

EVIDENCIAS DE PREDACIÓN DE DINOSAURIOS TERÓPODOS EN EL MAASTRICHTIENSE SUPERIOR, CRETÁCICO SUPERIOR DE ARÉN (HUESCA)*

José Ignacio CANUDO¹

José Luis BARCO^{1,2}

Penélope CRUZADO-CABALLERO¹

Gloria CUENCA-BESCÓS¹

José Ignacio RUIZ-OMEÑACA¹

Rafael ROYO-TORRES³

RESUMEN.— Se presentan por primera vez evidencias de predación sobre los dinosaurios hadrosaurios del Maastrichtiense superior en Arén (Ribagorza, Huesca). Estas evidencias son la presencia de dientes aislados en relación con las carcacas de los hadrosaurios: marcas de carroñeo sobre las espinas neurales de las vértebras caudales y una patología también en una vértebra caudal. Las marcas anastomosadas representan uno de los pocos casos del registro fósil de aprovechamiento complejo por parte de los terópodos de los huesos de los hadrosaurios. La patología se interpre-

* Este trabajo fue realizado con una Ayuda de Investigación concedida por el IEA en el curso 2003-2004.

¹ Grupo de Investigación Aragosaurus (<http://www.aragosaurus.com>). Paleontología. Facultad de Ciencias. Universidad de Zaragoza. E-50009 ZARAGOZA. jicanudo@unizar.es; cuencag@unizar.es; jigrui@unizar.es; penelope@unizar.es

² Paleoymas. Nuestra Señora del Salz, 4. E-50017 ZARAGOZA. jlbarco@paleoymas.com

³ Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis. Polígono el Plano, s/n. E-44002 TERUEL. royo@dinopolis.com

ta como resultado de un mordisco de un carnívoro y la posterior infección producida por los microorganismos patógenos presentes en la boca del predador. El rápido desarrollo de la infección pudo ser la causa de la muerte del dinosaurio.

ABSTRACT. — For the first time, evidence has been found of predation on hadrosaur dinosaurs of the Upper Maastrichtian in Arén (Ribagorza, Huesca). This evidence takes the form of isolated teeth found among hadrosaur carcasses, intersecting teeth marks on the neural spine of caudal vertebrae, as well as a pathology in a caudal vertebra. The intersecting teeth marks represent one of the few cases of a fossil record of the scavenger behaviour of hadrosaur bones by theropods. The pathology is interpreted as the result of a carnivore bite and the subsequent infection produced by the pathogenic micro-organisms present in the predator's mouth. The rapid development of the infection could have been the cause of the dinosaur's death.

KEY WORDS. — Theropoda, hadrosauria, pathology, Upper Cretaceous, paleobiology, predation, Pyrenees (Spain).

INTRODUCCIÓN

Las reconstrucciones tradicionales de los dinosaurios los proponían como animales lentos y pesados. Esta visión anticuada ha sido la base de mucha de la mitología tradicional de los dinosaurios (SANZ, 1999). Nuestra visión actual de estos organismos ha evolucionado por completo. Las evidencias de gregarismo y de cuidados familiares en saurópodos y en ornitópodos demuestran que las reconstrucciones paleobiológicas deben estar más cercanas a la de los mamíferos o las aves que a la de los reptiles. Bajo esta perspectiva los dinosaurios adquieren una nueva dimensión, bien reflejada en libros de divulgación y documentales de animación. El punto de partida para las reconstrucciones paleobiológicas es el estudio de los fósiles y de las estructuras conservadas en ellos. Una vez hecho esto, aplicando el actualismo podemos llegar a interpretar aspectos de cómo vivían o de cómo murieron. El objetivo de este trabajo es un ejemplo de reconstrucción paleobiológica obtenida a partir de las evidencias de la predación presentes en los dinosaurios ornitópodos hadrosáuridos de los yacimientos de Arén.

SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

Arén está situado en el extremo noreste de la provincia de Huesca (Fig. 1). Los yacimientos con restos de dinosaurios se encuentran al oeste del núcleo

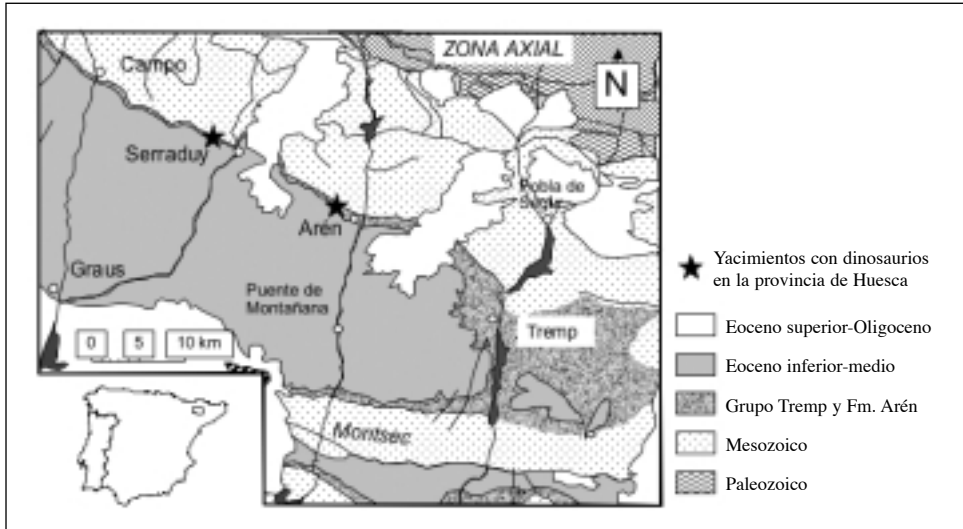


Fig. 1. Situación geológica y geográfica de los yacimientos con dinosaurios del Maastrichtiense superior en la provincia de Huesca.

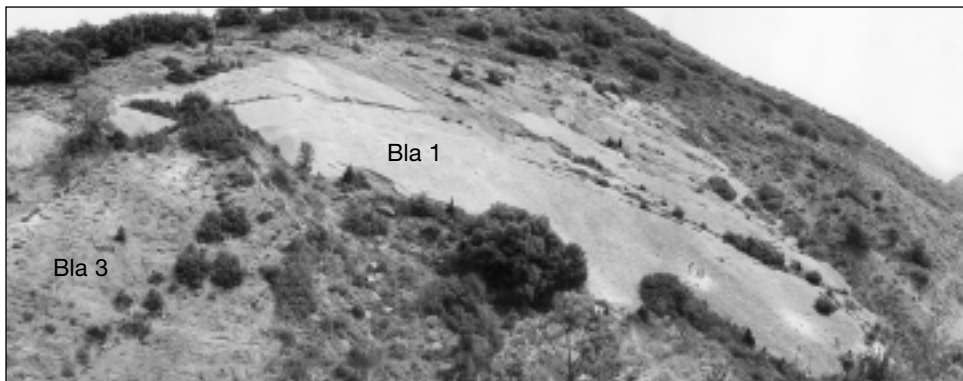


Fig. 2. Aspecto de campo de los yacimientos Blasi-1 y 3 (Maastrichtiense superior de Arén, Huesca). La superficie expuesta es techo de los estratos, de manera que la blanca es Bla-1 y la gris (situada a la izquierda en la fotografía) es Bla-3. En la parte más cercana del fondo del valle en Blasi-1 se pueden observar varias figuras humanas que sirven de referencia.

urbano muy cerca del collado de Blasi, que da nombre al yacimiento (Fig. 2). Se han localizado siete niveles con restos fósiles de dinosaurios (Blasi-1, 2A, 2B, 3, 3,5, 4, 5). Los niveles 1 a 3 se encuentran en el mismo afloramiento y del 4 al 5 al oeste, pero claramente correlacionables estratigráficamente (LÓPEZ-MARTÍNEZ *et al.*, 2001). También se ha descrito un yacimiento pa-

leoicnológico situado cerca del núcleo urbano con varios rastros atribuidos a hadrosaurios (BARCO *et al.*, 2001).

El tránsito entre el Cretácico y el Terciario en Arén se encuentra representado por las facies deltaicas de la Formación Arén, a cuyo techo se encuentra Bla-1. Inmediatamente por encima se encuentran las facies continentales del Grupo (o Formación según autores) Tresp, donde se encuentran Bla-2 al Bla-5 (LÓPEZ-MARTÍNEZ *et al.*, 2001). La base del Grupo Tresp en Arén está formada por lutitas de colores gris anaranjado y marrón con intercalaciones de areniscas y microconglomerados. Son facies continentales depositadas en medios fluviales cercanos a la costa incluidas en la Formación Conqués (OMS y CANUDO, 2004) y en parte de la secuencia de Arén 4 de LÓPEZ-MARTÍNEZ *et al.* (2001). El nivel fosilífero más rico es Blasi 3 situado en la base de la formación. Los restos de vertebrados de Bla-3 se encuentran generalmente desarticulados, aunque muchos de ellos podrían pertenecer a un único individuo de Hadrosauria. El material está actualmente en estudio. Además de restos craneales y poscraneales de hadrosaurios se han reconocido dientes de terópodos y cocodrilos, además de placas de quelonios (LÓPEZ-MARTÍNEZ *et al.*, 2001; TORICES *et al.*, 2004; MURELAGA y CANUDO, en prensa). Inmediatamente por debajo de Bla-3 hay un nivel arcilloso con gran abundancia de microvertebrados que se ha denominado Bla-2. Los yacimientos de Blasi tienen una edad de Maastrichtiense superior (LÓPEZ-MARTÍNEZ *et al.*, 2001; OMS y CANUDO, 2004).

