

Diente de un gran dinosaurio terópodo (Allosauroidea) de la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense) de Riodeva (España)

Tooth of a large theropod dinosaur (Allosauroidea) from the Villar del Arzobispo formation (Tithonian-Berriasian) of Riodeva (Spain)

R. Royo-Torres¹, A. Cobos¹, L. Alcalá¹

RESUMEN

Se describe un diente de dinosaurio terópodo de 98,3 mm de longitud apical hallado en el término municipal de Riodeva (Teruel). El diente ha sido localizado de forma aislada en un nivel de microconglomerados perteneciente a la Formación Villar del Arzobispo de edad Titónico-Berriasiense. La morfología del diente, comprimido labiolingualmente, con las carenas denticuladas que alcanzan la base de la corona distal pero no la mesial, y el tamaño del ejemplar permiten incluirlo dentro del clado Allosauroidea. La variabilidad existente entre los dientes de diferentes géneros de alosauroideos determina que sea prudente no asignarlo a un grupo concreto dentro de este clado.

Palabras clave: Dinosaurio, Theropoda, Allosauroidea, Diente, Riodeva, Titónico-Berriasiense.

ABSTRACT

An isolated theropod tooth from a microconglomerate of the Tithonian-Berriasian Villar del Arzobispo Formation at Riodeva (Aragón, Spain) is described. The specimen is remarkably large (apical length: 98.3 mm). The morphology of the tooth is compressed labiolingually, with denticles on the carinae reaching the base in the carina distal but not in the mesial one. These features and their large size allow us to include it in the clade Allosauroidea. Having in mind the dental variability existing among the tooth of the different genera of Allosauroidea we can not assign it to any definite group within this clade.

Key words: Dinosaur, Theropoda, Allosauroidea, Tooth, Riodeva, Tithonian-Berriasian.

Introducción

Este trabajo presenta la descripción de un diente de dinosaurio carnívoro procedente del término municipal de Riodeva, en la provincia de Teruel (figura 1). El ejemplar se encontró aislado en un nivel de microconglomerados de la Formación Villar del Arzobispo (Titónico medio-Berriasiense). Los dientes de dinosaurio tienen mayor resistencia frente al deterioro del transporte y al efecto de la erosión (Argast *et al.*, 1987; Benton *et al.*, 2000), de manera que pueden conservarse con mayor facilidad que los huesos. Además existe un factor biológico que favorece la producción de estos fósiles: los dinosaurios mudan los dientes durante toda su vida

y, en el caso de los terópodos, que solían tener más de 50 dientes, aumenta la probabilidad de encontrarlos (Currie *et al.*, 1990).

Hasta el momento, en edades similares de la Península Ibérica, los restos de terópodos más completos se han citado en el Kimmeridgiense-Titónico de Portugal: *Allosaurus*, *Aviatyrannis*, *Ceratosaurus*, cf *Archaeopteryx* sp., *Lourinhanosaurus* y *Torvosaurus* (Rauhut & Kriwet, 1994; Zinke & Rauhut, 1994; Weigert, 1995; Zinke, 1998; Pérez-Moreno *et al.*, 1999; Rauhut, 2000, 2003; Mateus *et al.*, 2006; Malafaia *et al.*, 2007). Mientras, en España se han citado restos aislados procedentes del Jurásico superior de Asturias asignados a Theropoda indet., Ceratosauria? indet., Carnosauria? indet., Carcharo-

¹ Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis. Avenida Sagunto, s/n, E-44002 Teruel (España). Email: royo@dinopolis.com

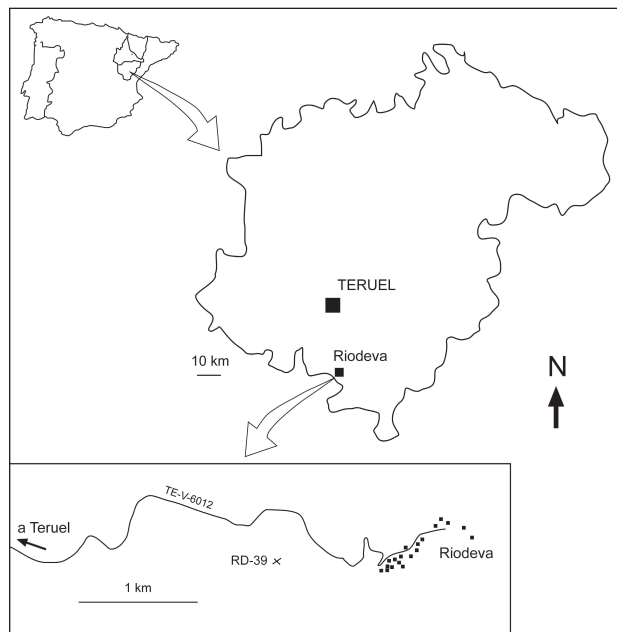


Fig. 1.—Situación geográfica del yacimiento RD-39.

dontosauridae? indet., Maniraptora indet. y Dromosauridae? indet. (Martínez *et al.*, 2000a, 2000b, 2001; Canudo & Ruiz-Omeñaca, 2003; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2007). En el intervalo Titónico-Berriasiense de la Formación Villar del Arzobispo se han descrito dientes de dinosaurios carnívoros en varias localidades. Así, en Riodeva ya se han citado dos dientes de diferente morfología asignados a Theropoda indet. (Royo-Torres *et al.*, 2003). En Galve (Teruel) estarían presentes los taxones Theropoda indet., Coelurosauria indet. y Allosauroida indet. (Barco & Ruiz-Omeñaca, 2001a, 2001b; Canudo *et al.*, 2006). Y, por último, en la comarca de Los Serranos (Valencia) se han recuperado restos de Theropoda indet. y Coelurosauria indet. (Suñer *et al.*, 2005). Dinosaurios carnívoros de gran tamaño han sido descritos a partir de restos directos e indirectos en la Formación Villar del Arzobispo: además del diente de Allosauroida indet. de Galve, se han citado huellas terópodos de 60 cm de longitud en el yacimiento El Castellar de Teruel (Alcalá *et al.*, 2003) y de 50 cm en el yacimiento El Hontanar de Valencia (Santisteban *et al.*, 2007).

