



Dientes de dinosaurios carnívoros (Saurischia: Theropoda) del Jurásico Superior de Asturias

Carnivorous dinosaur teeth (Saurischia; Theropoda) from the Late Jurassic of Asturias, north Spain

J. I. Ruiz-Omeñaca^{1,2}, L. Piñuela¹, J. C. García-Ramos¹, J. I. Canudo²

(1): Museo del Jurásico de Asturias (MUJA). 33328 Colunga (Asturias, España)

jigrui@unizar.es, lpinuela@geol.uniovi.es, jcgramos@geol.uniovi.es

(2): Grupo Aragosaurus (www.aragosaurus.com), Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza.

Pedro Cerbuna 12. 50009 Zaragoza, España).

jicanudo@unizar.es

Recibido el 23 de enero de 2008, aceptado el 18 de marzo de 2008

Resumen

El primer resto de dinosaurio encontrado en España fue un diente de terópodo del Jurásico Superior de Ruedes (Asturias), mencionado por Guillermo Schulz en 1858 y actualmente en paradero desconocido. No obstante, los restos de terópodos son, por el momento, escasos en el Jurásico de Asturias. Desde 1993 a la actualidad se han recuperado algunos fósiles de terópodos procedentes de distintos yacimientos del Jurásico Superior de Villaviciosa y Ribadesella, pero sólo se han descrito una vértebra caudal y cuatro dientes. En este trabajo se estudian doce dientes de terópodo conservados en el Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), procedentes de los yacimientos de Aranzón, Arroyo de la Escalera y Puerto de Tazones (Villaviciosa), y Playa de Vega (Ribadesella). Todos los dientes proceden de la Formación Lastres, excepto los dos de Playa de Vega que pertenecen a la Formación Vega. Ambas formaciones están datadas como Kimmeridgiense mediante carofitas y ammonoideos. La longitud basal de los dientes oscila entre 3.1 y 31 mm, y el número de dentículos/mm entre 1.4 y 8.7. En todos los ejemplares, los dentículos tienen forma de cincel; en uno se desarrollan además *caudae* ("blood grooves"). Se han reconocido cuatro morfologías, asignadas a: i) Theropoda indet.: dientes con dentículos mesiales y distales subiguales a lo largo de todo el borde mesial/distal; ii) Carnosauria? indet.: dientes con dentículos mesiales y distales subiguales a lo largo de todo el borde distal pero sólo en la mitad apical del borde mesial; iii) Carcharodontosauridae? indet.: un diente con arrugas curvadas en el esmalte en el borde mesial; iv) Maniraptora indet.: un diente con dentículos distales pero sin dentículos mesiales. Los dientes más grandes pudieron pertenecer a individuos de hasta 8.4-8.7 m de longitud (comparando con el carnosaurio *Acrocantosaurius*), y los más pequeños a individuos de tan sólo 0.7-1.3 m (comparando con los maniraptores *Bambiraptor*, *Huaxiagnathus*, *Juravenator* y *Sinornithoides*). El diente asignado a Carcharodontosauridae? indet. representa, junto a los dientes de *Megalosaurus(?) ingens* JANENSCH 1920 del Kimmeridgiense-Tithónico de Tanzania, la única evidencia de esta familia de carnosaurios en el Jurásico mundial.

Palabras clave: Kimmeridgiense, Formación Lastres, Formación Vega, Carnosauria?, Carcharodontosauridae?, Maniraptora.

Abstract

The first dinosaur remain found in Spain was a theropod tooth, now lost, from the Late Jurassic of Ruedes (Asturias) already described by Guillermo Schulz in 1858 in his *Descripción geológica de Asturias* (Geological description of Asturias). Nevertheless, theropod remains are scarce in the Asturian Jurassic, and only some fossils have been recovered from 1993 to date in several coastal localities of Late Jurassic age. Only a caudal centrum and four teeth have been described; in this work we describe twelve theropod teeth coming from the localities of Aranzón, Arroyo de la Escalera and Puerto de Tazones (Villaviciosa), and Playa de Vega (Ribadesella) and housed in the Museo del Jurásico de Asturias (MUJA, Jurassic Museum of Asturias). All the Villaviciosa teeth were recovered in the Lastres Formation; the two ones from Ribadesella are from the Vega Formation. Both formations are dated as Kimmeridgian with charophytes and ammonoids. The FABL ranges from 3.1 to 31 mm, and the number of denticles per mm ranges from 1.4 to 8.7. All the specimens have chisel-shaped denticles, and one develop also *caudae* (“blood grooves”). Four morphologies have been identified and assigned to: i) Theropoda indet.: teeth with mesial and distal denticles of same average size and along the entire mesial/distal margins; ii) Carnosauria? indet.: teeth with mesial and distal denticles of same size and along the entire distal margin but only in the apical half of the mesial one; iii) Carcharodontosauridae? indet.: a tooth with mesial and distal denticles of same size along the entire mesial/distal margins and enamel wrinkles in the mesial margin; and iv) Maniraptora indet.: a tooth with distal denticles but no mesial ones. The biggest teeth could pertain to individuals up to 8.4-8.7 m in length (comparing with the carnosaur *Acrocanthosaurus*), and the smallest to individuals of only 0.7-1.3 m long (comparing with the maniraptorans *Bambiraptor*, *Huaxiagnathus*, *Juravenator* and *Sinornithoides*). The tooth assigned to Carcharodontosauridae? indet. represents, together with the teeth of *Megalosaurus(?) ingens* JANENSCH 1920 from the Kimmeridgian-Tithonian of Tanzania, the only evidence of this carnosaur family in the worldwide Jurassic.

Key words: Kimmeridgian, Lastres Formation, Vega Formation, Carnosauria?, Carcharodontosauridae?, Maniraptora.

INTRODUCCIÓN

Aunque los restos indirectos (icnitas) de dinosaurios terópodos son abundantes en las rocas del Jurásico Superior de Asturias (véase por ejemplo Piñuela Suárez, 2000; García-Ramos *et al.*, 2000, 2002, 2004, 2006; García-Ramos y Piñuela Suárez, 2006; Lockley *et al.*, 2007), sus restos directos (huesos y dientes) son muy escasos, y sólo han sido citados o descritos hasta ahora una vértebra y algunos dientes.

El primer fósil de dinosaurio encontrado en España del que se tiene constancia fue un diente de terópodo de Ruedes (Gijón), descrito por Guillermo Schulz en su obra *Descripción geológica de Asturias* y asignado a “un admirable diente de *Squalus* (primitivo tiburón)” (Schulz, 1858: 109). El supuesto diente de tiburón fue posteriormente identificado por Justo Egozcue como perteneciente a un dinosaurio terópodo (“diente de *Megalosaurus*”; Egozcue, 1873), cuatro meses después de conocer el hallazgo de restos de dinosaurio realizado por Juan Vilanova en Utrillas (Teruel; “*Iguanodon*”; Vilanova, 1873) [aunque Vilanova ya había citado estos restos un año antes en su libro *Compendio de Geología* (Vilanova, 1872); véase Pereda Suberbiola y Ruiz-Omeñaca (2005) y Pereda Suberbiola *et al.* (2006)]. Schulz situó el hallazgo en el Lías, pero el diente procedería del Jurásico Superior (Formación Lastres; Pereda Suberbiola y Ruiz-Omeñaca, 2005). La descripción original sugiere que el diente

perteneció probablemente a un animal de grandes dimensiones (Pereda Suberbiola y Ruiz-Omeñaca, 2005; véase más adelante la discusión sobre este diente en Paleontología Sistemática: Carnosauria? indet.).

Después de este hallazgo casual de Ruedes, y a excepción de un hallazgo más en la década de 1920 (“una vértebra y una cabeza, al parecer de humero, de un gigantesco dinosaurio”, en “la facies Wealdica” de Ribadesella; Royo Gómez y Gómez Lluca, 1927), pasó más de un siglo hasta que empezaran a encontrarse huellas y huesos de dinosaurios en Asturias. Así, a partir de 1969 comienzan a descubrirse icnitas de dinosaurios (García-Ramos, 1975-1976; véase García-Ramos *et al.*, 2002), y a partir de 1977 sus restos óseos (García-Ramos y Valenzuela, 1977), labores que actualmente se siguen desarrollando desde el Museo del Jurásico de Asturias (MUJA).

En época moderna, la primera mención a restos óseos de terópodos es la de Martínez (1994), quien menciona unas “vértebras caudales de un gran dinosaurio carnívoro de la familia Megalosauridae” encontradas en 1993 en los acantilados de Tazones (Villaviciosa). Posteriormente, Martínez *et al.* (2000a) describen y figuran cuatro dientes de Theropoda indet. procedentes de “los acantilados costeros entre Gijón y Ribadesella”, Martínez *et al.* (2000b) describen y figuran una vértebra caudal de “Theropoda de gran tamaño” de la playa de Vega (Ribadesella), y Martínez *et al.* (2001) citan estos hallazgos en una revisión de los restos de dinosaurios del Principado de Asturias.

Los restos descritos en los trabajos de Rubén Martínez y colaboradores son recogidos por Canudo y Ruiz-Omeñaica (2003: 349-350, tabla 1, fig. 1), quienes mencionan en el Jurásico Superior de Asturias: Theropoda indet.

(Formaciones Vega y Lastres), ?Dromaeosauridae indet. (Formación Lastres) y ?Ceratosauria (Formación Vega). Por último, Ruiz-Omeñaica *et al.* (2006: fig.1) mencionan en el Jurásico Superior de Asturias: Theropoda indet.

TABLA 1. Medidas de los dientes de terópodo del Jurásico Superior de Asturias. Abreviaturas: (L): Formación Lastres; (V): Formación Vega, DSDI: índice de diferencia de tamaño de los dentículos (Rauhut y Werner, 1995); e: estimado; r: medida con defecto por rotura. * ejemplar descrito por Martínez *et al.* (2000a). 1: ejemplar figurado por Martínez *et al.* (2000a: 110; reproducido en Canudo y Ruiz-Omeñaica, 2003). 2: ejemplar figurado por García-Ramos *et al.* (2001: 12). 3: ejemplar figurado por García-Ramos *et al.* (2002: 60). 4: ejemplar figurado por García-Ramos *et al.* (2006: 95).

taxón	sigla	sigla antigua	yacimiento (Formación)	longitud (mm)	anchura (mm)	altura (mm)	dent/mm distal	dent/mm mesial	DSDI
Theropoda indet	MUJA1217	--	Arroyo La Escalera (L)	31.0	12.8	83.0 e	1.4	1.4	1
	MUJA1226 * 1,3,4	JRVH-20	Playa de Vega (V)	30	no medible	45	1,4 (ápice) 1,6 (mitad) 1,9 (base)	1,6 (mitad) 2,8 (base)	1- 1,47
Carnosauria? indet.	MUJA1225 * 1,2,3	JVLH-180	Aranzón (L)	27	13 e	69	1,5	1,6 (mitad)	1,07
	MUJA1220	--	Arroyo La Escalera (L)	5,4 r	5,0	22,0 r	roto	4,5	?
	MUJA1018	--	Playa de Vega (V)	13,0	7,6	29,0 r	3,125	3,75	1,2
	MUJA0699	--	Puerto de Tazones (L)	10,3	4,7 r	12,7 r	roto	4 e	?
	MUJA1218	--		10,4	5,3	18,4	desgastado	4,1	?
	MUJA1221 * 1,5	JVLH-196		4,6	2,5	9	6	7,1	1,18
	MUJA1222 * 3	JVLH-195		3,5	2	7,5 r	6	roto	?
MUJA1223	--		3,7	2	6 r	6-6,3	6-6,3	1	
Carcharodontosauridae? indet.	MUJA1219	--	Puerto de Tazones (L)	9,3	4,3	20,8	2,9	2,9	1
Maniraptorina indet.	MUJA1224	--	Puerto de Tazones (L)	3,1	2,2	8,7	8,7	no tiene	-

