

## **La diversificación y el éxito de las familias de terópodos de gran tamaño. Una mirada a los principales depredadores durante mediados y finales de la era mesozoica**

### **Resumen.**

Sin duda, los dinosaurios surgieron a partir de las cenizas de la extinción. Las razones de su éxito aún no se comprenden en su totalidad, ya que existen demasiadas vertientes que permitieron su diversificación. A través de la presente investigación, se identificarán los factores anatómicos y ambientales responsables del incremento de tamaño en diversas familias de dinosaurios terópodos, comenzando con la descripción de las adaptaciones que desarrollaron, continuando con la comparación de sus estrategias evolutivas, así como las condiciones ambientales que llevaron al éxito de estos mega depredadores, y concluyendo con la inferencia del por qué nunca se ha observado la presencia de otro grupo de depredadores que presentasen características similares a estos organismos por medio de convergencia evolutiva.

### **Introducción.**

El superorden Dinosauria surgió a mediados del periodo Triásico, aproximadamente hace 230 millones de años, a inicios de la era mesozoica; no obstante, fue hasta inicios del Jurásico, que surgieron los primeros terópodos derivados de gran tamaño (Langer et al., 2009). Estos organismos presentaron diversas características anatómicas que les otorgaban ventaja ante otros grupos de saurópsidos presentes en la época. Desde mediados del Jurásico hasta finales del cretácico, surgen las familias mejores adaptadas de terópodos; cada una, cuenta con diversas adaptaciones para especializarse en distintos tipos de depredación (Hendrickx, 2015). Pese a la abundancia de casos de evolución convergente a lo largo de la historia de la tierra, nunca se ha registrado el surgimiento de organismos con características similares a las que presentan las familias de grandes terópodos depredadores, lo cual ha generado discusión en la comunidad paleontológica (Benson, 2018); Álvarez (Comunicación personal, mayo 28, 2024) menciona que, en la actualidad, se siguen estudiando las causas de este evento, así como las razones por las cuales es poco probable, o incluso imposible, que sea un suceso con la capacidad de repetirse.

El desarrollo de diferentes familias de terópodos depredadores de gran tamaño fue un proceso complejo multifactorial surgido a partir de la combinación de diversas causas

naturales, tales como su rápida capacidad de adaptación, la neumatización de sus huesos, su sistema respiratorio con presencia de sacos de aire, la abundancia de recursos en su entorno, el incremento del tamaño de sus presas, la paleogeografía, su distribución, el paleoclima, e, incluso, el evento de extinción masiva ocurrido a finales del periodo Triásico. Todos estos factores en conjunto explican el por qué hasta la actualidad no han evolucionado organismos que cumplan con estas características, ya que tienen que suscitarse una gran cantidad de improbabilidades que hacen que tal hecho sea prácticamente imposible.

El estudio y la comprensión de los patrones evolutivos seguidos por este suborden de dinosaurios permite una comprensión más profunda sobre la vida en la tierra y el desarrollo animal, teniendo de este modo diversas referencias las cuales pueden ser empleadas para la realización de modelos predictivos para ecosistemas actuales. Sin embargo, tópicos complejos como los del presente estudio tienden a ser investigados a menor medida, debido a la abundancia y la dificultad de las variables manejadas, así como la presuposición de que el gran tamaño es una característica inherente al superorden Dinosauria, cuando la mayoría de los individuos pertenecientes a este taxón no rebasan el metro de altura. Con lo anteriormente mencionado, se pretende identificar los factores morfológicos y ambientales responsables del incremento de tamaño en diversas familias de dinosaurios terópodos. Esto se logrará a partir de la descripción y la comparación de los factores anatómicos y ambientales específicos que llevaron al éxito de estos mega depredadores.

### **Mega terópodos: los depredadores apex de la era mesozoica.**

Los terópodos (*therion*=bestia y *podos*=pie) son uno de los grupos del superorden Dinosauria más diversos taxonómica y morfológicamente (Hendrickx et al., 2015). Se consideran un suborden dentro del orden Saurischia, los cuales se caracterizan por la posesión de un hueso púbico orientado hacia la parte anterior del cuerpo (Brusatte, 2012), de manera similar a como se encuentra este hueso orientado en otros saurópsidos. Es necesario destacar que en múltiples ejemplares derivados el posicionamiento del pubis cambia significativamente, teniendo parecido al de un ave (Álvarez, Comunicación personal, mayo 31, 2024).

La principal característica que diferencia a los terópodos del otro grupo de saurisquios (Sauropodomorpha) es su postura bípeda y la anatomía de sus extremidades posteriores, las cuales consisten en tres dedos apuntando hacia el frente (en el caso de los dígitos 2, 3 y 4), y un primer dígito (*hallux*) orientado hacia atrás, generalmente separado del suelo (Brusatte, 2012). Desde su surgimiento en el Triásico superior, estos organismos se adaptaron y diversificaron rápidamente en los hemisferios norte y sur, permitiéndoles adquirir morfologías especializadas para la apropiación de diferentes nichos ecológicos durante el Jurásico y Cretácico (Pahl y Ruedas, 2023), tales como los tiranosáuridos como grandes depredadores, los espinosáuridos como piscívoros, o los alvarezáuridos como insectívoros (Hendrickx et al., 2015).

El término mega depredador no hace referencia a un taxón real, sino que es un término empleado para referirse a dinosaurios depredadores que superen ciertas medidas específicas (Brusatte, 2012; Vividen, Comunicación personal, mayo 31, 2024). Si bien, a priori, estos organismos comparten una anatomía muy similar, tras estudiarlos detalladamente se puede observar que cada uno presenta diferencias que les otorgan ventajas evolutivas para aprovechar distintos tipos de entornos y presas, así como especializarse en métodos de depredación muy diferenciados entre sí (Hendrickx et al., 2015). De forma general, algunas de estas características que se pueden observar en las diversas familias de mega depredadores son las siguientes: los tiranosáuridos desarrollaron mandíbulas capaces de soportar enormes cantidades de presión, y dientes gruesos que en conjunto les permitieron triturar los huesos de sus presas (Brusatte, 2012); los espinosáuridos, al adaptarse a un entorno semiacuático, desarrollaron dientes cónicos junto con mandíbulas largas y una cintura pelviana reducida (Hendrickx et al., 2015); los alosauroideos, al llevar un estilo de caza que involucra la laceración y el agotamiento de sus presas, evolucionando para tener dientes aserraderos y cuerpos que les permita una locomoción activa (Dececchi et al., 2020).

La evolución de Dinosauria y de los terópodos es un estudio complejo y de carácter confuso, debido a que los representantes basales que aparecieron en el Triásico presentaban características similares entre sí, lo cual dificulta su clasificación (Brusatte, 2012). *Herrerasaurus ischigualastensis* es considerado como uno de los terópodos más primitivos que existen, sin embargo, presenta características no representativas de este grupo como lo son extremidades con 5 dígitos, brazos largos con muñecas rígidas, y cráneos alargados (Brusatte, 2012; Hendrickx, 2015). Este organismo y el resto de los terópodos pertenecen al subclado Neotheropoda. Posterior a la extinción del Triásico y a lo largo del Jurásico, este subclado se diversificó, dando paso a grupos de depredadores grandes como los ceratosaurios, los cuales incluyen a los abelisáuridos y, posteriormente, a los tetanuros, clado que engloba al resto de familias de terópodos como Tyrannosauridae, Allosauridae, Spinosauridae, entre otros (Brusatte, 2012).

Ahora bien, conocer el tipo de entorno, los recursos que había en este, el clima y los organismos con los que habitaban (sean presas o competencia) estas familias de terópodos permitirán el entendimiento de aquellos factores que los condicionó para desarrollar dimensiones exageradas, debido a que son estos los que propiciaron la evolución de sus distintas características por medio de la selección natural (Brusatte, 2012). Existen diversas herramientas para investigar el paleoclima y las condiciones ambientales en diversas formaciones alrededor del mundo. En el caso del estudio de organismos terrestres, la paleobotánica y el análisis químico de restos fósiles son las técnicas principales para conocer el ambiente en el que habitaban estos dinosaurios; la paleobotánica permite conocer el clima, las temperaturas, el nivel de oxígeno y la disponibilidad de diversas plantas en la zona en la que habitaban (Holz, 2015); mientras que el análisis químico permite conocer hábitos específicos, además de posibles comportamientos sociales, como el determinar si dos individuos diferentes se alimentaron de un mismo organismo (Álvarez, Comunicación personal, mayo 28, 2024).

Con este contexto, en la siguiente sección del artículo se realizará la validación de la hipótesis utilizando diversas fuentes bibliográficas relacionadas con el tema. En primera instancia, se utilizará la obra literaria *Dinosaur Paleobiology* gracias a la información que posee sobre las generalidades del superorden Dinosauria, así como su distribución, morfología y diversificación. Asimismo, se tomarán en cuenta los textos “An overview of non-avian theropod discoveries and classification” y “Report on British fossil reptiles” para dar a conocer las características anatómicas y evolutivas de los terópodos durante el Mesozoico, asistiendo de esta manera en la determinación de aspectos que permitieron su crecimiento exponencial. A continuación, artículos como “Ceratosaur palaeobiology: new insights on evolution and ecology of the southern rulers”, “Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: The evidence from Patagonia”, y “The evolution of large-bodied theropod dinosaurs during the Mesozoic in Asia” serán pilares importantes para la descripción de cada una de las familias más importantes de mega terópodos, así como la identificación de factores importantes que impulsaron su evolución. Para concluir, se utilizarán los textos “Mesozoic paleogeography and paleoclimates - A discussion of the diverse greenhouse and hothouse conditions of an alien world” y “Predator-Prey Arms Races: Asymmetrical selection on predators and prey may be reduced when prey are dangerous” para la exploración de factores paleoambientales que fungieron como presiones biológicas que incitaron el desarrollo de los mega depredadores en el Mesozoico.

### **Principales aspectos anatómicos y paleoambientales que promovieron diversificación ecológica.**

Uno de los factores más importantes que aseguraron el éxito de los mega terópodos es la diversificación evolutiva adoptada por los terópodos durante su existencia en la era Mesozoica. Con la apertura de múltiples espacios ecológicos, comenzó el surgimiento de distintas familias de depredadores grandes, cada una especializada para nichos y estrategias de caza específicas. Cada familia principal de carnívoros adoptó estrategias que los llevaron al tope de la cadena alimenticia, por lo que la comprensión de dichas estrategias es imperativa para la comprensión de la utilidad de sus características anatómicas y su proceso evolutivo, cuestión que no se ha vuelto a observar en dinámicas ecológicas actuales.