Metodología

La terminología usada en este trabajo está basada en la desarrollada por Smith & Dodson (2003), Smith

et al., (2005) y en los trabajos de Currie *et al.*, (1990), Farlow *et al.*, (1991) y Rauhut & Kriwet (1994).

Abreviaturas de instituciones. CPT: Conjunto Paleontológico de Teruel, FCPTD: Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis, IPS: Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, ML: Museu da Lourinhã, OUMNH: Oxford University Museum of Natural History.

Abreviaturas anatómicas. CBL: longitud mesio-distal en la base de la corona, CBW: longitud labio-lingual en la base de la corona, CBR: relación de la base de la corona CBW/CBL, CH: altura de la corona, AL: longitud desde el ápice hasta la base de la corona, CA: ángulo de la corona entre CBL y AL, CHR: relación CH/CBL, MA: número de dentículos en el borde mesial apical por cada 5 mm, MC: número de dentículos en el borde mesial central por cada 5 mm, MB: número de dentículos en el borde mesial basal por cada 5 mm, DA: número de dentículos en el borde distal apical por cada 5 mm, DC: número de dentículos en el borde distal central por cada 5 mm, DB: número de dentículos en el borde distal basal por cada 5 mm, MAVG: densidad media de dentículos en el borde mesial por cada 5 mm, DAVG: densidad media de dentículos en el borde distal por cada 5 mm, DSDI: índice de la densidad de los dentículos MAVG/DAVG.

Sistemática

DINOSAURIA Owen, 1842.
SAURISCHIA Seeley, 1888.
THEROPODA Marsh, 1881.
TETANURAE Gauthier, 1896.
ALLOSAUROIDEA Currie et Zhao, 1993.
Allosauroida indet.

Material

CPT-1980, diente depositado en el Museo Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel (figura 2).

Situación geográfica y geológica

El diente fue recuperado en el yacimiento denominado RD-39 (figura 1), situado en el término municipal de Riodeva (Teruel) (coordenadas UTM 6557856 y 4442935). Éste, y otros 51 yacimientos con restos de dinosaurios registrados hasta el momento, se encuentra situado en la cuenca Sur-

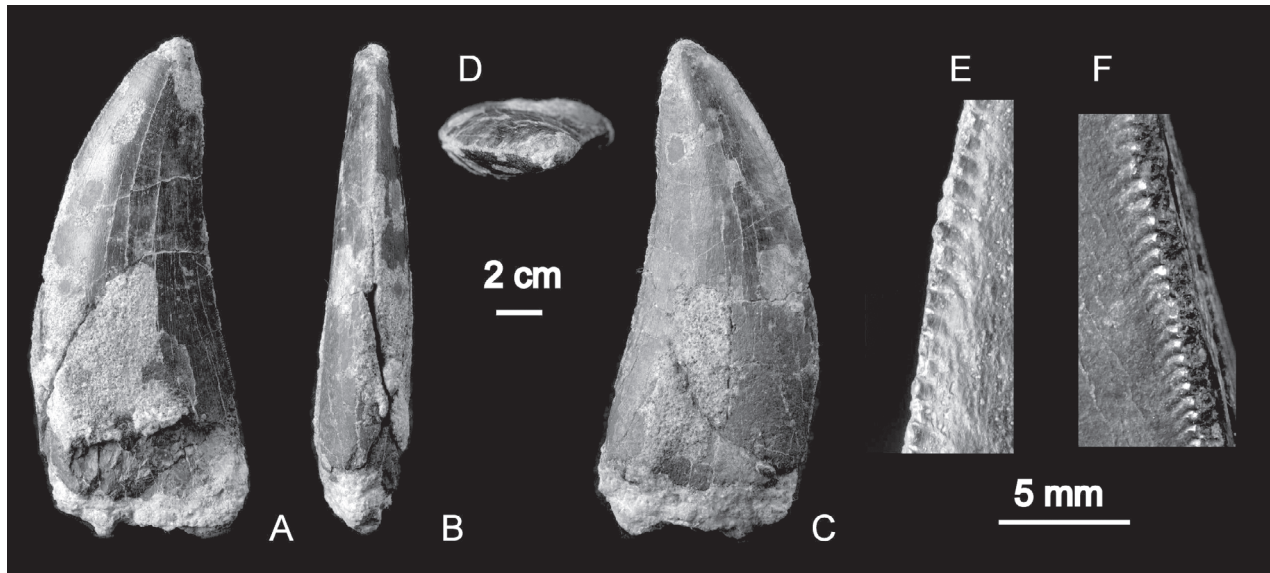


Fig. 2.—Diente de *Allosauroida* indet. (CPT-1980) de Riodeva (Teruel). A) y C) vistas laterales, B) vista mesial y D) vista apical. E) Detalle de la carena en el borde mesial apical y F) detalle de la carena en el borde distal central.