LAS VÍCTIMAS: LOS HADROSAURIOS

Los hadrosaurios fueron los vertebrados más abundantes y diversos en el Cretácico superior de Laurasia (HORNER *et al.*, 2004). Sus principales caracteres diagnósticos se encuentran en el cráneo: por una parte, estructuras craneales, como son las expansiones de los nasales; por otra parte, las adaptaciones a un mecanismo de alimentación eficaz como es la batería dental, poseyendo varios dientes de reemplazamiento por fila dental (WEIS-HAMPEL, 1983).

La mayoría de los restos recuperados en Blasi pertenecen a hadrosaurios. Están presentes elementos craneales y poscraneales de al menos ocho individuos distintos pertenecientes claramente a dos hadrosaurios distintos,



Fig. 3. Vista lateral de un dentario izquierdo de un lambeosaurino procedente del yacimiento Blasi-1 (Maastrichtiense superior, Arén).

pero podría haber más taxones. Entre los identificados se encuentra un lambeosaurino (Fig. 3), que es un hadrosáurido derivado (véanse LÓPEZ-MARTÍNEZ *et al.*, 2001; PEREDA-SUBERBIOLA *et al.*, 2002; CRUZADO-CABALLERO *et al.*, en prensa) y un hadrosáurido primitivo caracterizado por la presencia de crestas secundarias en los dientes de la mandíbula. Los dientes aislados indican la presencia de dos morfotipos más; sin embargo, dado que desconocemos las variaciones ontogenéticas o dimórficas, se prefiere no considerarlos, por el momento, como taxones distintos. Las mandíbulas y las vértebras cervicales presentan caracteres distintos de *Pararhabdodon izonense* (CASANOVAS-CLADELLAS, SANTAFÉ-LLOPIS e ISIDRO-LLORENS, 1993), el único hadrosaurio descrito en el final del Cretácico en el Pirineo, por lo que estos fósiles pueden pertenecer a especies sin describir.

LOS PREDADORES: TERÓPODOS

Los terópodos son los dinosaurios carnívoros y uno de los principales grupos de predadores en los ecosistemas terrestres del Mesozoico (HOLTZ

Tabla I. Dientes de terópodo del Maastrichtiense superior de Arén (Huesca), modificada de TORICES-HERNÁNDEZ *et al.* (2004).

Taxón	Yacimiento	Formación	Sigla	Altura (mm)	Anchura (mm)	FABL	Dd	Dm	DSDI	
Neoceratosauria indet.	Blasi-1	Arén	MPZ2004/3	> 19,5	9,5	15	2	roto	–	
			MPZ2004/4	> 45	12,5	24	2	2-2,5	1,25-1	
	Blasi-3	Trempe	MPZ2004/5	> 18	roto	roto	roto	3	–	
			MPZ2004/8	28	7,5	12	2,5	2,5-3	1,2-1	
Maniraptoriformes indet.	Blasi-2	Trempe	MPZ98/67	> 27,5	13	27	roto	roto	–	
			MPZ98/79	1,86	1,02	1,86	no	no	–	
			MPZ98/80	2,56	0,88	1,81	no	no	–	
			MPZ98/81	1,91	0,74	1,39	no	no	–	
			MPZ98/82	2,42	0,74	1,21	no	no	–	
			MPZ98/74	3,02	0,60	1,39	8,2-10,87	no	–	
			MPZ98/72	4,32	1,07	2,23	7,57	no	–	
Dromaeosauridae indet.	A	Blasi-2	Trempe	MPZ98/68	>18	en matriz	16	2,91	5,03	1,73
	B	Blasi-3	Trempe	MPZ2004/6	17,5	4,4	11	3-3,5	3,5	1-1,17
	C	Blasi-2	Trempe	MPZ98/73	3,35	0,93	2,19	10,87	no	–
	D	Blasi-2	Trempe	MPZ2004/7	2,1	0,4	1	10-11	> 14	> 1,27
	E	Blasi-2	Trempe	MPZ98/75	2,65	0,74	1,39	15,87	no	–
Cf. <i>Euronychodon</i> sp.	Blasi-2	Trempe	MPZ98/76	2,74	0,60	1,49	no	no	–	
			MPZ98/77	2,79	0,60	1,39	no	no	–	
			MPZ98/78	2,23	0,84	1,21	no	no	–	

Abreviaturas: FABL: longitud mesiodistal en mm; Dd: dent/mm en el margen distal; Dm: dent/mm en el margen mesial; DSDI: índice de tamaño relativo de los denticulos. Dromaeosauridae indet. A, B, C, D y E corresponden a los morfotipos 4, 5, 6, 7 y 8 de TORICES *et al.* (2004).

Tabla II. Terópodos del Maastrichtiense superior de los yacimientos de Blasi (Arén, Huesca), con indicación de su tamaño relativo, obtenido a partir de la comparación de taxones con dientes y esqueleto poscranial (referencias en el texto). Dromaeosauridae indet. A, B, C, D y E corresponden a los morfotipos 4, 5, 6, 7 y 8 de TORICES *et al.* (2004).

	Tamaño	Blasi-1	Blasi-2	Blasi-3
Theropoda				
<i>Neoceratosauria</i> indet.	medio-grande	x	x	x
Tetanurae				
Maniraptoriformes				
<i>Maniraptoriformes</i> indet.	pequeño		x	
Maniraptora				
Paraves				
Dromaeosauridae				
<i>Dromaeosauridae</i> indet. A	pequeño		x	
<i>Dromaeosauridae</i> indet. B	medio-grande			x
<i>Dromaeosauridae</i> indet. C	medio		x	
<i>Dromaeosauridae</i> indet. D	pequeño		x	
<i>Dromaeosauridae</i> indet. E	pequeño		x	
Aviale				
Cf. <i>Euronychodon</i> sp.	pequeño		x	

et al., 2004). Los ejemplares más o menos completos son escasos; sin embargo, la abundancia de dientes aislados en los sedimentos indican que eran uno de los componentes imprescindibles en estos ecosistemas. Este patrón se encuentra también en Blasi, donde únicamente se han recuperado dientes aislados y no restos poscraneales. Se han reconocido ocho diferentes taxones en los niveles Blasi-1 y 3 (Tablas I y II). El mayor de ellos es un taxón de tamaño relativamente grande relacionado con Neoceratosauria. Un pequeño Maniraptoriformes sin identificar. Un segundo Maniraptoriformes de afinidades inciertas está clasificado como cf. *Euronychodon*. El cuarto grupo representado se incluye también en los Maniraptoriformes, con cinco morfotipos distintos de dromaeosáuridos (LÓPEZ MARTÍNEZ *et al.*, 2001, y TORICES *et al.*, 2004; CANUDO y RUIZ-OMEÑACA, 2003).

Neoceratosauria indet.

En los yacimientos de Blasi (Tabla I) hay cuatro dientes de un tamaño medio-grande, con unos dentículos grandes y un DSDI (en sentido de RAUHUT y WERNER, 1995) cercano al 1 (Fig. 4). Los caracteres plesio-



Fig. 4. Corona dental de *Neoceratosauria indet.* (MPZ 2004/3) procedente del yacimiento Blasi-1 (Maastrichtiense superior, Arén).

mórficos que presentan los diferencian del resto de terópodos del Cretácico superior de la península Ibérica. Los únicos terópodos grandes del final del Cretácico en España se han atribuido a este clado (PEREDA-SUBERBIOLA, 1999). La morfología de los dientes de Arén son coherentes con este clado, por lo que se incluyen en él (TORICES *et al.*, 2004).

Los neoceratosaurios incluyen taxones de medio-gran tamaño como *Carnotaurus sastrei* (BONAPARTE y NOVAS, 1985) que llegaría a los 7,5 m (BONAPARTE *et al.*, 1990, fig. 38) o *Majungatholus atopus* (SUES y TAQUET, 1979) con un tamaño algo mayor (7-9 m según SAMPSON *et al.*, 1998). Material fragmentario de otros taxones indica que podrían alcanzar un mayor tamaño; así, el cráneo del holotipo de *Abelisaurus comahuensis* (BONAPARTE y NOVAS, 1985), que da nombre a la familia, tiene una longitud de 85 cm (el de *Carnotaurus* mide 59,6 cm y el de *Majungatholus* 57 cm; BONAPARTE *et al.*, 1990; SAMPSON *et al.*, 1998). Los dientes de Neoceratosauria indet. de Blasi presentan un FABL entre 12 y 27 mm, que al compararlo con el diente más grande del holotipo de *Ceratosaurus nasicornis* (MARSH, 1884, FABL de 27 mm, en GILMORE, 1920) indicaría que de manera aproximada el Neoceratosauria de Arén podría llegar a 5,69 m de longitud (con la reconstrucción de PAUL, 1988).

Los neoceratosaurios se incluyen en Ceratosauria, el primer grupo de terópodos que tuvo una importante diversificación. Sus restos son abundantes en el Triásico y en el Jurásico inferior a nivel mundial (TYKOSKI y ROWE, 2004). En el Cretácico de Gondwana siguieron siendo abundantes en África y Sudamérica y al parecer en Europa. El único neoceratosaurio definido en el Cretácico superior de Europa es, por el momento, *Tarascosaurus salluvicus* (LE LOEUFF y BUFFETAUT, 1991). A *Tarascosaurus* también se han atribuido dos fémures del Campaniense superior de Laño (LE LOEUFF y BUFFETAUT, 1991, y LE LOEUFF, 1992), posteriormente asignados a Neoceratosauria indet. (PEREDA-SUBERBIOLA *et al.*, 2000). *Tarascosaurus* ha sido considerado un abelisáurido (LE LOEUFF y BUFFETAUT, 1991; LE LOEUFF, 1992), familia de terópodos característica de Gondwana (SERENO *et al.*, 2004). Dada la ausencia de pruebas de conexión entre Gondwana y Laurasia en el Cretácico superior, los autores que estudian los abelisaurios gondwánicos dudan que los restos europeos atribuidos a esta familia puedan incluirse en ella (SAMPSON *et al.*, 1998). No hay que descartar que las

formas europeas fueran una línea independiente de ceratosaurios con una evolución independiente de las formas gondwánicas.