Abelisauridae es una familia de terópodos, de los cuales sus individuos habitaron en toda la extensión del Jurásico hasta el Cretácico tardío (hace 170- 66 millones de años (M.a.)) (Tortosa et al., 2013). Su nombre se le atribuye a la especie *Abelisaurus comahuensis* (Bonaparte & Novas, 1985), y evolucionaron a partir de los ceratosaurios, los cuales son grupos muy primitivos de terópodos (Serenio et al., 2004). Si bien es complejo determinar cuales fueron los primeros organismos de la familia, se considera a *Eoabelisaurus mefi* como el abelisáurido más antiguo (179-177 M.a.) (Pol & Rauhut, 2012). Este conjunto de depredadores basales todavía presentaba cuatro dígitos en las manos, reducidos al nivel vestigial, con hombros que poseían movilidad y musculatura considerables a diferencia del resto de sus articulaciones (Agnolin & Chiarelli, 2009).

Este grupo se diversificó durante el Cretácico, ocupando los nichos de Depredadores medianos y grandes (Zaher et al., 2010; Tortosa et al., 2013), desarrollando cráneos braquicéfalos, que permitían el soporte de altas tensiones, complementando con dientes cortos hechos para morder y sujetar mientras combatían con su presa (Bonaparte, 1991; Novas, 2009). A su vez, cuentan con forámenes que dan una textura rugosa a la parte superior del tejido craneal, indicando la presencia de una gruesa capa de queratina en dicha zona (Tortosa et al., 2013). En el caso de individuos como *Carnotaurus sastrei*, diversos estudios de la biomecánica de su cráneo sugieren que podrían presentar sínfisis mandibular (Mazzetta et al., 2004). La forma general de su cuerpo es alargada, desembocando en una distribución de gravedad que no les permitía tener mucha agilidad; sin embargo, Delcourt (2017) considera de importancia mencionar que: “Abelisaurids’ hindlimbs and caudal vertebrae suggest that these taxa, specially the brachyrostrans, may have had powerful cursorial abilities” (p. 4).

A partir de sus características anatómicas, se deduce que los abelisáuridos eran principalmente cazadores activos que podían alcanzar grandes velocidades en la persecución de presas pequeñas, grandes, o una combinación de ambas (Persons & Currie, 2011); no obstante, existen casos como el de la especie *Rugops primus*, en las que se deduce que presentaba una dieta carroñera debido a los otros depredadores con los que este coexistió, fomentando la apropiación de un nicho en el consumo de cadáveres (Serenio et al., 2004). De igual manera, existen casos como el de *Majungasaurus crenatissimus*, en los cuales se han encontrado instancias de canibalismo (Rogers et al., 2003). Durante el

Jurásico e inicios del Cretácico, competían con los alosáuridos por alimento, y posteriormente con los carcarodántosáuridos (Hendrickx et al., 2017). Sin embargo, a mediados del periodo Cretácico, los carcarodántosáuridos se redujeron en número hasta su extinción, y esto permitió que los abelisáuridos tomaran el puesto de los depredadores apex por el resto de la era mesozoica (Novas et al., 2013).

No se cuenta con suficiente evidencia para la determinación de aspectos de su comportamiento social. Normalmente, restos de esta familia siempre son encontrados de manera individual (Delcourt, 2017; Mazzetta et al., 2009), no obstante, se puede inferir que existían patrones de comunicación intraespecífica o de cortejo gracias a la presencia de estructuras ornamentales en su cabeza (Mazzetta et al., 2004), y la presencia de una gran movilidad y musculatura en sus brazos, a pesar de la falta de articulación (Delcourt, 2017). La reducción de los brazos (excepto en los espinosáuridos) es una característica evolutiva que ocurrió en la mayoría de las familias de terópodos depredadores grandes, cada uno por razones distintas (Brusatte, 2012; Delcourt, 2017). El craneo braquicéfalo fue una adaptación que no se observó en otros tetrápodos, no obstante, esta característica la podemos observar actualmente en panterinos como leones o jaguares, y en cánidos como las razas bulldog o pitbull (Delcourt, 2017; Zaher et al., 2020).

Por otro lado, Allosauroidea es una superfamilia de terópodos carnosaurios más avanzados, los cuales se dividen en alosáuridos y celurosáuridos, los cuales incluyen a los carcarodontosáuridos (Hendrickx et al., 2015). Cuentan con manos de 3 dígitos, y cráneos comprimidos lateralmente con poca o nula visión binocular (Stevens, 2006); presentan un par de crestas corneas encima del cráneo que se extienden desde las fenestras nasales hasta encima de las fenestras orbitales.

Surgieron en el jurásico superior y habitaron hasta el Cretácico superior (156-90 M.a.), con determinadas excepciones (Hendrickx et al., 2015; Novas et al., 2013).

Allosauridae es la familia de terópodos que habitaron durante el periodo jurásico (155-146 M.a.), con una distribución geográfica que se concentraba principalmente en el hemisferio norte (Chure, 2000; Hendrickx et al., 2015). Son los principales representantes de la

superfamilia gracias a la presencia de diversas características que determinaron su clasificación (Carrano et al., 2012). Contaban con crestas ornamentales por encima de las ventanas orbitales, así como una fuerza de mordida relativamente débil en comparación con otros terópodos depredadores (Therrien et al., 2005). Sus dientes eran aserrados (alosauridos, carcarodontosauridos y tiranosauridos compartían esta característica), hechos para desgarrar carne, asistiéndose de una cinesis craneal significativa para alimentarse (Hendrickx et al., 2015; Osborn, 1906; Therrien et al., 2005). Contaban con brazos de reducida longitud, pero relativamente grandes para ser un mega depredador, y estos terminaban en garras largas que parecían tener utilidad para sujetar a su presa (Middleton, 2000).

Los alosauridos, a pesar de haber desarrollado un cuerpo ligero y ágil con una cola que actuaba como un punto de balance, no disponían de una condición arctometatarsal; esto quiere decir que, a partir de la igualdad de longitud de sus metatarsos, no contaban con la amortiguación que se presenta en otros depredadores más especializados para correr (Paul, 1988). Su campo visual tampoco era bueno a comparación de otros terópodos, pero se debe a que tenían un olfato altamente desarrollado, lo cual indicaba una tendencia al consumo de carroña (Pahl & Ruedas, 2023; Stevens, 2006). En general, los alosauridos cazaban a diversos organismos de mediano y gran tamaño que estaban disponibles en su entorno; sin embargo, se han documentado diversas instancias de canibalismo entre individuos de esta especie, propiciadas por condiciones de extrema necesidad de alimento (Drumheller et al., 2020).

Álvarez (Comunicación personal, junio 1, 2024) menciona que existe una inusual correlación entre alosauridos y ceratosauridos, los cuales son otro grupo de terópodos carnívoros: en donde abunda una de estas familias, escasea la otra, y esto se especula que es a causa de la competencia en los nichos de depredación. Si bien se conoce poco acerca del comportamiento social de esta familia, el gran número de ejemplares descubiertos indica la abundancia y el éxito de estos depredadores (Hendrickx et al., 2015). Los dientes aserrados, así como la fuerza mandibular, indica que desgarraban a sus presas para lastimarlas y permitir que se desgasten antes de comenzar a consumirlos (Therrien et al., 2005). Es de gran importancia mencionar que la mayoría de los restos de alosauridos que



se han encontrado, muestran diversos tipos de heridas mortales de las cuales se han recuperado, desde mandíbulas fracturadas, dislocaciones, hasta perforaciones en el hueso púbico debido a un enfrentamiento con alguna presa (Bakker, 2014; Foth et al., 2015).

Mientras tanto, Carcharodontosauridae es el nombre que se le ha otorgado a la familia de depredadores supremos del hemisferio sur, dominando los continentes de África, Asia y América del norte, con un rango temporal desde el jurásico superior hasta el Cretácico superior (154-88 M.a.) (Benson et al., 2010; Meso et al., 2021). Eran carnívoros de gran tamaño, con crestas ornamentales de tamaño reducido o superficies coarrugadas como en los abelisáuridos, poca o nula visión binocular, y un olfato altamente desarrollado (Hendrickx et al., 2015; Stevens, 2006).

Dentro de este grupo se tienen a géneros pequeños con una longitud total de 3 m, hasta géneros de 13 m de largo en el caso de *Giganotosaurus carolinii* (Brusatte et al., 2010; Novas et al., 2013). Al ser descendientes de los alosauroides que reinaron previo a los tiranosáuridos, desarrollaron cráneos de gran tamaño en comparación con sus cuerpos, con mandíbulas relativamente débiles que poseían dientes largos y aserrados, elemento que le otorga el nombre a la familia (Brusatte & Sereno 2007; Novas et al., 2013). Sus brazos eran considerablemente más pequeños que los presentes en alosáuridos (Canale et al., 2022), presentaban espinas neurales relativamente más largas, con casos especiales como *Concavenator corcovatus* y *Acrocanthosaurus atokensis*, en las cuales estas se alargan de forma exagerada (Bailey, 1997; Brusatte & Sereno, 2007).

Sus características anatómicas señalan una especialización en presas grandes, llegando incluso a la especulación de que cazaban saurópodos (Brusatte, 2009; Therrien et al., 2005). Su cuello es más corto y robusto, con menor flexibilidad y mayor musculatura para sostener un cráneo mucho más grande; esto indica una metodología de caza similar a la de los alosáuridos, atacando a sus presas para debilitarlas (Brusatte & Sereno, 2007).

La reducción de los brazos para el soporte de sus cabezas limitaba la utilidad de dichas extremidades, el aumento de su tamaño, así como su peso dificultaban su locomoción, volviéndolos más lentos, y sus cráneos altos y alargados limitaban su visión binocular (Canale et al., 2022; Stevens, 2006). En la mayoría de las instancias, se han encontrado

individuos solitarios de esta familia, no obstante, en el caso de la especie *Mapusaurus roseae*, se han encontrado camas de huesos con múltiples individuos de distintas edades. Esto, si bien no es una garantía de comportamiento gregario, la evidencia establece la posibilidad de conglomerados sociales con propósitos de caza (Coria, 2006). La ornamentación, y en algunas ocasiones el alargamiento de las espinas neurales, indica que tenía utilidad en el comportamiento reproductivo, sirviendo como estructuras de exhibición (Brusatte & Sereno 2007; Novas et al., 2013).

