense)	R.P. China	Fm Yixian	Medio fluvial tropical con vulcanismo frecuente.	Ji, Currie, Norell, & Ji, 1998 ; Zhou & Wang, 2000
<i>Microvenator celer</i>	Cretácico inf. (Aptiense tardío)	EE.UU. (Montana, Wyoming)	Fm. Cloverly	Medio marino costero con facies transgresivas de mar interior.	Ostrom, 1970
<i>Caenagnathasia martinsoni</i>	Cretácico sup. (Turoniense)	Kazajistán, Uzbekistán	Fm. Bissekty, Bostobinskaya Svita.	Medio fluvial anastomosado que pasa a medio marino somero.	Currie, Godfrey & Nessov, 1993
<i>Avimimus portentosus</i>	Cretácico sup. (Campaniense)	R.P. China, Mongolia	Fms. Iren Dabasu, Djadokhta Svita.	Medio desértico con dunas de arena, y medio fluvial con inundaciones usuales.	Kurzanov, 1981
<i>Oviraptor philoceratops</i>	Cretácico sup. (Campaniense medio)	R.P. China, Mongolia	Fms. Tugrigin-Shire, Zamyn-Khond y Bayan Mandahu.	Medio desértico con dunas de arena.	Barsbold, 1976; Osborn, 1924
<i>Khaan mckennai</i>	Cretácico sup. (Campaniense medio)	Mongolia	Fm. Djadokhta	Medio desértico con dunas de arena	Clark, Norell, & Barsbold, 2001
<i>Citipati osmolskae</i>	Cretácico sup. (Campaniense)	Mongolia (Desierto de Gobi)	Fm. Djadokhta (Ukha Tolgod)	Medio desértico con dunas de arena	Clark, Norell, & Barsbold, 2001
<i>Hagryphus giganteus</i>	Cretácico sup. (Campaniense)	EE.UU. (Utah)	Fm. Kaiparowits	Planicies aluviales bordeando el Mar Interior del Oeste.	Zanno & Sampson, 2005
<i>Conchoraptor gracilis</i>	Cretácico sup. (Campaniense)	Mongolia (Desierto de Gobi)	Fm. Nemegt	Medio fluvial con clima húmedo y bosques.	Barsbold, 1986; Kundrát & Janácek, 2007
<i>Chirosstenotes pergracilis</i>	Cretácico sup. (Campaniense-Maastrichtiense)	EE.UU. (Dakota del Sur, Montana), Canadá (Alberta)	Fms. Hell Creek, Two Medicine, Dinosaur Park, Judith River.	Medio continental fluvial y pantanoso, canales de estuario, y medio semiárido con clima estacional	Gilmore, 1924; R. M. Sternberg, 1940; Currie & Russell, 1988
<i>Gigantoraptor erlianensis</i>	Cretácico sup. (Campaniense-Maastrichtiense)	Mongolia	Fm. Iren Dabasu	Medio fluvial meandriforme con inundaciones periódicas.	Xu <i>et al.</i> , 2007; Paul, G. S., 2002
<i>Nomingia gobiensis</i>	Cretácico sup. (Maastrichtiense inf.)	Mongolia	Fm. Nemegt	Medio fluvial con clima húmedo y bosques.	Barsbold <i>et al.</i> , 2000
<i>Rinchenia mongoliensis</i>	Cretácico sup. (Maastrichtiense)	Mongolia	Fm. Nemegtskaya Svita	Medio fluvial con clima húmedo y bosques.	Barsbold, 1986; Barsbold, 1997
<i>Elmisaurus rarus</i>	Cretácico sup. (Maastrichtiense)	Mongolia	Fm. Nemegt	Medio fluvial con clima húmedo y bosques.	Osmolska, 1981
<i>Ingenia yanshini</i>	Cretácico sup. (Maastrichtiense)	Mongolia	Fm. Barun Goyot, Khermin Tsav Beds.	Medio árido con dunas eólicas de arena.	Barsbold, 1981; Easter, 2013
<i>Nemegtomaia barsboldi</i>	Cretácico sup. (Maastrichtiense)	Mongolia	Fm. Nemegtskaya Svita	Medio fluvial con clima húmedo y bosques.	Lu <i>et al.</i> , 2005