Maniraptoriformes indet.

El resto de terópodos de Blasi se incluyen en Maniraptoriformes, algunos de los cuales se han podido caracterizar a nivel familiar, pero en otros su posición sistemática es incierta. En Blasi-2 hay pequeños dientes de terópodo (Tabla I) curvados distalmente y carecen de dentículos tanto en las carena mesial como distal (Fig. 5). Se han citado representantes de varios grupos de Maniraptoriformes con estos caracteres, como es el ornitomimosaurio *Pelecanimimus* del Barremiense superior de Cuenca (PÉREZ-MORENO *et al.*, 1994), troodontidos del Cretácico de China y Mongolia (XU y NORELL, 2004), alvarezsáuridos del Cretácico de Mongolia (CHIAPPE *et al.*, 2002) y las aves mesozoicas que poseen dientes (CHIAPPE, 2002).

Maniraptoriformes constituyen un clado bien diversificado de formas generalmente de pequeño tamaño (por debajo de 2 m de longitud), aunque

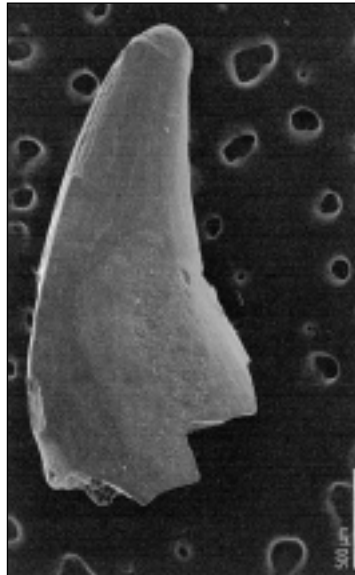


Fig. 5. Corona dental de Maniraptoriformes indet. procedente del yacimiento Blasi-2 (Maastrichtiense superior, Arén).

algunos taxones alcanzaron tamaños relativamente grandes. De manera independiente en diferentes grupos de Maniraptoriformes se produce la desaparición de los dentículos en los bordes, por lo que en el estado actual de conocimientos no se puede precisar la posición taxonómica de los dientes de Blasi, incluso pudiendo pertenecer a Avialae. Los dientes de Maniraptoriformes, excluyendo a los Dromaeosauridae de Blasi-2, con FABL entre 1,21-1,86 mm, pertenecieron a individuos de 74-114 cm. Para obtener esta medida se ha comparado con el holotipo de *Archaeopteryx bavarica* (WELLNHOFER, 1993) con dientes de hasta 0,6 mm de FABL (ELZANOWSKI y WELLNHOFER, 1996: fig. 12) y aproximadamente 37 cm de longitud, calculada a partir de ELZANOWSKI (2001: apéndice 1) y PAUL (1998: 353).

cf. Euronychodon sp.

En Blasi-2 se han encontrado dientes aislados de un enigmático grupo del final del Cretácico europeo tradicionalmente incluidos en *Euronychodon* o «paronicodóntidos» (LÓPEZ-MARTÍNEZ *et al.*, 2001; CANUDO *et al.*, 2001). Son dientes de pequeño tamaño caracterizados por la ausencia de una carena con dentículos y la presencia de surcos longitudinales más o menos desarrollados. Dientes similares a los de Blasi han sido descritos en otros yacimientos de la península Ibérica (ANTUNES y SIGOGNEAU-RUSELL, 1991; LÓPEZ-MARTÍNEZ *et al.*, 2001). En la actualidad se considera a los «paronicodóntidos», incluyendo a *Euronychodon*, como terópodos relacionados con Maniraptoriformes primitivos, cercanos a los troodóntidos y ornitomimosaurios (ZINKE y RAUHUT, 1994), o incluso recientemente se ha apuntado que podrían ser aves (RAUHUT, 2002).

Los dientes de *cf. Euronychodon* sp. de Blasi-2 presentan un FABL entre 1,21-1,49 mm, lo que indica que pertenecieron a individuos de entre 74-91 cm comparando con el holotipo de *Archaeopteryx bavarica* (WELLNHOFER, 1993). Para obtener esta medida se ha comparado este holotipo con dientes de hasta 0,6 mm de FABL (ELZANOWSKI y WELLNHOFER, 1996: fig. 12) y aproximadamente 37 cm de longitud (calculada a partir de ELZANOWSKI, 2001: apéndice 1, y PAUL, 1998: 353). Por lo tanto, *cf. Euronychodon* sp. representa un taxón de Maniraptoriformes de pequeño tamaño sin identificar, que incluso podría pertenecer a Avialae.

Dromaeosauridae

Los dromeosáuridos son terópodos Maniraptoriformes cretácicos generalmente de pequeño tamaño. La mayoría medían entre 2 y 3 m de longitud (CURRIE, 1997), aunque algunos taxones del Cretácico inferior como *Utahraptor ostrommaysi* (KIRKLAND, BURGE y GASTÓN, 1993) llegaron a alcanzar los 7 m de longitud (KIRKLAND *et al.*, 1993).

Los dientes de dromeosáuridos son los más abundantes y diversos en Blasi. Se caracterizan por la presencia de un menor desarrollo de los denticúlos en la carena mesial respecto a la distal, incluso pudiendo desaparecer por completo los denticúlos mesiales (Fig. 6). En Blasi hay cinco morfotipos diferentes de *Dromaeosauridae* indet. (A, B, C, D y E en la tabla I; correspondientes a los morfotipos 4, 5, 6, 7 y 8 de TORICES *et al.*, 2004). Estos morfotipos se diferencian por las desigualdades en la morfología y el tamaño de los denticúlos. Los más pequeños (tipos A, D y E), con FABL

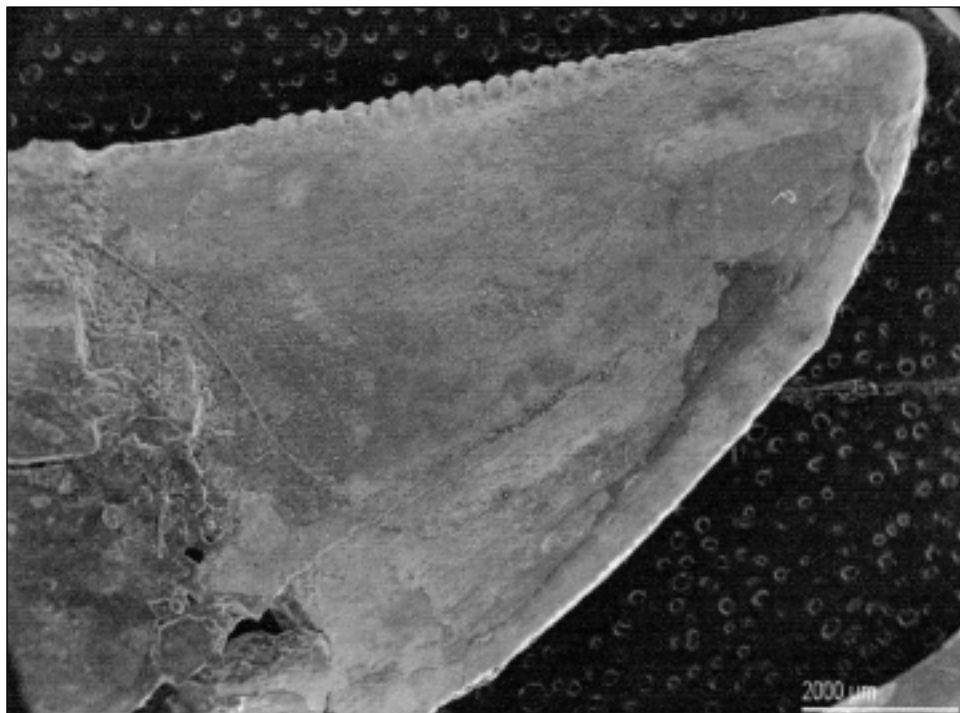


Fig. 6. Corona dental de *Dromaeosauridae* indet. morfotipo C (MPZ 2004/6) procedente del yacimiento Blasi-2 (Maastrichtiense superior, Arén).

entre 1-2,23 mm (Tabla I), corresponderían a individuos de unos 24-53 cm de longitud. Esta medida se ha obtenido comparando con *Bambiraptor feinbergi* (BURNHAM *et al.*, 2000), de 1 m de longitud (BURNHAM, 2004: 75). Son, por lo tanto, los terópodos más pequeños de los yacimientos de Arén. Entre los dientes de dromeosáuridos los hay de mayor tamaño con FABL entre 11-16 mm (Tabla I), que podrían pertenecer a individuos de 2,7-4,7 m. Esta medida se ha obtenido comparando con *Deinonychus*, de 2,5-3 m de longitud (OSTROM, 1969: 141) y dientes de hasta 10,2 mm de FABL (OSTROM, 1969: fig. 6). El tamaño de estos dromeosáuridos más grandes podría ser suficiente para convertirlos en unos de los predadores de los ornitópodos hadrosaurios.

EVIDENCIAS DE PREDACIÓN

Las evidencias de la predación activa de los dinosaurios son escasas en el registro fósil. Se han descrito siguiendo diferentes líneas de argumentación. Una de ellas es la presencia de restos de otros organismos en el interior de su caja torácica, como sucede en un ejemplar articulado de *Compsognathus longipes* (WAGNER, 1861) del Jurásico superior de Alemania. En su interior se encuentran los restos desarticulados de su última comida, un pequeño lagarto del género *Bavarisaurus* (OSTROM, 1978). Sin embargo, este tipo de fósiles es la excepción, por lo que debemos utilizar otro tipo de datos indirectos.