Por otro lado, Megalosauroidea es una superfamilia que forma parte de los terópodos tetanuros, abarcando desde el Jurásico medio hasta finales del Cretácico (170-84 M.a). Se han encontrado restos de individuos en Europa, Asia, América y África (Vividen, Comunicación personal, junio 3, 2024), denotando el éxito que tuvieron como depredadores en sus respectivos nichos. Las dos principales familias de la presente agrupación de dinosaurios presentan adaptaciones anatómicas de enorme variabilidad: mientras que los espinosáuridos se adaptaron a un estilo de vida semiacuático, los megalosáuridos se apropiaron a nichos de hiperdepredación (Hendrickx et al., 2015).

Megalosauridae estaba conformada por terópodos de gran tamaño que dominaron durante el Jurásico Medio (170-148 M.a.), y es considerada la primera familia de cazadores supremos en alcanzar tamaños que los clasifican como mega depredadores (Hendrickx et al., 2015; Lacerda et al., 2023).

El nombre del grupo se le atribuye al primer dinosaurio descubierto, *Megalosaurus bucklandii* (Brusatte, 2012; Carrano et al., 2012). Su anatomía estaba conformada por cráneos rectangulares, alargados y normalmente sin ornamentación, con dientes exageradamente grandes y comprimidos lateralmente para cortar (Carrano et al., 2012). Desarrollaban cuerpos robustos y ligeros con manos de tres dígitos que poseían garras de tamaño medio (Hendrickx et al., 2015). La mayoría de ejemplares eran depredadores medianos de alrededor de 6 m de largo, pero también existían especies de gran tamaño como en el caso de *Torvosaurus tanneri*, que alcanzaba los 10 m de largo (Carrano et al., 2012; Lacerda et al., 2023).

Los megalosáuridos competían con los alosáuridos como los carnívoros principales de sus ecosistemas, siendo su principal limitante (Benson et al., 2013); en otros aspectos, los

megalosáuridos se adaptaron completamente a su estilo de vida y de depredación. Se les otorga el nombre de depredador apex gracias a su dieta carnívora generalista, aprovechando los recursos a su alcance en lugar de especializarse en un tipo específico de presa (Benson et al., 2013; Carrano et al., 2012). En la actualidad se conoce muy poco de su comportamiento social, ya que no se tienen restos que permitan el análisis de su crecimiento y sus dinámicas de convivencia, por lo que están en constante debate en la comunidad científica.

Spinosauridae es una familia de megalosauroides que existió principalmente en el Cretácico inferior, con excepciones que se desarrollaron durante el Cretácico superior (139-93 M.a.) en Asia, América del sur, África y Europa (Hendrickx et al., 2015). Esta familia se divide principalmente en dos subgrupos: Spinosaurinae y Baryonychinae (Carrano et al., 2012). El grupo contaba con cráneos estrechos y alargados, con una cresta ósea de forma triangular en la zona media de este, por delante de la altura de los ojos. Sus cuellos eran largos y con un alto índice de flexibilidad que les permitía una gran movilidad en sentido vertical (Serenó et al., 1998; Sues et al., 2002).

Los barionícinos presentaban dientes comprimidos lateralmente como el resto de las familias de terópodos, brazos largos con garras desarrolladas (especialmente la del primer dígito en comparación con los dedos 2 y 3), y el alargamiento no tan pronunciado de las espinas neurales a comparación con los espinosaurinos, en los cuales estas vértebras suelen ser mucho más grandes, formando una vela dorsal (Bailey, 1997; Bertin, 2010; Hendrickx et al., 2015; Sereno et al., 1998). Sus mandíbulas no les permitían cazar otro tipo de presas como el resto de las familias de depredadores; estas eran estructuralmente débiles por lo estrechas que son debido al sacrificio de potencia de mordida en función de hidrodinamismo (Sues et al., 2002; Therrien et al., 2005). En el caso de la especie *Spinosaurus aegyptiacus*, sus adaptaciones son mucho más especializadas para un estilo de vida semiacuático; su cola alargada, sus garras prolongadas y sus patas cortas le impedían una locomoción fluida en tierra (Bertin, 2010; Sereno et al., 1998).

Los espinosáuridos desarrollaron características anatómicas, como forámenes en la boca, dientes cónicos, mandíbulas estrechas, o las patas cortas en caso de *Spinosaurus*, que presentan diversas similitudes a los cocodrilos y a sus estrategias de caza (Bertin, 2010; Sues et al., 2002; Sereno et al., 1998). La forma alargada y la flexibilidad de movimiento de su

cuello vertical se asemeja al de aves pescadoras como las garzas (Serenó et al., 1998; Sues et al., 2002). Existe registro de por lo menos un ejemplar de *Irritator challengerii* en el que se observa una capacidad de amplitud de la mandíbula inferior que sugiere la presencia de un tipo de cinesis craneal, permitiéndoles una estrategia de alimentación similar a los pelicanos actuales (Schade et al., 2023). Si bien no hay evidencia suficiente para especular sobre el comportamiento social de esta familia, la presencia de estructuras craneales y de una aleta dorsal sugiere que existía cierto nivel de comunicación intraespecífica por medio de la exhibición físicas derivando en selección sexual (Stromer, 1915).

De forma general, los espinosáuridos se adaptaron a una dieta piscívora, independientemente de sus características anatómicas (Rayfield et al., 2007); no obstante, los dientes de los espinosaurinos están mejores adecuados que los de los barionícinos para la caza de peces (Bertin, 2010; Sues et al., 2002; Sereno et al., 1998).

Es necesario mencionar que se han registrado casos de depredación oportunista en barionícinos; en el caso de *Irritator challengerii*, se encontraron restos de pterosaurios en su contenido estomacal, y en el caso de *Baryonyx walkeri*, se descubrió que consumían crías de Iguanodón de manera regular (Hendrickx et al., 2015).

Por último, Tyrannosauridae es la familia de terópodos celurosáuridos a la que pertenecen los depredadores apex del Cretácico superior (84-66 M.a.), dominando los continentes de Asia y América del norte (Erickson et al., 2004). Surgieron a partir de depredadores pequeños y rápidos, evolucionando hasta alcanzar los tamaños y tonelajes de los individuos más especializados (Brusatte et al., 2010; Hedrickx et al., 2015).

Los representantes del presente grupo se caracterizan por sus gigantescos y anchos cráneos, con mordidas fuertes capaces de ejercer una enorme cantidad de presión, siendo el *Tyrannosaurus rex* el animal terrestre con la mordida más potente hasta la fecha (Brusatte, 2012; Erickson et al., 2004). Estos mismos cráneos les permitía tener visión binocular, y tenían el sentido del olfato más desarrollado de todos los vertebrados conocidos (Brusatte, 2012; Stevens, 2006). Su cerebro estaba especialmente desarrollado para el procesamiento de los sentidos y su cuello era corto y robusto para soportar el estrés de la mordida e incrementar su fuerza, similar a los cocodrilos (Cleuren & De Vree, 2000; Sasso et al., 2005;

Witmer & Ridgely, 2009). Poseían brazos de dos dígitos que se fueron haciendo más pequeños conforme fueron evolucionando cabezas más robustas; si bien estos parecen ser vestigiales y diminutos en proporción a su cuerpo, en realidad son del tamaño aproximado de un brazo humano, móviles, con la capacidad de levantar hasta 200 kg de peso (Canale et al., 2022; Padian, 2022). Sus patas eran largas en relación con su cuerpo gracias a sus antecedentes como depredadores de persecución, y presentan condición arctometatarsal, apoyándose de una cola larga, musculosa y rígida para fomentar su equilibrio en la locomoción (Brusatte, 2012; Paul, 1988).

Entre las tribus en las que se divide esta familia, Tyrannosaurinae se enfocaba en el desarrollo de cuerpos grandes y robustos, lo cual les obligó a cambiar su estrategia de caza al disminuir su velocidad y efectividad de movimiento (Brusatte, 2012; Brusatte & Carr, 2016); Albertosaurinae poseía una complexión grande sin el sacrificio de su locomoción, y Alioramini desarrolló un cráneo más alargado y un cuerpo especializado para correr (Brusatte et al., 2009; Brusatte & Carr, 2016); tanto Alioramini como Albertosaurinae ostentaban dientes comprimidos lateralmente y aserrados especializados en cortar o desgarrar, mientras que Tyrannosaurinae desarrolló dientes gruesos con bordes aserrados, con el fin de triturar grandes pedazos de carne y hueso (Brusatte et al., 2009; Brusatte & Carr, 2016; Sereno et al., 2009). Alioramini cazaba presas pequeñas y rápidas, como los ovirraptorosaurios, mientras que Albertosaurinae se especializaba en presas de gran tamaño y rapidez, tales como hadrosáuridos y ornitomimosaurios. Por su parte, Tyrannosaurinae evolucionó para cazar presas de gran tamaño, relativamente más lentas, y en su mayoría con armadura, tales como anquilosáuridos o ceratópsidos (Brusatte, 2012; Brusatte et al., 2009).

Se sabe que los tiranosáuridos tenían comportamientos sociales extremadamente violentos a partir de marcas y cicatrices óseas causadas por miembros de su misma especie, sin embargo, no se conocen las razones específicas de este tipo de comportamiento (Brusatte, 2012). Por otro lado, existen casos como el de un individuo de *Tyrannosaurus rex*, el cual sobrevivió hasta la adultez, aun sin una sección completa de su cola que dificultaba su movimiento, lo que sugiere que obtuvo la ayuda de otro tiranosaurio (Álvarez, Comunicación personal, junio 4, 2024; Wells, 2002). También es importante mencionar que, a partir del registro fósil, se conoce que los tiranosáuridos juveniles ocupaban el nicho de

depredadores medianos en sus ecosistemas, y presentaban periodos de crecimiento significativamente acelerados en comparación con otros dinosaurios (Schroeder et al., 2021). Esta familia específica es considerada como la representación de los mega depredadores como animales exitosos en sus nichos, debido a que en organismos específicos como T. rex, es posible observar el longevo proceso evolutivo que les permitió el aprovechamiento de los recursos a su alcance, así como su entorno; por ello, los dinosaurios tuvieron un éxito que no se ha observado nuevamente desde su extinción.

Adicional a las ventajas evolutivas que permitieron el desarrollo de depredadores especializados con estructuras anatómicas de gran tamaño, los aspectos paleoambientales de la era mesozoica, específicamente aquellos que involucran las presiones biológicas, el paleoclima, la disponibilidad de recursos, y sobre todo, la selección natural, incitaron a que estos mismos procesos evolutivos se llevaran a cabo. Cada una de las presentes variables jugaron un rol importante en la creación de diversos ecosistemas; esta multiplicidad de ambientes permitió la proliferación de nuevos recursos, circunstancias que favorecieron el crecimiento de las presas y, como consecuencia, el crecimiento y la diversificación de los depredadores que se alimentaban de estas.