**Tabla IV: TAXONES DEL GRUPO SPINOSAUROIDEA:**

<b><u>Taxón:</u></b>	<b><u>Edad:</u></b>	<b><u>Localización:</u></b>	<b><u>Formación:</u></b>	<b><u>Med. sedim.:</u></b>	<b><u>Bibliografía:</u></b>
<i>Magnosaurus nethercombensis</i>	Jurásico medio (Aalenense-Bajociense)	Inglaterra	Fm. Oolitos inf. de Dorset	Medio marino somero.	Huene, 1932; Huene, 1926
<i>Megalosaurus lydekkeri</i>	Jurásico medio (Bathoniense medio)	Inglaterra	Fm. Calizas de Taynton	Medio continental fluvial de baja velocidad, y medio lacustre.	Huxley, 1869; Buckland, 1824
<i>Poekilopleuron bucklandii</i>	Jurásico medio (Bathoniense medio)	Francia	Fm. Calizas de Caen	Medio continental fluvio-lacustre.	Eudes-Deslong champs, 1838
<i>Eustreptospondylus oxoniensis</i>	Jurásico medio (Calloviense)	Inglaterra	Fm. Middle Oxford Clay	Medio marino somero sin oleaje. Depósito de barros.	Paul, 1964; Walker, 1988
<i>Piatnitzkysaurus floresi</i>	Jurásico medio (Calloviense)	Argentina	Fm. Cañadón Asfalto	Medio fluvial y lacustre con depósitos volcánicos.	Bonaparte, 1979
<i>Piveteausaurus divesensis</i>	Jurásico medio (Calloviense tardío)	Francia	Fm. Marnes de Dives	Medio costero y marino somero.	Taquet & Welles, 1977; Walker, 1964
<i>Ostafrikasaurus crassiserratus</i>	Jurásico sup. (Titoniense)	Tanzania	Fm. Tendaguru	Medio continental árido con cursos fluviales dispersos.	Buffetaut, 2008, 2012; Rauhut, 2011
<i>Baryonix walkeri</i>	Cretácico inf. (Barremiense)	Inglaterra, España.	Fm. Weald Clay	Facies parálicas y continentales de agua dulce. Medio fluvio-deltaico.	Charig & Milner, 1986; Rayfield <i>et al.</i> , 2007
<i>Afrovenator abakensis</i>	Cretácico inf. (Barremiense)	Niger	Fm. Tiouarén	Medio fluviolacustre de baja energía con poca variedad topográfica.	Sereno, Wilson, Larsson, Sues & Dutheil, 1994
<i>Suchomimus tenrensis</i>	Cretácico inf. (Aptiense)	Niger	Fm. Elharz	Depósitos de canal fluvial expuestos en medio de campos de dunas.	Taquet & Russell, 1998
<i>Ichthyovenator laosensis</i>	Cretácico inf. (Aptiense)	Laos	Fm. Gres superior.	Medio fluvio-deltaico que conecta con medio marino somero.	Allain <i>et al.</i> , 2012
<i>Cristatusaurus lapparenti</i>	Cretácico inf. (Aptiense tardío)	Niger	Fm. Elharz	Depósitos de canal fluvial expuestos entre campos de dunas.	Sereno <i>et al.</i> , 1998
<i>Becklespinax altispinax</i>	Cretácico inf. (Berriasiense-Valanginiense)	Inglaterra	Fm. Hasting Beds	Medio fluvial con clima húmedo y extensos bosques.	Paul, 1988; Olshevsky, 1991
<i>Chilantaisaurus tashukouensis</i>	Cretácico inf. (Berriasiense-Hauteriviense)	R.P. China, Rusia.	Fms. Ulansuhai, Turginskaya Svia.	Medio fluvial con grandes inundaciones periódicas.	Hu, 1964; Riabinin, 1914
<i>Irritator challengeri</i>	Cretácico inf. (Albiense)	Brasil	Fm. Santana	Medio lacustre con agua salobre conectado con el mar. Clima tropical.	Martill, Cruickshank, Frey, Small & Clarke, 1996
<i>Oxalaia quilombensis</i>	Cretácico sup. (Cenomanense temprano)	Brasil	Fm. Alcântara, Grupo Itapecuru.	Medio continental con clima húmedo, abundante vegetación y cauces fluviales.	Kellner <i>et al.</i> , 2011; Medeiros, 2006
<i>Siamosaurus suteethorni</i>	Cretácico sup. (Cenomanense)	Tailandia	Fms. Sao Khua, Khok Kruat.	Medio continental estacional con algunos cauces fluviales	Buffetaut, & Ingavat, 1986.

<i>Spinosaurus aegyptiacus</i>	Cretácico sup. (Cenomanense)	Egipto, Marruecos.	Fms Baharija, Continental Red Beds, Kem Kem Beds.	Depósitos de estuario. Medio fluvio-deltaico, con intercalación de depósitos lacustres.	Stromer, 1915; Rodrigues <i>et al.</i> , 2011; Cavin, 2010
<i>Sigilmassasaurus brevicollis</i>	Cretácico sup. (Cenomanense)	Marruecos	Continental Red Beds, Kem Kem Beds.	Medio fluvial de baja intensidad y deltaico, con intercalación de depósitos lacustres.	Russell, 1996; Cavin, 2010