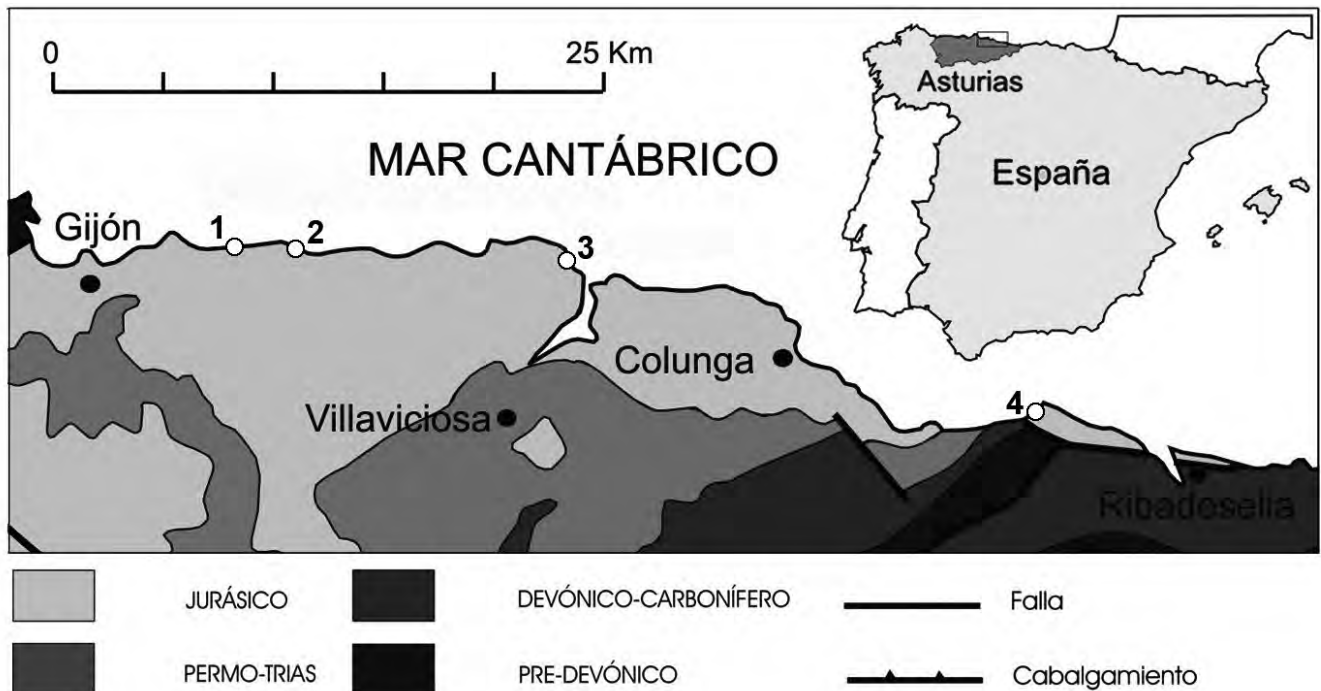


FIGURA 1. Situación geográfica y geológica de los yacimientos con dientes de terópodos del Jurásico Superior de Asturias. 1: Aranzón, 2: Arroyo de la Escalera, 3: Puerto de Tazones, 4: Playa de Vega. Modificada de Ruiz-Omeñaica *et al.* (2007).

(Formaciones Vega y Lastres), Ceratosauria? indet. (Formación Vega) y Allosauridae? indet. (Formación Lastres), haciendo referencia a los restos de de Rubén Martínez y colaboradores y a los nuevos dientes descubiertos, aunque no se dan detalles del material ni yacimiento de cada uno de los tres taxones.

Los hallazgos antiguos de Schulz y Royo Gómez se encuentran en la actualidad desaparecidos; los restos recuperados en las últimas décadas están depositados en el Museo del Jurásico de Asturias (MUJA). Las vértebras de Tazones (MUJA1914, MUJA1915) han sido figuradas por García-Ramos *et al.*, (1997, 2002: 60), pero permanecen sin describir. La vértebra de la playa de Vega (MUJA1913) ha sido figurada por Martínez *et al.*, (2000b: 114; figuras reproducidas en Canudo y Ruiz-Omeñaca, 2003: fig. 1C-D) y García-Ramos *et al.* (2002: 60, 2006: 95), y ha sido asignada a Theropoda indet. (Martínez *et al.*, 2000b [con la sigla JRVH-197]) y posteriormente a Ceratosauria? indet. (Canudo y Ruiz-Omeñaca, 2003 [con la sigla DGUO JRVH-197]; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2006).

Desde el año 2000, se han recuperado más dientes de terópodo en el Jurásico Superior de Asturias, que se describen en este trabajo. En total son doce dientes, procedentes de cuatro yacimientos de Villaviciosa y Ribadesella (Tabla 1). Cuatro de los dientes han sido descritos y figurados previamente (Martínez *et al.*, 2000a, 2001; García-Ramos *et al.*, 2000, 2002, 2006; véanse detalles en el apartado Paleontología Sistemática); el resto se citan en este trabajo por primera vez. Los cuatro dientes de Martínez *et al.* (2000a): JVLH-196, JVLH-195, JVLH-180, JRVH-20, se incluyen en este trabajo con sus nuevas siglas del Museo del Jurásico de Asturias: MUJA1221, MUJA1222, MUJA1225 y MUJA1226, respectivamente.

SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

Los doce dientes estudiados en este trabajo proceden de cuatro yacimientos situados en los afloramientos jurásicos de la costa asturiana. Estos afloramientos costeros del Jurásico están protegidos como Monumento Natural por el Gobierno del Principado de Asturias y forman parte de la denominada “Costa de los Dinosaurios” (García-Ramos *et al.*, 2002, 2004, 2006). Los cuatro yacimientos que han proporcionado dientes de terópodos son, de oeste a este (Fig. 1):

- Aranzón (parroquia de Quintueles, concejo de Villaviciosa),
- Arroyo de la Escalera (parroquia de Quintes, concejo de Villaviciosa),
- Puerto de Tazones (parroquia de Tazones, concejo de Villaviciosa), y
- Playa de Vega (parroquia de Leces, concejo de Ribadesella).

Geológicamente, los cuatro yacimientos se sitúan dentro del sector norte de la Cuenca de Gijón-Villaviciosa (Ramírez del Pozo, 1969), que engloba los materiales

jurásicos que afloran entre Gijón y Ribadesella (Fig. 1). Se sitúan estratigráficamente en las Formaciones Vega y Lastres, definidas por Valenzuela *et al.* (1986) y equivalentes, respectivamente, a los Miembros Gijón y Ribadesella de la Formación Ribadesella de Suárez Vega (1974). El yacimiento más oriental, en el concejo de Ribadesella, se sitúa estratigráficamente en la Formación Vega; los tres más occidentales, en el concejo de Villaviciosa, lo hacen en la Formación Lastres.

Los materiales de la Formación Vega (conglomerados silíceos, areniscas y lutitas) fueron originalmente depositados en un medio fluvial, y los de la Formación Lastres (margas, margas lumaquéllicas y areniscas) en un medio fluvio-deltaico (García-Ramos *et al.*, 1997, 2000, 2002, 2004). Ambas formaciones están datadas como Kimmeridgiense mediante carofitas y ammonoideos (Dubar, 1925a, 1925b; 1925c; Dubar y Mouterde, 1957; Dubar *et al.*, 1971; Suárez Vega, 1974; Schudack, 1987; Olóriz *et al.*, 1988) [véanse también las dataciones con ostrácodos, más dudosas, de Ramírez del Pozo (1969) y Schudack y Schudack (2002)].

MATERIAL

En este trabajo se estudian doce dientes de terópodo (Tabla 1) conservados en el Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), procedentes de los yacimientos de Aranzón (MUJA1225), Arroyo de la Escalera (MUJA1217, MUJA1220), Puerto de Tazones (MUJA0699, MUJA1218, MUJA1219, MUJA1221, MUJA1222, MUJA1223, MUJA1224) y Playa de Vega (MUJA1018, MUJA1226). Todos los dientes proceden de la Formación Lastres, excepto los dos de Playa de Vega que fueron encontrados en la Formación Vega.

En los dientes se han medido las siguientes dimensiones:

- longitud basal (mesiodistal) = *fore-aft basal length* [FABL] de Currie *et al.* (1990),
- anchura basal (lateromedial) = *basal width* [BW] de Farlow *et al.* (1991),
- altura (apical-adapical) = *tooth crown height* [TCH] de Farlow *et al.* (1991),
- número de dentículos por mm en las carenas mesial y distal = *serration density* [SD] de Farlow y Brinkman (1987), e
- índice de diferencia de tamaño de los dentículos (*denticle size difference index* [DSDI], Rauhut y Werner, 1995): relación entre el número de dentículos para una cierta distancia en la carena mesial y distal; es independiente del tamaño del diente.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden SAURISCHIA SEELEY 1888

Suborden THEROPODA MARSH 1881

Todos los dientes descritos en este trabajo están curvados distalmente y comprimidos lateromedialmente, y

se han identificado como dientes laterales (maxilares/mandibulares) de terópodos; no se ha identificado ningún diente de posición anterior en la mandíbulas (premaxilar o mandibular delantero).

El borde mesial es convexo en todos los ejemplares; el borde distal es, en la mayoría de los casos, cóncavo, aunque en algunos ejemplares puede ser recto. Cuando están presentes, los denticulos son rectos, perpendiculares a los bordes mesial y/o distal [con forma de cincel, “*chisel shaped*” *sensu* Currie *et al.*, 1990], y están separados por hendiduras bien delimitadas (“*interdenticle slits*” *sensu* Currie *et al.*, 1990) (Figs. 2D, 4C, 4E-F).

Theropoda indet. (Fig. 2)

Material y procedencia: un diente de Arroyo de la Escalera (Villaviciosa, Formación Lastres, Kimmeridgiense; MUJA1217) y un diente de Playa de Vega (Ribadesella, Formación Vega, Kimmeridgiense; MUJA 1226)*.

*: El diente MUJA1226 fue descrito como *Theropoda indet.* por Martínez *et al.* (2000a; con la sigla antigua JRVH-20), y ha sido figurado por Martínez *et al.*, (2000a: 110, centro; figura reproducida en Canudo y Ruiz-Omeñaca, 2003: fig. 1A) y García-

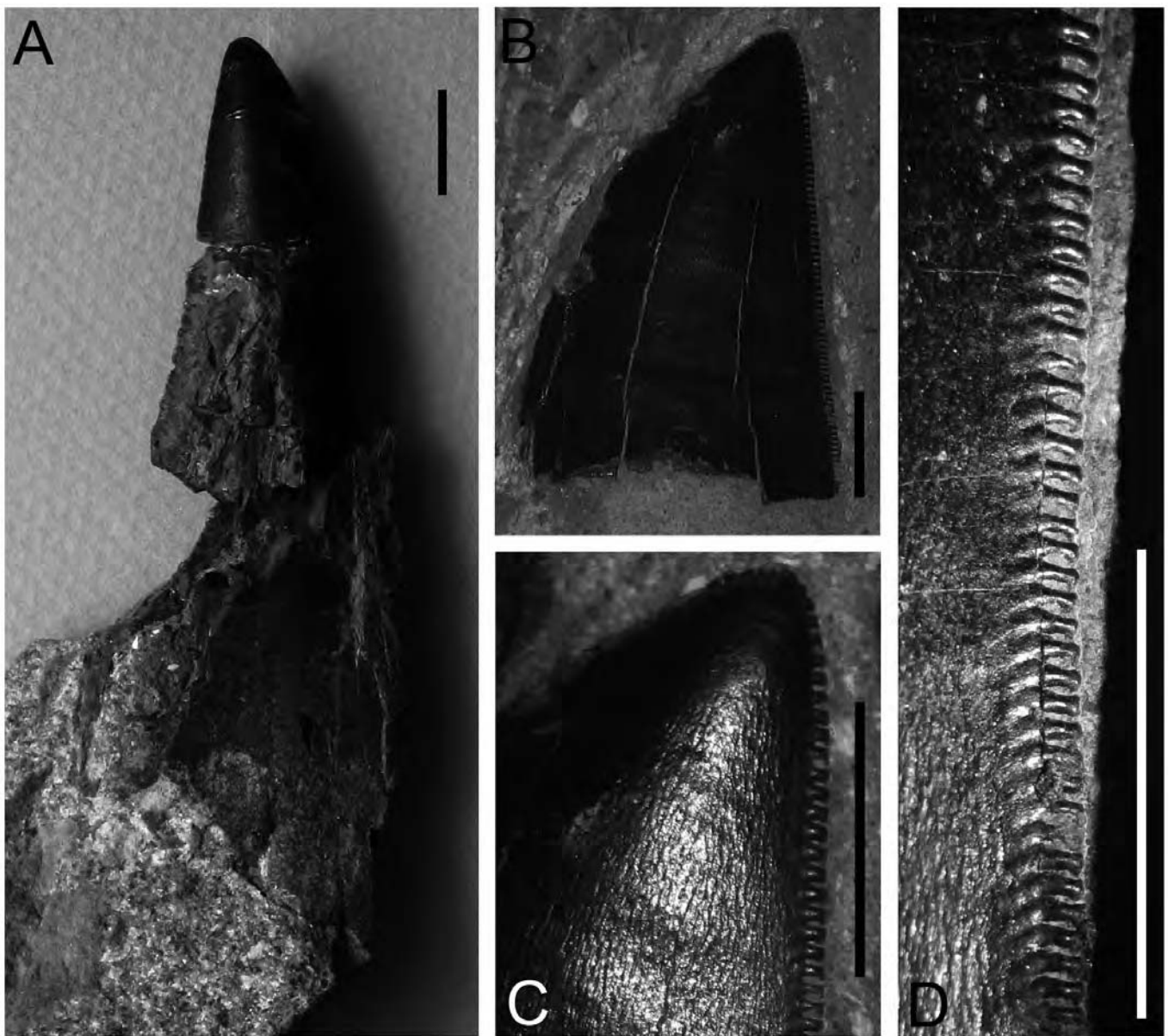


FIGURA 2. Dientes de **Theropoda indet.** del Kimmeridgiense de Asturias, en vista labial/lingual. Escala: 10 mm. A: MUJA1217, de Arroyo de la Escalera (Villaviciosa, Formación Lastres). B-D: MUJA1226, de Playa de Vega (Ribadesella, Formación Vega), con detalle de la denticulación del ápice (C), y los surcos inclinados entre los denticulos y la superficie labial/lingual (D).