Ibérica, en el límite meridional de la provincia de Teruel. Los sedimentos ocupan una depresión triangular de 18 km² de superficie originada por el encajamiento de la red de drenaje. Al este y al sur, estos afloramientos están delimitados por unidades jurásicas carbonatadas subyacentes de origen marino mientras que en buena parte del resto de su perímetro se encuentran depósitos continentales y marinos cretácicos, así como depósitos lacustres y aluviales neógenos (Luque *et al.*, 2005). Los depósitos fosilíferos con restos de dinosaurios pertenecen a la Formación Villar del Arzobispo, datada en Riodeva como Titónico medio-Berriasiense (Luque *et al.*, 2005; Bádenas *et al.*, en prensa) y consisten en una sucesión de secuencias constituidas por paquetes de arenas y conglomerados blanco-amarillentos, de entre 2 y 10 m de espesor a muro y, sobre éstos, un espesor semejante de arcillas rojas y grises. El contacto entre las diferentes secuencias es neto y erosivo, alcanzando los principales niveles arenosos una extensión lateral de varios kilómetros (Luque *et al.*, 2005). En un nivel de microconglomerados situado en la parte media del afloramiento de esta Formación se encontró aislado el resto aquí estudiado.

Descripción

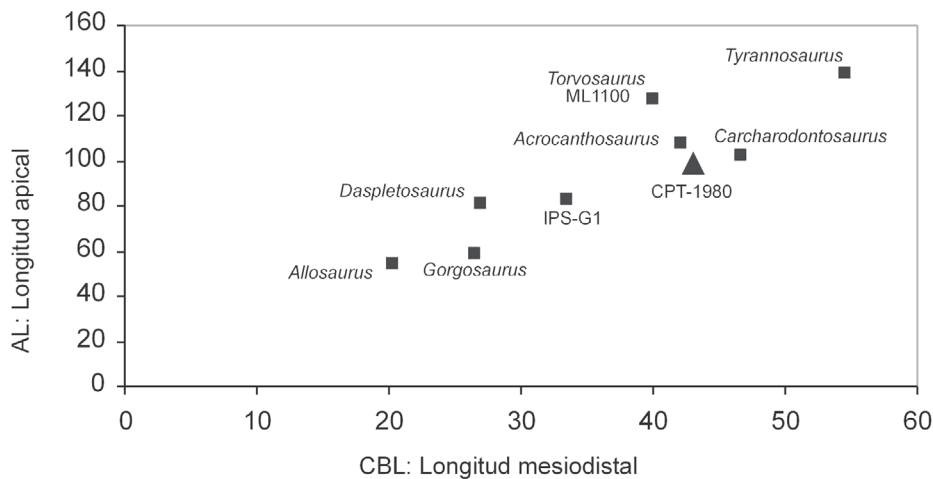
El diente CPT-1980 está formado por una corona completa y está fracturado en la zona de transi-

ción con la raíz. La corona está erosionada parcialmente en los márgenes de la carena mesial y distal. El diente está comprimido labiolingualmente y curvado mesiodistalmente. La base de la corona tiene una longitud mesiodistal mayor que el doble de la longitud labiolingual (tabla 1). Por la posición de las carenas y la simetría de la corona se trata de un diente maxilar o del dentario. La corona no presenta superficies de reabsorción, lo que indica que se trata de un diente no mudado. Las caras laterales son ligeramente plano-convexas y en sección transversal el diente tiene una morfología elíptica. La carena mesial es convexa y la carena distal es recta en la base y suavemente cóncava en la mitad apical. El ángulo de la corona (CA) respecto a la horizontal es de 70°. La superficie es lisa y sin ornamentación. Los dentículos de las carenas mesial y distal tienen similar tamaño, que disminuye hacia la base, ocupando toda la carena distal y desapareciendo en la zona basal de la carena mesial. El número de dentículos varía entre 7 y 11 por cada 5 mm, aumentando su número hacia la base de la corona (ver variación en tabla 1). Éstos son perpendiculares a la carena, con morfología de cincel. Entre los dentículos se observan unas incipientes estrías o arrugas curvadas con orientación convexa hacia el ápice y cóncava hacia la base. El ápice del diente se infiere afilado como en el resto de terópodos (Currie, 1997) y está curvado distalmente.

Tabla 1.—Medidas e índices del diente de *Allosauroidea* indet. de Riodeva (CPT- 1980)

Medidas e índices	Nomenclatura Smith <i>et al.</i> , 2005	CPT-1980
Longitud mesiodistal de la base de la corona	CBL	43 mm
Longitud labiolingual de la base de la corona	CBW	19,6 mm
Relación de la base de la corona CBW/CBL	CBR	0,45 mm
Altura de la corona	CH	94,7 mm
Longitud desde el ápice hasta la base de la corona	AL	98,3
Ángulo de la corona entre CBL y AL	CA	70°
Relación CH/CBL	CHR	2,2
N.º de dentículos en el borde mesial apical por cada 5 mm	MA	7
N.º de dentículos en el borde mesial central por cada 5 mm	MC	?
N.º de dentículos en el borde mesial basal por cada 5 mm	MB	0
N.º de dentículos en el borde distal apical por cada 5 mm	DA	7
N.º de dentículos en el borde distal central por cada 5 mm	DC	9
N.º de dentículos en el borde distal basal por cada 5 mm	DB	11
Densidad media de dentículos en el borde mesial por cada 5 mm	MAVG	?
Densidad media de dentículos en el borde distal por cada 5 mm	DAVG	9
Índice de la densidad de los dentículos MAVG/DAVG	DSDI	1

Tomado en la zona apical

Fig. 3.—Longitudes máximas tomadas en dientes de grandes terópodos. Datos tomados de Smith *et al.*, (2005), añadiendo los dientes de la Península Ibérica: ML1100 (Portugal, Mateus *et al.*, 2006), IPS-G1 (Galve, Canudo *et al.*, 2006) y CPT-1980.

Comparación y discusión

El diente se ha comparado especialmente con representantes de aquellos clados que incluyen grandes dinosaurios terópodos: Ceratosauria, Spino-sauroidea, Carnosauria y Tyrannosauroida, según los grupos de la clasificación propuesta por Holtz & Osmólska (2004). Sin embargo, para referirnos a Carnosauria se utiliza el término y la definición de Allosauroidea, siguiendo la propuesta realizada para este grupo por Brusatte & Sereno (2008).

