

# Los estudios de la termorregulación en dinosaurios

Omar Patricio Recabarren Jara.

Programa de Máster en Paleontología Avanzada, Universidad Complutense de Madrid, Ciudad Universitaria s/n, Madrid, España.

## Resumen

El presente trabajo pretende ser una síntesis de las investigaciones de la endotermia en los dinosaurios, abordando el tema desde la mitad del siglo 20. Los fundamentos para aseverar la endotermia en los dinosaurios, se basan en: los estudios de la histología ósea, su postura erguida, la hemodinámica, su actividad y la proporción del depredador y la presa.

Estos argumentos han sido fuertemente criticados y actualmente se piensa, si existió endotermia en los dinosaurios, que esta se dio en algunos grupos, y otros pudieron regular su temperatura por medio de la homeotermia inercial. Investigaciones recientes, con isótopos extraídos de dientes de dinosaurios del Cretácico tardío, han sugerido la endotermia en ellos.

## Índice

1. Introducción.....	1
1. 1. Antecedentes.....	2
2. El debate por la endotermia de los dinosaurios.....	3
2. 1. La morfología y el nivel de actividad.....	3
2. 2. El corazón y la presión sanguínea.....	4
2. 3. El tejido óseo.....	5
2. 4. La proporción del depredador y la presa.....	7
2. 5. La gigantotermia.....	7
2. 6. Cornetes nasales.....	8
2. 7. Isótopos.....	10
3. Conclusiones.....	10
4. Bibliografía.....	10

## 1. INTRODUCCIÓN

Los dinosaurios surgieron en el Triásico Superior hace 237 Ma, y dominaron las faunas terrestres durante los siguientes 171 Ma, hasta su extinción a finales del Cretácico, hace 66 Ma (Langer *et al.*, 2010; Cohen *et al.*, 2013). Las formas basales eran en su mayoría bípedos y no excepcionalmente grandes, y probablemente omnívoros pero también los habían herbívoros y carnívoros (Langer *et al.*, 2010). Al comienzo del Mesozoico, los dinosaurios surgieron de una rama de los Diápsidos, los Arcosaurios (Hilton, 2003). Los dinosaurios son uno de los grupos mejor conocidos, más intensamente estudiados y de mayor éxito de los tetrápodos (Brusatte, 2012).

El metabolismo de los dinosaurios, es un tema controvertido e interesante para los paleontólogos de vertebrados. Los estudios de la endotermia en los dinosaurios a ofrecido argumentos tanto en contra como a favor, y continua arrojando controversias actualmente (Glut, 2000; Gillooly *et al.*, 2006).

Por definición la endotermia es el establecimiento de una elevada temperatura corporal interna, producida por el metabolismo e independiente del ambiente. Esta temperatura es más o menos constante, alrededor de los 38° C (Bennet, 1987; Clarke & Pörtner, 2010; Nespolo *et al.*, 2011). Además la endotermia propicia una gran potencia muscular y un crecimiento rápido (Clarke & Pörtner, 2010). Los costos también son bien conocidos, la alta tasa metabólica necesaria para sostener la endotermia, requiere una gran cantidad de alimento (Bennett, 1987; Clarke & Pörtner, 2010). La temperatura del cuerpo puede presentar variabilidad circadiana, con la amplitud normalmente inversamente proporcional al tamaño del cuerpo; también puede ser suspendida temporalmente durante períodos de letargo o hibernación (Clarke & Pörtner, 2010). La homeotermia es el mantenimiento de una temperatura corporal constante en diferentes ambientes térmicos. Antes sinónimo de lo que ahora se denomina endotermia, este término se aplica a cualquier organismo que mantiene una temperatura interna más o menos constante, independiente de la fuente dominante de calor (Schmidt-Nielsen, 1984; Bennett *et al.*, 2000; Clarke & Pörtner, 2010; Griebeler, 2013).

La endotermia representa uno de los avances más significativos en la evolución de los vertebrados (Hayes & Garland, 1995). La distinción entre la endotermia y la ectotermia es una de las características centrales que divide a los animales vertebrados (Seymour *et al.*, 2004). Para los organismos ectotérmicos, la principal fuente de calor responsable de controlar la temperatura del cuerpo, proviene del medio ambiente. Ellos, mediante mecanismos conductuales como tomar el sol, o protegerse en la sombra, logran regular su temperatura corporal (Clarke & Pörtner).

La endotermia y la homeotermia son características conocidas e importantes de la biología de los mamíferos y las aves actuales, y son consideradas como sus principales innovaciones o adaptaciones (Clarke & Pörtner, 2010). Ellas evolucionaron independientemente en estos linajes a partir de los terápsidos (mamíferos) y los terópodos avianos (aves) (Schmidt-Nielsen, 1984; Bennett *et al.*, 2000; Seymour *et al.*, 2004; Griebeler, 2013). Bakker (1972) plantea que los animales endotérmicos, producen en reposo más calor que un reptil del mismo peso y en la misma temperatura ambiental.

Los animales endotérmicos son capaces de habitar en una amplia gama de climas y mantener altos niveles de actividad, en comparación con los ectotérmicos (Pontzer *et al.*, 2009).