Quizá la representación paleobiológica con más repercusión en la historia de la paleontología de dinosaurios es la escena de caza recreada en el Natural History Museum de Nueva York en la última mitad del siglo XX. Se basaba en unas investigaciones publicadas por BIRD (1953) sobre un yacimiento del Cretácico inferior de Texas. Este autor describe un rastro de gran saurópodo bien conservado y, paralelo y cerca de él, otro de un gran terópodo. Lo singular es que las icnitas de terópodo desaparecen bruscamente, interpretando BIRD que el carnívoro había saltado encima del saurópodo en una acción típica de caza. La propuesta es sugerente, pero hay otras interpretaciones, al considerar una diferencia temporal en la producción entre estos dos rastros (FARLOW, 1987), lo que descartaría el ataque.

Está comúnmente aceptado en los documentales y en los libros de divulgación el canibalismo en el terópodo *Coelophysis bauri* (COPE, 1889)

del Triásico superior de Nuevo México (EUA). Se basa en dos ejemplares excepcionalmente conservados del yacimiento de Ghost Ranch, uno de los cuales (de menor tamaño) se encuentra en el interior de la cavidad abdominal del de mayor tamaño. Sin duda, esto podría ser una prueba de predación de ejemplares adultos sobre infantiles de su misma especie (COLBERT, 1989). Sin embargo, estudios recientes han aportado una idea más clara, ya que estos fósiles forman una asociación tafonómica y no paleoecológica (GATESY, 2002). Este autor observa que en algunos puntos las costillas del ejemplar infantil estaban por encima del adulto y, por lo tanto, la supuesta prueba del canibalismo es un mero artefacto tafonómico. El canibalismo es un comportamiento poco frecuente en vertebrados, pero conocido hoy en día en al menos 14 especies de mamíferos carnívoros y numerosos reptiles (ROGERS *et al.*, 2003). Se ha sugerido que *Tyrannosaurus rex* (OSBORN, 1905) era caníbal, ya que algunos de sus huesos presentan marcas de dientes; sin embargo, como en los mismos niveles estratigráficos se encuentran otros terópodos, es difícil diferenciar las marcas que produciría *Tyrannosaurus* de los de otros carnívoros (PERKINS, 2003). Este problema parece no existir con los terópodos de la Formación Maevarano del Cretácico superior de Madagascar. En estos niveles se ha descrito el abelisaurio *Majungatholus atopus* (SUES y TAQUET, 1979); al menos dos ejemplares de esta especie presentan marcas de dientes coherentes con los dientes de *Majungatholus*, no existiendo en esta formación ningún otro carnívoro que pudiera realizar estas marcas (ROGERS *et al.*, 2003), por lo tanto los autores las interpretan como pruebas de canibalismo.

Mejores evidencias de predación se encuentran en los huesos de los dinosaurios fitófagos. Existe una excepcional prueba del Cretácico de Mongolia recuperada durante las campañas conjuntas polaco-mongolas en el Gobi (KIELAN-JAWOROWSKA y BARSBOLD, 1972). Son dos ejemplares prácticamente completos y articulados, uno de ellos es un dinosaurio fitófago, llamado *Protoceratops andrewsi* (GRANGER y GREGORY, 1923), el otro son los restos de un ejemplar del terópodo *Velociraptor mongoliensis* (OSBORN, 1924). Ambos ejemplares se encontraban agarrados en un abrazo mortal (véanse figuraciones en CANUDO, 2004). Hoy sabemos que mientras se encontraban en esta pelea una gran tormenta de arena los enterró rápidamente y quedaron muertos en esta posición (KIELAN-JAWOROWSKA y BARSBOLD, 1972). Sin duda, esta es una evidencia excepcional, pero como

vamos a ver a continuación hay otras más indirectas, aunque inequívocamente interpretables como de predación de terópodos encontradas en Arén.

DIENTES AISLADOS DE TERÓPODOS Y CARCASAS

Aplicando el actualismo, los dinosaurios carnívoros serían los principales predadores sobre los dinosaurios fitófagos como son los hadrosaurios de Arén, y, por lo tanto, deberíamos asumir que los terópodos se alimentarían de ellos, así como que serían carroñeadores de ejemplares muertos. Sin embargo, el registro fósil de esta actividad es limitado a nivel mundial, por lo que resulta interesante estudiar las evidencias de los yacimientos de Blasi. En Blasi-1 y 3 se han encontrado únicamente dientes aislados de terópodos, y, por el momento, no hay ningún otro resto. ¿Qué información nos puede aportar esta presencia? La asociación de carcasas de dinosaurios fitófagos y dientes aislados de terópodos es relativamente frecuente en yacimientos formados por ejemplares fosilizados *in situ*, sin transporte después de la muerte. En un trabajo clásico, MATTHEW (1908) explica cómo algunos de los huesos del saurópodo *Apatosaurus* excavado por COPE en el famoso yacimiento de Como Bluff (Formación Morrison, EUA), presentan marcas de mordiscos en algunas partes de su esqueleto, especialmente en las espinas neurales de las vértebras. Al comparar estas marcas con los dientes de *Allosaurus fragilis* (MARSH, 1877), el terópodo más abundante en el yacimiento, encontró que coincidían. Además, apunta que algunos dientes de *Allosaurus* se encontraron cerca de los restos de *Apatosaurus*. La conclusión parecía clara: el terópodo se había alimentado de la carne del saurópodo, y en el transcurso de su comida había perdido algunos de los dientes. Posteriormente, se han documentado buenas evidencias como un esqueleto parcialmente articulado del saurópodo *Phuwiangosaurus* proveniente del Cretácico inferior de Tailandia. BUFFETAUT y SUTEETHORN (1989) describen que durante la excavación recuperaron diez dientes de un gran carnívoro junto con el esqueleto del saurópodo. El ejemplar estaba parcialmente articulado, habiéndose encontrado los dientes en la parte posterior de la carcasa, siendo más abundantes en la región de la pelvis. Los huesos del saurópodo carecen de signos aparentes de marcas de los dientes, por lo que BUFFETAUT y SUTEETHORN (1989) interpretan que los grandes terópodos pudieran comenzar a alimentarse de sus presas en la región pélvica, especialmente

en la región anal, desde donde podrían acceder fácilmente a sus órganos internos, tal y como hacen muchos mamíferos carnívoros.

Además de los saurópodos, esta relación entre carcasas y dientes de terópodos está bien documentada en otros fitófagos, como son los ornitópodos. Algunos de los mejores ejemplos son el terópodo *Deinonychus* y el ornitópodo *Tenontosaurus* de la Formación Cloverly (Aptiense-Albiense) en Wyoming y Montana (EUA). MAXWELL y OSTROM (1995) hacen una recopilación de los yacimientos en los que se encuentran dientes aislados de *Deinonychus* y restos de *Tenontosaurus*. Especialmente significativo es MOR 682; es un ejemplar adulto con una longitud de unos 4,5 m. Se encontró articulado, pero le faltaban las extremidades. Además, se encontraron solo 11 dientes aislados de *Deinonychus*, casi todos distribuidos en la

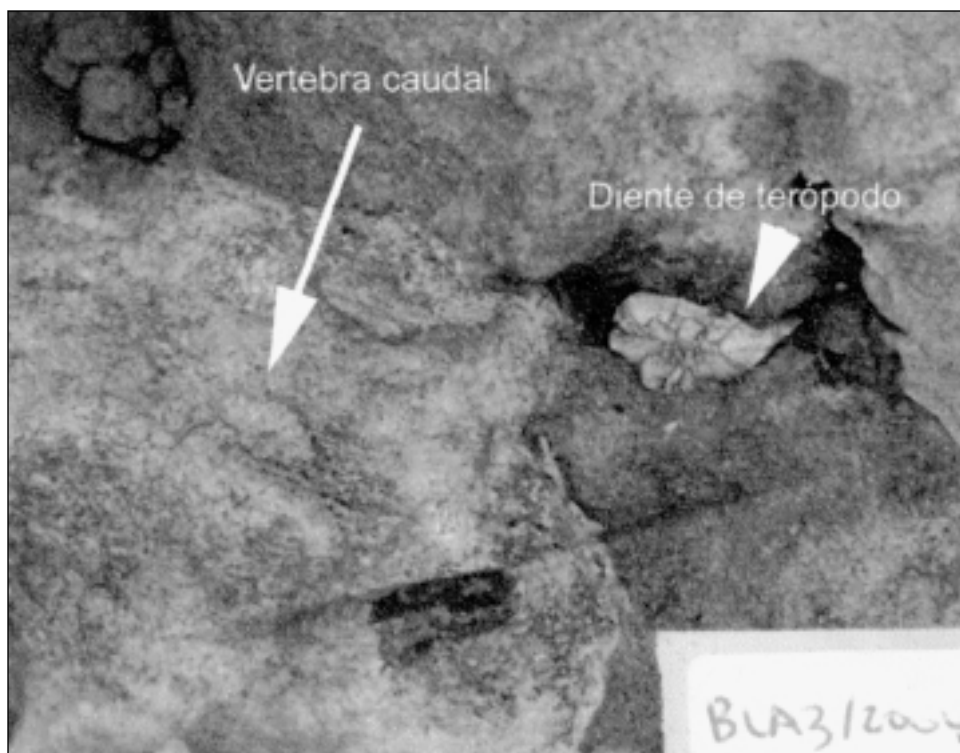


Fig. 7. Vértebra caudal de hadrosaurio seccionada; junto a ella se encuentra un diente de un gran terópodo, posiblemente Neoceratosauria indet. Estas dos piezas proceden de Blasi-3 (Maastrichtiense superior, Arén).

región pélvica. La conclusión a la que llegan MAXWELL y OSTROM (1995) es similar a la de BUFFETAUT y SUTEETHORN (1989): parece que bien el ataque o bien el comienzo del consumo de *Tenontosaurus* por parte de *Deinonychus* es en la región pélvica.