Las dimensiones del diente de Riodeva indican que pertenece a un gran dinosaurio terópodo. Ade-

más de por su longitud apical (tabla 1, figura 3), se descarta su inclusión en terópodos de pequeño tamaño como los Maniraptoriformes por el diferente número de dentículos presentes. En los Oviraptorosauria derivados se encuentran ausentes (Osmólska *et al.*, 2004). Del género *Troodon* se diferencia porque sus dentículos son relativamente más grandes y menos densos. Los dentículos del resto de los troodontidos, que son pequeños (Currie, 1987), están inclinados hacia el ápice (Makovicky & Norell, 2004) mientras que en CPT-1980 son rectos. Con los dromeosáuridos, además de por el tamaño, el diente de Riodeva presenta

diferencias en los valores de CBL = 43 y CBW = 19,6, muy alejados de los correspondientes a los dromeosáuridos (figura 3a de Currie & Azuma, 2006). Además, el tamaño de los dentículos es similar en ambas carenas, mientras que en algunos dromeosáuridos hay dentículos más grandes en la carena distal (Norell & Makovicky, 2004). CPT-1980 muestra convergencia en el índice DSDI con valores próximos a 1 con algunos géneros concretos de dromeosáuridos, por ejemplo, con *Dromaeosaurus*, con un valor de 0,937 (Currie, 1995), y con *Utahraptor*, cuyo índice varía entre 0,846 y 0,916 (Kirkland *et al.*, 1993).

Respecto a otros grupos de terópodos que tienen mayores dimensiones CPT-1980 se ha comparado con los géneros *Ceratosaurus* y *Genyodectes* del clado Ceratosauria. De estos dos taxones se diferencia en la compresión o aplastamiento lateral de la corona, característica reconocida también en los carcharodontosáuridos más derivados (Rauhut, 2004), siendo menor en el caso de CPT-1980. Además de esto, carece de las ranuras longitudinales típicas de los dientes más anteriores de *Ceratosaurus dentisulcatus* (Madsen & Welles, 2000). La superficie mesiodistal de la corona es convexa, mientras que en los dientes del ceratosaurio *Genyodectes* es plana (Rauhut, 2004). Del abelisáurido *Majungatholus* se diferencia en el contorno del diente, ya que el borde distal es completamente recto en los dientes maxilares y del dentario (Smith, 2007) y en CPT-1980 es cóncavo. En general, los ceratosaurios tienen dentículos en ambas carenas desde el ápice a la base (Canudo *et al.*, 2006) mientras en CPT-1980 están ausentes en la base de la carena mesial.

El otro grupo con el que se compara es el de los megalosáuridos. El género *Megalosaurus*, basado en un dentario (OUMNH J.13505b) del Jurásico medio de Oxfordshire en Inglaterra (Buckland, 1829), ha sido considerado en diferentes publicaciones un Megalosauridae dentro de Spinosauroidae (Holtz & Osmólska, 2004). Sin embargo, recientemente ha sido puesta en duda esta clasificación (Benson *et al.*, 2008), aconsejándose no usar este clado hasta que se clarifique la posición correcta de este taxón. Según estos autores, se sitúa en un grupo *incertae sedis* dentro de Theropoda. Algunos caracteres de *Megalosaurus* y CPT-1980 son similares: compresión labiolingual y carenas denticuladas en posición simétrica en la corona que llegan hasta la base en la carena distal y hasta la mitad apical en la mesial (Buckland, 1824; Benson *et al.*, 2008). La

principal diferencia con *Megalosaurus* es la presencia de ranuras o arrugas entre los dentículos en el ejemplar CPT-1980 (ver figura 2:E y F). Entre los terópodos incluidos tradicionalmente en los «megalosáuridos» se encuentra un grupo del Jurásico medio de Europa formado por los géneros *Poekilopleuron* y *Dubreuillosaurus* de Francia (Allain & Chure, 2002; Allain, 2002, 2005) y *Eustreptospondylus* de Inglaterra (Allain, 2001). De éstos, el único taxón con registro de dientes es *Dubreuillosaurus*. Son descritos como recurvados en su zona apical, con carena denticulada (como los dientes de *Megalosaurus*) y con similar número de dentículos en ambas carenas (11 por cada 5 mm, Allain, 2002). La presencia de arrugas entre los dentículos de CPT-1980, la diferencia de tamaño (27 mm frente a 98,3 mm en el ejemplar de Riodeva) y la diferencia de edad geológica permiten separarlo de estos taxones. Los únicos megalosáuridos de edad próxima y tamaño similar son los restos de *Torvosaurus*. Este género ha sido hallado en la Formación Morrison de Estados Unidos (Galton & Jensen, 1979) y en el Kimmeridgiense-Titónico de Portugal (Mateus & Antunes, 2000; Mateus *et al.*, 2006). CPT-1980 comparte con ellos la distribución en el tamaño de los dentículos: mayor en la zona apical y disminuyendo hacia la base (Bakker & Bird, 2004). Sin embargo, difiere en la relación entre la altura apical y la longitud mesiodistal de la corona: relación AL/CBL es de 2,3 en CPT-1980, mientras en el ejemplar de *Torvosaurus* ML1100 de Portugal es aproximadamente de 3,2 (Mateus *et al.*, 2006) y en la superficie del esmalte, que es suave en CPT-1980 y rugosa en los «megalosáuridos» al menos en los de Norteamérica (Bakker & Bird, 2004; Canudo *et al.*, 2006). El ejemplar de Riodeva se diferencia claramente de los dos grupos del clado Spinosauridae: Baryonychinae y Spinosaurinae. El diente CPT-1980 está más comprimido labiolingualmente y tiene esmalte liso, mientras que los de espinosáuridos tienen forma cónica y esmalte con ornamentación de crestas longitudinales (carácter 17 y 18, Sereno *et al.*, 1998).