## **1. 1. Antecedentes**

La fisiología metabólica de los dinosaurios, es importante para la reconstrucción de su ecología, de su comportamiento y su destino final (Barrick *et al.*, 1996; Hillenius & Ruben, 2004).

Schmidt-Nielsen (1984) menciona que la discusión, en general, esta fundada en: si los dinosaurios mantenían una temperatura corporal más o

menos constante como los mamíferos, con altas tasas metabólicas, o como los reptiles, con tasas metabólicas más bajas. Aunque muchos reptiles son capaces de mantener la temperatura corporal por encima de la temperatura ambiente, su temperatura corporal no se mantienen dentro de los límites de la endotermia y por lo tanto se definen como heterotermos ectotérmicos (Greenberg, 1980). Schmidt-Nielsen (1984), señala que la masa corporal de un animal grande, le ayudará a suavizar las variaciones de la temperatura corporal. Cuando se trata del tamaño de los grandes dinosaurios, a la gran mayoría se le habría hecho posible mantener una temperatura interna casi constante, durante períodos de varios días.

Seebacher (2003) y Barrick *et al.* (1996), señalan que el debate se ha centrado solo en saber si los dinosaurios eran endo o ectodermos, pregunta que ellos consideran inadecuada y simplista, debido a la diversidad enorme de Dinosauria, tanto en el espacio como en el tiempo. Seebacher (2003) afirma que es poco probable que todos los dinosaurios hayan tenido la misma fisiología. Por lo tanto, la pregunta adecuada sería: ¿qué dinosaurios ganaron una ventaja selectiva a partir de la elevación de su tasa metabólica y la producción de calor. Y qué dinosaurios se habrían beneficiado de la ectotermia?.

## **2. EL DEBATE POR LA ENDOTERMIA DE LOS DINOSAURIOS**

A continuación se presenta un resumen de los estudios usados para afirmar o refutar la hipótesis de la endotermia en los dinosaurios no avianos.

### **2. 1. La morfología y el nivel de actividad**

Para saber el nivel de actividad de un organismo, es importante observar su postura (Bakker, 1968). Esto se aprecia en los vertebrados actuales, como las aves, los mamíferos y los reptiles (Bakker, 1972; Lucas, 1999). Estos vertebrados vivientes muestran una correlación casi perfecta entre la postura y el metabolismo (Lucas, 1999).

Las pisadas fósiles, estrechas hacia la línea media y la anatomía articular de los fósiles de dinosaurios, bípedos y no bípedos, muestran que tenían una conformación corporal totalmente erguida y vertical (Bakker, 1972; 1986). La morfología de los dinosaurios demuestra la capacidad para sostener velocidades constantes. Si es comparada con la morfología de un reptil de peso equivalente, cuya disposición del quiridio se proyecta desde los laterales, permite conjeturar que una velocidad constante no es posible para los reptiles. Tomando como base estas diferencias, la endotermia en los dinosaurios puede ser posible (Bakker, 1972).

Pontzer *et al.* (2009) menciona que los cálculos de volumen máximo de oxígeno de los dinosaurios versus su tasa metabólica en reposo, permiten saber el tipo de regulación térmica que poseían. La fisiología de los ectotérmicos modernos no permite una actividad aeróbica sostenida en el tiempo, como ocurre con las aves y los mamíferos. Este estudio sugiere que los dinosaurios bípedos mayores de 20 Kg eran endotérmicos. Los análisis fueron hechos con dinosaurios de distintas dimensiones y estimaciones de

peso (p. e. *Velociraptor*, *Allosaurus* y *Tyrannosaurus*). Los reptiles actuales no pueden alcanzar los valores máximos de potencia aeróbica, extrapolados para los grandes dinosaurios. Estos valores máximos, si se observan en animales endotérmicos como las aves y los mamíferos.

Algunos dinosaurios terópodos y ornitópodos, en muchos aspectos se asemejan a las aves y a los mamíferos. Las principales características de esta semejanza incluyen: miembros delgados, alargados y lo especial de sus articulaciones. Sus articulaciones indican una capacidad de doblar las extremidades de manera aguda, como ocurre con los codos, muñecas, rodillas y tobillos (Lucas, 1999). Los huesos huecos, las proporciones en las extremidades (indicativos de la bipedestación), su cola larga y rígida (utilizada para el balanceo de precisión durante la marcha), contribuyen a pensar en la velocidad y agilidad de algunos dinosaurios. Los dinosaurios terópodos y ornitópodos parecen haber sido tan rápidos y ágiles como las aves y los mamíferos actuales, lo que sugiere la endotermia (Lucas, 1999).

## **2. 2. El corazón y la presión sanguínea**

Los sobrevivientes más próximos de los dinosaurios no avianos, las aves y los cocodrilos, nos dan información para la interpretación de la fisiología de los dinosaurios, especialmente del sistema circulatorio (Bakker, 1968, 1986). Las aves tienen un corazón de cuatro cámaras muy eficiente. Los corazones con tres cámaras, variedad común de los lagartos, serpientes y tortugas son mucho menos sofisticados (Fig. 1B) (Bakker, 1972, 1986). Dado que los mamíferos también tienen un corazón de cuatro cámaras, se puede decir que esta característica es probablemente esencial para un alto nivel de actividad (Fig. 1B, C). Solo entre los reptiles modernos, los cocodrilos tienen un corazón de cuatro cámaras, aunque no es tan refinado y eficiente como el de las aves (Fig. 1B) (Bakker, 1972, 1986).