Ramos *et al.* (2002: 60, arriba derecha; 2006: 95, izquierda). El diente MUJA1217 se cita en este trabajo por primera vez.

TETANURAE GAUTHIER 1986
AVETHEROPODA PAUL 1988
CARNOSAURIA HUENE 1920

Descripción

MUJA1217 (Fig. 2A) es el mayor de todos los dientes, con una longitud basal de 31 mm. Está fragmentado en dos mitades que no conectan entre sí, faltando fragmentos de diente entre ambas. MUJA1226 (Fig. 2B-D) es también de gran tamaño (longitud basal: 30 mm) y está incluido en la matriz por lo que sólo uno de sus lados (labial/lingual) es observable.

MUJA1217 y MUJA1226 tienen los lados labial/lingual lisos (sin ornamentación), están comprimidos labiolingualmente, se curvan distalmente, y presentan dentículos a lo largo de las carenas mesial y distal (Fig. 2C-D). El borde mesial es convexo en MUJA1217 y recto en MUJA1226.

El ejemplar MUJA1226 presenta además desarrollo de surcos inclinados entre los dentículos y las superficies labial/lingual del diente (“*blood grooves*” *sensu* Currie *et al.*, 1990; “*caudae*” *sensu* Abler, 1992; “*interdenticular sulci*” *sensu* Smith, 2007) (Fig. 2D).

Discusión

Ambos dientes son plesiomórficos: comprimidos labiolingualmente, curvados distalmente, sin ornamentación y con dentículos con forma de cincel a lo largo de las carenas mesial y distal, por lo que no pueden determinarse como pertenecientes a ningún grupo concreto de terópodos y se asignan simplemente a Theropoda indet.

Estos dos dientes podrían representar dos terópodos diferentes: además de proceder de diferentes formaciones geológicas, MUJA1226 se diferencia de MUJA1217 por la presencia de dentículos de menor tamaño (Tabla 1) y por la presencia de surcos inclinados entre los dentículos.

Los surcos inclinados entre los dentículos y las superficies labial/lingual del diente que aparecen en MUJA1226 están presentes en los tiranosáuridos (Currie *et al.*, 1990; Abler, 1992) pero también, al menos, en los abelisaurios *Majungasaurus crenatissimus* (DEPÉRET 1896) y *Pycnonemosaurus nevesi* KELLNER *et* CAMPOS 2002, del Cretácico Superior de Madagascar y Brasil, respectivamente, y el carnosaurio *Fukuiraptor kitadaniensis* AZUMA *et* CURRIE 2000, del Cretácico Inferior de Japón (Bittencourt y Kellner, 2002; Currie y Azuma, 2006; Smith, 2007).

La presencia de estos surcos inclinados también ha sido descrita en dientes aislados de dos yacimientos del Jurásico Superior de Portugal: Porto das Barcas (dos dientes laterales: Rauhut y Kriwet, 1994) y Guimarota (tres dientes premaxilares: Zinke, 1998; Rauhut, 2000), éstos últimos referidos por Rauhut (2003) al tiranosauroido *Aviatyrannis jurassica* RAUHUT 2003.

Carnosauria? indet. (Figs. 3, 4A-E)

Material y procedencia: un diente de Aranzón (Villaviciosa, Formación Lastres, Kimmeridgiense; MUJA1225), un diente de Arroyo de la Escalera (Villaviciosa, Formación Lastres, Kimmeridgiense; MUJA1220), un diente de Playa de Vega (Ribadesella, Formación Vega, Kimmeridgiense; MUJA1018) y cinco dientes del Puerto de Tazones (Villaviciosa, Formación Lastres, Kimmeridgiense; MUJA0699, MUJA1218, MUJA1221, MUJA1222, MUJA1223)*.

*: Los dientes MUJA1221, MUJA1222 y MUJA1225 fueron descritos como Theropoda indet. por Martínez *et al.* (2000a; con sus siglas antiguas JVLH-196, JVLH-195 y JVLH-180, respectivamente). Los dientes MUJA0699, MUJA1018, MUJA1218, MUJA1220 y MUJA1223 se citan en este trabajo por primera vez.

Algunos de estos dientes han sido previamente figurados: MUJA1221 por Martínez *et al.*, (2000a: 110, derecha) y García-Ramos *et al.* (2002: 60, centro derecha); MUJA1223 por García-Ramos *et al.* (2002: 60, centro derecha); y MUJA1225 por Martínez *et al.*, (2000a: 110, izquierda; figura reproducida en Canudo y Ruiz-Omeñaca, 2003: fig. 1B) y García-Ramos *et al.* (2001: 12; 2002: 60, centro izquierda).

Descripción

MUJA0699 (Fig. 3A) es un fragmento de corona que ha perdido el ápice, uno de los lados (labial/lingual) y el borde distal. El borde mesial es redondeado en la base y a unos 10 mm de altura se encuentra el inicio de una carena mesial denticulada, de la que solo se conservan los dos primeros dentículos (se estima que tendría 4 dent/mm). MUJA1220 (Fig. 3C) es un fragmento de diente que ha perdido el ápice y la mitad distal. Conserva parte de la raíz (4 mm de altura) y de la corona (18 mm de altura). En la corona, el borde mesial es redondeado en la base y a unos 12 mm de altura se encuentra el inicio de una carena mesial denticulada.

Los restantes dientes (Figs. 3B, 3D-F, 4A-E) están más completos: MUJA1221, MUJA1222, MUJA1223 conservan parte de la raíz por lo que serían dientes funcionales, mientras que MUJA1018, MUJA1218 y MUJA1225 carecen de raíz por lo que serían dientes mudados; MUJA1018, MUJA1222 y MUJA1223 tienen fragmentado el ápice. MUJA1221, MUJA1222 y MUJA1223 tienen un tamaño similar, por lo que podrían proceder de la fragmentación post-mortem de un mismo cráneo de terópodo. El resto de dientes, de tamaños diversos, podrían proceder de diferentes individuos.

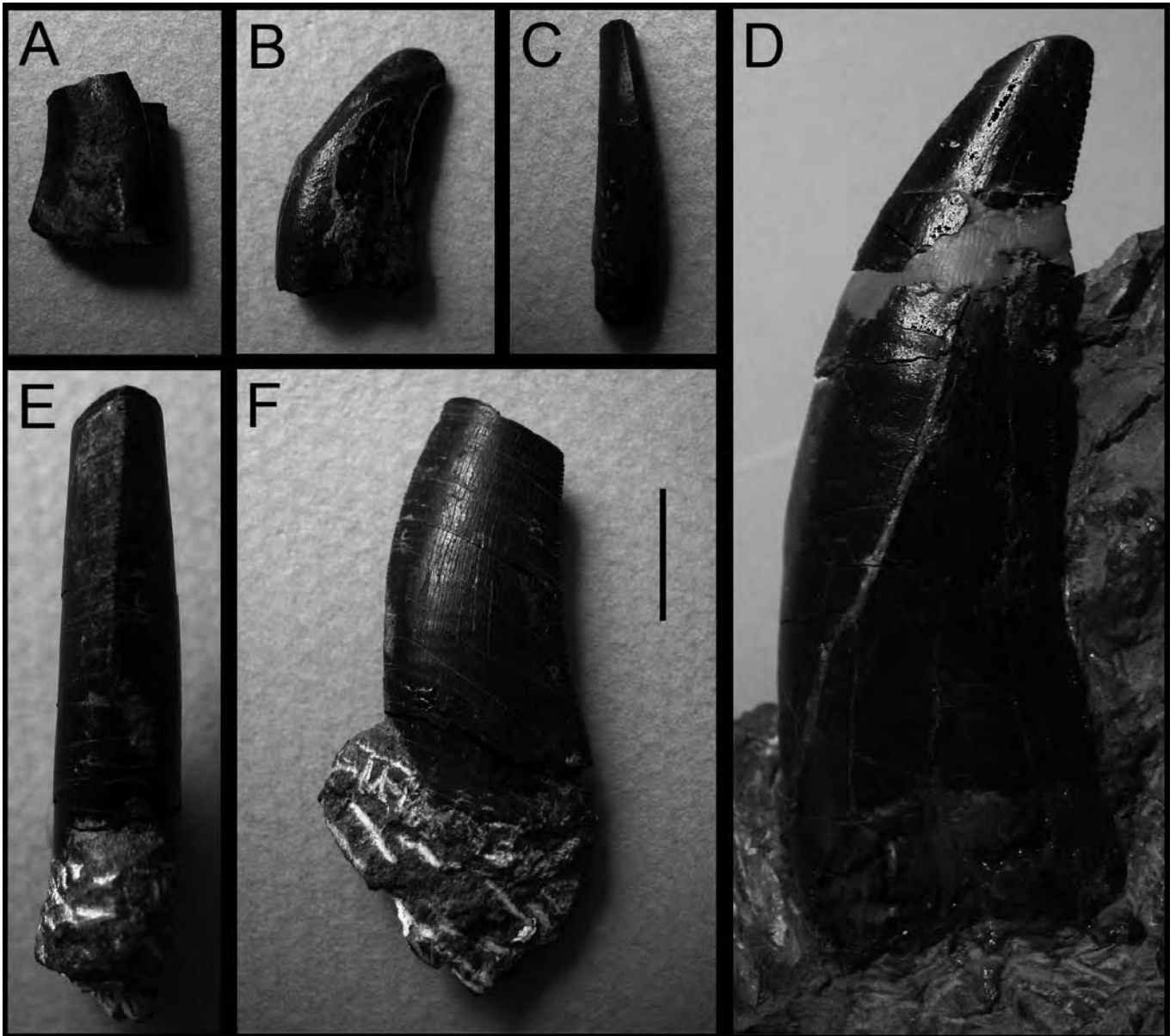


FIGURA 3. Dientes de **Carnosauria? indet.** del Kimmeridgiense de Asturias, en vistas labial/lingual (A, B, D, F) y mesial (C, E). Escala: 10 mm. A: MUJA0699, de Puerto de Tazones (Villaviciosa, Formación Lastres). B: MUJA1218, de Puerto de Tazones (Villaviciosa, Formación Lastres). C: MUJA1220, de Arroyo de la Escalera (Villaviciosa, Formación Lastres). D: MUJA1225, de Aranzón (Villaviciosa, Formación Lastres). E-F: MUJA1018, de Playa de Vega (Ribadesella, Formación Vega).

MUJA1225 tiene una gran faceta de desgaste en el ápice y a lo largo del borde mesial (Fig. 3D), es muy alargada (28 x 7 mm) y ha hecho desaparecer los dentículos más apicales; los dentículos mesiales conservados presentan asimismo sus ápices desgastados. MUJA1218 presenta el esmalte desgastado por transporte y el borde distal con desconchado de esmalte (“*antemortem enamel spalling*”, Schubert y Hungar, 2005) producido por una rotura del diente en las mandíbulas y su posterior desgaste antes de que el diente fuera definitivamente mudado (Fig. 3B).

El borde distal es cóncavo en MUJA0699, MUJA1018, MUJA1218, MUJA1222 y MUJA 1225 y recto en MUJA1221 y MUJA1223; en MUJA1220 no puede saberse al no haberse conservado.