Del clado Tyrannosauroidae se diferencia en su morfología general. En los tiranosáuridos los dientes maxilares más anteriores son subcónicos. El resto de coronas dentarias dibujan una forma de D o de U en sección transversal, según su posición en el dentario, tanto en Tyrannosauroidae basal como en Tyrannosauridae (Naish *et al.*, 2001; Holtz, 2004; Smith, 2005). Por el contrario, en CPT-1980 la sección es elíptica y comprimida labiolingualmente

con valores de CBR de 0,45. En los dientes de los tiranosáuridos los valores de CBR varían entre 0,50 y 0,80, excepto en un diente aislado del género *Gorgosaurus* (Smith *et al.*, 2005); sin embargo, este género tiene dientes de dimensiones más pequeñas que CPT-1980 y su edad es muy diferente (Holtz, 2004).

Dentro de Carnosauria, *sensu* Holtz & Osmólska (2004), o de Allosauroida, *sensu* Brusatte & Sereno (2008), la morfología general es similar en los tres grupos presentes: Carcharodontosauridae, Allosauridae y Sinraptoridae. Comparte con todos ellos similar DSDI, próximo a 1, y la forma de cincel en los dentículos. Podemos descartar la inclusión de CPT-1980 en los géneros *Carcharodontosaurus* y *Giganotosaurus* por la ausencia de muescas de elevado relieve en las carenas de la corona, carácter diagnóstico en estos géneros (Brusatte *et al.*, 2007). Además, del clado Carcharodontosaurinae, *sensu* Brusatte & Sereno (2008), se excluye por no tener completamente recto el contorno posterior de la corona. Este rasgo se reconoce en la serie central de los dientes del maxilar y del dentario de *Carcharodontosaurus*, *Giganotosaurus* y *Mapusaurus* (carácter 59, Brusatte & Sereno, 2008).

CPT-1980 se ha comparado también con otros géneros del grupo Allosauroida descritos en la Península Ibérica. Comparte algunos caracteres generales con *Allosaurus* del Kimmeridgiense-Titónico de Portugal (Malafaia *et al.*, 2007): dientes comprimidos labiolingualmente, carenas denticuladas hasta la base de la corona mesial y hasta dos tercios en la distal y dentículos de contorno rectangular. Asimismo comparte características generales con los dientes de Carnosauria? indet. y Carcharodontosauridae? indet. del Jurásico Superior de Asturias (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2007), pero se diferencia en el caso del diente de Carnosauria? indet., por la presencia de arrugas curvadas en las carenas mesial y distal de CPT-1980. Y del diente de Carcharodontosauridae? indet. (con el que comparte este último carácter) se distingue por la ausencia de dentículos en la mitad distal de la carena mesial. Por último, se compara con otro diente procedente de la misma Formación que el de Riodeva: el ejemplar IPS-G1 de Galve (Teruel). IPS-G1 fue atribuido inicialmente a *Carcharodontosaurus* (Crusafont-Pairó & Adrover, 1966) y *Megalosaurus* (Kühne & Crusafont-Pairó, 1968), pero clasificado finalmente como Allosauroida indet. (Canudo *et al.*, 2006). CPT-1980 se diferencia por el mayor tamaño de los den-

tículos, con los siguientes valores de MA = 7, DA = 7, DC = 9 y DB = 11 (ver tabla 1), mientras en el diente IPS-G1 son: MA = 12, DA = 11, DC = 11 y DB = 13 (Canudo *et al.*, 2006). Otra diferencia es la presencia de ranuras o arrugas curvadas con la cara convexa hacia el ápice. Este carácter se ha utilizado para incluir algunos dientes de la Península Ibérica dentro del grupo Carcharodontosauridae (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2007). Por ello, CPT-1980 podría ser determinado, siguiendo este criterio, como Carcharodontosauridae? indet. no Carcharodontosaurinae (en cuyo caso sería la primera cita en el Titónico-Berriasiense de la Península Ibérica). La presencia de este grupo se ha citado con reservas en el Jurásico superior de Tendaguru (Rauhut, 2005) y de Asturias (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2007). Teniendo en cuenta que el nuevo material es necesario para confirmar la presencia de este clado al final del Jurásico superior, y con la variabilidad existente en los dientes dentro de un mismo género (Smith *et al.*, 2005), es más prudente asignar CPT-1980 a un Allosauroida indeterminado fuera del clado Carcharodontosaurinae.

Respecto al tamaño, el diente de Riodeva tiene grandes dimensiones (tabla 1). Se ha comparado su tamaño con dientes de la Península Ibérica, entre otros (figura 3). De todos ellos destaca un diente de *Torvosaurus* de Portugal (ML1100); sus 127 mm de longitud apical lo sitúan como el de mayor tamaño (Mateus *et al.*, 2006), mientras el diente de Allosauroida indet. descrito en Galve (IPS-G1) era considerado hasta el momento el mayor de España, con 82,74 mm (Canudo *et al.*, 2006). Actualmente, el diente de Riodeva CPT-1980 sería el mayor diente de dinosaurio terópodo registrado en España. La presencia de un Allosauroida de grandes dimensiones completa el registro faunístico de dinosaurios descrito previamente en la Formación Villar del Arzobispo de Riodeva. Los grupos de dinosaurios fitófagos conocidos en esta Formación y localidad pertenecen a ornitómidos basales (restos aislados consistentes en un diente y una falange), estegosaurios, entre los que se ha identificado material postcranial de varios individuos del género *Dacentrurus* (Cobos *et al.*, 2008) y saurópodos, con restos de al menos tres grupos: Turiasauria, Diplodocidae y Macronaria (Royo-Torres *et al.*, 2006; 2007). Ahora, los dinosaurios carnívoros están representados al menos por dos terópodos de mediano tamaño (Royo-Torres *et al.*, 2003) y por un depredador de gran porte del clado Allosauroida.