Lucas (1999), estima que la distancia entre el corazón y el cerebro debe estar relacionado, de alguna manera, con la presión sanguínea (Fig. 1A). La alta presión arterial (típica de un corazón tetracameral, tipo mamífero o ave), sugiere muchas probabilidades de endotermia para los dinosaurios de cuello largo como los saurópodos (Fig. 1A). Lucas (1999), también plantea otra explicación para la irrigación sanguínea hacia la cabeza en los dinosaurios de cuello largo. Esta explicación sugiere que poseían válvulas arteriales y que podían contraer los músculos del cuello, tal como lo hacen las jirafas actuales. De esta manera se llevaría sangre a la cabeza sin necesidad de una presión arterial demasiado grande.

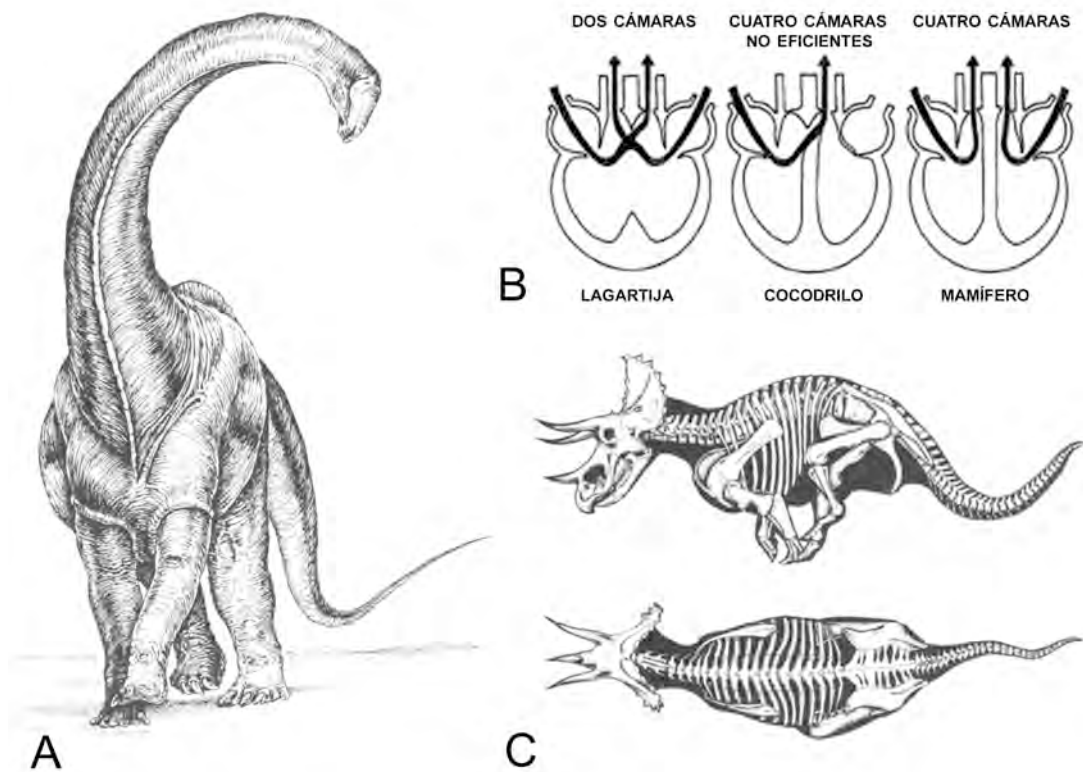


Figura 1. A, dinosaurio de cuello largo *Diplodocus*; B, tipos de corazones: de lagartija con dos cámaras, de cocodrilos con cuatro cámaras imperfectas y de mamífero, con cuatro cámaras separadas por un tabique completo. C, representación de carrera activa de *Triceratops*, dinosaurio de aproximadamente 5 toneladas. Tomado y modificado de Bakker (1986) y Lucas (1999).

### 2. 3. El tejido óseo

En los tejidos óseos de dinosaurios y mamíferos, se aprecian unos canales llamado canales de Havers, los cuales son cilíndricos y largos (Fig. 2A y B). Estos canales se depositan en capas concéntricas (observado en un corte transversal), y son los encargados de permitir el paso de paquetes vasculares y nerviosos (Bakker, 1986). Bakker (1972), observa que los canales de Havers se encuentran fuertemente empaquetados, sobre todo en los fósiles de dinosaurios adultos (carnívoros y herbívoros). Estas capas empaquetadas, que contienen los canales de Havers, están relacionadas con el crecimiento rápido en los dinosaurios (sobre todo las capas más anchas), tal como sucede en los mamíferos (Fig. 2C y E) (Bakker, 1986). Las capas están formadas por tejido óseo fibrolamelar (Bakker, 1986).