Durante el periodo Triásico, ya existían dinosaurios con una dieta carnívora, como es el caso de *Herrerasaurus ischigualastensis* (Brusatte, 2012; Hendrickx et al., 2015); no obstante, el grupo de depredadores dominantes en tierra de aquel entonces eran los raiisuquios, los cuales eran crocodylomorfos con cráneos comprimidos lateralmente, extremidades alargadas que permitieron la locomoción en tierra y dientes aserrados, que les permitía un estilo de alimentación similar al de un terópodo en lugar de los cocodrilos actuales (Brusatte et al., 2010a, 2010c; Nesbitt, 2009, 2013). Una vez que ocurre la extinción Triásico-Jurásico, el mundo cambia drásticamente, y los raiisuquios se extinguen, abriendo el nicho de depredador apex terrestre, y permitiendo la adquisición de este por parte de los dinosaurios, los cuales anteriormente no habrían tenido la oportunidad de diversificarse (Brusatte, 2010, 2012).

Los terópodos, a diferencia de los raiisuquios, contaban con diversas ventajas morfológicas que facilitaron la apropiación de los nichos más importantes de sus ecosistemas. Además de su postura bípeda que les permitía emplear los brazos en la caza y en la interacción con

su entorno (Dececchi et al., 2020; Hendrickx et al., 2015); su sistema respiratorio contaba con sacos de aire, esto redujo el peso sus cuerpos, lo que permitió que pudieran adoptar mayores tamaños, facilitando un metabolismo más activo al permitir un flujo de oxígeno constante. Estas cualidades ayudaron a liberar el exceso de calor, favoreciendo un alto nivel de actividad sin tener que preocuparse de un sobrecalentamiento (Brusatte, 2012; O'Connor, 2005). El ritmo acelerado en que estos animales llegaban a su etapa adulta, así como su resistencia y la capacidad de sanar heridas mortales, también les dio una enorme ventaja sobre el desarrollo que tuvieron en sus nichos (Cooper et al., 2008; Foth et al., 2015). Es necesario mencionar que distintos grupos de dinosaurios evolucionaron diversos tipos de estructuras de exhibición como lo son ornamentación craneal (Brusatte, 2012; Carrano et al., 2012); a partir de esto, se sabe que grupos terópodos con presencia de este tipo de estructuras de exhibición presentaban tamaños entre especies mucho más grandes que los de aquellas familias que carecen de dichas estructuras (Gates et al., 2016).

Las condiciones atmosféricas y climáticas cambiaron drásticamente a partir de la extinción Triásico-jurásico: la división de Pangea en dos continentes principales permitió una distribución más equitativa de la lluvia, evento que aumentó los niveles de humedad en la superficie, y como consecuencia, se obtuvo el desenfrenado crecimiento y la multiplicación de las plantas, originando una repercusión directa en la cantidad, tamaño y variedad de herbívoros de este periodo; por consiguiente, influyó también en la evolución de los carnívoros (Brusatte, 2012; Holz, 2015; Tschopp et al., 2020). Las temperaturas aumentaron, manteniéndose a niveles altos en comparación a los niveles actuales. La mayor parte del planeta era cálido y con abundancia de diversos ecosistemas, aunque también existían diversos biomas cubiertos de nieve, o desiertos extensos, a los cuales los dinosaurios se adaptaron también (Holz, 2015).

Tanto los distintos grupos de herbívoros como carnívoros evolucionaron rápidamente sobre un periodo de tiempo prolongado y en un entorno con enorme abundancia de recursos (Holz, 2015; Tschopp et al., 2020); esto provocó la adopción de una gran diversidad de adaptaciones para el consumo de dichos recursos, como lo serían dentaduras especializadas o cuerpos diseñados para acceder a su alimento, así como la aparición de diferentes estrategias de defensa, siendo casos de enorme importancia los de dinosaurios

con osteodermos (en el caso de Ankylosauria y Stegosauria), el comportamiento en manada de los hadrosáuridos, o el alcanzar enormes tamaños como en el caso de los saurópodos (Brusatte, 2012; O’Gorman & Hone, 2012). Conforme transcurrió el desarrollo evolutivo de los consumidores primarios, los depredadores comenzaron a adaptarse para cazar y alimentarse de dichos organismos. A este fenómeno se le conoce como carrera armamentista depredador-presa (Brodie & Brodie, 1999).

Los dinosaurios dominaron los ecosistemas del Mesozoico por el resto del Jurásico y el Cretácico (Brusatte, 2012; Hendrickx et al., 2015).

Se necesitó un evento de extinción masiva por causas externas, así como el impacto de un meteorito en conjunto con una cadena masiva de volcanes activos en lo que hoy se conoce como las *Traps del Decán*, para acabar con la mayoría de las especies de dinosaurios, así como una gran parte de la vida presente en ese momento (Brusatte et al., 2015; Sprain et al., 2019). Las consecuencias de estos dos eventos catastróficos llevaron a la extinción de la mayoría de los grupos del superorden Dinosauria; no obstante, los terópodos sobrevivieron a este evento en forma de aves que se adaptaron exitosamente a las nuevas condiciones, tanto que, en la actualidad las especies de grupo en específico superan en número a las especies de mamíferos y de reptiles (Brusatte, 2012).

### **Factores que promovieron el éxito de los terópodos, y no de otros grupos de animales**

Aunque el estudio de la vida pasada es complejo a consecuencia de la carencia de material de estudio que se tiene en la actualidad, debido a la dificultad de la formación y preservación de los fósiles, la evidencia que estos materiales proveen permite la reconstrucción de organismos de millones de años de antigüedad, así como su entorno. Los dinosaurios terópodos, indudablemente, tuvieron un proceso evolutivo longevo y exitoso, en el cual se dió una suma de factores improbables que permitieron el surgimiento de estos organismos. Asimismo, las condiciones de su entorno y sus aptitudes morfológicas les permitieron alcanzar tamaños varias veces mayores que aquellos adoptados por los animales actuales, desarrollando estrategias diferentes que les permitieron desenvolverse en los diversos nichos ecológicos disponibles durante la era mesozoica.



Las ventajas anatómicas que fueron adquiridas por los dinosaurios en el transcurso de su evolución surgen a partir de un posible ancestro: *Euparkeria capensis*. De forma particular, este reptil arcosauomorfo que habitó a mediados del periodo Jurásico contaba con una característica que no presentaban los depredadores apex en esa época: el posicionamiento de sus extremidades por debajo del cuerpo, en lugar de hacia los lados como se puede observar actualmente en ejemplares como lagartos y cocodrilos (Nesbitt et al., 2013). El acomodo de sus patas en relación a su hueso púbico es lo que permitió la evolución de una postura erguida y, posteriormente, el desplazamiento bípedo adoptado por los dinosaurios, lo que en consecuencia permitió la utilización de las extremidades anteriores como herramientas, o la especialización en otras partes de su anatomía como lo son las mandíbulas (Brusatte, 2012; Hendrickx et al., 2015; Nesbitt et al., 2013).

Tras el análisis de las ventajas anatómicas desarrolladas por los terópodos, se destaca la presencia múltiple de estas características en otros grupos de organismos previos, durante y posteriores a su extinción; no obstante, solamente en los dinosaurios se pueden observar dichas particularidades de forma conjunta, todas siendo aprovechadas para el estilo de vida y los métodos de caza de estos depredadores. En primer lugar, la postura erguida es una característica que solo se ha observado de manera independiente en los mamíferos, y el bipedalismo en específico, se ha observado exclusivamente en homínidos (Alexander, 2004; Brusatte, 2012). El desarrollo de plumaje especializado, así como una estructura ósea hueca complementada con la presencia de sacos de aire, son características que a su vez les pertenecen a los pterosaurios, los cuales son un grupo de reptiles voladores (Claessens et al., 2009; Kellner et al., 2009). El metabolismo homeotermo que les permitió aprovechar su energía es una adaptación que comparten con los mamíferos y algunos tetrápodos (Britannica, s.f.; Brusatte, 2012); a su vez, la rigidez en la cola no se ha observado de manera explícita en otros grupos de organismos, solo estando presente de manera parcial en limitadas especies de mamíferos (Brusatte, 2012; Hickman, 2008). En último término, tanto la fuerza de mordida como los tamaños alcanzados por los mega depredadores del Mesozoico, son características que solo se han observado en cocodrilos prehistóricos y reptiles marinos como los pliosaurios (en cuanto a las presiones ejercidas por sus mandíbulas), así como los rauisuquios en el caso de *Fasolasuchus tenax* (en relación al tamaño) (Brusatte, 2012; Nesbitt, 2011).

Ahora bien, se puede argumentar que con la escasa evidencia fósil que se tiene hasta la fecha, no se puede asegurar la inexistencia de otros organismos terrestres depredadores de similar magnitud a los terópodos. De igual manera, las condiciones que necesitan cumplirse para que se lleve a cabo el proceso de preservación de un organismo son demasiado complejas, lo que conduce a los científicos a determinar que existe la posibilidad de que no se conocerá en su totalidad a los organismos extintos (Brett & Thomka, 2013; Sam Noble Museum, s.f.). No obstante, la misma falta de evidencia, así como los conocimientos que se siguen adquiriendo en el estudio de la vida pasada, afirman que la existencia de mega depredadores en otros periodos temporales no es posible. En el récord fósil es posible observar la transición entre los miembros basales y las especies más especializadas de terópodos. Cabe mencionar que este proceso no ha sido observado en otras instancias (Brett & Thomka, 2013; Brusatte, 2012; Xu et al., 2018).

De esta forma, desde su surgimiento, los dinosaurios tuvieron diversos factores a su favor; su anatomía de origen, así como las condiciones de los ecosistemas en los que habitaban permitieron su rápida adaptación y su diversificación a los animales que hoy se conocen (Brusatte, 2012; Hendrickx et al., 2015; Novas et al., 2013).

Otro rasgo importante a discutir es que si bien existieron diversos grupos de animales posterior a los dinosaurios que desarrollaron formas carnívoras de gran tamaño, como fue el caso de diversos mamíferos o cocodrilos, en todos los casos estos poseían una limitante, ya sea ambiental o morfológica, que les impedía llegar al nivel de los terópodos descritos en el presente artículo. En múltiples instancias, estos macrodepredadores terminaron por extinguirse, o terminaron adoptando menores tamaños que les permitieron sobrevivir a las condiciones en constante cambio a las cuales eran sometidos. Los organismos pertenecientes al superorden Dinosauria se distinguen como únicos entre el resto de los animales vertebrados, gracias a los factores anatómicos y externos que permitieron su diversificación por un periodo prolongado de tiempo.