Aunque de tamaños dispares (la longitud basal oscila entre 3.5 y 27 mm; Tabla 1), todos los dientes se han incluido en un mismo grupo por presentar una característica común: presencia de dentículos distales a lo largo de todo el margen distal, y de dentículos mesiales sólo en la mitad apical del margen mesial. (Figs. 3C, 3E)

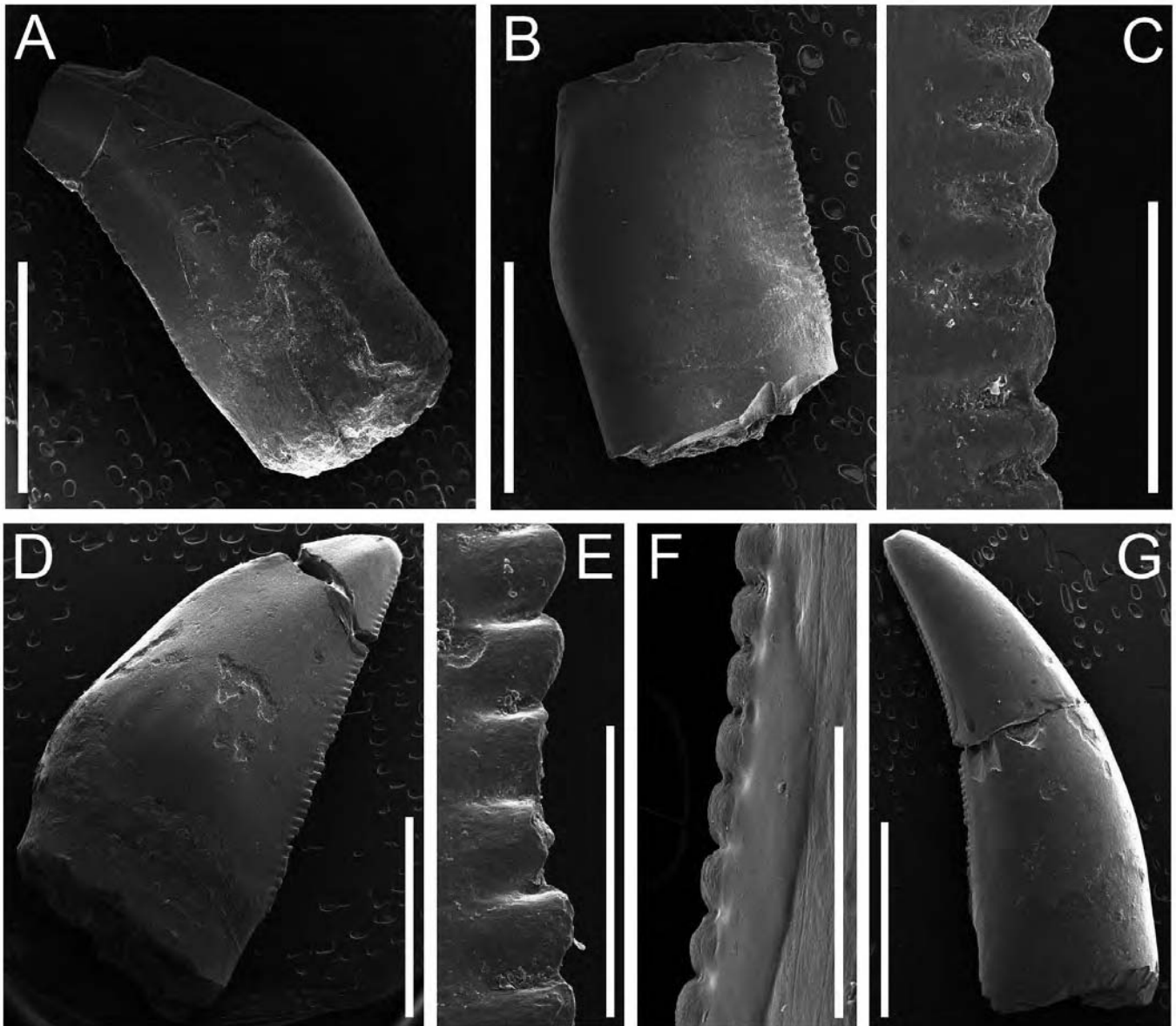


FIGURA 4. Dientes de terópodo del Kimmeridgiense de Puerto de Tazones (Villaviciosa, Asturias, Formación Lastres), en vistas labial/lingual, con detalles de los dentículos distales (C, E, F). Fotografías de microscopio electrónico de barrido. Escala: 2 mm (A, B, D, G) o 0,5 mm (C, E, F). A-E: *Carnosauria?* indet. A: MUJA1222. B-C: MUJA1223. D-E: MUJA1221. F-G: *Maniraptora* indet. MUJA1224.

Discusión

Los dientes descritos son bastante plesiomórficos, comprimidos labiolingualmente, con esmalte liso y con dentículos mesiales y distales de tamaño similar; el único carácter destacable es la ausencia de dentículos en la base del borde mesial.

Esta característica, a veces mencionada como “carena mesial más corta que la distal” ha sido descrita en los dientes de tres carnosaurios: el alosáurido *Allosaurus fragilis* MARSH 1877, del Jurásico Superior de Estados Unidos (Madsen, 1976), el posible carcarodontosáurido *Neo-*

venator salerii HUTT, MARTILL *et* BARKER 1996, del Cretácico Inferior de Inglaterra (Hutt *et al.*, 1996) [descrito originalmente como un alosáurido, es un carcarodontosáurido según Holtz *et al.* (2004) y Brusatte y Sereno (2007); véase la opinión contraria en Smith *et al.* (2007) quienes lo vuelven a considerar un alosáurido], y el carnosaurio basal *Fukuiraptor kitadaniensis* (sólo en los dientes mandibulares; Currie y Azuma, 2006). No obstante, se desconoce la distribución de este carácter en otros grupos de terópodos*, por lo que los dientes de Aranzón, Arroyo de la Escalera, Playa de Vega y Puerto de Tazones se asignan a *Carnosauria?* indet.

*: Por ejemplo, el neoceratosaurio *Genyodectes serus* WOODWARD 1901, del Cretácico Inferior de Argentina, tiene dientes maxilares con la mitad basal de la carena mesial no denticulada (Rauhut, 2004: 899), aunque sus dientes presentan una inusual área plana o incluso ligeramente cóncava adyacente a las carenas mesial y distal, “un área que es normalmente convexa en la mayoría de terópodos” (Rauhut, 2004: 894, 899), y que no aparece en los dientes del Jurásico Superior de Asturias.

Igualmente, el tiranosauroideo *Eotyrannus lengi* HUTT, NAISH, MARTILL, BARKER *et* NEWBERY 2001, del Cretácico Inferior del Reino Unido, tiene dientes maxilares y mandibulares cuya longitud de la parte denticulada de la carena mesial es menos de la mitad de la longitud de la parte denticulada de la carena distal (Hutt *et al.*, 2001: 229); no obstante, estos dientes tienen un DSDI de 1.5 (Hutt *et al.*, 2001: 230), mayor que el presente en los dientes asturianos, y considerado como uno de los caracteres diagnósticos de *E. lengi* (Hutt *et al.*, 2001: 229).

En los dos dientes (aislados) asignados al tetanuro basal *Condorraptor currumili* RAUHUT 2005a, del Jurásico Medio de Argentina, “la carena mesial termina en la mitad apical de la corona” (Rauhut, 2005a: 90). Las relaciones filogenéticas de *C. currumili* son por el momento desconocidas, y podría ser un carnosaurio.

También a Carnosauria? indet podría pertenecer el diente de *Squalus/Megalosaurus* de Ruedes (Gijón; Formación Lastres) al que hicieron referencia Schulz (1858) y Egozcue (1873). La descripción hecha por Schulz del diente es la siguiente (Schulz, 1858: 109):

“este diente, cuya base y punta faltan, tendría (cuando completo) por lo menos cuatro pulgadas de largo, es de color pardo obscuro, por fuera muy reluciente y está adornado en ambos filos de finísima serreta; pero la del filo de curva convexa es algo más obtusa y no llega hasta la base, pues termina primorosamente á unos cuatro centímetros de ella.”

Lamentablemente, no existe ninguna figuración de la pieza. La existencia de un “filo de curva convexa” indica que había otro filo de curva recta o curva cóncava, lo que permite reconocer dicho “filo de curva convexa” como el borde mesial del diente, y saber que la parte basal de este borde mesial era no denticulada, como ocurre en los dientes de Aranzón, Arroyo de la Escalera y Puerto de Tazones, procedentes de la misma formación geológica que el diente de Ruedes. Por lo tanto es probable que el diente de Ruedes perteneciera también a Carnosauria? indet. Aparentemente perteneció a un terópodo de gran tamaño, con una corona de unos 100 mm de altura.

Superfamilia ALLOSAUROIDEA
CURRIE *et* ZHAO 1994
Familia CARCHARODONTOSAURIDAE
STROMER 1931

Carcharodontosauridae? indet. (Fig. 5)

Material y procedencia: un diente (MUJA1219) de Puerto de Tazones (Villaviciosa; Formación Lastres, Kimmeridgiense).

Descripción

MUJA1219 es una corona dental completa, sin raíz por lo que sería un diente mudado. El borde distal es recto. Su característica más notable es la presencia de arrugas curvadas en el esmalte en el borde mesial, visibles en ambos lados labial/lingual (Fig. 5). Este diente se describe en otro trabajo (Ruiz-Omeñaca *et al.*, en preparación).

Discusión

Las arrugas curvadas en el esmalte de los dientes maxilares y mandibulares (“*wrinkles in the enamel next to the serrations*”) son una autapomorfía de Carcharodontosauridae según Novas *et al.* (2005: 229; información suplementaria carácter 26) y Coria y Currie (2006: 107-108, carácter 42). Así, están presentes en cinco de las especies de carcharodontosáurido definidas hasta ahora (Tabla 2; véase por ejemplo Sereno *et al.*, 1996: fig. 2; Coria y Currie, 2006: fig. 12; Brusatte y Sereno, 2007: fig. 7).

No obstante, se han citado también en algunos dientes asignados al carnosaurio *Fukuiraptor kitadaniensis* (Azuma y Currie, 2000: fig. 4; Currie y Azuma, 2006: 180, 190) por lo que las arrugas curvadas en el esmalte podrían aparecer en un grupo de carnosaurios más amplio que Carcharodontosauridae [otra posibilidad sería que *F. kitadaniensis* fuese un verdadero carcharodontosáurido], y el diente de Puerto de Tazones se asigna, con reservas, a Carcharodontosauridae? indet.

COELUROSAURIA HUENE 1914
TYRANNORAPTORA SERENO 1999
MANIRAPTORIFORMES HOLTZ 1996
MANIRAPTORA GAUTHIER 1986

Maniraptora indet. (Fig. 4F-G)

Material y procedencia: un diente (MUJA1224), del Puerto de Tazones (Villaviciosa; Formación Lastres, Kimmeridgiense).

Descripción

MUJA1224, con 3.1 mm de longitud basal, es el menor de todos los dientes descritos, y además es el único que carece completamente de denticulos mesiales. Corresponde es una corona dental completa, sin raíz, y sería un diente mudado. Carece de ornamentación. Su borde mesial es convexo y el distal es ligeramente cóncavo (Fig. 4G). Presenta además los denticulos de menor tamaño de todos los dientes estudiados (8.7 dent/mm; Tabla 1) (Fig. 4F).

TABLA 2. Especies conocidas de carcarodontosáuridos, según Brusatte y Sereno (2007), ordenadas de menor a mayor antigüedad.

*: La clasificación de estas especies de carnosaurio, que carecen de arrugas curvadas en el esmalte, como verdaderos carcarodontosáuridos está discutida (véase Sereno *et al.*, 1996; Harris, 1998; Currie y Carpenter, 2000; Holtz, 2000; Coria y Currie, 2002; Holtz *et al.*, 2004; Novas *et al.*, 2005; Coria y Currie, 2006; Brusatte y Sereno, 2007; Smith *et al.*, 2007).

Espece	Procedencia y edad
<i>Carcharodontosaurus iguidens</i> BRUSATTE <i>et</i> SERENO 2007	Cenomaniense, Níger
<i>Mapusaurus roseae</i> CORIA <i>et</i> CURRIE 2006	Cenomaniense, Argentina
<i>Giganotosaurus carolinii</i> CORIA <i>et</i> SALGADO 1995	Albiense-Cenomaniense, Argentina
<i>Carcharodontosaurus saharicus</i> (DEPÉRET <i>et</i> SAVORNIN 1925)	Albiense-Cenomaniense, Argelia, Egipto, Marruecos
<i>Acrocanthosaurus atokensis</i> STOVALL <i>et</i> LANGSTON 1950 *	Aptiense-Albiense, Estados Unidos
<i>Tyrannotitan chubutensis</i> NOVAS, DE VALAIS, VICKERS-RICH <i>et</i> RICH 2005	Aptiense, Argentina
<i>Neovenator salerii</i> HUTT, MARTILL <i>et</i> BARKER 1996 *	Barremiense, Reino Unido