Los reptiles muestran un tejido distinto, llamado hueso laminar zonal (Fig. 2D). Es muy compacto, poco vascularizado y altamente secuenciado concéntricamente, muy distinto al de dinosaurios y mamíferos (Bakker, 1972, 1986; Ruben *et al.*, 1998). La similitud de los tejidos óseos entre los

dinosaurios y mamíferos, demostraría la endotermia en los dinosaurios (Bakker, 1972, 1986).

Benton (2009) señala que la formación del hueso fibrolamelar implica tasas de crecimiento rápidas y no necesariamente endotermia; uno de los factores determinantes para que se produjera el crecimiento rápido, pudo ser la necesidad de alcanzar pronto la madurez sexual. Sin embargo, los estudios de Köhler *et al.* (2012), hechos con cortes histológicos de fémures de rumiantes actuales (p. e. *Nesotragus moschatus*), sugieren que la formación sistemática de líneas estacionales en animales endotérmicos, desacredita el argumento clave en apoyo de los dinosaurios ectotérmicos. Este estudio afirma que la extensa vascularización del hueso fibrolamelar en los dinosaurios, esta estrechamente correlacionada con la producción de calor endógeno, en las máximas estacionalidades. Mamíferos y dinosaurios muestran la misma dinámica de crecimiento en los tejidos óseos, con un crecimiento variable en las estaciones frías y cálidas.

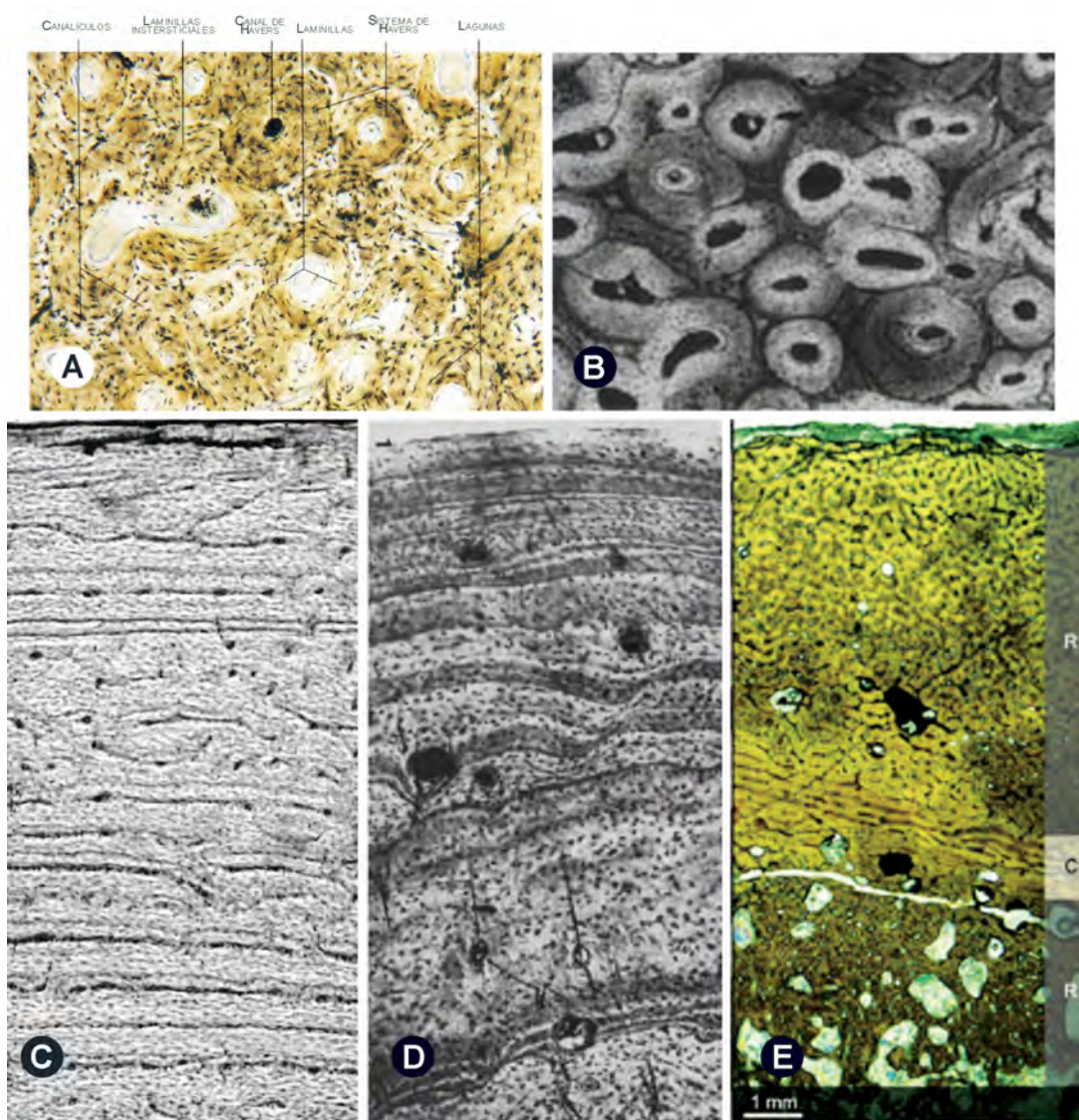


Figura 2. A, sección de hueso humano, se observan los sistemas de Havers y laminillas intersticiales (aumento x100); B, sección de hueso de dinosaurio, se observa el tejido óseo haversiano; C, corte transversal de fémur *Aepyros*