Entre los depredadores más prominentes posteriores al Mesozoico, se encuentra el mamífero terrestre *Andrewsarchus mongoliensis*, perteneciente al superorden *Ungulata* y considerado un pariente de las cabras modernas. *Andrewsarchus* era un carnívoro de gran

tamaño que habitó durante el Eoceno en lo que hoy se conoce como Asia central (Osborn, 1924); con sus aproximadamente 4 m de longitud, es considerado un depredador eficiente para el nicho que este ocupaba, no obstante, acorde a un estudio de Carbone et al. (2007): “(...) extremely large carnivores would have been heavily reliant on abundant large prey” (párr. 2). Su gran tamaño y su rápido metabolismo de mamífero le exigían el consumo de grandes cantidades de alimento para subsistir, lo que posteriormente llevó a su extinción. Los dinosaurios difieren de esta estrategia alimenticia al contar con un plan anatómico diferente, permitiéndoles ser depredadores de alto rendimiento sin los altos requerimientos alimenticios; a su vez, sus huesos ligeros y su sistema respiratorio optimizado con sacos de aire habilitaron una mejor locomoción y un mejor aprovechamiento de su energía (Brusatte, 2012; O’Connor, 2005).

Por otro lado, diferentes grupos de organismos desarrollaron grandes tamaños para la ocupación de otro tipo de nichos ecológicos, pero estos eran dependientes de su entorno acuático para subsistir y mantener dichos tamaños. Diversos condictios, cocodrilos, reptiles marinos y cetáceos se adaptaron a diversos ecosistemas donde predominaba el agua, ya sea dulce o salada, siendo en numerosas ocasiones los depredadores apex de estos (Lambert et al., 2010; Jiang et al., 2020; Pimiento & Balk, 2015). El sustento que proveía el agua permitió el crecimiento de muchos organismos con la consecuencia de una permanencia constante o permanente en su hábitat, cuestión que no ocurrió en el caso de los dinosaurios. Por ello, las distintas adaptaciones anatómicas desarrolladas por los terópodos fungieron como un soporte que les permitió alcanzar enormes dimensiones sin numerosas o significativas limitantes, siendo capaces de habitar en diversos ecosistemas, e incluso, en algunos casos, transportarse de manera efectiva en las propias biosferas acuáticas (Brusatte, 2012; Geological Society of America, 2007).

Los dinosaurios fueron los animales dominantes durante el Mesozoico, capaces de adaptarse a las cambiantes condiciones de un mundo en constante división geológica; no obstante, tras la extinción Cretácico-terciaria, las aves no se convirtieron en el grupo de depredadores dominantes, lo que pone en duda la verdadera adaptabilidad de este grupo de organismos. Es de suma importancia mencionar que los eventos que se suscitaron posterior a la extinción de finales del mesozoico son simplificados de forma exuberante, lo que lleva a la concepción errónea de las condiciones presentes durante este rango

temporal, así como el rol que los terópodos avianos fueron adquiriendo hasta la actualidad. Desde los inicios de la era cenozoica, durante el Paleoceno, existieron grupos de terópodos agrupados bajo el nombre de Aves del terror. Estas se volvieron consumidores importantes en sus respectivos ecosistemas, aun si no alcanzaron los tamaños de los dinosaurios durante la era mesozoica (LaBarge et al., 2024). En el transcurso de la era cenozoica ocurrieron múltiples eventos de carácter geológico, climático y biológico que afectaron a las distintas formas de vida en la tierra, esto produjo como resultado una constante reducción de la temperatura que desembocó en un total de cuatro glaciaciones que tuvieron lugar a finales del Plioceno y durante el Pleistoceno (Gibbard et al., 2018; Tschopp et al., 2020).

Estos eventos llevaron a la extinción a múltiples especies de aves, así como a su desplazamiento por los mamíferos que estuvieron mejor adaptados a los constantes y rápidos cambios en el clima (Saarinen et al., 2014). Adviértase que, a pesar de que los terópodos avianos ya no ocuparon el rol de depredador apex, se sabe que siguen formando parte integral de los ecosistemas actuales debido a su diversificación y a los nichos que ocupan en estos, demostrando nuevamente su capacidad de adaptación.

## **Conclusiones**

Posterior al análisis comparativo de diversos factores anatómicos y paleoambientales, se llega a la conclusión de que el éxito de los mega terópodos en el mesozoico tuvo su origen en un proceso evolutivo complejo. La transición de especies basales hasta el desarrollo de depredadores apex requirió de una enorme capacidad adaptativa por parte de los organismos, así como de una constante abundancia de recursos y de condiciones climáticas específicas. Es debido a esto, que en periodos posteriores no se observó el crecimiento y la dominación de los ecosistemas por parte de un grupo particular de animales, pues estos estaban restringidos por cuestiones morfológicas o por los constantes cambios a su entorno a los que no se pudieron adaptar.

La escasez de evidencia dificulta el estudio de un ecosistema ya extinto, no obstante, gracias a una extensa investigación que llevó a la descripción de los principales grupos de mega depredadores, se logró la identificación de los factores anatómicos, paleoambientales y

paleontológicos que intervinieron en el desarrollo evolutivo de diversas familias de dinosaurios terópodos de gran tamaño, así como diversos aspectos que permitieron su adaptación a un mundo en constante cambio. De igual modo, la comparación de las estrategias adaptativas utilizadas por estos organismos permitió la deducción de los motivos por los cuales no se ha vuelto a documentar la presencia de otros grupos de depredadores con características similares.

El desarrollo de un macro depredador exitoso en no solo uno, sino que en múltiples ecosistemas a nivel mundial es un acontecimiento que sigue en constante estudio debido a lo extraordinario que es. Todo lo planteado hasta el momento, refuerza la idea de que el estudio de la vida pasada es complejo, pero su comprensión permite conocer el comportamiento de los ecosistemas actuales a través de los ambientes prehistóricos, y viceversa.

Es de importancia resaltar que, al ser un estudio paleontológico, los resultados obtenidos están sujetos a cambios drásticos debido a la velocidad con la que se realizan nuevos descubrimientos en este campo; es posible que, con el paso del tiempo, la imagen que se ha construido sobre estos animales y su entorno se transforme en una perspectiva completamente diferente.

## Anexos

### Figura 1

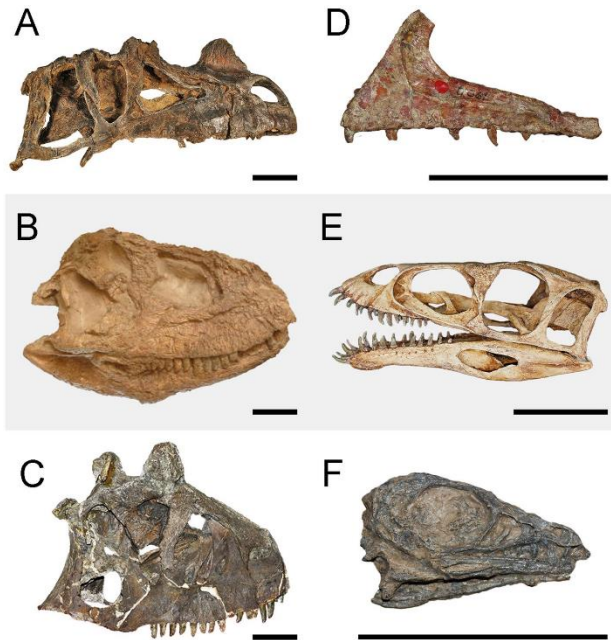
Reconstrucción del esqueleto de cuatro terópodos no celurosáuridos basales para demostrar las características anatómicas generales del suborden Theropoda (Scott Hartman, s.f.)



Nota. La figura muestra las reconstrucciones de *Aucasaurus* (Abelisauridae), *Suchomimus* (Spinosauridae), *Allosaurus* (Allosauridae) y *Acrocanthosaurus* (Carcharodontosauridae)

## Figura 2

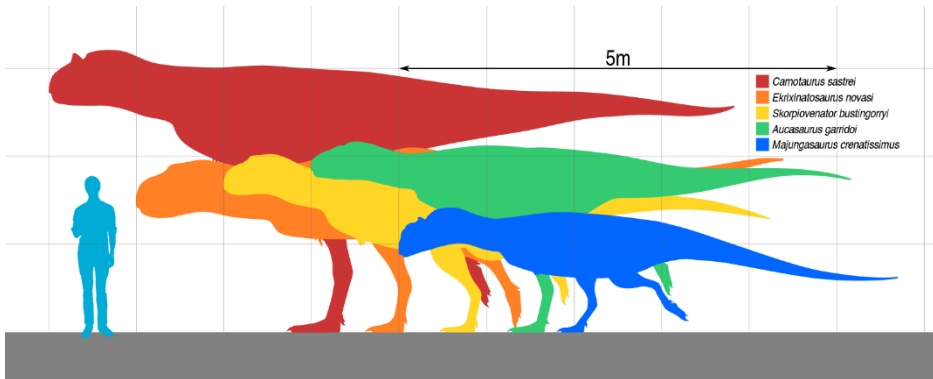
La anatomía general de cráneos de ceratosaurios, incluyendo a abelisáuridos. (Delcourt, 2017).



Nota. Lado lateral derecho de los cráneos de (A) *Ceratosaurus* (USNM 4735), (B) *Skorpiovenator* (MMCH-PV 48) y (C) *Carnotaurus* (MACN-CH 894) (barra de escala: 10 cm). Maxilar izquierdo de (D) *Noasaurus* (PVL 4061; Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina); reconstrucción del cráneo de (E) *Masiakasaurus* y lado lateral izquierdo del cráneo de (F) *Limusaurus* (IVPP 20093V; Instituto de Paleontología y Paleoantropología de Vertebrados, Beijing, China) (barra de escala: 5 cm).