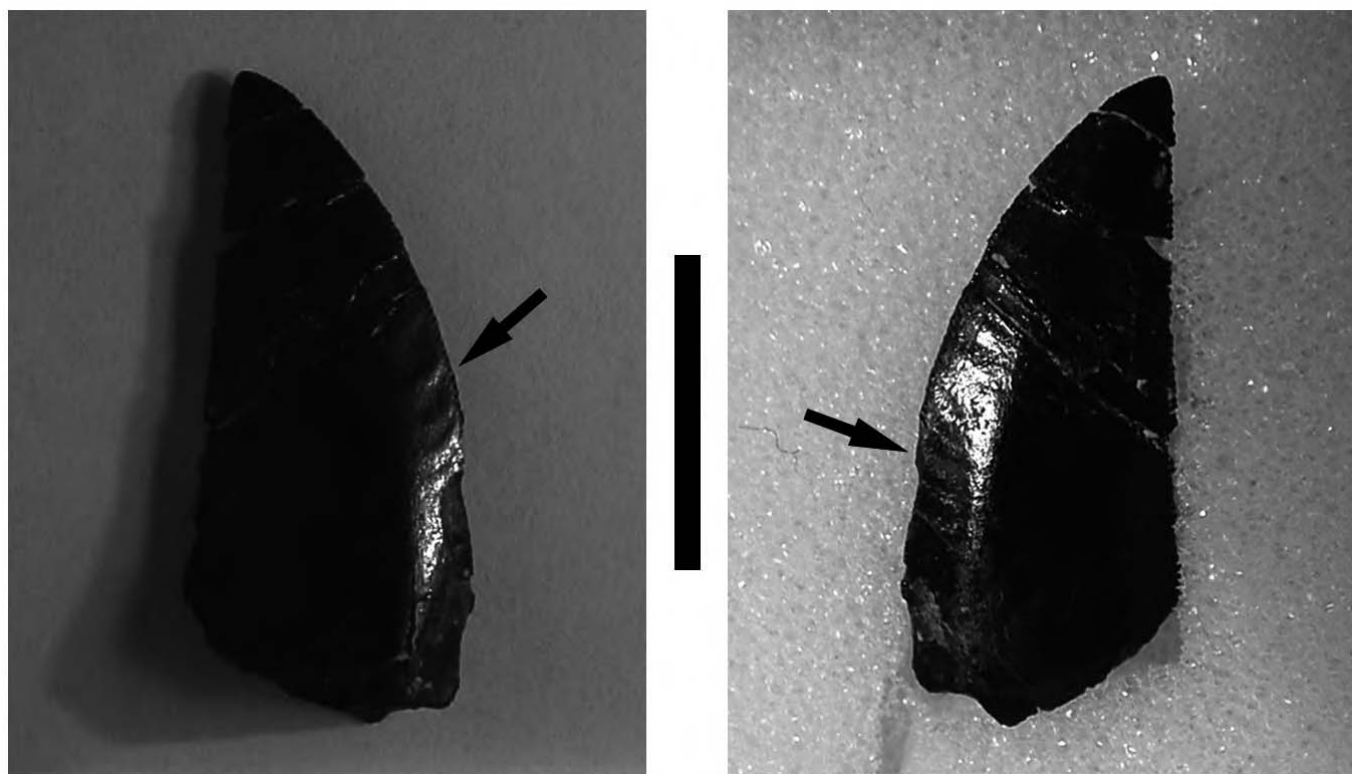


FIGURA 5. MUJA1219. Diente de *Carcharosontosauridae?* *indet.* del Kimmeridgiense de Puerto de Tazones (Villaviciosa, Asturias, Formación Lastres), en vistas labial/lingual. Escala: 10 mm . Las flechas señalan la presencia de arrugas curvadas en el esmalte en el borde mesial.

Dientes de dinosaurios carnívoros (*Saurischia: Theropoda*) del Jurásico Superior de Asturias

Familia	Especie	Procedencia y edad	Referencias
Ornitholestidae PAUL 1988	<i>Ornitholestes hermanni</i> OSBORN 1903	Estados Unidos / Jurásico Superior	Ostrom, 1969: tabla 2; Norell <i>et al.</i> , 2001: apéndices, carácter 85
Compsognathidae COPE 1871	<i>Huaxiagnathus orientalis</i> HWANG, NORELL, JI <i>et</i> GAO 2004	China / Cretácico Inferior	Hwang <i>et al.</i> , 2004
	<i>Sinosauropteryx prima</i> JI <i>et</i> JI 1996	Inferior	Currie y Chen, 2001
	<i>Compsognathus longipes</i> WAGNER 1861	Alemania / Jurásico Superior	Ostrom, 1978; Peyer, 2006
	<i>Juravenator starki</i> GÖHLICH <i>et</i> CHIAPPE 2006	Alemania / Jurásico Superior	Göhlich y Chiappe, 2006
Troodontidae GILMORE 1924	<i>Troodon formosus</i> LEIDY 1856	Estados Unidos / Cretácico Superior	Currie <i>et al.</i> , 1990
	<i>Saurornithoides junior</i> BARSBOLD 1974	Mongolia / Cretácico Superior	Barsbold, 1983
	<i>Saurornithoides mongoliensis</i> OSBORN 1924	Mongolia / Cretácico Superior	Osborn, 1924
	<i>Sinornithoides youngi</i> RUSSELL <i>et</i> DONG 1994	China / Cretácico Inferior	Currie y Dong, 2001
	<i>Sinoovenator changii</i> XU, NORELL, WANG, MAKOVICKY <i>et</i> WU 2002	China / Cretácico Inferior	Hwang <i>et al.</i> , 2002
	<i>Sinusoanaxus magnodens</i> XU <i>et</i> WANG 2004	China / Cretácico Inferior	Xu y Wang, 2004
Dromaeosauridae MATTHEW <i>et</i> BROWN 1922	<i>Bambiraptor feinbergi</i> BURNHAM, DERSTLER, CURRIE, BAKKER, ZHOU <i>et</i> OSTROM 2000	Estados Unidos / Cretácico Superior	Burnham, 2004
	<i>Saurornitholestes langstoni</i> SUES 1978	Canadá / Cretácico Superior	Currie <i>et al.</i> , 1990; Fiorillo y Currie, 1994; Sankey, 2001; Sankey <i>et al.</i> , 2002 (1)
	<i>Tsaagan mangas</i> NORELL, CLARK, TURNER, MAKOVICKY, BARSBOLD <i>et</i> ROWE 2006	Mongolia / Cretácico Superior	Norell <i>et al.</i> , 2006
	<i>Velociraptor mongoliensis</i> OSBORN 1924	Mongolia / Cretácico Superior	Norell <i>et al.</i> , 2001: apéndices, carácter 85 (2) (3)
	<i>Deinonychus antirrhopus</i> OSTROM 1969	Estados Unidos / Cretácico Inferior	Norell <i>et al.</i> , 2001: apéndices, carácter 85 (2) (4)
	<i>Shanag ashile</i> TURNER, HWANG <i>et</i> NORELL 2007	Mongolia / Cretácico Inferior	Turner <i>et al.</i> , 2007
	<i>Microraptor gui</i> XU, ZHOU, WANG, KUANG, ZHANG <i>et</i> DU 2003	China / Cretácico Inferior	Xu <i>et al.</i> , 2003
	<i>Microraptor zhaoianus</i> XU, ZHOU <i>et</i> WANG 2000	China / Cretácico Inferior	Hwang <i>et al.</i> , 2002
	<i>Sinornithosaurus haoiana</i> LIU, JI, TANG <i>et</i> GAO 2004	China / Cretácico Inferior	Liu <i>et al.</i> , 2004
<i>Sinornithosaurus millenii</i> XU, WANG <i>et</i> WU 1999	China / Cretácico Inferior	Xu y Wu, 2001	

TABLA 3. Especies de terópodo descritas cuyos dientes presentan dentículos distales pero pueden carecer de dentículos mesiales.

- 1: aunque los dos dientes del holotipo de *S. langstoni* tienen dentículos mesiales (Sues, 1978, Currie *et al.*, 1990).
- 2: además de Norell *et al.* (2001), esta información aparece en otros trabajos posteriores: Xu *et al.* (2002: información suplementaria, carácter 63), Hwang *et al.* (2002: información suplementaria, caracteres 63 y 64, estado 1; 2004: información suplementaria, carácter 84), Xu y Norell (2004: información suplementaria, carácter 84), Makovicky *et al.* (2005: información suplementaria, carácter 83), Norell *et al.* (2006: apéndice 2, carácter 83), Turner *et al.* (2007: apéndice 2, carácter 83).
- 3: aunque en las descripciones de los dientes del holotipo de *V. mongoliensis* (Colbert y Russell, 1969: 40; Sues, 1977: 179), de los dientes de varios cráneos asignados a *Velociraptor* (Barsbold y Osmólska, 1999: 212), y de dientes aislados asignados a *Velociraptor* (Barsbold y Osmólska, 1999: 213) se mencionan dentículos en ambos márgenes [en la descripción original, Osborn (1924) se contradice: en la diagnosis genérica (pág. 1) dice que los dentículos mesiales pueden estar ausentes, en la diagnosis específica (pág. 2) dice que son más pequeños que los distales, y en la conclusiones (pág. 12) dice que hay dentículos en ambos bordes].
- 4: aunque en las descripciones de los dientes del holotipo de *D. antirrhopus* (Ostrom, 1969: 37; Colbert y Russell, 1969: 39) y de dientes aislados asignados a *Deinonychus* (Brinkman *et al.*, 1998: 8-11) se mencionan dentículos en ambos márgenes.

Discusión

Los dientes con dentículos distales pero sin dentículos mesiales se han asignado desde el trabajo de Currie *et al.* (1990) a Dromaeosauridae. Sin embargo, varios grupos de terópodos pueden presentar dientes con dentículos distales pero no mesiales: *Ornitholestes* OSBORN 1903, los compsognátidos, algunos troodontidos y algunos dromeosáuridos (Tabla 3). Todos estos taxones son maniraptoros (véase por ejemplo Holtz, 2000; Norell *et al.*, 2001; Hwang *et al.*, 2004: fig. 12; Xu y Norell, 2004: información suplementaria; Makovicky *et al.*, 2005: fig. 4), por lo que la ausencia de dentículos mesiales puede ser un carácter exclusivo de Maniraptora, y el diente de Puerto de Tazones, con dentículos distales pero no mesiales se asigna a Maniraptora indet.

En el Jurásico Superior europeo se han descrito seis maniraptoros: dos compsognátidos, *Compsognathus longipes* WAGNER 1861 (= *Compsognathus corallestris* BIDAR, DEMAY *et* THOMEL 1972), del Tithónico inferior de Alemania y Francia, y *Juravenator starki* GÖHLICH *et* CHIAPPE 2006 del Kimmeridgiense superior de Alemania (Göhlich y Chiappe, 2006; Peyer, 2006), y dos (¿cuatro?) aves arqueopterígidias del Tithónico inferior de Alemania, *Archaeopteryx litographica* MEYER 1861 (¿=*Wellnhoferia grandis* ELZANOWSKI 2001?) y *Archaeopteryx siemensii* DAMES 1897 (¿=*Archaeopteryx bavarica* WELLNHOFER 1993?) (Elzanowski, 2002; Mayr *et al.*, 2007). Los dientes de las arqueopterígidias carecen de dentículos (Elzanowski, 2002; Mayr *et al.*, 2007), diferenciándose del diente MUJA1224. Los dientes de *C. longipes* y *J. starki* sí que presentan dientes con dentículos distales (Göhlich y Chiappe, 2006; Peyer, 2006) como el maniraptor asturiano.

MUJA1224, a pesar de ser el diente más pequeño de los estudiados, es relativamente grande comparado con los dientes de maniraptoros descritos en el Jurásico Superior europeo. Los dientes laterales más grandes del mayor ejemplar conocido de *C. longipes* tienen 2.3 mm de longitud basal (calculado a partir de Peyer, 1996: figs. 4-5), y los del único ejemplar de *J. starki* 2.8 mm (calculado a partir de Göhlich y Chiappe, 2006: fig. 2). Los dientes de las arqueopterígidias son aún mucho más pequeños; por ejemplo los mayores dientes de *A. bavarica* tienen sólo 0.6 mm de longitud basal (calculado a partir de Elzanowski y Wellnhofer, 1996: fig. 12).

En el Kimmeridgiense de Guimarota (Portugal) se han descrito dientes aislados de varios maniraptoros (cf. *Compsognathus* sp., Troodontidae indet., cf. *Dromaeosaurus* sp., Velociraptorinae indet., cf. *Archaeopteryx* sp.; Weigert, 1995; Zinke, 1998). Los dientes de Guimarota tienen una longitud basal media menor a 2.26 (Weigert, 1995: 566; Zinke 1998: Tabla 1), excepto el único diente asignado a cf. *Dromaeosaurus* sp. (premaxilar), que mide 4.47 mm de longitud basal (Zinke 1998: Tabla 1).

DISCUSIÓN

Los dientes descritos en este trabajo, así como algunos restos óseos aislados de yacimientos kimmeridgienses asturianos (García-Ramos *et al.*, 1997, 2000, 2002, 2006; Martínez *et al.*, 2000b) constituyen los restos directos de terópodo más antiguos de España; otros restos conocidos se sitúan en el tránsito Jurásico-Cretácico (Tithónico-Berriasiense de Teruel y Valencia; Barco y Ruiz-Omeñaca, 2001a, 2001b; Royo-Torres *et al.*, 2003; Suñer *et al.*, 2003; Abella y Suñer, 2004; Canudo *et al.*, 2006).

La presencia en el Kimmeridgiense de Asturias de dientes de terópodos indeterminados, carnosaurios indeterminados y maniraptoros indeterminados no es sorprendente puesto que se han citado taxones de estos grupos en el Kimmeridgiense del yacimiento de Guimarota, Portugal, casi todos basados también en dientes aislados (Zinke y Rauhut, 1994; Weigert, 1995; Zinke, 1998; Rauhut, 2000, Rauhut y Fehner, 2005). Sí que destacable la presencia de un posible carcarodontosáurido, pues este grupo se conoce, por ahora, exclusivamente en el Cretácico (Barremiense-Cenomaniense, Tabla 2).