*melampus*, un mamífero rumiante. Se observa el hueso fibrolamelar; D, corte transversal de la corteza externa de una costilla de *Mesosaurus*, un pequeño reptil acuático del Pérmico Inferior de Brasil. Se observa el tejido óseo laminar zonal con amplia evidencia de los ciclos de crecimiento. Se aprecian pequeños y dispersos canales vasculares longitudinales. Visto con microscopio de luz ordinaria; E, corte transversal de diáfisis de fémur de *Edmontosaurus*, un dinosaurio polar hallado en Alaska. Se observan alternancias de ciclos de hueso fibrolamelar reticular R, crecimiento de verano y hueso fibrolamelar circunferencial C, crecimiento de invierno. Tomado y modificado de Ricqlès (1990); Geneser (1998); Benton (2005); Chinsamy *et al.* (2012) y Köhler *et al.* (2012).

## **2. 4. La proporción del depredador y la presa**

Un animal endotérmico necesita consumir más energía de la que necesita un ectotérmico de tamaño similar. Si tomamos como ejemplo a un león y a un cocodrilo, un león de 150 Kg come más alimentos y con mayor frecuencia que un cocodrilo de 150 Kg. Por lo tanto, en la naturaleza, un león debe tener más posibilidades y variedades de futuras presas que un cocodrilo (Lucas, 1999). Bakker (1986), desarrolla extensamente la comparación de peso corporal que tienen las poblaciones de dinosaurios con sus presas (el toma como ejemplo el *Tyrannosaurus rex*) y los mamíferos (como los felinos dientes de sable) con sus presas. Los fósiles de ambos (*Tyrannosaurus rex* y felinos dientes de sable), son hallados en proporciones similares en sus yacimientos respectivos, en Dakota del Sur, Estados Unidos. Sus cálculos de masa corporal de las poblaciones de depredador y presa, dieron como resultado una proporción similar. Para Bakker (1986) esta similitud solo tenía una explicación, que los dinosaurios y los mamíferos tenían iguales necesidades metabólicas. Por lo tanto, esto podría ser otra prueba para demostrar la endotermia en los dinosaurios.

Por otra parte, Bakker (1968, 1972, 1986) no toma en cuenta la variable tafonómica, la que puede ser primordial a la hora de hallar los fósiles de dinosaurios, lo que puede estar afectando y variando las proporciones de depredador y presa.

## **2. 5. La gigantotermia**

Los grandes dinosaurios mantenían temperaturas corporales más altas y más constante que los reptiles de menor tamaño, debido a que los grandes animales ectotérmicos se calientan y enfrían más lento que los animales ectotérmicos más pequeños. Esto recibe el nombre de homeotermia inercial, también llamado coloquialmente como gigantotermia (Clarke & Pörtner, 2010). Esto provoca que la temperatura interna del cuerpo se mantenga relativamente alta y constante (Paladino *et al.*, 1990; Spotila *et al.*, 1991; Clarke & Pörtner, 2010; Seymour, 2013). En otras palabras, la temperatura corporal de un dinosaurio se incrementa y las temperaturas fluctuantes de su cuerpo disminuyen cuando se incrementa la masa corporal. Esto a causa de una

menor proporción de la superficie del cuerpo, con respecto a su volumen (Seebacher, 2003).

Brusatte (2012) señala que no es seguro que todos los dinosaurios hayan tenido fisiologías similares. Además, menciona que los dinosaurios del Mesozoico variaron en masa de menos de un kilogramo a varias toneladas. Vivían en un espectro de diferentes entornos, y se comportaban de maneras distintas. Algunos pueden haber tenido metabolismo rápido, impulsados por el control interno de la temperatura, mientras que otros pueden haber sido más lentos y haber variado sus niveles de actividad en función de la temperatura del medio.

El estudio de los animales extintos a través de sus fósiles no es fácil y los dinosaurios no son la excepción. No es posible medir su temperatura corporal, sus niveles de actividad, ni sus gastos energéticos (Brusatte, 2012). No sólo eso, también hay que agregar que sus fósiles son muy escasos. Por lo tanto, todos los argumentos se basan en la interpretación de los tejidos óseos presentes en los fósiles, las tasas de crecimiento, la postura del cuerpo y la composición química de sus huesos fósiles (Brusatte, 2012).

Los estudios de Gillooly *et al.* (2006) están basados en un modelo matemático que estima la temperatura corporal de los dinosaurios, a partir del crecimiento ontogenético, deducido de los huesos fósiles. Estos estudios arrojan evidencia directa, de que la temperatura corporal en los dinosaurios aumenta sistemáticamente con el tamaño corporal. Al respecto, Seebacher (2003) afirma que la endotermia en los dinosaurios puede haber estado restringida a las especies más pequeñas, las que no tienen el nivel de homeotermia inercial característico de los dinosaurios gigantes.