### Figura 3

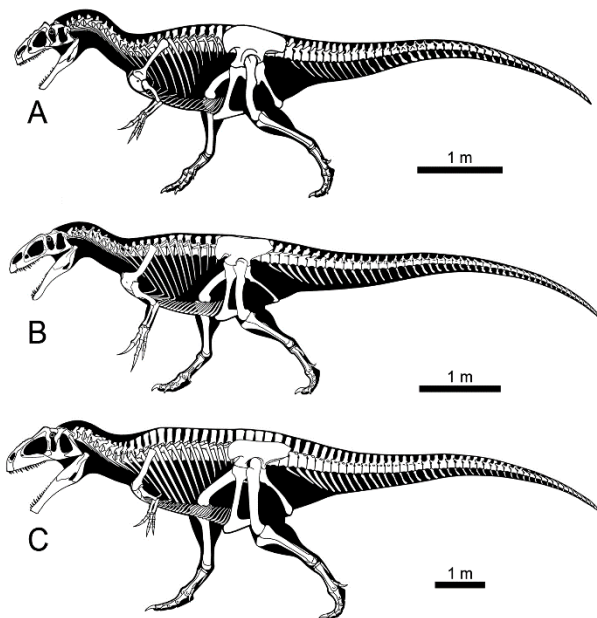
Comparativa de tamaño de diversos ejemplares de ceratosaurios, incluyendo abelisáuridos (Weasel, 2018)



Nota. La figura muestra a diversos ceratosaurios, incluyendo a *Carnotaurus sastrei* (rojo), *Ekrixinatosaurus novasi* (naranja), *Skorpiovenator bustingorryi* (amarillo), *Aucasaurus garridoi* (verde) y *Majungasaurus crenatissimus* (azul).

### Figura 4

Reconstrucciones de esqueletos de 3 ejemplares de alosauroideos. (Scott Hartman, s.f.)

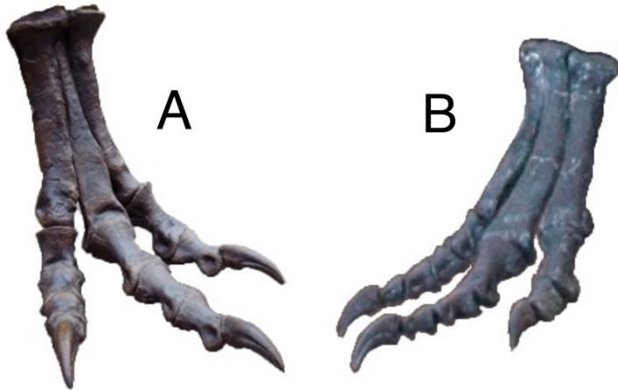




Nota. A) El alosáurido *Allosaurus 'jimmadseni'*; B) El neovenatorido *Neovenator salerii*; C) El carcarodontosáurido *Giganotosaurus carolinii*.

### Figura 5

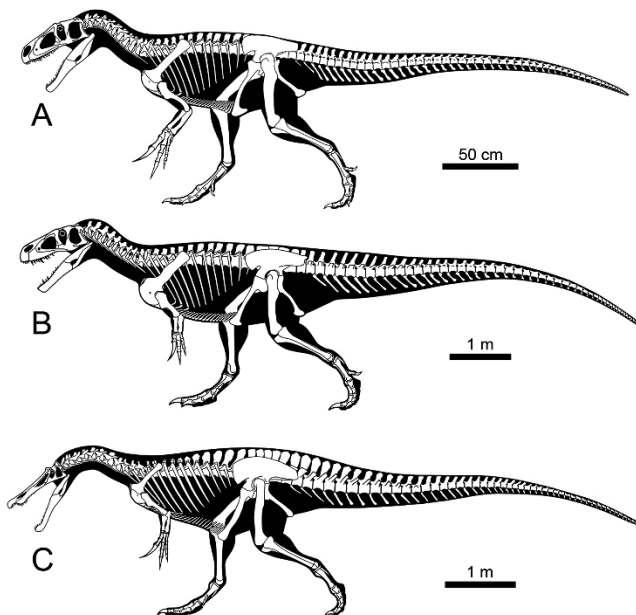
Comparativa de pies y metatarsos de 2 especies de terópodos. (Ballista & St, John, 2007)



Nota. (A) *Tyrannosaurus rex* presenta condición arctometatarsal, mientras que (B) *Allosaurus atrox* no.

### Figura 6

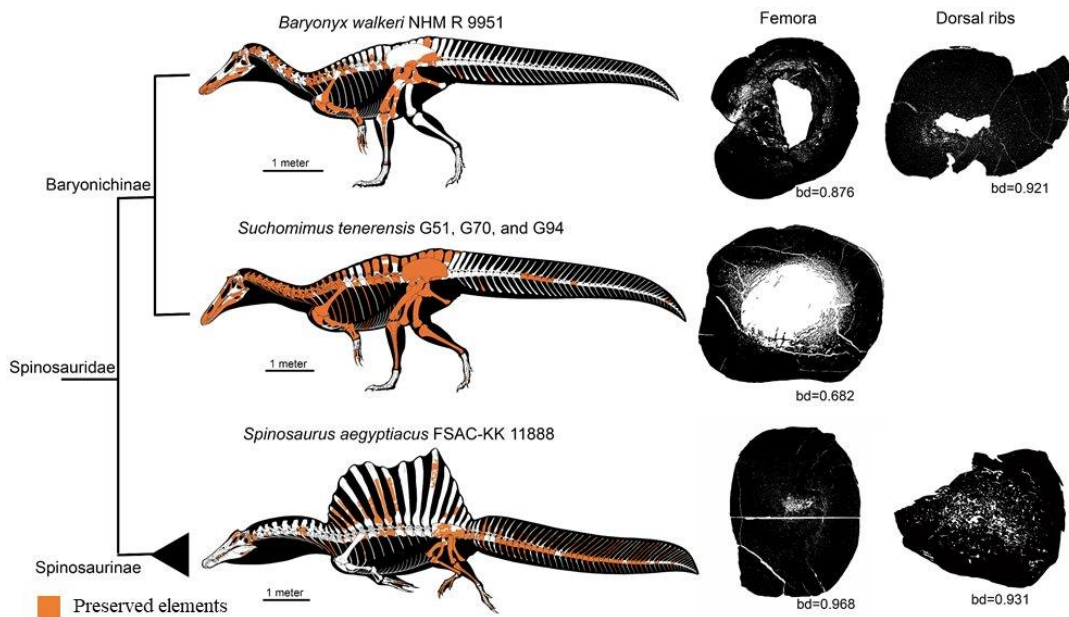
Reconstrucción de esqueletos de diversos megalosauroides. (Scott Hartman, s.f.)



Nota. A) El piatnitzkysáurido *Marshosaurus bicentissimus*; B) El megalosáurido *Megalosaurus bucklandii*; C) El espinosáurido *Baryonyx walkeri*.

### Figura 7

Variación de osteohistología entre los taxones de espinosáuridos analizados. (Fabbri et al., 2022)



Nota. Se muestra un incremento de densidad ósea entre *Spinosaurus aegyptiacus* al estar adaptado a un estilo de vida semiacuático, mientras que los Barionínicos están mejor adaptados para cazar en tierra.

### Figura 8

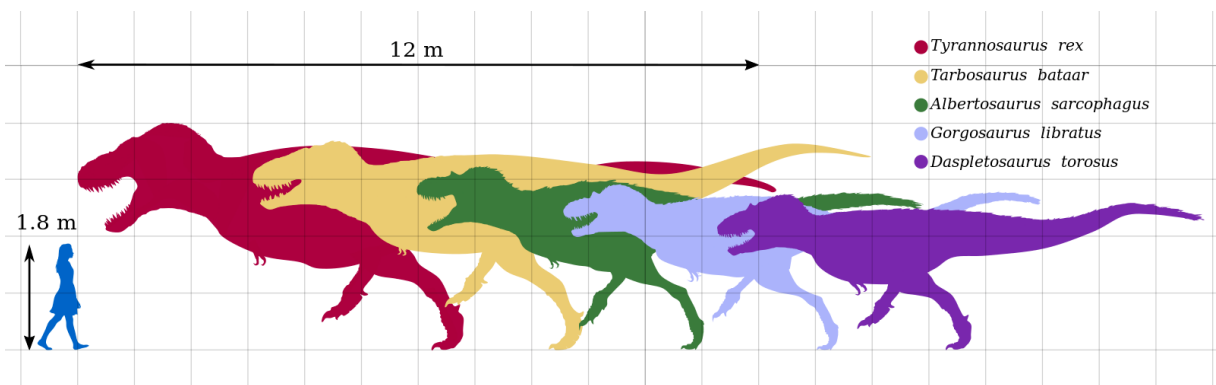
Cráneo de AMNH 5027, un ejemplar de *Tyrannosaurus rex* en el Museo Americano de Historia Natural de Nueva York. (McDavid, 2021)



Nota. En la figura se pueden apreciar el cráneo robusto y los dientes gruesos de *Tyrannosaurus rex*, depredador apex durante el periodo Cretácico.

### Figura 9

Cuadro comparativo de diversos individuos pertenecientes a Tyrannosauridae. (PaleoGeekSquared, 2018)



Nota. La figura muestra a diversos tiranosáuridos, incluyendo a *Tyrannosaurus rex* (rojo), *Tarbosaurus bataar* (amarillo), *Albertosaurus sarcophagus* (verde), *Gorgosaurus libratus* (azul) y *Daspletosaurus torosus* (morado).

## Referencias

- Agnolin, F., & Chiarelli, P. (2009). *The position of the claws in Noasauridae (Dinosauria: Abelisauroida) and its implications for abelisauroid manus evolution*. *Paläontologische Zeitschrift*, 84, 293-300. <https://doi.org/10.1007/s12542-009-0044-2>
- Alexander R. M. (2004). *Bipedal animals, and their differences from humans*. *Journal of anatomy*, 204(5), 321-330. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8782.2004.00289.x>
- Bailey, J. (1997). *Neural Spine Elongation in Dinosaurs: Sailbacks or Buffalo-Backs?* *Journal of Paleontology*, 71, 1124-1146. <https://doi.org/10.1017/S0022336000036076>
- Bakker, R.T. (2014). *Stegosaurian martial arts: a jurassic carnivore stabbed by a tail spike, evidence for dynamic interactions between a live herbivore and a live predator*. Geological Society of America annual meeting, Vancouver.
- Benson, R. B. J. (2018). *Dinosaur Macroevolution and Macroecology*. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49(Volume 49, 2018), 379-408. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062231>
- Benson, R., Carrano, M., & Brusatte, S. (2010). *A new clade of archaic large-bodied predatory dinosaurs (Theropoda: Allosauroida) that survived to the latest Mesozoic*. *Naturwissenschaften*, 97, 71-78. <https://doi.org/10.1007/s00114-009-0614-x>
- Benson, R. B. J., Mannion, P. D., Butler, R. J., Upchurch, P., Goswami, A., & Evans, S. E. (2013). *Cretaceous tetrapod fossil record sampling and faunal turnover: Implications for biogeography and the rise of modern clades*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 372, 88-107. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.10.028>
- Bertin, T. (2010). *A catalogue of material and review of the Spinosauridae*. *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, 7.
- Britannica (s.f.) *Body temperature*. Britannica sitio web. <https://www.britannica.com/animal/dinosaur/additional-info>
- Brodie, E. D., III, & Brodie, E. D., Jr. (1999). *Predator-Prey Arms Races: Asymmetrical selection on predators and prey may be reduced when prey are dangerous*. *BioScience*, 49(7), 557-568. <https://doi.org/10.2307/1313476>