Los dientes identificados como **Theropoda indet.** son similares a los del ejemplar de *Torvosaurus tanneri* GALTON *et* JENSEN 1979 del Kimmeridgiense de Praia da Vermelha (Portugal), con 39 mm de longitud basal y 1.6 dentículos por mm en el margen mesial (Mateus *et al.*, 2006: fig. 6). *T. tanneri*, descrita originalmente en la Formación Morrison de Estados Unidos (Britt, 1991), es una de las especies de dinosaurio compartidas entre la Formación Morrison y las Formaciones Alcobaça y Lourinhã de Portugal (Mateus, 2006; Mateus *et al.*, 2006) [la Formación Lourinhã incluiría a las Formaciones Sobral, Bombarral y Freixial de otros autores; véase la compleja litoestratigrafía del Jurásico Superior continental de Portugal en Pêda Suberbiola *et al.* (2005: fig. 2) y Yagüe *et al.* (2006: fig 5)]; la presencia de ésta y otras especies comunes a ambos lados del Atlántico podría indicar episodios de geo-dispersión (véase también Pérez-Moreno *et al.*, 1999; Escaso *et al.*, 2007).

Los dientes identificados como **Carnosauria? indet.** son similares a los de *Allosaurus* MARSH 1877, género descrito originalmente en la Formación Morrison de Estados Unidos (Madsen, 1976; Holtz *et al.*, 2004) y encontrado posteriormente en cuatro, yacimientos del Kimmeridgiense y Tithónico de Portugal: Andrés (Pombal; Pérez-Moreno *et al.*, 1999; Malafaia *et al.*, 2007a), Guimarota (Leiria; Rauhut y Fehner, 2005), Praia de Vale Frades (Lourinhã; Mateus *et al.*, 2006) y Cambelas (Torres Vedras; Malafaia *et al.*, 2007b). Los restos de Andrés han sido atribuidos a la especie *Allosaurus fragilis*, y los de Vale Frades a la nueva especie *Allosaurus europaeus* MATEUS, VALEN *et* ANTUNES 2006 (considerada como sinónimo de *A. fragilis* por Malafaia *et al.*, 2007b). La presencia *A. fragilis* en Estados Unidos y Portugal es otro argumento indicativo de episodios de geo-

dispersión entre Norteamérica y Europa en el Jurásico Superior (Pérez-Moreno *et al.*, 1999).

El diente de **Maniraptor** *indet.* de Puerto de Tazones pudo haber pertenecido a un compsognátido similar a *Juravenator starki*, el único maniraptor con dentículos distales definido en el Kimmeridgiense europeo, pero también a otro tipo de maniraptor; en el Kimmeridgiense de Guimarota hay posibles registro de otros grupos de maniraptores (troodontidos, dromeosáuridos y aves; Weigert, 1995; Zinke, 1998; Rauhut, 2000) por lo que éstos debieron ser relativamente frecuentes en el Kimmeridgiense de la Cordillera Ibérica.

La presencia de un posible carcarodontosáurido (**Carcharodontosauridae? indet.**) en el Kimmeridgiense de Asturias, es la segunda cita de esta familia de carnosaurios en el Jurásico Superior. Hasta ahora únicamente se habían citado posibles carcarodontosáuridos en el Kimmeridgiense-Tithónico de Tendaguru (Tanzania), de donde procede *Megalosaurus(?) ingens* JANENSCH 1920, basado exclusivamente en dientes aislados de gran tamaño (Janensch, 1920: 232, fig. 6; 1925: 90, lám 9, figs. 7-10) recientemente identificados como de un posible carcarodontosáurido (Rauhut, 2005b, 2006; aunque ya Rauhut (1995) sugirió que algunos dientes aislados del Jurásico Superior del Grupo Tendaguru podrían ser representantes del linaje de los carcarodontosáuridos). También hay dientes de tipo carcarodontosáurido en el Jurásico Superior (Formación Morrison, Kimmeridgiense-Tithónico) de Estados Unidos (yacimiento de "Cleveland-Lloyd Quarry", Utah), pero han sido asignados al alosáurido *Allosaurus fragilis* (Brusatte *et al.*, 2007: 1054, fig. 1E). Quizá un estudio detallado de este material confirme la presencia de carcarodontosáuridos en la Formación Morrison.

De cualquier manera, la presencia de carcarodontosáuridos en el Jurásico Superior, aunque sorprendente pues sólo se han definido especies de esta familia en el Cretácico (Tabla 2), no es improbable. Según Brusatte y Sereno (2005a, 2005b), "los carcarodontosáuridos se originaron no más tarde del Jurásico Inferior", y pudieron dispersarse por todos los continentes. De hecho, Brusatte y Sereno (2005a: 36) dicen que "deberíamos esperar encontrar fósiles de carcarodontosáurido en rocas mucho más antiguas". La presencia de dientes de posibles carcarodontosáuridos en el Kimmeridgiense-Tithónico de España, Tanzania y quizás Estados Unidos, confirmaría la hipótesis de estos investigadores.

La disparidad de tamaños de los dientes encontrados (longitud basal entre 3.1 y 31 mm) indica que la fauna de dinosaurios terópodos estuvo formada por animales de tamaños diversos. Así, los dientes de Theropoda *indet.* (MUJA1217 y MUJA1226, con longitud basal de 30 y 31 mm; Tabla 1) pudieron pertenecer a individuos de hasta 8.4-8.7 m de longitud, comparando con el carnosaurio *Acrocanthosaurus atokensis* (Tabla 2) [Currie y Carpenter (2000) describen un ejemplar casi completo de *A. ato-*

kensis, con una longitud total estimada de 11.5 m, cuyos dientes miden hasta 41 mm de longitud basal]. El mayor de los dientes de Carnosauria? *indet.* (MUJA1225, con longitud basal de 27 mm) pudo pertenecer a un individuo de hasta 7.6 m de longitud, y el diente de Carcharodontosauridae? *indet.* (MUJA1219, con 9.3 mm de longitud basal) a un ejemplar de 2.6 m de longitud (en ambos casos comparando con *A. atokensis*).

El diente de Maniraptor *indet.* (MUJA1224, con 3.1 mm de longitud basal) podría proceder de un individuo de tan sólo 0.74-1.29 m, comparando con los maniraptores *Bambiraptor feinbergi*, *Huaxiagnathus orientalis*, *Juravenator starki* y *Sinornithoides youngi* (Tabla 3) [*B. feinbergi*, con una longitud estimada de 1 m, tiene dientes de hasta 4.17 mm de longitud basal (Burnham, 2004); *H. orientalis*, con 1.6 m de longitud tiene dientes de hasta 4.81 mm de longitud basal (Hwang *et al.*, 2004); *J. starki*, con 0.75-0.80 m de longitud tiene dientes de hasta 2.8 mm de longitud basal (Göhlich y Chiappe, 2006); *S. youngi*, con una longitud de 1 m, tiene dientes de hasta 2.4 mm de longitud basal (Russell y Dong, 1994; Currie y Dong, 2001)].

CONCLUSIONES

Se describen doce dientes de terópodo del Jurásico Superior (Kimmeridgiense) de Asturias, procedentes de cuatro yacimientos costeros, situados estratigráficamente en las Formaciones Vega y Lastres: Aranzón, Arroyo de la Escalera y Puerto de Tazones en Villaviciosa, y Playa de Vega en Ribadesella. Los dientes, con un tamaño muy variado, desde 3.1 mm a 31 mm de longitud basal, se han determinado como: Theropoda *indet.* (dos dientes), Carnosauria? *indet.* (ocho dientes), Carcharodontosauridae? *indet.* (un diente) y Maniraptor *indet.* (un diente). Los fósiles asturianos son, por el momento, los restos de terópodo más antiguos en España, y los únicos de edad claramente jurásica. Ya se conocían carnosaurios y maniraptores en el Kimmeridgiense de Portugal, pero el posible carcarodontosáurido representa la primera presencia de esta familia en el Jurásico europeo y constituye, junto con *Megalosaurus(?) ingens* de Tendaguru (Tanzania), la cita más antigua a nivel mundial.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es un resultado del Protocolo de colaboración entre la Consejería de Cultura y Turismo del Principado de Asturias y la Universidad de Oviedo (CN-04-226). El Grupo Aragosaurus está subvencionado por el Ministerio de Educación y Ciencia (proyecto PIVECI, ref: CGL2004-03393/BTE) y el Gobierno de Aragón ("Financiación de Grupos Consolidados 2007", Departamento de Educación y Cultura). Agradecemos al Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas (C.A.S) la oportunidad de publicar este trabajo.

Por último, agradecemos especialmente a David Veigas la donación de su colección de vertebrados jurásicos al Museo del Jurásico de Asturias, de la que proceden varios de los dientes de terópodo descritos en este trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abella, J. y Suñer, M. (2004): Un nuevo diente aislado de terópodo del yacimiento de El Chopo (Alpuente, Los Serranos, Valencia). En: *Libro de Resúmenes del II Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología. Macastre (Valencia) 2004* (S. Ros Franch, H. Botella Sevilla y C. Martínez Pérez, Eds), 87-88.
- Abler, W.L. 1992. The serrated teeth of tyrannosaurid dinosaurs, and biting structures in other animals. *Paleobiology*, 18:161-183.
- Azuma, Y. y Currie, P.J. (2000): A new carnosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Japan. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 37 (12): 1735-1753.
- Barco, J.L. y Ruiz-Omeñaca, J.I. (2001a): Primeros dientes de terópodo (Dinosauria, Saurischia) en la Formación Villar del Arzobispo (Tithónico-Berriasiense): yacimientos Cuesta Lonsal y Las Cerradicas 2 (Galve, Teruel). En: *XVII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Albarracín, Volumen 1* (G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene y B. Azanza, Eds.). Universidad de Zaragoza (*Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, 5.1), Zaragoza, 239-246.
- Barco, J.L. y Ruiz-Omeñaca, J.I. (2001b): Primeros restos postcraneales de terópodo (Dinosauria, Saurischia) en la Formación Villar del Arzobispo (Tithónico-Berriasiense): Un centro vertebral caudal del yacimiento Carretera (Galve, Teruel). En: *XVII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Albarracín, Volumen 1* (G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene y B. Azanza, Eds.). Universidad de Zaragoza (*Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, 5.1), Zaragoza, 247-254.
- Barsbold R. (1983): Carnivorous dinosaurs from the Cretaceous of Mongolia. *Transactions of the Joint Soviet-Mongolian Paleontological Expedition* 19: 5-119 (en ruso con resumen en inglés). [traducción al inglés de C. Siskron y S. P. Welles disponible en The Polyglot Paleontologist: http://ravenel.si.edu/paleo/paleoglot/files/Barsbold_83.pdf].
- Barsbold R. y Osmólska, H. (1999): The skull of *Velociraptor* (Theropoda) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Acta Paleontologica Polonica*, 44 (2): 189-219.
- Bittencourt, J.S. y Kellner, A.W.A. (2002): Abelisauria (Theropoda, Dinosauria) teeth from Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Geologia*, 63: 1-8.
- Brinkman, D.L., Cifelli, R.L. y Czaplewski, N.J. (1998): First occurrence of *Deinonychus antirrhopus* (Dinosauria: Theropoda) from the Antlers Formation (Lower Cretaceous: Aptian-Albian) of Oklahoma. *Oklahoma Geological Survey Bulletin*, 146: 1-27.
- Britt, B.B. (1991): Theropods of the Dry Mesa Quarry (Morrison Formation, Late Jurassic), Colorado, with emphasis on the osteology of *Torvosaurus tanneri*. *Brigham Young University Geology Studies*, 37: 1-72.
- Brusatte, S.L. y Sereno, P.C. (2005a): A new genus of predatory dinosaur from Africa and the evolution of carcharodontosaurids. *Chicago Biological Investigator*, 3 (1): 34-36.
- Brusatte, S. y Sereno, P. (2005b): A new species of *Carcharodontosaurus* (Dinosauria: Theropoda) from the Cenomanian of Niger and its implications for allosauroid phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25 (supplement to number 3): 40A.
- Brusatte S. y Sereno. P.C. (2007): A new species of *Carcharodontosaurus* (Dinosauria: Theropoda) from the Cenomanian of Niger and a revision of the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27 (4): 902-916.
- Brusatte, S.L., Benson, R.B.J., Carr, T.D., Williamson T.E. y Sereno, P.C. (2007): The systematic utility of theropod enamel wrinkles. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27 (4): 1052-1056.
- Burnham, D.A. (2004): New information on *Bambiraptor feinbergi* (Theropoda: Dromaeosauridae) from the Late Cretaceous of Montana. En: *Feathered dragons: Studies on the transition from dinosaurs to birds* (P.J. Currie, E.B. Koppelhus, M.A. Shugar y J.L. Wright, Eds.). Indiana University Press, Bloomington e Indianapolis, 67-111.
- Canudo, J.I., Ruiz-Omeñaca, J.I. (2003): Los restos directos de dinosaurios terópodos (excluyendo Aves) en España. En: *Dinosaurios y otros Reptiles Mesozoicos en España* (F. Pérez-Lorente, Coord.). Instituto de Estudios Riojanos (IER, Ciencias de la Tierra, 26), Logroño, 347-374. (publicado en 2004).
- Canudo J.I., Ruiz-Omeñaca J.I., Aurell M., Barco J.L., Cuenca-Bescos G. (2006): A megatheropod tooth from the late Tithonian-lower Berriasian (Jurassic-Cretaceous transition) of Galve (Aragon, NE Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 239 (1): 77-99.
- Colbert, E.H. y Russell, D.A. (1969): The small Cretaceous dinosaur *Dromaeosaurus*. *American Museum Novitates*, 2380: 1-49.
- Coria, R.A. y Currie, P.J. (2002): The braincase of *Giganotosaurus carolinii* (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22: 802-811.
- Coria, R.A. y Currie, P.J. (2006): A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Geodiversitas*, 28 (1): 71-118.
- Currie, P.J. y Azuma, Y. (2006): New specimens, including a growth series, of *Fukuiraptor* (Dinosauria, Theropoda) from the Lower Cretaceous Kitadani Quarry of Japan. En: *Proceedings of the 2006 Gose-*