Conclusiones

Las características morfológicas de un diente de terópodo de Riodeva (comprimido labiolingualmente, carenas denticuladas que alcanzan la base de la corona mesial pero no la distal, índice DSDI próximo a 1, denticulos en forma de cincel, presencia de arrugas en ambas carenas) y su gran tamaño permiten incluirlo dentro del clado Allosauroidea. Su longitud de 98,3 mm desde el ápice hasta la base de la corona lo convierten en el mayor diente de terópodo descrito en España hasta el momento. Este ejemplar indica la presencia de otro gran carnívoro en el intervalo del Titónico medio-Berriasiense de Europa, y eleva, al menos a tres, las formas distintas de terópodos reconocidas en Riodeva: dos asignadas a Theropoda indet. y un Allosauroidea indet.

AGRADECIMIENTOS

A Miguel Tomás Lozano y Ángeles Tomás Lozano, vecinos de Riodeva, por la notificación del hallazgo del diente CPT-1980 y por su constante colaboración con la Fundación. Este estudio forma parte de los proyectos subvencionados por el Departamento de Educación, Cultura y Deporte del Gobierno de Aragón, proyecto Valdinotur, Ministerio de Educación y Ciencia (CGL2006-13903 cofinanciado con fondos europeos FEDER), Dirección General de Investigación, Innovación y Desarrollo del Gobierno de Aragón (Grupo de Investigación E-62, FOCONTUR), Dirección General de Patrimonio Cultural del Gobierno de Aragón (Exp. 252/2002, 142/2003, 142/02/2004, 197/2005, 241/2006, 315/2006, 201/2007, 202/2007, 203/2007, 225/2008) y Dinópolis. Este trabajo se ha beneficiado de los comentarios realizados por tres revisores.

Referencias

- Alcalá, L.; Cobos, A. & Royo, R. (2003). Icnitas de dinosaurio en El Castellar (Teruel). *XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Morella, Libro de Resúmenes*, 28-29.
- Allain, R. (2001). Redescription of *Streptospondylus altdorfensis*, Cuvier's theropod dinosaur, from the Jurassic of Normandy. *Geodiversitas*, 23: 350-367.
- Allain, R. (2002). Discovery of megalosaur (Dinosauria, Theropoda) in the Middle Bathonian of Normandy (France) and its implications for the phylogeny of Basal Tetanurae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22: 548-563. doi:10.1671/0272-4634(2002)022[0548:DOMD-TI]2.0.CO;2
- Allain, R. (2005). The poscranial anatomy of the megalosaur *Dubreuillosaurus valesdunensis* (Dinosauria Theropoda) from the Middle Jurassic of Normandy, France. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25: 850-858. doi:10.1671/0272-4634(2005)025[0850:TPA-OTM]2.0.CO;2
- Allain, R. & Chure, D.J. (2002). *Poekilopleuron bucklandii*, the theropod dinosaur from the Middle Jurassic (Bathonian) of Normandy. *Palaeontology*, 45: 1107-1121. doi:10.1111/1475-4983.00277
- Argast, S.; Farlow, J.O.; Gabet, R.M. & Brinkman D.L. (1987). Transport-induced abrasion of fossil reptilian teeth: Implications for the existence of tertiary dinosaurs in the Hell Creek Formation, Montana. *Geology*, 15: 927-930. doi:10.1130/0091-7613(1987)15<927:TAOFRT>2.0.CO;2
- Bakker, T. & Bir, G. (2004). Dinosaur crime scene investigations: Theropod behavior at Como Bluff, Wyoming, and the evolution of birdness. In: *Feathered dragons: Studies on the transition from dinosaurs to birds* (Currie, P.J.; Koppelhuse, B.; Shugarm, A. & Wright, J.L., eds.). Indiana University Press, Bloomington, 301-342.
- Bádenas, B.; Aurell, M.; Ipas, J. & Espílez, E. (in press). Las plataformas del final del Jurásico al suroeste de la provincia de Teruel: evolución de facies y secuencias de alta frecuencia. *Teruel*.
- Barco, J.L. & Ruiz-Omeñaca, J.L. (2001a). Primeros dientes de terópodos (Dinosauria, Saurischia) en la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense) yacimientos Cuesta Lonsal y Las Cerradicas 2 (Galve, Teruel). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, 5: 239-246.
- Barco, J.L. & Ruiz-Omeñaca, J.L. (2001b). Primeros restos postcraneales de terópodos (Dinosauria, Saurischia) en la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense): un centro vertebral caudal del yacimiento Carretera (Galve, Teruel). *Publicaciones del seminario de paleontología de Zaragoza*, 5: 247-254.
- Benton, M.J.; Bouaziz, S.; Buffetaut, E.; Martill, D.; Ouaja, M.; Soussi, M. & Trueman, C. (2000). Dinosaurs and other fossil vertebrates from fluvial deposits in the Lower Cretaceous of southern Tunisia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 157: 227-246. doi:10.1016/S0031-0182(99)00167-4
- Benson, R.B.J.; Barret, P.M.; Powell, H.P.; & Norman, D.B. (2008). The taxonomic status of *Megalosaurus bucklandii* (Dinosauria, Theropoda) from the Middle Jurassic of Oxfordshire, UK. *Palaeontology*, 51: 419-424. doi:10.1111/j.1475-4983.2008.00751.x
- Brusatte, S.L.; Benson, R.B.J.; Carr, T.D.; Williamson, T.E.; & Sereno, P.S. (2007). The systematic utility of Theropod enamel wrinkles. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 1052-1056. doi:10.1671/0272-4634(2007)27[1052:TSUOTE]2.0.CO;2
- Brusatte, S.L. & Sereno, P.C. (2008). Phylogeny of Allosauroidea (Dinosauria: Theropoda): comparative analysis and resolution. *Journal of Systematic Palaeontology*, 6: 155-182. doi:10.1017/S1477201907002404