- Bonaparte J. F. (1991). — *The gondwanan theropod families Abelisauridae and Noasauridae*. *Historical Biology* 5 (1): 1-25. <https://doi.org/10.1080/10292389109380385>
- Bonaparte, J.F., Novas F.E. (1985). *Abelisaurus comahuensis, n.g., n.sp., Carnosauria del Crétacico Tardío de Patagonia [Abelisaurus comahuensis, n.gen., n.sp., Carnosauria from the Late Cretaceous of Patagonia]*. *Ameghiniana* 21(2-4):259-265
- Brett, C. & Thomka, J. (2013). *Fossils and Fossilisation*. 10.1002/9780470015902.a0001621.pub2.
- Brusatte, S. L. (2012). *Dinosaur Paleobiology*. John Wiley & Sons.
- Brusatte, S. (2017). *Rise of the Tyrannosaurs*. <https://www.scientificamerican.com/article/rise-of-the-tyrannosaurs1/>
- Brusatte, S.L., Benton, M.J., Desojo, J.B., Langer, M.C. (2010a) *The higher level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida)*. *Journal of Systematic Paleontology* 8, 3-47.
- Brusatte, S., Benson, R., & Xu, X. (2010b). *The evolution of large-bodied theropod dinosaurs during the Mesozoic in Asia*. *Journal of Iberian Geology*, 36, 275-296. [https://doi.org/10.5209/rev\\_JIGE.2010.v36.n2.12](https://doi.org/10.5209/rev_JIGE.2010.v36.n2.12)
- Brusatte SL, Butler RJ, Barrett PM, Carrano MT, Evans DC, Lloyd GT et al (2015) *The extinction of the dinosaurs*. *Biol Rev* 90(2):628-642
- Brusatte, S.L., Carr, T.D., Erickson, G.M., Bever, G.S., Norell, M.A. (2009). *A long-snouted, multi-horned tyrannosaurid from the Late Cretaceous of Mongolia*. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 106: 17261-17266.
- Brusatte, S. L., & Carr, T. D. (2016). *The phylogeny and evolutionary history of tyrannosauroid dinosaurs*. *Scientific Reports*, 6(1), 20252. <https://doi.org/10.1038/srep20252>
- Brusatte, S.L., Nesbitt, S.J., Irmis, R.B., Butlet, R.J., Benton, M.J., Norell, M.A. (2010c) *The origin and early radiation of dinosaurs*. *Earth-Science Reviews* 101, 68-100
- Brusatte, S. L. & 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.

- Canale, J. I., Apesteguía, S., Gallina, P. A., Mitchell, J., Smith, N. D., Cullen, T. M., Shinya, A., Haluza, A., Gianechini, F. A., & Makovicky, P. J. (2022). *New giant carnivorous dinosaur reveals convergent evolutionary trends in theropod arm reduction*. *Current Biology*, 32(14), 3195-3202.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.05.057>
- Canale, J., Scanferla, A., Agnolin, F., & Novas, F. (2009). *New carnivorous dinosaur from the Late Cretaceous of NW Patagonia and the evolution of abelisaurid theropods*. *Die Naturwissenschaften*, 96, 409-414. <https://doi.org/10.1007/s00114-008-0487-4>
- Carbone, C., Teacher, A., & Rowcliffe, J. M. (2007). *The costs of carnivory*. *PLoS biology*, 5(2), e22. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050022>
- Carrano, M., Benson, R., & Sampson, S. (2012a). *The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda)*. *Journal of Systematic Palaeontology*, 10, 211-300. <https://doi.org/10.1080/14772019.2011.630927>
- Carrano, M., Benson, R., & Sampson, S. (2012b). *The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda)*. *Journal of Systematic Palaeontology*, 10, 211-300. <https://doi.org/10.1080/14772019.2011.630927>
- Chure, D. (2000). *A new species of Allosaurus from the Morrison Formation of Dinosaur National Monument (UT-CO) and a revision of the theropod family Allosauridae*.
- Claessens LPAM, O'Connor PM, Unwin DM (2009) *Respiratory Evolution Facilitated the Origin of Pterosaur Flight and Aerial Gigantism*. *PLoS ONE* 4(2): e4497. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004497>
- Cleuren, J., and De Vree, F. (2000). *Feeding in crocodylians*. In *Feeding: Form, Function, and Evolution in Tetrapod Vertebrates*. Academic Press. pp. 337-358.
- Cooper, L. N., Lee, A. H., Taper, M. L., & Horner, J. R. (2008). *Relative growth rates of predator and prey dinosaurs reflect effects of predation*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1651), 2609-2615. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0912>
- Coria, R. (2006) *Details Revealed About Huge Dinosaurs*. ABC News US. Associated Press.

- Dececchi, T. A., Mloszewski, A. M., Jr, T. R. H., Habib, M. B., & Larsson, H. C. E. (2020). *The fast and the frugal: Divergent locomotory strategies drive limb lengthening in theropod dinosaurs*. PLoS ONE, 15(5), e0223698. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223698>
- Delcourt, R. (2018). *Ceratosaur palaeobiology: new insights on evolution and ecology of the southern rulers*. Scientific Reports, 8(1), 9730. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28154-x>
- DePalma, R. A., Burnham, D. A., Martin, L. D., Rothschild, B. M., & Larson, P. L. (2013). *Physical evidence of predatory behavior in Tyrannosaurus rex*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 110(31), 12560-12564. <https://doi.org/10.1073/pnas.1216534110>
- Dietl, G., & Kelley, P. (2002). *The Fossil Record of Predator-Prey Arms Races: Coevolution and Escalation Hypotheses*. The Fossil Record of Predation, 8, 353-374. <https://doi.org/10.1017/S1089332600001157>
- Drumheller, S. K., McHugh, J. B., Kane, M., Riedel, A., & D'Amore, D. C. (2020). *High frequencies of theropod bite marks provide evidence for feeding, scavenging, and possible cannibalism in a stressed Late Jurassic ecosystem*. PLoS ONE, 15(5), e0233115. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233115>
- Erickson, G. M., Makovicky, P. J., Currie, P. J., Norell, M. A., Yerby, S. A., & Brochu, C. A. (2004). *Gigantism and comparative life-history parameters of tyrannosaurid dinosaurs*. Nature, 430(7001), 772-775. <https://doi.org/10.1038/nature02699>
- Foth, C., Evers, S. W., Pabst, B., Mateus, O., Flisch, A., Patthey, M., & Rauhut, O. W. (2015). *New insights into the lifestyle of Allosaurus (Dinosauria: Theropoda) based on another specimen with multiple pathologies*. PeerJ, 3, e940. <https://doi.org/10.7717/peerj.940>
- Gates, T., Organ, C. & Zanno, L. (2016) *Bony cranial ornamentation linked to rapid evolution of gigantic theropod dinosaurs*. Nat Commun 7, 12931. <https://doi.org/10.1038/ncomms12931>
- Gatesy, S., Middleton, K., Jr, & Shubin, N. (1999). *Three dimensional preservation of foot movement in the Late Triassic theropod dinosaur*. Nature, 399, 141-144. <https://doi.org/10.1038/20167>

- Gee, C., Anderson, H., Anderson, J., Ash, S., Cantrill, D., van Konijnenburg-van Cittert, J., & Vajda, V. (2020). *Postcards from the Mesozoic: Forest Landscapes with Giant Flowering Trees, Enigmatic Seed Ferns, and Other Naked-Seed Plants*. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-35058-1\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-030-35058-1_6)
- Geological Society of America. (2007). *Definitive Evidence Found Of A Swimming Dinosaur*. ScienceDaily. <https://www.sciencedaily.com/releases/2007/05/070524091023.htm>
- Gibbard, P., Ehlers, J., Hughes, P.D.. (2018). *Quaternary Glaciations*. 1-11. 10.1002/9781118786352.wbieg0562.pub2.
- González Pérez, A., Baiano, M., & Vidal, D. (2021). *Neck myology, range of motion and feeding style of Carnotaurus sastrei (Theropoda: Abelisauridae)*.
- Hendrickx, C., Hartman, S., & Mateus, O. (2015). *An overview of non-avian theropod discoveries and classification*. PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology, 12, 1-73.
- Hickman, G. (2008). *The mammalian tail: a review of functions*. Mammal Review 9:. Mammal Review. 9. 143 - 157. 10.1111/j.1365-2907.1979.tb00252.x.
- Holtz, T. R. (2021). *Theropod guild structure and the tyrannosaurid niche assimilation hypothesis: implications for predatory dinosaur macroecology and ontogeny in later Late Cretaceous Asiamerica*. Canadian Journal of Earth Sciences, 58(9), 778-795. <https://doi.org/10.1139/cjes-2020-0174>
- Holz, M. (2015). *Mesozoic paleogeography and paleoclimates - A discussion of the diverse greenhouse and hothouse conditions of an alien world*. Journal of South American Earth Sciences, 61. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2015.01.001>
- Ibrahim, N., Sereno, P., Dal Sasso, C., Maganuco, S., Fabbri, M., Martill, D., Zouhri, S., Myhrvold, N., & Iurino, D. (2014). *Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur*. Science, 345. <https://doi.org/10.1126/science.1258750>
- Jiang, D., Motani, R., Tintori, A., Rieppel, O., Ji, C., Zhou, M., Wang, X., Lu, H., Li, Z. (2020). *Evidence Supporting Predation of 4-m Marine Reptile by Triassic Megapredator*. iScience. 23. 101347. 10.1016/j.isci.2020.101347.
- Kellner, A.W.A., Wang, X., Tischlinger, H., Campos, D.A., Hone, D.W.E., Meng, X. (2009) *The soft tissue of Jeholopterus (Pterosauria, Anurognathidae, Batrachognathidae)*



*and the structure of the pterosaur wing membrane*. Proceedings of the Royal Society of London, Series B 277, 321-329