En los yacimientos de Arén la relación entre carcasas de dinosaurios y dientes aislados de terópodos no es tan evidente como en los ejemplos anteriores. Esto se debe a que en Blasi hay restos de varios ejemplares y es más difícil de establecer la relación, pero en algunos casos nos parece que está presente. En Blasi-1, LÓPEZ-MARTÍNEZ *et al.* (2001) describen varios de los huesos desarticulados de un cráneo de un hadrosaurio. En un área de unos pocos metros cuadrados se encontraron dentario (Fig. 7), maxilar, yugal, el coronoides y otros huesos sin identificar pertenecientes al mismo ejemplar. Además, había numerosas esquirlas angulosas centimétricas, resultado posiblemente de la destrucción del resto de los huesos craneales. El yugal y el dentario se encontraron en contacto e inmediatamente junto a ellos se recuperó una corona dental de Neoceratosauria indet. (Fig. 4). Como hemos visto, este es el taxón de mayor tamaño presente en los yacimientos de Blasi y, por su tamaño, capaz de predar sobre el hadrosaurio. Esta corona dental carece de signos de transporte y está rota cerca del contacto con la raíz, lo que se explica bien por una rotura por interacción con la carcasa del lambeosaurino. En Blasi-1 no se ha encontrado ningún otro resto poscranial de terópodo, lo que viene a reforzar la hipótesis de que el diente de Neoceratosauria procede de un ejemplar vivo y no de la desarticulación de un ejemplar muerto. Hasta el momento no se había citado una relación entre dientes de terópodos y el cráneo de un fitófago, pero de esta manera se podría explicar la asociación de las esquirlas producto de una rotura y elementos totalmente enteros (dentario). El neoceratosaurio podría haber mordido y fragmentado el cráneo para aprovechar las partes blandas, pero habría dejado sin morder las partes más duras, como el dentario.

En Blasi-3 hay restos de varios individuos de hadrosaurios y dientes aislados de terópodo (Tablas I y II). Un diente de Neoceratosauria se ha encontrado junto a una vértebra caudal de hadrosaurio (Fig. 7). Como en Blasi-1, no hay otros restos fósiles de terópodo, por lo que la hipótesis es la misma: que estos dientes provienen de la predación o el carroñeo de estos terópodos sobre los hadrosaurios.

HUESOS CON MARCA DE PREDACIÓN

El consumo o simplemente el mordisqueo de los huesos de las carcasas de ejemplares muertos por parte de los mamíferos carroñeros, como las hienas, es bastante corriente (KRUUK, 1972), incluso en fitófagos como los camellos (GAUTHIER-PILTERS y DAGG, 1981). Este comportamiento se suele considerar una fuente de nutrientes como el fósforo o el calcio. Los mamíferos carnívoros consumen por completo los huesos, especialmente los extremos proximales de los fémures o los húmeros con abundante grasa y otros nutrientes. En algunos casos se muerden los huesos con otros propósitos, como los puercoespines, que lo utilizan para desgastar sus incisivos de crecimiento continuo (BRAIN, 1981); en estos casos los huesos presentan unas marcas en forma de canales característicos (FARLOW *et al.*, 1986). La pregunta es si los dinosaurios interactuaban con los huesos de manera similar a como lo hacen los mamíferos actuales. Se desconocen dinosaurios con dientes de crecimiento continuo, por lo que podemos descartar un uso de desgaste como el de los puercoespines.

Las marcas de dientes atribuidas a la actividad de los mamíferos están bien documentadas tanto en huesos de mamíferos modernos como en fósiles; sin embargo, las marcas atribuidas a dientes de dinosaurios son escasas (DODSON, 1971; FIORILLO, 1991; HUNT *et al.*, 1994; ROGERS *et al.*, 2003). Las marcas de mordiscos en los huesos de dinosaurios son escasas en comparación con las que presentan los de los mamíferos cenozoicos (FIORILLO, 1991). Los dientes de un mamífero carnívoro presentan una eficiencia en la oclusión más precisa y son más bulbosos que los de los terópodos. Esto les permite un aprovechamiento del hueso mucho mayor del que aparentemente se beneficiaban los dinosaurios terópodos.

Las marcas de mordiscos son raras en el material de Arén y solo están presentes en Bla-3. Uno de los fósiles más espectaculares encontrados en la campaña de 1997, fue una serie de vértebras caudales articuladas del hadrosáurido de mayor tamaño (LÓPEZ-MARTÍNEZ *et al.*, 2001). En el extremo dorsal de la espina neural de una de las vértebras se observa una serie de surcos profundos y anastomosados con una sección en forma de V (Fig. 8). Estos surcos son subparalelos entre ellos y al plano dorsoventral del dinosaurio. Dada su anchura y tamaño se adaptan bien al mordisco de los dos terópodos más grandes de Blasi, los neoceratosaurios y algunos de los dro-

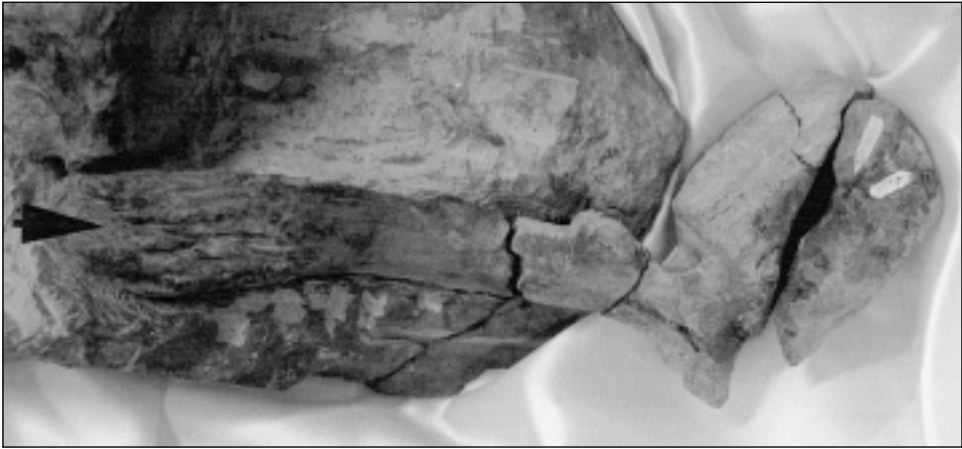


Fig. 8. Vértebra caudal de una posición anterior-medial de hadrosaurio (Blasi-3, Maastrichtiense superior, Arén). La flecha muestra la espina neural con las marcas anastomosadas de mordeduras.

meosáuridos. Resulta reseñable que el resto de las vértebras de este individuo carezcan de estas marcas (Fig. 8); parece, por lo tanto, que el terópodo solo tuvo tiempo de morder una parte de la carcasa. Desconocemos la razón por la que tuvo que abandonar a su presa sin consumir. El patrón de estas marcas resulta singular; el terópodo mordió al menos dos veces el hueso (marcas anastomosadas) y no tuvo fuerza o no quiso romper la espina, posiblemente en un patrón de descarnación de huesos hasta ahora desconocido en dinosaurios. Se habían citado marcas de mordiscos, producidos por la gran fuerza desarrollada al cerrar las mandíbulas, fragmentando las partes blandas, pero también los huesos (HUNT *et al.*, 1994). La fuerte cola de los hadrosaurios constituía el 60% de la longitud del animal y se encontraba reforzada por la presencia de abundantes tendones osificados que hacen de la cola una estructura rígida y con un movimiento lateral restringido (HORNER *et al.*, 2004). Las marcas de los terópodos encontradas en la vértebra serían, precisamente en nuestra interpretación, la rotura de estos tendones osificados para poder aprovechar la masa muscular asociada a las vértebras caudales.

PATOLOGÍA RELACIONADA CON UNA INFECCIÓN

MPZ 2004/480 es una vértebra caudal media de un hadrosaurio con una morfología patológica. El cuerpo vertebral es prismático con una espina

neural inclinada hacia el lado posterior (Figs. 9 y 10). La espina neural en vista anterior es sinuosa (Fig. 9). La parte curvada tiene una inflamación, y presenta un agujero (Fig. 10) ausente en las demás espinas neurales de vértebras caudales. En relación con esta área engrosada hay unas pequeñas fracturas con un desarrollo apreciable de recrecimiento óseo (Fig. 9). Estas singularidades nos están señalando la presencia de una patología que vamos a ver en detalle.