Otra hipótesis, menciona que los pequeños dinosaurios probablemente estaban físicamente atados a la temperatura ambiente, debido a su mayor superficie corporal versus su volumen (Spotila *et al.*, 1991; Bell & Snively, 2008). En los climas templados y frescos ellos hibernaban (*sensu stricto*). La hibernación produce una disminución de toda actividad metabólica, bajando los requerimientos nutricionales (Spotila *et al.*, 1991; Bell & Snively, 2008). Esta habría sido la estrategia más factible durante el invierno y posible por el pequeño tamaño, la cual les pudo permitir encontrar refugio.

## **2. 6. Cornetes nasales**

Otro interesante punto de comparación y de diferencia, es la presencia o ausencia de los cornetes respiratorios en los fósiles de vertebrados. Esto como un sólido indicador de la condición de endotermia o ectotermia (Ruben *et al.*, 1997, 1998). Sin embargo, se ve dificultado porque en el caso de algunas especies de aves existentes, estos cornetes nasales son cartilagosos y probablemente también lo fueran en algunos dinosaurios no avianos, lo que dificultaría su fosilización. Se ha detectado en los animales endotérmicos actuales un ensanchamiento en esa zona, esto sirve para detectar o presumir la existencia de los cornetes nasales en las formas fósiles (Ruben *et al.*, 1998). Los cornetes nasales, tienen una fuerte asociación funcional con la endotermia (Fig. 3). Esto porque la endotermia está vinculada a altos niveles de consumo de oxígeno y a las altas tasas de ventilación pulmonar (Ruben *et al.*, 1998, 2003). En el caso de las aves y de los mamíferos, la ventilación pulmonar



sobrepasa 20 veces a la ventilación que tiene un reptil (ectotérmico por excelencia) (Nagy, 1987). Los cornetes se encargan de modificar el aire respirado (el epitelio calienta el aire inhalado y retiene el calor del aire exhalado), además recupera el vapor de agua contenido en el aire exhalado (Geist, 2000).

En los dinosaurios y en las aves más basales la falta de cornetes es incompatible con haber alcanzado un estado metabólico de endotermia (Fig. 3D, E). Sin embargo, esto cambio en la evolución de las aves (Ruben, 2003).

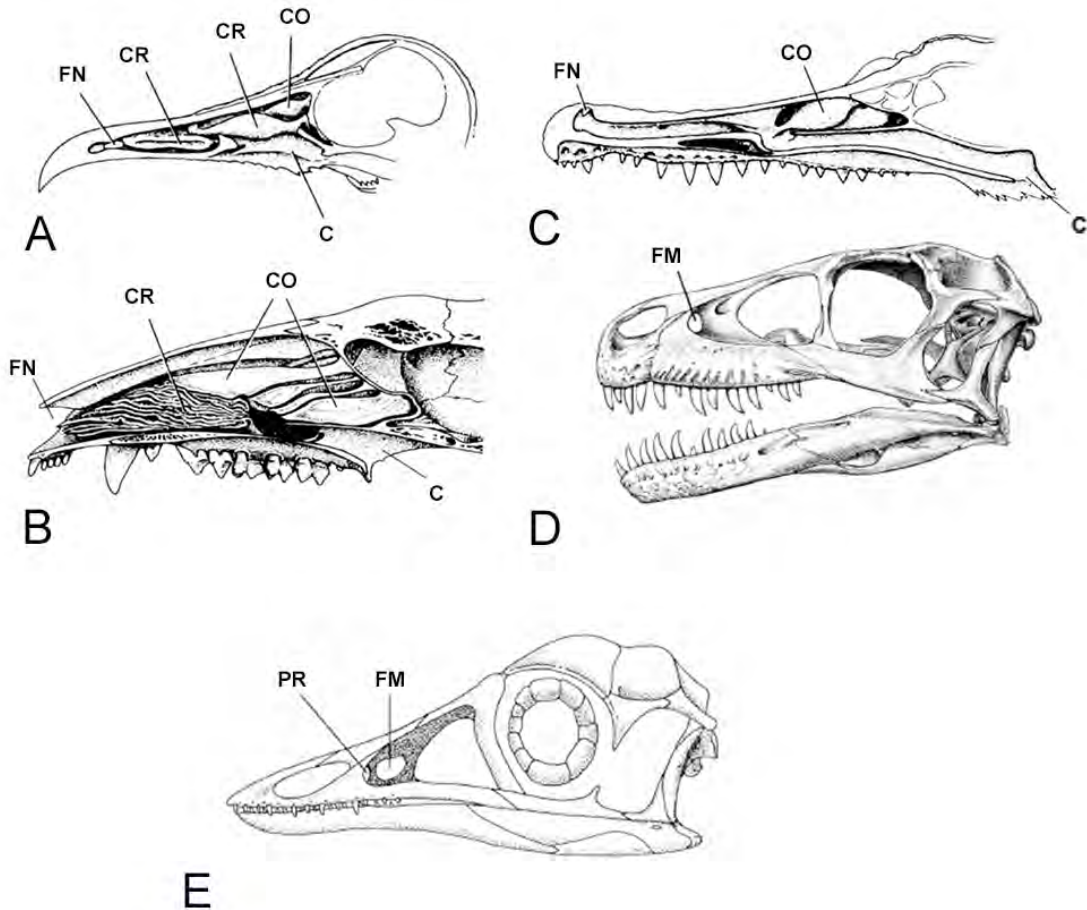


Figura 3. Anatomía del pasaje nasal en animales actuales: A, aves; B, mamíferos y C, cocodrilos. D, cráneo de un terópodo del género *Dromaeosaurus* y E, cráneo de *Archaeopteryx*, el ave más basal conocido hasta el momento. En ambos cráneos (D y E) se observa ausencia de cornetes nasales. Abreviaciones: FN= fosas nasales; CR= cornete respiratorio; CO= cornete olfativo; C= coana o fosa nasal interna; FM= fenestra del maxilar; PR= promaxilar. Tomado y modificado de Ruben *et al.* (1998, 2003).