- Buckland, W. (1824). Notice on the *Megalosaurus* or great fossil lizard of Stonesfield. *Transactions of the Geological Society of London*, 2: 390-396.
- Canudo, J.L. & Ruiz-Omeñaca, J.L. (2003). Los restos directos de dinosaurios terópodos (excluyendo aves) en España. En: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España* (Pérez-Lorente, F., ed.) IER-Ciencias de la Tierra, Logroño 26, 347-374.
- Canudo, J.L.; Ruiz-Omeñaca, J.L.; Aurell, M.; Barco, J.L. & Cuenca-Bescós, G. (2006). A megatheropod tooth from the late Tithonian-middle Berriasian (Jurassic-Cretaceous transition). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 239: 77-99.
- Cobos, A.; Royo-Torres, R. & Alcalá, L. (2008). Presencia del estegosaurio *Dacentrurus* en Riodeva (Teruel). *Libro de resúmenes, XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Museo Jurásico de Asturias, Colunga*, 89-90.
- Crusafont-Pairó, M. & Adrover, R. (1966). El primer representante de la clase mamíferos hallado en el Mesozoico de España. *Teruel*, 35: 139-143.
- Currie, P.J. (1995). New information on the anatomy and relationships of *Dromaeosaurus albertensis* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15: 576-591.
- Currie, P.J. (1987). Bird-like characteristics of the jaws and teeth of troodontid theropods (Dinosauria: Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7: 72-81.
- Currie, P.J. (1997). Theropoda. In: *Encyclopedia of dinosaurs* (Currie, P.J. & Padian, K., eds.). Academic Press, 731-737.
- Currie, P.J.; Rugby, J.K. & Sloan, R.E. (1990). Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada. In: *Dinosaur systematics Approaches and Perspectives* (Carpenter, K. & Currie, P.J., eds.). Cambridge University Press, 107-125.
- Currie, P.J. & Zhao, X.J. (1993). A new large theropod (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30: 2037-2081.
- Currie, P.J. & Azuma, Y. (2006). New specimens, including a growth series, of *Fukuiraptor* (Dinosauria, Theropoda) from the Lower Cretaceous Kitadani Quarry of Japan. *Journal of palaeontological Society Korea*, 22: 173-193.
- Farlow, J.O.; Brinkman, D.L.; Abler, W.L. & Currie, P.J. (1991). Size, shape, and serration density of theropod dinosaur lateral teeth. *Modern Geology*, 16: 161-198.
- Galton, P.M. & Jensen, J.A. (1979). A new large theropod dinosaur from the Upper Jurassic of Colorado. *Brigham Young University Geology Studies*, 26: 1-12.
- Gauthier, J. (1896). Saurischian monophyly and the origin of birds. In: *The Origin of Birds and the Evolution of Flight* (Padian, K. eds.) *Memoirs of the California Academy of Sciences*, 8: 1-55.
- Holtz, T.R. (2004). Tyrannosauroida. In: *The Dinosauria* 2nd edition (Weishampel, D.B.; Dodson, P. & Osmólska, H., eds.). University of California Press, Berkeley, 111-136.
- Holtz, T.R. & Osmólska, H. (2004). Saurischia. In: *The Dinosauria* 2nd edition (Weishampel, D.B.; Dodson, P. & Osmólska, H., eds.). University of California Press, Berkeley, 21-24.
- Kirkland, J.I.; Burge, D. & Gaston, R. (1993). A large dromaeosaur (Theropoda) from the Lower Cretaceous of eastern Utah. *Hunteria*, 2: 1-16.
- Kühne, W.G. & Crusafont-Pairó, M. (1968). Mamíferos del Wealdense de Uña cerca de Cuenca. *Acta Geologica Hispanica*, 3: 133-134.
- Luque, L.; Cobos, A.; Royo-Torres, R.; Espílez, E. & Alcalá, L. (2005). Caracterización de los depósitos sedimentarios con dinosaurios de Riodeva (Teruel). *Geogaceta*, 38: 27-30.
- Madsen, J.H. & Welles, S.P. (2000). *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda); a revised osteology. *Utah Geological Survey Miscellaneous Publications*, 2: 1-80.
- Makovicky, P.J. & Norell, M.A. (2004). Troodontidae. In: *The Dinosauria* 2nd edition (Weishampel, D.B.; Dodson, P. & Osmólska, H., eds.). University of California Press, Berkeley, 184-195.
- Malafaia, E.; Dantas, P.; Ortega, F. & Escaso, F. (2007). Nuevos restos de *Allosaurus fragilis* (Theropoda: Carnosauria) del yacimiento de Andrés (Jurásico Superior; Centro-Oeste de Portugal). In: *Cantera Paleontológica*. Diputación Provincial de Cuenca, 255-271.
- Marsh, O.C. (1881). Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part V. *American Journal of Science, Series 3*, 21: 417-423.
- Martínez, R.D.; García-Ramos, J.C.; Piñuela, L.; Lires, J.; Luna, M. & Veigas, D. (2000a). Dientes de Theropoda (Dinosauria, Saurischia) del Jurásico superior de Asturias, España. *Libro de resúmenes, I Congreso Ibérico de Paleontología/XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, 109-110.
- Martínez, R.D.; 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. *Libro de resúmenes, I Congreso Ibérico de Paleontología/XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, 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: 78A.
- Mateus, O. & Antunes, M.T. (2000). *Torvosaurus* sp. (Dinosauria: Theropoda) in the Late Jurassic of Portugal. *Libro de resúmenes, I Congreso Ibérico de Paleontología-XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, 115-117.
- Mateus, O.; Walen, A. & 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*. *New México Museum of Natural History and Science Bulletin*, 36: 123-129.
- Naish, D.; Hutt, S. & Martill, D.M. (2001). Saurischian dinosaurs 2: Theropods. In: *Dinosaurs of the isle of*