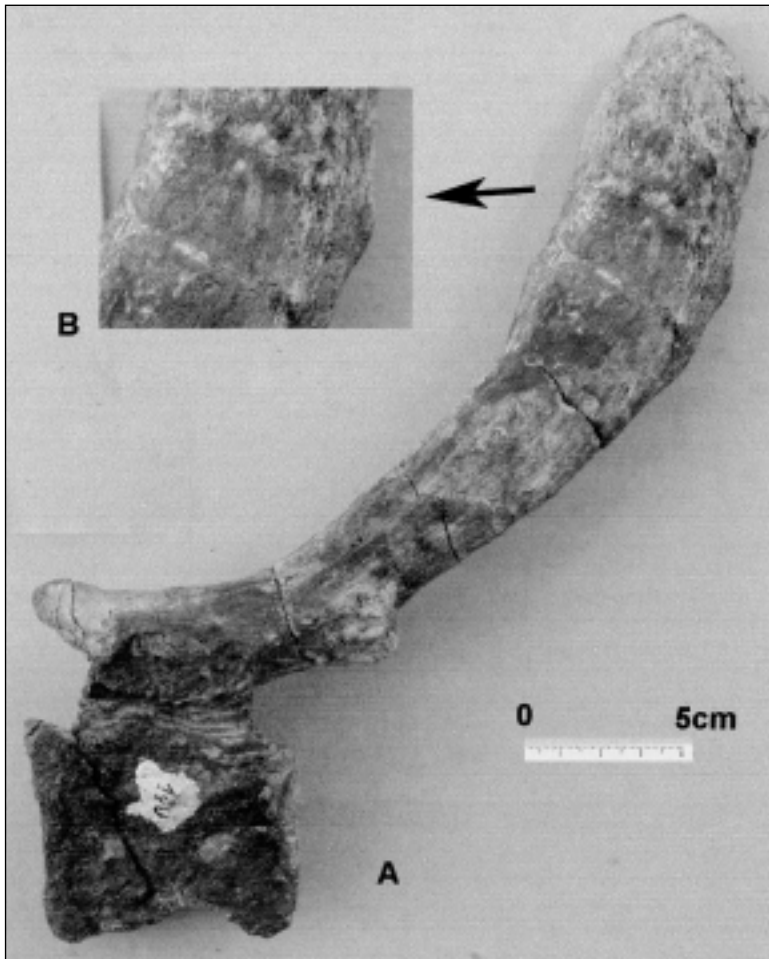


Fig. 9. Vista lateral de una vértebra caudal (MPZ 2004/480) de una posición media de hadrosaurio (Blasi-3, Maastrichtiense superior, Arén). La flecha indica la posición de la patología.



Fig. 10. Vista anterior de una vértebra caudal (MPZ 2004/480) de una posición media de hadrosaurio (Blasi-3, Maastrichtense superior, Arén). La flecha indica la posición del callo de la espina neural.

Una fractura es una discontinuidad del hueso, normalmente como resultado de un trauma. Las fracturas sin cicatrizar pueden ser fácilmente reconocidas en los fósiles por observarse externamente (TANKE y ROTHSCHILD, 1997). Las cicatrizadas pueden no ser tan obvias, ya que al cicatrizar el hueso puede obliterar externamente la fractura. En estos casos es necesario el uso de radiografías, las cuales muestran las discontinuidades presentes en la configuración interna del fósil (ROTHSCHILD, 1988; SULLIVAN *et al.*, 2000). Las fracturas más espectaculares son aquellas en las que la unión del

hueso roto se produce de distinta manera que la del hueso sin romper. Esto, además de retrasar la cicatrización, acorta y desfigura el hueso de manera considerable al producirse grandes callos que deforman la simetría del hueso. Esta importante patología es consecuencia de roturas completas y un desplazamiento del hueso roto (GREEN, 1961), bien por el traumatismo o bien porque los músculos tienden a situar las partes fragmentadas fuera de su posición anatómica. MPZ 2004/480 presenta las pruebas de que la espina neural de la vértebra sufrió una fractura en vida, al observarse un escaso recrecimiento óseo que cicatriza algunas partes de la fractura (Fig. 10), sin formar un callo bien desarrollado. Por lo tanto, hay pruebas de que el hadrosáurido sufrió la rotura de al menos una espina neural de una de las vértebras de la cola y sobrevivió durante un tiempo a este accidente.

Las fracturas y traumatismos evolucionan con tumoración o callosidad observable a simple vista y con marcas de reacción ósea (aumenta la densidad del hueso) en la visión microscópica. El proceso de reparación varía en relación con la complejidad de la fractura. El callo en el ser humano comienza a formarse unos dieciséis días después de la fractura y suele estar completado a los treinta. Si no han existido problemas de infección, el callo termina siendo cubierto por el crecimiento de hueso permanente en un proceso de remodelación. Pueden pasar años hasta que el hueso adquiera su apariencia original (referencias a paleopatologías en TANKE y ROTHSCHILD, 2002).

MPZ 2004/480 tiene alterada su forma original. Posee un callo incipiente que cierra las fracturas, lo que indica un tiempo de pocas semanas entre la muerte del dinosaurio y la fractura. Pero, además, tiene una inflamación ósea bien desarrollada. La reparación de las fracturas pueden complicarse por infecciones producidas por microorganismos patógenos (osteomielitis). En las zonas atacadas puede cesar la circulación sanguínea produciendo necrosis de la parte afectada. Las pequeñas partículas de hueso muertas son expulsadas hacia el exterior a lo largo de perforaciones llamadas *cloacas*. Las infecciones de hueso se pueden reconocer por distintas morfologías, como es la presencia de las cloacas o por la especial naturaleza del hueso regenerado en respuesta a la infección. El hueso afectado puede estar torcido y puede recrecer con formas de filigrana (GROSS *et al.*, 1993). Además, la ausencia de riego sanguíneo termina produciendo

do la necrosis del tejido óseo alrededor de la fractura. MPZ 2004/480 presenta un agujero que pudo funcionar como una cloaca, una espina neural retorcida y un crecimiento anómalo del hueso (Figs. 9-10), caracteres que pueden ser interpretados como resultado de una infección importante, posiblemente osteomielitis.

La osteomielitis es una consecuencia indeseable de las fracturas. El traumatismo producido por el golpe de un objeto masivo como una piedra o el choque con otro dinosaurio genera fracturas (HANNA, 2002). También puede producir el hundimiento del hueso, pero no genera perforaciones. El hueso vivo tiene una cierta elasticidad en respuesta a la incisión con un objeto afilado pudiendo producirse una perforación. Sin embargo, el mismo objeto rompe el hueso cuando está seco. Parece, por lo tanto, razonable que el agujero de MPZ 2004/480 es el resultado de una penetración de un objeto en el hueso en vida del organismo. Dada la gran respuesta de recrecimiento de hueso que se presenta alrededor de este agujero, parece razonable interpretar que es donde se encontraba la infección. Hay, por lo tanto, que buscar la infección en el productor de esa perforación más que en la rotura misma. Aunque, como veremos, todas las patologías de esta vértebra son el resultado de un mismo efecto.

Se ha descrito una patología similar en un individuo adulto de *Edmontosaurus annectens* (MARSH, 1872). El ejemplar DMNH 1493 del Maasrichtiense superior de Montana (Formación Hell Creek) presenta un trauma en las vértebras 13 a la 17. Este trauma es especialmente evidente en la espina neural de la 15, al faltarle una tercera parte de su extremo dorsal. Además, tiene un surco oblicuo con un recrecimiento óseo anómalo en su terminación. El resto de espinas neurales 13, 14, 16 y 17 están curvadas, lo que da una apariencia anómala y dañada en vista dorso-posterior. En algunas de estas espinas se observan agujeros al mismo nivel del área traumatizada de la vértebra 15 (CARPENTER, 1998). Este autor hace un estudio detallado y apunta que la superficie que falta de la vértebra 15 es distintivamente rugosa, interpretándola como un caso de osteomielitis resultado de la infección producida en una herida abierta. Esta sección traumatizada la interpreta como el resultado del mordisco de un gran terópodo. La infección sería el resultado de la introducción de microorganismos patógenos presentes en la saliva del atacante.

DMNH 1493 sobrevivió al ataque como demuestra el crecimiento de hueso en las áreas dañadas, pero murió antes que este crecimiento obliterara los agujeros. Según CARPENTER (1998), es difícil conocer cómo el ataque ha podido contribuir en la muerte del organismo. El recrecimiento de hueso de la vértebra 15 presenta una textura cancerosa e irregular típica de hueso enfermo. Esta irregularidad, como en MPZ 2004/480, no es extensa, lo que indica poco tiempo hasta la muerte. GROSS *et al.* (1993) estudian una tibia de hipsilofodóntido de Australia fuertemente deformada por una infección, por lo que considera que sobrevivió entre dos y cinco años con esta enfermedad. La ausencia de traumatismos en otras partes del esqueleto y el poco tiempo transcurrido desde el ataque a la muerte del hadrosaurio, podría explicarse porque la infección afectó gravemente a los tejidos blandos. CARPENTER (1998) revisa los posibles predadores y considera que tuvo que ser un terópodo de gran tamaño, al menos con una altura similar a la de *Edmontosaurus*. Los hadrosáuridos presentaban las colas elevadas y prácticamente horizontales, entonces la parte más alta de la cola de este ejemplar de *Edmontosaurus* estaría a unos 2,9 metros por encima del suelo. El único terópodo conocido de la Formación Hell Creek de este tamaño y, por lo tanto, el único capaz de producir este trauma, es el conocido *Tyrannosaurus rex*.

En Blasi se han encontrado dientes de varios tipos de dinosaurios carnívoros, pero son todos de pequeño y mediano tamaño. Ninguno de ellos pertenece a un terópodo con la suficiente altura para poder dar un mordisco desde arriba a un hadrosaurio tan grande como MPZ 2004/480. Para poderlo hacer tuvo que dar un salto y situarse encima; de hecho, muchas de las reconstrucciones que hay en los libros de divulgación nos ilustran cómo los pequeños terópodos podían atacar a los dinosaurios de mediano tamaño mediante esta técnica. El modelo que propone CARPENTER (1998) tiene bastante similitud con el que sugerimos para la MPZ 2004/480, las únicas diferencias serían que el trauma producido a *Edmontosaurus* lo haría un terópodo de mayor tamaño, lo que le permitiría dar un mordisco de mayor potencia. Sin embargo, la infección producida por la saliva del predador en el hueso parece que tendría mayor importancia en el hadrosaurio de Blasi, hasta tal punto que pudo ser la causa de su muerte.