## 2. 7. Isótopos

Los estudios de Amiot *et al.* (2006) y Eagle *et al.* (2011) realizados con isótopos de dientes de dinosaurios (los cuales abarcan muestras de un amplio espectro que incluyen terópodos, saurópodos, ornitópodos y ceratopsidos) afirman que, por lo menos en el Cretácico tardío, la endotermia estaba muy extendida entre los dinosaurios. Al parecer, la endotermia no se encontraba restringida solo a las formas avianas. Desde un punto de vista filogenético, esto sugiere que la endotermia puede ser una sinapomorfía de los dinosaurios en su conjunto. Una característica adquirida en un estadio muy temprano en la evolución del grupo. Amiot *et al.* (2006), plantean una hipótesis alternativa, ellos aseveran que la endotermia pudo haber seguido caminos independientes, en los cuatro grupos de dinosaurios cretácicos estudiados. Sugieren estudios con dinosaurios pre-cretácicos para resolver la problemática.

## 3. CONCLUSIONES

Los estudios de la termorregulación, produjeron un gran debate acerca del tema en los dinosaurios, con argumentos a favor y en contra. Los trabajos más recientes, señalan que los pequeños dinosaurios pudieron desarrollar la endotermia y para los grandes dinosaurios era suficiente la gigantotermia.

Las hipótesis expuestas por los distintos autores, desestiman muchos de los argumentos a favor de la endotermia en dinosaurios. Pero los estudios realizados con isótopos de dientes de diferentes dinosaurios, como: terópodos, saurópodos, ornitópodos y ceratopsidos, afirman que la endotermia estaba muy extendida entre los dinosaurios del Cretácico tardío, y no solamente restringidos a las formas avianas.

Todo apunta a que este tema no esta del todo zanjado. Las nuevas hipótesis surgirán en la medida que se vayan descubriendo y depurando nuevas técnicas, trayendo consigo más interesantes debates.

## 4. BIBLIOGRAFÍA

Amiot, R.; Lécuyer, C.; Buffetaut, E.; Escarguel, G.; Fluteau, F. & Martineau, F. (2006). Oxygen isotopes from biogenic apatites suggest widespread endothermy in Cretaceous dinosaurs. *Earth and Planetary Science Letters*, 246: 41-54.

Bakker, R. T. (1968). The superiority of dinosaurs. *Discovery*, 3 (2): 11–22.

Bakker, R. T. (1972). Anatomical and Ecological Evidence of Endothermy in Dinosaurs. *Nature*, 238: 81-85.

Bakker, R. T. (1986). *The Dinosaurs Heresies*. William Morrow, New York, 481 pp.

- Barrick, R. E.; Showers, W. J. & Fischer, A. G. (1996). Comparison of Thermoregulation of Four Ornithischian Dinosaurs and a Varanid Lizard from the Cretaceous Two Medicine Formation: Evidence from Oxygen Isotopes. *Palaios*, 11: 295-305.
- Bell, P. R. y Snively, E. (2008). Polar dinosaurs on parade: a review of dinosaurs migration. *Alcheringa*, 32: 271-284.
- Bennett, A. F. (1987). Evolution of the control of body temperature: is warmer better?. In: *Comparative physiology: life in wáter and on land* (Dejours, P.; Bolis, L.; Taylor, C. R. & Weibel, E. R. eds.). Liviana, Padova, 421–431.
- Bennett, A. F.; Hicks, J. W. & Cullum, A. J. (2000). An experimental test of the thermoregulatory hypothesis for the evolution of endothermy. *Evolution*, 5: 1768-1773.
- Benton, M. J. (2009). Primer: Dinosaurs. *Current Biology*, 19: R318-R323.
- Benton, M. J. (2005). *Vertebrate Palaeontology*. Third edition. Blackwell, 455 pp.
- Brusatte, S. L. 2012. *Dinosaur Paleobiology*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK, 322 pp.
- Chinsamy, A.; Thomas, D. B.; Tumarkin-Deratzian, A. R. & Fiorillo, A. R. (2012). Hadrosaurs Were Perennial Polar Residents. *The Anatomical Record*, 295: 610-614.
- Clarke, A. & Pörtner. H-O. (2010). Temperature, metabolic power and the evolution of endothermy. *Biological Reviews*, 85: 707-727.
- Cohen, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L. & Fan, J. -X. (2013). The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, 36 (3): 199-204.
- Eagle, R. A.; Tütken, T.; Martin, T. S.; Tripathi, A. K.; Fricke, H. C.; Connely, M.; Cifelli, R. L. & Eiler, J. M. (2011). Dinosaur Body Temperatures Determined from Isotopic ( $^{13}\text{C}$ - $^{18}\text{O}$ ) Ordering in Fossil Biominerals. *Science*, 333: 443-445.
- Geist, N. R. (2000). Nasal Respiratory Turbinate Function in Birds. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73: 581-589.
- Geneser, F. (1998). *Atlas color de Histología*. Editorial Medica Panamericana, Madrid, 237 pp.
- Gillooly, J. F.; Allen, A. P. & Charnov, E. L. (2006). Dinosaur Fossils Predict Body Temperatures. *PLoS Biology*, 8: e248.doi:10.1371/journal.pbio.0040248
- Glut, D. F. (2000). *Dinosaurs: The Encyclopedia, Supplement 1*. McFarland & Company, Inc. Jefferson, North Carolina, 442 pp.