- Wight (Martill, D.M. & Naish, D., eds.) The Palaeontological Association, Field guides to fossils 10, 242-309.
- Norell, A.M. & Makovicky, P.J. (2004). Dromeosauridae. In: *The Dinosauria* 2nd edition (Weishampel, D.B.; Dodson, P. & Osmólska, H., eds.). University of California Press, Berkeley, 196-209.
- Osmólska, H.; Currie, P.J. & Barsbold, R. (2004). Oviraptorosauria. In: *The Dinosauria* 2nd edition (Weishampel, D.B.; Dodson, P. & Osmólska, H., eds.). University of California Press, Berkeley, 165-183.
- Owen, R. (1842). Report on British fossil reptiles, Part II. *Reports of the British Association for the Advancement of Science*, 11: 60-204.
- 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. & 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 of London*, 156: 449-452. doi:10.1144/gsjgs.156.3.0449
- Rauhut, O.W.M. (2000). The dinosaur fauna from the Guimarota mine. In: *Guimarota. A Jurassic Ecosystem*. Friedrich Pfeil, Munich, 75-82.
- Rauhut, O.W.M. (2003). A tyrannosauroid dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. *Palaeontology*, 46: 903-910. doi:10.1111/1475-4983.00325
- Rauhut, O.W. M. (2004). Provenance and anatomy of *Genyodectes serus*, a large toothed ceratosaur (Dinosauria: Theropoda) from Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24: 894-902. doi:10.1671/0272-4634(2004)024[0894:PAA-OGS]2.0.CO;2
- Rauhut, O.W.M. (2005). Theropod dinosaur from the Late Jurassic of Tendaguru, Tanzania. *Kaupial Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*, 14: 94.
- Rauhut, O.W.M. & Kriwet, J. (1994). Teeth of a big Theropod Dinosaur from Porto das Barcas (Portugal). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, E*, 13: 179-185.
- Royo-Torres, R.; Cobos, A.; Alcalá, L. & Bello, Y. (2003). Primeros restos de dinosaurio en el Cretácico inferior de Riodeva (Teruel). *Libro de resúmenes, XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Morella*, 147.
- Royo-Torres, R.; Cobos, A & Alcalá, L. (2006). A Giant European Dinosaur and a New Sauropod Clade. *Science*, 314: 1925-1927. doi:10.1126/science.1132885
- Royo-Torres, R.; Cobos, A.; Aberasturi, A.; Espílez, E.; Fierro, I.; González, A.; Luque, L.; Mampel, L. & Alcalá, L. (2007). Riodeva sites (Teruel, Spain) shedding light to European Sauropod phylogeny. *Geogaceta*, 41: 183-186.
- Ruiz-Omeñaca, J.I.; Canudo, J.I.; Piñuela, L. & García-Ramos, J.C. (2007). Dientes de dinosaurios carnívoros (Saurischia: Theropoda) del Jurásico Superior de Asturias. *Libro de resúmenes, IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su entorno, Salas de los Infantes*, 95-97.
- Santisteban C.; Vila, B. & Suñer, M. (2007). Huellas de dinosaurios conservadas en materiales del cortejo transgresivo en cauces encajados. Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Alpuente, Valencia. *Geogaceta*, 42: 79-82.
- Smith, J.B. (2005). Heterodonty in *Tyrannosaurus rex*: implications for the taxonomic and systematic utility of theropod dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25: 865-887. doi:10.1671/0272-4634(2005)025[0865:HITRIF]2.0.CO;2
- Smith, J.B. (2007). Dental morphology and variation in *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 103-126. doi:10.1671/0272-4634(2007)27[103:DMAVIM]2.0.CO;2
- Smith, J.B. & Dodson, P. (2003). A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 1-12. doi:10.1671/0272-4634(2003)23[1:APFAST]2.0.CO;2
- Smith, J.B.; Vann, D.R. & Dodson, P. (2005). Dental morphology and variation in theropod dinosaurs: implications for the taxonomic identification of isolated teeth. *The anatomical record, part A*, 285: 699-736.
- Seeley, H.G. (1888). The classification of the Dinosauria. *Report of the British Association for the Advancement of Science*, 1887, 698-699.
- Sereno, P.C.; Beck, A.L.; Dutheil, D.B.; Gado, B.; Larson, H.C.E.; Lyon, G.H.; Marcot, J.D.; Rauhut, O.W.M.; Sadleir R.W.; Sidor, C.A.; Varricchio D.D.; Wilson, G.P. & Wilson, J.A. (1998). *Science*, 282: 1298-1302. doi:10.1126/science.282.5392.1298
- Suñer, M.; Santisteban, C. & Galobart, À. (2005). Nuevos restos de Theropoda del Jurásico Superior-Cretácico Inferior de la comarca de Los Serranos (Valencia). *Revista Española de Paleontología, número extra*, 10: 94-99.
- Weigert, A. (1995). Isolierte Zähne von cf. *Archaeopteryx* sp. aus dem Oberen Jura der Kohlengrube Guimarota (Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 9: 62-576.
- Zinke, J. (1998). Small theropod teeth from the Upper Jurassic coal mine of Guimarota (Portugal). *Paläontologische Zeitschrift*, 72:179-189.
- Zinke, J. & Rauhut, O.W.M. (1994). Small theropods (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Jurassic and Lower Cretaceous of Iberian Peninsula. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, E*, 13: 163-177.

Recibido el 17 de septiembre de 2008

Aceptado el 15 de enero de 2009

Publicado online el 22 de abril de 2009