- ong *International Dinosaur Symposium* (Y.N.Lee, Ed.). *Journal of the Paleontological Society of Korea*, 22 (1): 173-193.
- Currie, P.J. y Carpenter, K. (2000): A new specimen of *Acrocanthosaurus atokensis* (Theropoda, Dinosauria) from the Lower Cretaceous Antlers Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Oklahoma, USA. *Geodiversitas*, 22 (2): 207-246.
- Currie, P.J. y Chen, P.J. (2001): Anatomy of *Sinosauropteryx prima* from Liaoning, northeastern China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 38 (12): 1705-1727.
- Currie, P.J. y Dong Z. (2001): New information on Cretaceous troodontids (Dinosauria, Theropoda) from the People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 38 (12): 1753-1766.
- Currie, P.J., Rigby, J.K. y Sloan, R.E. (1990): Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada. En: *Dinosaur systematics. Approaches and Perspectives* (K. Carpenter y P.J. Currie, Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, 107-125.
- Dubar, G. (1925a): Sur les formations du Lías el du Jurásique supérieur dans les Asturies. *Comptes Rendus Hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences*, 180: 215-217.
- Dubar, G. (1925b): Sur la présence du Kimméridgien dans les Asturies. *Annales de la Société Géologique du Nord*, 50: 51-52.
- Dubar, G. (1925c): Études sur le Lías des Pyrénées françaises. *Mémoires de la Société Géologique du Nord*, 9 (1): 1-332.
- Dubar, G. y Mouterde, R. (1957): Extension du Kimméridgien marin dans les Asturies depuis Ribadesella jusqu'à Gijón. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences. Série D, Sciences naturelles*, 244: 99-101. [hay traducción al castellano: Dubar, G. y Mouterde, R. (1957b): Extension del Kimmeridgiense marino en Asturias desde Ribadesella a Gijón. *Notas y Comunicaciones del Instituto geológico y Minero de España*, 46: 211-215; Dubar, G. y Mouterde, R. (1958). Extension del Kimmeridgiense marino en Asturias desde Ribadesella hasta Gijón *Breviora Geológica Astúrica*, 2 (1-2): 9-12.
- Dubar, G. y Mouterde, R., Virgili, C. y Suárez, L.C. (1971): El Jurásico de Asturias (Norte de España). *Cuadernos de Geología Ibérica*, 2: 561-580.
- Egozcue, J. (1873): Noticia sobre la existencia en España de restos fósiles de *Megalosaurus* y de *Hyaena spelaea* y *brunnea* (Sesión del 4 de junio de 1873). *Actas de la Sociedad Española de Historia Natural*, 2: 29-31.
- Elzanowsky, A. (2002): Archaeopterygidae (Upper Jurassic of Germany). En: *Mesozoic birds, above the heads of dinosaurs* (L.M. Chiappe y L.M. Witmer, Eds.). University of California Press, Berkeley, Los Angeles y Londres, 129-159.
- Elzanowski, A. y Wellnhofer, P. (1996): Cranial morphology of *Archaeopteryx*: evidence from the seventh skeleton. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16 (1): 81-94.
- Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P., Malagaia, E., Pimentel, N.L., Pereda-Suberbiola, X., Sanz, J.L., Kullberg, J.C., Kullberg, M.C. y Barriga, F. (2007): New evidence of shared dinosaur across Upper Jurassic Proto-North Atlantic: Stegosaurus from Portugal. *Naturwissenschaften*, 94 (5): 367-374.
- Farlow, J.O. y Brinkman, D.L. (1987): Serration coarseness and patterns of wear of theropod dinosaur teeth. En: 21st Annual Meeting, South-Central Section, Waco, Texas. *Geological Society of America, Abstracts with Programs*, 19: 151.
- Farlow, J.O., Brinkman, D.L., Abler, D.L. y Currie, P.J. (1991): Size, shape, and serration density of theropod dinosaur lateral teeth. *Modern Geology*, 16 (1-2): 161-198.
- Fiorillo, A.R. y Currie, P.J. 1994. Theropod teeth from the Judith River Formation (Upper Cretaceous) of south-central Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14 (1): 74-80.
- García-Ramos, J.C. (1975-1976): Hallazgo de huellas de dinosaurios (Theropoda y Ornithopoda) en la costa asturiana. *Asturnatura*, 3: 171-172.
- García-Ramos, J.C. y Piñuela Suárez, L. (2006): El Muja: un museo en torno a las icnitas asturianas de dinosaurios. En: *Actas. Simposio Internacional "Huellas que perduran. Icnitas de Dinosaurios: patrimonio y recurso"* (F. Torcida Fernández-Baldor, Coord.). Fundación del Patrimonio Histórico de Castilla y León, Valladolid, 245-264.
- García-Ramos, J.C. y Valenzuela, M. (1977): Hallazgo de huellas de pisada de vertebrados en el Jurásico de la costa asturiana. *Breviora Geologica Asturica*, 21: 17-21.
- García-Ramos, J.C., Aramburu, C. e Ibáñez, I. (1997): *La costa de los dinosaurios*. Consejería de Cultura del Principado de Asturias, Oviedo, 24 pp. (desplegable).
- García-Ramos, J.C., Aramburu, C., Piñuela, L. y Lires, J. (2000): *La costa de los Dinosaurios. Colunga-Ribadesella-Villaviciosa. Rutas por el Jurásico de Asturias*. Consejería de Educación y Cultura del Gobierno del Principado de Asturias, Oviedo, 33 pp.
- García-Ramos, J.C., Lires, J. y Piñuela, L. (2002): *Dinosaurios. Rutas por el Jurásico de Asturias*. La Voz de Asturias, Lugones, 204 pp.
- García-Ramos, J.C., Piñuela, L. y Lires, J. (2004): *Guía del jurásico de Asturias. Rutas por los yacimientos de huellas de dinosaurios*. Zinco Comunicación, Gijón, 118 pp.
- García-Ramos, J.C., Piñuela, L. y Lires, J. (2006): *Atlas del Jurásico de Asturias*. Nobel, Oviedo, 225 pp.

- Göhlich, U. B. y Chiappe, L. M. (2006): A new carnivorous dinosaur from the Late Jurassic Solnhofen archipelago. *Nature*, 440: 329-332.
- Harris, J.D. (1998): A reanalysis of *Acrocanthosaurus atokensis*, its phylogenetic status, and paleobiogeographic implications, based on a new specimen from Texas. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 13: 1-75.
- Holtz, T.R. Jr. (2000): A new phylogeny of the carnivorous dinosaurs. En: *Aspects of Theropod Paleobiology* (B.P. Pérez Moreno, T.R. Holtz Jr., J.L. Sanz y J. Moratalla, Eds.). *Gaia*, 15: 5-61 (correspondiente a 1998).
- Holtz, T.R. Jr., Molnar, R.E. y Currie, P. J. (2004): Basal Tetanurae. En: *The Dinosauria, Second Edition* (D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska, Eds.). University of California Press, Berkeley, Los Ángeles y Londres, 71-110.
- Hutt, S., Martill, D.M. y Barker, M.J. (1996): The first European allosaurid dinosaur (Lower Cretaceous, Wealden Group). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1996 (10), 635-644.
- Hutt, S., Naish, D., Martill, D. M., Barker, M.J. y Newbery, P. (2001): A preliminary account of a new tyrannosauroid theropod from the Wessex Formation (Early Cretaceous) of southern England. *Cretaceous Research*, 22 (2): 227-242.
- Hwang, S.H., Norell, M.A., Ji Q. y Gao K. 2002. New specimens of *Microraptor zhaoianus* (Theropoda: Dromaeosauridae) from Northeastern China. *American Museum Novitates*, 3381: 1-44. [información suplementaria: <http://research.amnh.org/~sunny/datasets.html>]
- Hwang, S.H., Norell, M.A., Ji Q. y Gao K. 2004. A large primitive compsognathid from the Early Cretaceous Yixian Formation of China. *Journal of Systematic Palaeontology*, 2 (1): 13-30. [información suplementaria: <http://journals.cambridge.org/action/displaySupplemental?cupCode=1&type=4&jid=SYP&volumeId=2&issueId=01&aid=205599>]
- Janensch, W. (1920): Ueber *Elaphrosaurus bambergi* und die Megalosaurier aus den Tendaguru-Schichten Deutsch Ostafrikas. *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin*, 1920: 225-235.
- Janensch, W. (1925): Die Coelurosauria und Theropoden der Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaeontographica, Supplement 7 Reihe 1 Teil 1*: 1-99.
- Liu J., Ji S, Tang F. y Gao C. (2004): A new species of dromaeosaurid from the Yixian Formation of western Liaoning. *Geological Bulletin of China [Dizhi Tongbao]*, 23 (8): 778-783 (en chino, con resumen en inglés).
- Lockley, M.G., Lires, J., García-Ramos, J.C., Piñuela, L. y Avanzini, M. (2007): Shrinking the world's largest dinosaur tracks: observations of the ichnotaxonomy of *Gigantosauropus asturiensis* and *Hispanosauropus hauboldi* from the Upper Jurassic of Asturias, Spain. *Ichnos*, 14: 247-255.
- Madsen, J.H. Jr. (1976): *Allosaurus fragilis*: A revised osteology. *Utah Geological and Mineral Survey, Bulletin*, 109: 1-163.
- Makovicky, P.J., Apesteguía, S. y Agnolín, F.L. (2005): The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature*, 437: 1007-1011. [información suplementaria: <http://www.nature.com/nature/journal/v437/n7061/supinfo/nature03996.html>]
- Malafaia, E., Dantas, P., Ortega, F y Escaso, F. (2007a): Nuevos restos de *Allosaurus fragilis* (Theropoda: Carnosauria) del yacimiento de Andrés (Jurásico Superior; Centro-Oeste de Portugal). En: *Cantera Paleontológica* (O. Cambra Moo, C. Martínez Pérez, B. Chamero Macho, F. Escaso Santos, S. de Esteban Trivigno y J. Marugán Lobón, Eds.). Diputación Provincial de Cuenca, Cuenca, 255-271.
- Malafaia, E., Dantas, P., Ortega, F., Ramalheiro, G., Escaso, F., Silva, B., Moniz, C. y Barriga, F. (2007b): Análisis preliminar de un terópodo del yacimiento de Cambelas (Jurásico Superior, Torres Vedras, Portugal). En: *Libro de Resúmenes. IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno. Salas de los Infantes, 13-15 de septiembre de 2007* (Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas, C.A.S., Ed.), 77-80.
- Martínez, R.D. (1994): La fauna de dinosaurios de Asturias (España). *Cronica* [Comodoro Ribadavia, Argentina], jueves 10 de marzo de 1994, 14-15.
- Martínez, R., García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Lires, J., Luna, M., Veigas, D. (2000a): Dientes de Theropoda (Dinosauria: Saurischia) del Jurásico Superior de Asturias, España. En: *I Congreso Ibérico de Paleontología/XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología* (J.B. Diez y A.C. Balbino, Coords.). Évora, 109-110.
- Martínez, R., García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Lires, J., Luna, M., Veigas, D. (2000b): Vértebras caudales de Sauropoda y Theropoda (Dinosauria: Saurischia) del Jurásico Superior de Asturias, España. En: *I Congreso Ibérico de Paleontología/XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología* (J.B. Diez y A.C. Balbino, Coords.). Évora, 113-114.
- Martínez, R.D., García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Lires, J., Luna, M. (2001): Dinosaur remains from the Principality of Asturias, Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21 (Supplement to number 3): 78A.
- Mateus, O. (2006): Late Jurassic dinosaurs from the Morrison Formation (USA), The Lourinhã and Alcobaca Formations (Portugal), and the Tendaguru Beds (Tanzania): a comparison. En: *Paleontology and Geology of the Upper Jurassic Morrison Formation* (J.R. Foster y S.G. Lucas, Eds.). *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 36: 223-232.