CONCLUSIONES

Los restos de hadrosaurios del Maastrichtiense superior de Arén presentan pruebas de predación. Estas marcas las pudieron producir los terópodos de mayor tamaño (aproximadamente de unos 6 metros de longitud), de los que únicamente tenemos un registro de dientes aislados, dromaeosáuridos y neoceratosaurios de medio-gran tamaño. En Blasi-3 se ha registrado una patología en una vértebra caudal interpretada como resultado de un mordisco de un terópodo y posterior infección, ya que el organismo sobrevivió unas semanas al ataque. En Blasi-3 hay dientes aislados de terópodos relacionados con los huesos de los hadrosaurios; sin embargo, hasta el momento solo en uno de los huesos se han detectado marcas de mordedura. Esta marca resulta singular, ya que es coherente con un patrón de descarnación hasta ahora no citado en dinosaurios. Esta escasez de marcas es coherente con lo que se encuentra en otros yacimientos de dinosaurios a nivel mundial, y se interpreta como un bajo aprovechamiento de los huesos de sus presas por parte de los terópodos de Arén.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se ha realizado gracias a la ayuda concedida por el IEA en el año 2003, con el título *Muerte en las dunas: reconstrucción paleobiológica de los yacimientos de Arén*. El proyecto sobre los últimos dinosaurios europeos está subvencionado por los Departamentos de Educación, Cultura y Deporte, y de Ciencia, Tecnología y Universidad del Gobierno de Aragón (Financiación de Grupos Consolidados, 2005-2006) y la Diputación Provincial de Huesca. Rupert Glasgow ha traducido y corregido el resumen en inglés. Queremos agradecer a las gentes de Arén, en la persona de su alcalde, Miguel Gracia, la constante ayuda en los trabajos de campo y el interés que han tenido desde el principio en este proyecto. En los trabajos de campo han colaborado muchas personas; nuestro especial agradecimiento a Nieves López-Martínez, Lluís Ardévol, Xabier Pereda-Suberbiola, Oriol Oms, Xabier Murelaga, a la SAMPUZ, a la APA y al IEI.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANTUNES, M. T., y SIGOGNEAU-RUSSELL, D. (1991). Nouvelles données sur les Dinosauriens du Crétacé supérieur du Portugal. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 313, II: 113-119.
- BARCO, J. L.; ARDÉVOL, LL., y CANUDO, J. I. (2001). Descripción de los primeros rastros asignados a Hadrosauridae (Ornithopoda, Dinosauria) del Maastrichtiense de la península Ibérica (Areny, Huesca). *Geogaceta*, 30: 235-238.
- BIRD, R. T. (1953). To capture a dinosaur isn't easy. *Natural History*, 62: 102-110.
- BONAPARTE, J. F., y NOVAS, F. E. (1985). *Abelisaurus comahuensis*, n. g., n. sp., Carnosauria del Cretácico tardío de Patagonia. *Ameghiniana*, 21 (2-4): 259-265.
- BONAPARTE, J. F.; NOVAS, F. E., y CORIA, R. A. (1990). *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, the horned, lightly built carnotaur from the middle Cretaceous of Patagonia. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 416: 1-41.
- BRAIN, C. K. (1981). *The hunters of the hunted? An introduction to african cave taphonomy*. Univ. Chicago Press. Chicago. 365 pp.
- BUFFETAUT, E., y SUTEETHORN, V. (1989). A sauropod skeleton associated with theropod teeth in the Upper Jurassic of Thailand: Remarks on the taphonomic and palaeoecological significance of such associations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 73: 77-83.
- BURNHAM, D. A. (2004). New information on *Bambiraptor feinbergi* (Theropoda: Dromaeosauridae) from the Late Cretaceous of Montana. En: CURRIE, P. J.; KOPPELHUS, E. B.; SHUGAR, M. A., y WRIGHT, J. L. (eds.). *Feathered dragons: Studies on the transition from dinosaurs to birds*. 67-111. Indiana University Press. Bloomington e Indianapolis.
- BURNHAM, D. A.; DERSTLER, K. L.; CURRIE, P. J.; BAKKER, R. T.; ZHOU, Z., y OSTROM, J. H. (2000). Remarkable new birdlike dinosaur (Theropoda: Maniroptora) from the Upper Cretaceous of Montana. *University of Kansas Paleontological Contributions*, 13: 1-14.
- CANUDO, J. I. (2004). El caso del dinosaurio hadrosaurio de Arén (Huesca): ¿muerte accidental o asesinato? *Naturaleza Aragonesa*, 13: 4-14.
- CANUDO, J. I., y RUIZ-OMEÑACA, J. I. (2003). Los restos directos de dinosaurios terópodos (excluyendo aves) en España. En: PÉREZ-LORENTE, F. (ed.). *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. Instituto de Estudios Riojanos, 26: 347-373. Logroño.
- CARPENTER, K. (1998). Evidence of predatory behavior by carnivorous dinosaur. *Gaia. Aspects of Theropod Paleobiology*, 15: 135-144.
- COLBERT, E. H. (1989). The Triassic dinosaur *Coelophysus*. *Museum of Northern Arizona Bulletin*, 57: 1-169.
- COPE, E. D. (1889). On a new genus of Triassic Dinosauria. *The American Naturalist*, 23: 626.

- CRUZADO-CABALLERO, P.; CANUDO, J. I., y RUIZ-OMEÑACA, J. I. (2005). Nuevas evidencias de la presencia de hadrosaurios lambeosaurinos (Dinosauria) en el Maastrichtiense superior de la península Ibérica (Arén, Huesca). *Geogaceta*, 38: 47-50.
- CURRIE, P. J. (1997). Dromaeosauridae. En: CURRIE, P. J., y PADIAN, K., (eds.). *Encyclopedia of Dinosaurs*. 194-195. Academic Press, San Diego.
- CURRIE, P. J.; RIGBY, J. K., y SLOAN, R. E. (1990). Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada. En CARPENTER, K., y CURRIE, P. J. (Eds.): *Dinosaur systematics. Approaches and Perspectives*. 107-125. Cambridge University Press. Cambridge.
- CHIAPPE, L. M. (2002). Basal bird phylogeny. Problems and solutions. En: *Mesozoic Birds, above the heads of Dinosaurs*. 448-472. University of California Press, Berkeley y Los Ángeles.
- CHIAPPE, L. M.; NORELL, M. A., y CLARK, J. M. (2002). The Cretaceous, short-armed alvarezosauridae *Mononykus* and its kin. En: *Mesozoic Birds, above the heads of Dinosaurs*. 87-120. University of California Press, Berkeley y Los Ángeles.
- DODSON, P. (1971). Sedimentology and taphonomy of the Oldman Formation, dinosaur provincial Park, Alberta. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 10: 21-74.
- ELZANOWSKI, A. (2001). A new genus and species for the largest specimen of *Archaeopteryx*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 46 (4): 519-532.
- ELZANOWSKI, A., y WELLNHOFER, P. (1996). Cranial morphology of *Archaeopteryx*: evidence from the seventh skeleton. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16 (1): 81-94.
- FARLOW, J. O. (1987). A guide to Lower Cretaceous dinosaur footprints and tracksites of the Paluxy River Valley, Somervell County, Texas. En: *Geological Society of America Field Trip Guidebook, 21st Annual Meeting*. Waco, Texas. 50 pp.
- FARLOW, J. O.; NCNITT, T. J., y BEYNON, D. E. (1986). Two occurrences of the extinct moose *Cervalces scotti* from the Quaternary of northeastern Indiana. *American Midland Naturalist*, 115: 407-412.
- FIORILLO, A. R. (1991). Prey bone utilization by predatory dinosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 88: 157-166.
- FIORILLO, A. R. (1998). Bone modifications features on sauropod remains (Dinosauria) from the Freezeout Hills Quarry N (Morrison Formation) of South-eastern Wyoming and their contribution to fine-scale. Paleoenvironmental interpretation. *Modern Geology*, 23: 111-126.
- GATESY, S. M. (2002). The myth of cannibalism in *Coelophysis bauri*. *Journal of Vertebrate Paleontology. Abstracts of papers. Sixtieth-one annual meeting Society of vertebrate paleontology*, 22, Supplement to number 3: 57A.
- GAUTHIER-PILTERS, H., y DAGG, A. I. (1981). *The camel, its evolution, ecology, behavior, and its relationship to man*. University Chicago Press. Chicago. 208 pp.