Greenberg, N. (1980). Physiological and Behavioral Thermoregulation in Living Reptiles. In: *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs* (Thomas, R. D. K. & Olson, E. C., eds.). Westview Press, Boulder, Co, 141-166.

Griebeler, E. M. (2013). Body Temperatures in Dinosaurs: What Can Growth Curves Tell Us?. *PLoS One*, 10: e74317. doi:10.1371/journal.pone.0074317

Hayes, J. P. & Garland, T. Jr. (1995). The evolution of endothermy: Testing the aerobic capacity model. *Evolution*, 5: 836-847.

Hilton, R. P. (2003). *Dinosaurs and Other Mesozoic Reptiles of California*. University of California press, Berkeley, Los Angeles, London, 318 pp.

Hillenius, W. J. & Ruben, J. A. (2004). The evolution of endothermy in terrestrial vertebrates: Who? When? Why?. *Physiological Biochemical Zoology*, 77: 1019-1042.

Köhler, M.; Marín-Moratalla, N.; Jordana, X. & Aanes, R. (2012). Seasonal bone growth and physiology in endotherms shed light on dinosaurs physiology. *Nature*, 487: 358-361.

Langer, M. C.; Ezcurra, M. D.; Bittencourt, J. S. & Novas, F. E. (2010). The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews*, 84: 55-110.

Lucas, S. G. (1999). *Dinosaurs: The Textbook* (3rd ed.). McGraw-Hill Companies, Inc., 304 pp.

Nagy, K. A. (1987). Field metabolic rates and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecological Monographs*, 57: 111-128.

Nespolo, R. F.; Bacigalupe, L. D.; Figueroa, C. C.; Koteja, P. & Opazo, J. C. (2011). Using new tools to solve an old problema: the evolution of endothermy in vertebrates. *Trends Ecology and Evolution*, 26: 414-423. doi:10.1016/j.tree.2011.04.004

Paladino, F. V.; O'Connor, M. P. & Spotila, J. R. (1990). Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy, and thermoregulation of dinosaurs. *Nature*, 344: 858-860.

Pontzer, H.; Allen, V. & Hutchinson. (2009). Biomechanics of Running Indicates Endothermy in Bipedal Dinosaurs. *PLoS One*. 11: e7783. doi:10.1371/journal.pone.0007783

Ricqlés, A. J. de. (1990). *Some Remarks on Palaeohistology from a Comparative Evolutionary point of View*. Histology of Ancient Human Bone: Methods and Diagnosis, Proceeding of the "Palaeohistology Workshop", Göttingen, p. 223.

Ruben, J. A.; Jones, T. D. & Geist, N. R. (1998). Respiratory physiology of the dinosaurs. *BioEssays*, 20: 852-859.

Ruben, J. A.; Jones, T. D. & Geist, N. R. (2003). Respiratory and Reproductive Paleophysiology of Dinosaurs and Early Bird. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2: 141-164.

Ruben, J. A.; Leitch, A.; Hillenius, W.; Geist, N. & Jones, T. (1997). New insights into the metabolic physiology of dinosaurs. In: *The Complete Dinosaur* (Farlow, J. O. & Brett-Surman, M. K., eds.). Indiana University Press, Bloomington. 505-518.

Schmidt-Nielsen, K. (1984). *Scaling: why is animal size so important?*. Cambridge University Press, Cambridge, 241 pp.

Seebacher, F. (2003). Dinosaurs body temperatures: the occurrence of ectothermy and ectothermy. *Paleobiology*, 1: 105-122.

Seymour, R. S. (2013). Maximal Aerobic and Anaerobic Power Generation in Large Crocodiles versus Mammals: Implications for Dinosaur Gigantothermy. *PLoS One*, 7: e69361. doi:10.1371/journal.pone.0069361

Seymour, R. S.; Bennett-Stamper, C. L.; Johnston, S. D.; Carrier, D. R. & Grigg, G. C. (2004). Evidence for Endothermic Ancestors of Crocodiles at the Stem of Archosaur Evolution. *Physiological and Biochemical Zoology*, 6: 1051-1067.

Spotila, J. R.; O'Connor, M. P.; Dodson, P. & Paladino, F. V. (1991). Hot and cold running dinosaurs: body size, metabolism and migration. *Modern Geology*, 16: 203-227.