- LaBarge, Thomas & Gardner, Jacob & Organ, Chris. (2024). *The evolution and ecology of gigantism in terror birds (Aves, Phorusrhacidae)*. Proceedings of the Royal Society Biology. 291. 10.1098/rspb.2024.0235.
- Lacerda, M. B. S., Bittencourt, J. S., & Hutchinson, J. R. (2023). *Macroevolutionary patterns in the pelvis, stylopodium and zeugopodium of megalosauroid theropod dinosaurs and their importance for locomotor function*. Royal Society Open Science, 10(8), 230481. <https://doi.org/10.1098/rsos.230481>
- Lambert, O., Bianucci, G., Post, K., de Muizon, C., Salas-Gismondi, R., Urbina Schmitt, M., Reumer, J.W.F. (2010). *Erratum: The giant bite of a new raptorial sperm whale from the Miocene epoch of Peru*. Nature. 466. 1134. 10.1038/nature09381.
- Langer, M., Ezcurra, M., Bittencourt, J., & Novas, F. (2009). *The origin and early evolution of dinosaurs*. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 85, 55-110. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00094.x>
- Nesbitt, S.J. (2011) *The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades*. Bulletin of the American Museum of Natural History 352, 1-292.
- Nesbitt, S.J, Smith, N.D., Irmis, R.B, Turner, A.H., Downs, A., Norell, M.A. (2009) *A complete skeleton of a Late Triassic saurischian and the early evolution of dinosaurs*. Science 326, 1530-1533.
- Nesbitt, S.J. (2011) *The Early Evolution of Archosaurs: Relationships and the Origin of Major Clades*. Bulletin of the American Museum of Natural History, (352), 1-292
- Ma, W., Pittman, M., Butler, R. J., & Lautenschlager, S. (2022). *Macroevolutionary trends in theropod dinosaur feeding mechanics*. Current Biology, 32(3), 677-686.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.11.060>
- Mazzetta, G., Cisilino, A., & Blanco, R. (2004). *Mandible stress distribution during the bite in Carnotaurus sastrei Bonaparte, 1985 (Theropoda: Abelisauridae)*. Ameghiniana, 41, 605-617.
- Mazzetta, Gerardo & Cisilino, Adrián & Blanco, R. & Calvo, Nestor. (2009). *Cranial Mechanics and Functional Interpretation of the Horned Carnivorous Dinosaur*

*Carnotaurus sastrei*. Journal of Vertebrate Paleontology. 29. 822-830. 10.1671/039.029.0313.

- Middleton, Kevin M. (2000). *Theropod forelimb design and evolution*. (PDF). Zoological Journal of the Linnean Society. 128 (2): 149-187. doi:10.1006/zjls.1998.0193.
- Moen, D. & Morlon, H. (2014). *From Dinosaurs to Modern Bird Diversity: Extending the Time Scale of Adaptive Radiation*. PLoS biology. 12. e1001854. 10.1371/journal.pbio.1001854.
- Novas, F., Agnolin, F., Ezcurra, M., Porfiri, J., & Canale, J. (2013). *Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: The evidence from Patagonia*. Cretaceous Research, 45, 174-215. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2013.04.001>
- Novas, F., Salgado, L., Suárez, M., Agnolin, F., Ezcurra, M., Chimento, N., Cruz, R., Isasi, M., Vargas, A., & Rubilar-Rogers, D. (2015). *An enigmatic plant-eating theropod from the Late Jurassic period of Chile*. Nature, 522. <https://doi.org/10.1038/nature14307>
- Osborn, H.F. (1924). *Andrewsarchus, giant mesonychid of Mongolia*. American Museum Novitates 146: 1-5.
- Osborn, H.F. (1906). *Tyrannosaurus, Upper Cretaceous carnivorous dinosaur (second communication)*. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 22, 281-296.
- Owen, R (1842) *Report on British fossil reptiles. Part II. Report of the Eleventh Meeting of the British Association for the Advancement of Science, held at Plymouth, London*. pp. 66-204.
- Pahl, C. C., & Ruedas, L. A. (2023). *Big boned: How fat storage and other adaptations influenced large theropod foraging ecology*. PLOS ONE, 18(11), e0290459. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0290459>
- Paul, Gregory S. (1988). *Genus Allosaurus. Predatory Dinosaurs of the World*. New York: Simon & Schuster. (pp. 307-313). ISBN 978-0-671-61946-6.
- Persons, W & Currie, Philip. (2011). *Dinosaur Speed Demon: The Caudal Musculature of Carnotaurus sastrei and Implications for the Evolution of South American Abelisaurids*. PloS one. 6. e25763. 10.1371/journal.pone.0025763.
- Pimiento, C. & Balk, M. (2015). *Body-size trends of the extinct giant shark Carcharocles megalodon: A deep-time perspective on marine apex predators*. Paleobiology. 41. 479-490. 10.1017/pab.2015.16.

- Pol, D., & Rauhut, O. (2012). *A Middle Jurassic abelisaurid from Patagonia and the early diversification of theropod dinosaurs*. *Proceedings of the Royal Society Biology*, 279. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0660>
- Rayfield, E., Milner, A., Xuan, V., Young, P. (2007). *Functional morphology of spinosaur "crocodile-mimic" Dinosaurs*. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 892-901. 10.1671/0272-4634(2007)27[892:FMOSCD]2.0.CO;2.
- Rogers, R., Krause, D., & Curry Rogers, K. (2003). *Cannibalism in the Madagascan dinosaur Majungatholus atopus*. *Nature*, 422, 515-518. <https://doi.org/10.1038/nature01532>
- Saarinen, J., Boyer, A., Brown, J., Costa, D., Ernest, S.K. M., Evans, A., Fortelius, M., Gittleman, J., Hamilton, M., Harding, L., Lintulaakso, K., Lyons, S., Okie, J., Sibly, R., Stephens, P., Theodor, J., Uhen, M., Smith, F. (2014). *Patterns of maximum body size evolution in Cenozoic land mammals: Eco-evolutionary processes and abiotic forcing*. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*. 281. 20132049. 10.1098/rspb.2013.2049.
- Sam Noble Museum. (s.f.) *Delve deeper*. Sam Noble Museum sitio web. <https://samnoblemuseum.ou.edu/understanding-extinction/mass-extinctions/delve-deeper/#:~:text=We%20can%20never%20find%20fossils,by%20waves%20after%20it%20dies>.
- Sasso, C.D., Maganuco, S., Buffetaut, E., and Mendez, M.A. (2005). *New information on the skull of the enigmatic theropod Spinosaurus, with remarks on its size and affinities*. *J. Vertebr. Paleontol.* 25, 888-896.
- Schade, Marco & Rauhut, Oliver & Foth, Christian & Moleman, Olof & Evers, Serjoscha. (2023). *A reappraisal of the cranial and mandibular osteology of the spinosaurid Irritator challengeri (Dinosauria: Theropoda)*. *Palaeontologia Electronica*. 10.26879/1242.
- Schroeder, K., Lyons, S., & Smith, F. (2021). *The influence of juvenile dinosaurs on community structure and diversity*. *Science*, 371, 941-944. <https://doi.org/10.1126/science.abd9220>
- Sereno, P., Beck, A., Dutheil, D., Gado, B., Larsson, H., Lyon, G., Marcot, J., Rauhut, O., Sadleir, R., Sidor, C., Varricchio, D., Wilson Mantilla, G., & Wilson Mantilla, J. (1998).

*A Long-Snouted Predatory Dinosaur from Africa and the Evolution of Spinosaurids.* Science, 282, 1298-1302. <https://doi.org/10.1126/science.282.5392.1298>

- Sereno, P. C., Wilson, J. A. & Conrad, J. L. 2004. *New dinosaurs link southern landmasses in the Mid-Cretaceous.* - *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271 (1546): 1325-1330.
- Sprain CJ, Renne PR, Vanderkluyzen L, Pande K, Self S, Mittal T. (2019) *The eruptive tempo of Deccan volcanism in relation to the Cretaceous-Paleogene boundary.* Science 363(6429):866-870
- Stevens, K. (2006). *Binocular vision in theropod dinosaurs.* Journal of Vertebrate Paleontology, 26. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2006\)26\[321:BVITD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2006)26[321:BVITD]2.0.CO;2)
- Stromer, E. (1915). *Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 3. Das Original des Theropoden Spinosaurus aegyptiacus nov. gen., nov. spec.* Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-physikalische Klasse (in German) [https://www.dinochecker.com/papers/Stromers-Egypt-expedition\\_Spinosaurus\\_Stromer\\_1915.pdf](https://www.dinochecker.com/papers/Stromers-Egypt-expedition_Spinosaurus_Stromer_1915.pdf)
- Sues, H.-D., Frey, E., Martill, D., & Scott, D. (2002). *Irritator challengeri, a Spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil.* Journal of Vertebrate Paleontology, 22, 535-547. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2002\)022\[0535:ICASDT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0535:ICASDT]2.0.CO;2)
- Padian, K. (2022). *Why tyrannosaurid forelimbs were so short: An integrative hypothesis.* Acta Palaeontologica Polonica. 67. [10.4202/app.00921.2021](https://doi.org/10.4202/app.00921.2021).
- Therrien, F., Henderson, D., & Ruff, C. (2005). *Bite me: Biomechanical models of theropod mandibles and implications for feeding behavior* (pp. 179-237).
- Tortosa, T., Buffetaut, E., Vialle, N., Dutour, Y., Eric, T., & Cheylan, G. (2013). *A new abelisaurid dinosaur from the Late Cretaceous of southern France: Palaeobiogeographical implications.* Annales de Paléontologie, 100. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2013.10.003>
- Tschopp, E., Barta, D., Brinkmann, W., Foster, J., Holwerda, F., Maidment, S., Poropat, S., Scheyer, T., Sellés, A., Vila, B., & Zahner, M. (2020). *How to Live with Dinosaurs: Ecosystems Across the Mesozoic.* [https://doi.org/10.1007/978-3-030-35058-1\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-030-35058-1_8)

- Witmer, Lawrence & Ridgely, Ryan. (2009). *New Insights Into the Brain, Braincase, and Ear Region of Tyrannosaurs (Dinosauria, Theropoda), with Implications for Sensory Organization and Behavior*. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*. 292. 1266-1296. 10.1002/ar.20983.
- Zaher, H., Pol, D., A. Navarro, B., Delcourt, R., & Carvalho, A. (2020). *An Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil sheds light on the cranial evolution of the Abelisauridae*. *Comptes Rendus Palevol*, 19, 101-115. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2020v19a6>

**Sobre el autor:**

Samantha Manzanilla Navarrete, estudiante de tercer semestre de la Licenciatura en Biología del Departamento Académico de Ciencias Químico-Biológicas UDLAP.

**Contacto:** samantha.manzanillane@udlap.mx

**Tutor Académico:**

Francisco Álvarez Vásquez, es Licenciado en Paleontología. Especialidad en Paleontología de vertebrados y Paleoarte. Actualmente labora como docente en la Universidad de Ciencias Geológicas y Sociales en Saltillo.

**Contacto:** paleo931@hotmail.com