- GILMORE, C. W. (1920). Osteology of the carnivorous Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genera *Antrodemus* (*Allosaurus*) and *Ceratosaurus*. Smithsonian Institution, *United States National Museum Bulletin*, 110: 1-159.
- GRANGER, W., y GREGORY, W. K. (1923). *Protoceratops andrewsi*, a pre-ceratopsian dinosaur from Mongolia. *American Museum Novitates*, 72: 1-9.
- GREEN, M. (1961). Pathologic vertebrate fossils and recent specimens. *Proceedings South Dakota Academy Science*, XL: 142-148.
- GROSS, J. D.; RICH, T. H., y VICKERS-RICH, P. (1993). Dinosaur bone infection. *National Geographic Research and Exploration*, 9, 3: 286-293.
- HANNA, R. R. (2002). Multiple injury and infection in a sub-adult theropod dinosaur *Allosaurus fragilis* with comparison to *Allosaurus* pathology in the Cleveland-Lloyd dinosaur quarry collection. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22 (1): 76-90.
- HOLTZ, T. R. Jr., y OSMÓLSKA, H. (2004). Saurischia. En: WEISHAMPEL, D. B.; DODSON, P., y OSMÓLSKA, H. (eds.). *The Dinosauria*: 21-24. University of California Press. Berkeley.
- HORNER, J. R.; WEISHAMPEL, D. B., y FORSTER, C. A. (2004). Hadrosauridae. En: WEISHAMPEL, D. B.; DODSON, P., y OSMÓLSKA, H. (eds.). *The Dinosauria*: 438-463. University of California Press. Berkeley.
- HUNT, A. P.; MEYER, C. A.; LOCKLEY, M. G., y LUCAS, S. G. (1994). Archaeology, toothmarks and sauropod dinosaur taphonomy. *Gaia*, 10: 225-231.
- KIELAN-JAWOROWSKA, K., y BARSBOLD, R. (1972). Narrative of the polish-mongolian palaeontological expeditions 1967-1971. *Palaeontologia Polonica*, 27: 5-13.
- KIRKLAND, J. I.; BURGE, D., y GASTON, R. (1993). A large dromaeosaur (Theropoda) from the Lower Cretaceous of eastern Utah. *Hunteria*, 2 (10): 1-16.
- KRUUK, H. (1972). *The spotted hyena, a study of predation and social behavior*. University Chicago Press. Chicago. 335 pp.
- LE LOEUFF, J. (1992). Les vertébrés continentaux du Crétacé supérieur d'Europe: Paléo-écologie, Biostratigraphie et Paléobiogéographie. *Mémoires des Sciences de la Terre de l'Université Pierre et Marie Curie, Paris VI*, 92-93: 1-273.
- LE LOEUFF, J., y BUFFETAUT, E. (1991). *Tarascosaurus salluvicus* nov. gen., nov. sp. dinosaur thérope du Crétacé supérieur du sud de la France. *Geobios*, 24 (5): 585-594.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. (2003). La extinción de los dinosaurios y su registro en los Pirineos meridionales. En: *II Jornadas de Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas (ed.): 71-98.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N.; CANUDO, J. I.; ARDÈVOL, L.; PEREDA SUBERBIOLA, X.; ORUE-ETXEBARRIA, X.; CUENCA-BESCÓS, G.; RUIZ-OMEÑACA, J. I.; MURELAGA, X., y FEIST, M. (2001). New dinosaur sites correlated with Upper Maastrichtian pelagic deposits in the Spanish Pyrenees: implications for the dinosaur extinction pattern in Europe. *Cretaceous Research*, 22: 41-61.

- MARSH, O. (1872). Notice on a new species of *Hadrosaurus*. *American Journal of Science* (ser. 3), 3: 301.
- MARSH, O. (1877). Notice of some new dinosaurian reptiles from the Jurassic Formation. *American Journal of Science* (ser. 3), 14: 514-516.
- MARSH, O. (1884). Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part VIII. The order of Theropoda. *American Journal of Science* (ser. 3), 27(38): 329-340.
- MATTHEW, W. (1908). *Allosaurus*, a carnivorous dinosaur, and its prey. *American Museum Journal*, 8 (1): 3-5.
- MAXWELL, W. D., y OSTROM, J. H. (1995). Taphonomy and paleobiological implications of *Tenontosaurus-Deinonychus* associations. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15 (4): 707-712.
- MURELAGA, X., y CANUDO, J. I. (2005). Descripción de restos de quelonios del Maastrichtiense superior de Arén y Serraduy (Huesca). *Geogaceta*, 38: 51-54.
- OMS, O., y CANUDO, J. I. (2004). Datación magnetoestratigráfica de los dinosaurios del Cretácico terminal (Maastrichtiense superior) de Arén (Huesca, Unidad Surpirenaica Central). *Geo-Temas*, 6 (5): 51-54.
- OSBORN, H. F. (1905). *Tyrannosaurus* and other Cretaceous carnivorous dinosaurs. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, XXI: 259-265.
- OSTROM, J. H. (1969). A new theropod dinosaur from the Lower Cretaceous of Montana. *Postilla*, 128: 1-17.
- OSTROM, J. H. (1978). The osteology of *Compsognathus longipes* Wagner. *Zitteliana*, 4: 73-118.
- PAUL, G. S. (1988). *Predatory dinosaurs of the world*. Simon and Schuster, New York. 464 pp.
- PEREDA-SUBERBIOLA, X. (1999). Las faunas finicretácicas de dinosaurios ibéricos. *Zubia*, 17: 259-279.
- PEREDA-SUBERBIOLA, X.; ASTIBIA, H.; MURELAGA, X.; ELORZA, J. J., y GÓMEZ-ALDAY, J. J. (2000). Taphonomy of the Late Cretaceous dinosaur-bearing beds of the Laño Quarry (Iberian Peninsula). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 157 (3/4): 247-275.
- PEREDA-SUBERBIOLA, X.; CANUDO, J. I.; RUIZ-OMEÑACA, J. I.; COMPANY, J.; CASANOVAS, M. L., y SANTAFÉ, J. V. (2002). Hadrosaurios ibéricos. En: *Resúmenes. Congreso Internacional sobre dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*: 39-40.
- PÉREZ-MORENO, B.; SANZ, J. L.; BUSCALIONI, A. D.; MORATALLA, J. J.; ORTEGA, F., y RASSKIN-GUTMAN, D. (1994). A unique multitoothed ornithomimosaur dinosaur from the Lower Cretaceous of Spain. *Nature*, 370: 363-367.
- PERKINS, S. (2003). Family Meal: Cannibal dinosaur known by its bones. *Science News*, 163: 211.

- RAUHUT, O. W. M. (2002). Dinosaur teeth from the Barremian of Uña, Province of Cuenca, Spain. *Cretaceous Research*, 23: 255-263.
- RAUHUT, O. W. M., y WERNER, C. (1995). First record of the family Dromaeosauridae (Dinosauria: Theropoda) in the Cretaceous of Gondwana (Wadu Milk Formation, northern Sudan). *Paläontologische Zeitschrift*, 69 (3/4): 475-489.
- ROGERS, R. R.; KRAUSE, D. W., y CURRY ROGERS, K. (2003). Cannibalism in the Madagascan dinosaur *Majungatholus atopus*. *Nature*, 42: 515-518.
- ROTHSCHILD, B. M. (1988). Stress fracture in a ceratopsian phalanx. *Journal of Paleontology*, 62: 302-303.
- SAMPSON, S. D.; WITMER, L. M.; FORSTER, C. A.; KRAUSE, D. W.; O'CONNOR, P. M.; DODSON, P., y RAVOAVY, F. (1998). Predatory Dinosaur Remains from Madagascar: Implications for the Cretaceous Biogeography of Gondwana. *Science*, 280: 1048-1051.
- SANZ, J. L. (1999). *Mitología de los dinosaurios*. Grupo Santillana de Ediciones. Taurus. Madrid. 206 pp.
- SERENO, P.; WILSON, J., y CONRAD, J. (2004). New dinosaurs link southern landmasses in the Mid-Cretaceous. *Proceedings: Biological Sciences*: 1471-2954.
- SUES, H. D., y TAQUET, P. (1979). A pachycephalosaurid dinosaur from Madagascar and a Laurasia-Gondwanaland connection in the Cretaceous. *Nature*, 279: 633-635.
- SULLIVAN, M. S.; TANKE, D., y ROTHSCCHILD, B. M. (2000). An impact fracture in an ornithomimid (Ornithomimosauria: Dinosauria) metatarsal from the Upper Cretaceous (Late Campanian) of New Mexico. En: Dinosaur of New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Sciences*, 17: 109-111.
- TANKE, D. H., y ROTHSCCHILD, B. M. (1997). Paleopathology. En: CURRIE, P. J., y PADIAN, K., (eds.). *Encyclopedia of Dinosaurs*: 525-530. Academic Press, San Diego.
- TANKE, D. H., y ROTHSCCHILD, M. (2002). Dinosaurs: An annotated bibliography of dinosaur paleopathology and related topics, 1838-2001. *New Mexico Museum of Natural History & Science Bulletin*, 20: 1-96.
- TORICES, A.; RUIZ-OMEÑACA, J. I.; CANUDO, J. I., y LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. (2004). Nuevos datos sobre los dinosaurios terópodos (Saurischia: Theropoda) del Cretácico superior de los Pirineos Sur-Centrales (Huesca y Lleida). *Geo-Temas*, 6: 71-74.
- TYKOSKI, R. S., y ROWE, T. (2004). Ceratosauria. En: WEISHAMPEL, D. B.; DODSON, P., y OSMÓLSKA, H. (eds.). *The Dinosauria*: 47-70. University of California Press. Berkeley.
- WAGNER, A. (1861). Schildkröten un Saurier aus dem lithographischen Schiefer: V. *Compognathus longipes* Wagn. *Abhandlungen der Mathemat. Physikalischen Classe der Koeniglich Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, 9: 1-102.
- WEISHAMPEL, D. B. (1983). Hadrosaurid jaw mechanics. *Acta Palaeontologica Polonica*, 28 (1-2): 271-280.

- WEISHAMPEL, D. B.; NORMAN, D. B., y GRIGORESCU, D. (1993). *Telmatosaurus transylvanicus* from the Late Cretaceous of Romania: The most basal hadrosaurid dinosaur. *Palaeontology*, 36 (2): 361-385.
- WELLNHOFER, P. (1993). Das siebte Exemplar von *Archaeopteryx* aus den Solnhofener Schichten. *Archaeopteryx*, 11: 1-48.
- XU, X., y NORELL, M. A. (2004). A new troodontid dinosaur from China with avian-like sleeping posture. *Nature*, 431: 838-841.
- ZINKE, J. (1998). Small theropod teeth from the Upper Jurassic coal mine of Guimarota (Portugal). *Paläontologische Zeitschrift*, 72 (1/2): 179-189.
- ZINKE, J., y RAUHUT, O. W. M. (1994). Small theropods (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Jurassic and Lower Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe E (Paläobiologie)*, 13: 163-177.