- Mateus, O., Walen, A. y Antunes, M.T. (2006): The large theropod fauna of the Lourinha Formation (Portugal) and its similarity to the Morrison Formation, with a description of a new species of *Allosaurus*. En: *Paleontology and Geology of the Upper Jurassic Morrison Formation* (J.R. Foster y S.G. Lucas, Eds.). *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 36: 123-129.
- Mayr, G., Pohl, B., Hartman, S. y Peters, D.S. (2007): The tenth skeletal specimen of *Archaeopteryx*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149: 97-116.
- Norell, M.A., Clark, J.M. y P.J. Makovicky (2001): Phylogenetic relationships among coelurosaurian theropods. En: *New Perspectives on the origin and early evolution of Birds. Proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom* (J. Gauthier y L.F. Gall, Eds.). Peabody Museum of Natural History Yale University, New Haven, 49-67. [apéndices: http://www.peabody.yale.edu/scipubs/scipubs_special.html]
- Norell, M.A., Clark, J.M., Turner, A.H., Makovicky, P.J., Barsbold R. y Rowe, T. (2006): A new dromaeosaurid theropod from Ukhaa Tolgod (Ömnögov, Mongolia). *American Museum Novitates*, 3545: 1-51.
- Novas, F., de Valais, S., Vickers-Rich, P. y Rich, T. (2005): A large Cretaceous theropod from Patagonia, and the evolution of carcharodontosaurids. *Naturwissenschaften*, 95 (2): 226-230.
- Olóriz, F.; Valenzuela, M.; García-Ramos, J.C., Suárez de Centi, C. (1988): The first record of the genus *Eurasenia* (Ammonitina) from the Upper Jurassic of Asturias (northern Spain). *Géobios*, 21: 741-748.
- Osborn, H.F. (1924): Three new Theropoda *Protoceratops* Zone, central Mongolia. *American Museum Novitates*, 144: 1-12.
- Ostrom, J.H. (1969): Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History, Yale University*, 30: 1-165.
- Ostrom, J.H. (1978): The osteology of *Compsognathus longipes* Wagner. *Zitteliana*, 4: 73-118.
- Pereda Suberbiola, X., Ruiz-Omeñaca, J.I. (2005): Los primeros descubrimientos de dinosaurios en España. *Revista Española de Paleontología*, N° Extraordinario 10: 15-28.
- Pereda Suberbiola, X., Dantas, P., Galton, P.M. y Sanz, J.L. (2005): Autopodium of the holotype of *Dracopelta zbyzskewskii* (Dinosauria, Ankylosauria) and its type horizon and locality (Upper Jurassic: Tithonian, western Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 235: 175-196.
- Pereda Suberbiola, X., Ruiz-Omeñaca, J.I. y Canudo, J.I. (2006): Los primeros descubrimientos de dinosaurios ibéricos. *Naturaleza Aragonesa*, 16: 4-10.
- Pérez-Moreno, B.P., Chure, D.J., Pires, C., Marques da Silva, C., Santos, V.F. dos, Dantas, P., Povoas, L., Cachao, M., Sanz, J.L. y Galopim de Carvalho, A.M. (1999): On the presence of *Allosaurus fragilis* (Theropoda: Carnosauria) in the Upper Jurassic of Portugal: first evidence of an intercontinental dinosaur species. *Journal of the Geological Society*, 156 (3): 449-452.
- Peyer, K. (2006): A reconsideration of *Compsognathus* from the Upper Tithonian of Canjuers, Southeastern France. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26 (4): 879-896.
- Piñuela Suárez, L. (2000): *Ícnitas de dinosaurios bípedos del Jurásico de Asturias. Morfometría, morfología e interpretación*. Trabajo de Investigación, Departamento de Geología de la Universidad de Oviedo, Oviedo, 63 pp. (inédita).
- Rauhut, O.W.M. (1995): Zur systematischen Stellung der afrikanischen Theropoden *Carcharodontosaurus* Stromer 1931 und *Bahariasaurus* Stromer 1934. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe E (Paläobiologie)*, 16 (1): 357-375.
- Rauhut, O.W.M. (2000): The dinosaur fauna from the Guimarota mine. En: *Guimarota. A Jurassic Ecosystem* (T. Martin y B. Krebs, Eds.). Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 75-82.
- Rauhut, O.W.M. (2003): A tyrannosauroid dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. *Palaeontology*, 46 (5): 903-910.
- Rauhut, O.W.M. (2004): Provenance and anatomy of *Genyodectes serus*, a large-toothed ceratosaur (Dinosauria: Theropoda) from Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24 (4): 894-902.
- Rauhut, O.W.M. (2005a): Osteology and relationships of a new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Patagonia. *Palaeontology*, 48 (1): 87-110.
- Rauhut, O.W.M. (2005b): Theropod dinosaurs from the Late Jurassic of Tendaguru, Tanzania. En: *Current Research in Vertebrate Palaeontology. 3rd Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists (EAVP) in the Hessisches Landesmuseum Darmstadt 18th to 23th July 2005* (G. Gruber, N. Micklich, O. Sandrock, T. Wappler, Eds.). *Kaupia/Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*, 14: 94.
- Rauhut, O. (2006): Theropod dinosaurs from the Late Jurassic of Tanzania and the origins of Cretaceous Gondwanan theropod faunas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26 (suplement to3): 113A.
- Rauhut, O.W.M. y Fechner, R. (2005): Early development of the facial region in a non-avian theropod dinosaur. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 272: 1179-1183.
- Rauhut, O.W.M. y Kriwet, J. (1994): Teeth of a big Theropod Dinosaur from Porto das Barcas (Portugal). *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe E (Paläobiologie)*, 13: 179-185.
- Rauhut, O.W.M. y Werner, C. (1995): First record of the family Dromeosauridae (Dinosauria: Theropoda) in the Cretaceous of Gondwana (Wadi Milk Formation,

- northern Sudan). *Paläontologische Zeitschrift*, 69 (3/4): 475-489
- Ramírez del Pozo, J. (1969): Bioestratigrafía y paleogeografía del Jurásico de la costa asturiana (zona de Oviedo-Gijón-Villaviciosa). *Boletín Geológico y Minero*, 80: 307-332.
- Royo Gómez, J. y Gómez Lluca, F. (1927): Datos sobre el Devónico y el Secundario de Asturias (Sesión del 5 de octubre de 1927). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 27: 338.
- Royo-Torres, R., Cobos, A., Alcalá, L. y Bello, Y. (2003): Primeros restos de dinosaurio en el Cretácico Inferior de Riodeva (Teruel). En: *Libro de Resúmenes de las XIX Jornadas de Paleontología, Morella 2003* (M.V.Pardo Alonso y R. Gozalo, Eds.), 147.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Bardet, N., Bermúdez-Rochas, D.D., Canudo, J.I. y Pareda Suberbiola, X. (2006): Restos directos de vertebrados del Jurásico de Asturias. En: *XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología y simposios de los proyectos PICG 493, 503, 499, y 467. Libro de resúmenes* (E. Fernández-Martínez, Ed.). Universidad de León, León, 171-173.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Piñuela, L. y García-Ramos, J.C. (2007): Una vértebra de un pequeño ornitópodo (Dinosauria: Ornithischia) del Kimmeridgiense (Formación Lastres) de Tazones (Villaviciosa, Asturias). *Geogaceta*, 42: 83-86.
- Russell, D.A. y Dong Z. (1994): A nearly complete skeleton of a new troodontid dinosaur from the Early Cretaceous of the Ordos Basin, Inner Mongolia, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30 (11): 2166-2173 (correspondiente a 1993).
- Sankey, J.T. (2001): Late Campanian southern dinosaurs, Aguja Formation, Big Bend, Texas. *Journal of Paleontology*, 75 (1): 208-215.
- Sankey, J.T., Brinkman, D.B., Guenther, M. y Currie, P.J. (2002): Small theropod and bird teeth from the Late Cretaceous (Late Campanian) Judith River Group, Alberta. *Journal of Paleontology*, 76 (4): 751-763.
- Schubert, B.W. y Ungar, P.S. (2005): Wear facets and enamel spalling in tyrannosaurid dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50 (1): 93-99.
- Schudack, M. (1987): Charophytenflora und fazielle Entwicklung der Grenzsichten mariner Jura/Wealden in den Nordwestlichen Iberischen Ketten (mit Vergleichen zu Asturien und Kantabrien). *Palaeontographica. Abteilung B*, 204: 1-180.
- Schudack, U., Schudack, M. (2002): New biostratigraphical data for the Upper Jurassic of Asturias (Northern Spain) based on Ostracoda. *Revista Española de Micropaleontología*, 34: 1-18.
- Schulz, G. (1858): *Descripción geológica de Asturias (Descripción geológica de la Provincia de Oviedo)*. Imprenta y Librería de Don José González, Madrid, 1-138.
- Sereno, P.C., Dutheil, D.B., Iarochene, M., Larsson, H.C.E., Lyon, G.H., Magwene, P.M., Sidor, C.A., Varricchio, D.J. y Wilson, J.A. (1996): Predatory dinosaurs from the Sahara and late Cretaceous faunal differentiation. *Science*, 271: 986-991.
- Smith, J.B. (2007): Dental morphology and variation in *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. En: *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. Society of Vertebrate Paleontology Memoir 8 (S.D. Sampson y D.W. Krause, Eds.). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27 (Supplement to Number 2): 103-126.
- Smith, N.D., Makovicky, P.J., Hammer, W.R. y Currie, P.J. (2007): Osteology of *Cryolophosaurus ellioti* (Dinosauria: Theropoda) from the Early Jurassic of Antarctica and implications for early theropod evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 151 (2): 377-421.
- Suárez Vega, L.C. (1974): Estratigrafía del Jurásico en Asturias. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 3: 1-369.
- Sues, H.D. (1977): The skull of *Velociraptor mongoliensis*, a small cretaceous theropod dinosaur from Mongolia. *Paläontologische Zeitschrift*, 51(3/4): 173-184.
- Sues, H.D. (1978): A new small theropod dinosaur from the Judith River Formation (Campanian) of Alberta, Canada. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 62: 381-400.
- Suñer, M., Santisteban, C. y Galobart, A. (2003): Nuevos restos de theropoda del Jurásico Superior de la comarca de los Serranos (Valencia). En: *Libro de Resúmenes de las XIX Jornadas de Paleontología, Morella 2003* (M.V. Pardo Alonso y R. Gozalo, Eds.), *Addenda*, 7-8.
- Turner, A.H., Hwang, S.H. y Norell, M.A. (2007): A small derived theropod from Öösh, Early Cretaceous, Baykhangor Mongolia. *American Museum Novitates*, 3557: 1-27.
- Valenzuela, M., García-Ramos, J.C. y Suárez de Centi, C. (1986): The Jurassic sedimentation in Asturias (N Spain). *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, 16: 121-132.
- Vilanova, J. (1872): *Compendio de Geología*. Imprenta de Alejandro Gómez Fuentesnebro, Madrid, 588 pp.
- Vilanova, J. (1873): Restos de *Iguanodon* en Utrilla (Sesión del 5 de febrero de 1873). *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural, Actas*, 2: 8.
- Weigert, A. (1995): Isolierte Zähne von cf. *Archaeopteryx* sp. aus dem Oberen Jura der Kohlengrube Guimarota (Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1995 (9): 562-576.
- Xu X. y Norell, M.A. (2004): A new troodontid dinosaur from China with avian-like sleeping posture. *Nature* 431: 838-841. [información suplementaria: <http://www.nature.com/nature/journal/v431/n7010/supinfo/nature02898.html>]
- Xu X. y Wang X. (2004): A new troodontid (Theropoda: Troodontidae) from the Lower Cretaceous Yixian Formation of western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica-English edition*, 78 (1): 22-26.

- Xu X. y Wu X. (2001): Cranial morphology of *Sinornithosaurus millenii* Xu *et al.* 1999 (Dinosauria: Theropoda: Dromaeosauridae) from the Yixian Formation of Liaoning, China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 38 (12): 1739-1752.
- Xu X., Norell, M.A., Wang X., Makovicky, P.J. y Wu X. (2002): A basal troodontid from the Early Cretaceous of China. *Nature*, 415: 780-784. [información suplementaria: <http://www.nature.com/nature/journal/v415/n6873/supinfo/415780a.html>]
- Xu X., Zhou Z., Wang X., Kuang X., Zhang F. y Du X. (2003): Four-winged dinosaurs from China. *Nature*, 421: 335-323.
- Yagüe, P., Dantas, P., Ortega, F., Cachão, M., Santos, F.A.M., Gonçalves, R. y Lopes, S. (2006): New sauropod material from the Upper Jurassic of Areia Branca (Lourinhã, Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 240 (3): 313-342.
- 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 Iberian Peninsula. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe E (Paläobiologie)*, 13: 163-177.