



Sección de Biología  
Universidad de La Laguna

## **Etología de los dinosaurios: evidencias de gregarismo**

**Ethology of dinosaurs: evidences of gregariousness**



Trabajo de Fin de Grado

**JAVIER CARLOS SÁNCHEZ-PINTO  
HERNÁNDEZ**

Tutorizado por Carolina Castillo Ruíz y Penélope Cruzado Caballero  
Grado en Biología. Septiembre 2019.

## ÍNDICE

---

Resumen.....	2
Abstract .....	2
Introducción .....	4
Objetivos .....	10
Material y Métodos.....	11
Herramientas de búsqueda.....	11
Elección de los grupos de dinosaurios a estudiar. ....	11
Características principales de las familias estudiadas.....	12
Descripción de la morfología de las huellas... ..	16
Definición de las conductas gregarias estudiadas.....	16
Resultados y Discusión .....	18
Análisis del registro óseo.....	19
Análisis del registro oológico asociado a hueso.....	21
Análisis del registro icnológico.... ..	23
Análisis de las conductas gregarias frente a los hábitos alimenticios.....	24
Representación de los tipos de comportamiento gregario estudiados.....	25
Conclusiones.....	27
Conclusions.....	28
Bibliografía.....	29

## *Resumen*

Los dinosaurios fueron animales que vivieron y dominaron el mundo durante la Era Mesozoica, y algunos grupos presentaban conductas gregarias que han dejado evidencias fósiles en los registros óseo, oológico e icnológico. En este trabajo se ha realizado una recopilación bibliográfica sobre evidencias de comportamiento gregario en dinosaurios, centrándonos en tres tipos: el desplazamiento en manada, el cuidado parental y la caza en grupos. En total se han recopilado 81 evidencias de dichos tipos de comportamiento en huesos (registro óseo), huevos (registro oológico) y huellas (registro icnológico) pertenecientes a 27 familias de saurisquios y ornitisquios. Entre los resultados destacamos que el registro óseo es el que se ha utilizado más frecuentemente para inferir las conductas gregarias. Además, el clado de los saurisquios es el que posee un mayor número de casos de gregarismo, siendo el único que presenta los tres tipos de conductas estudiadas frente a los ornitisquios (dos). Además, el desplazamiento en manada es el que está mejor representado en el registro fósil analizado (78% de los casos). Para reforzar la inferencia de una conducta gregaria determinada en clados extintos como los dinosaurios, sería conveniente utilizar diferentes tipos de evidencias fósiles a partir de huesos, huevos y huellas, además de compararlas con especies pertenecientes a las faunas actuales.

Palabras clave: Dinosaurios, gregarismo, desplazamiento en manada, cuidado parental, caza en grupos.

## *Abstract*

The Dinosaurs were animals that lived and dominated the world during the Mesozoic Era, and some groups presented gregarious behaviors that have left fossil evidence in the bone, oological and icnological records. In this work a bibliographic compilation on evidence of gregarious behavior in dinosaurs has been carried out, focusing on three types: herd displacement, parental care and group hunting. In total, 81 evidence of such types of behavior in bones (bone record), eggs (oological record) and footprints (icnological record) belonging to 27 families of saurischians and ornitischians have been collected. Among the results we highlight that the bone record is the one that has been used most frequently to infer gregarious behaviors. In addition, the clade of the saurischians is the one that has the greatest number of cases of gregariousness, being the only one that presents the three types of behaviors studied

against the ornithischians (two). In addition, the herd displacement is the one that is best represented in the fossil record analyzed (78% of cases). To reinforce the inference of a determined gregarious behavior in extinct clades such as dinosaurs, it would be convenient to use different types of fossil evidence from bones, eggs and footprints, in addition to comparing them with species belonging to current fauna.

Keywords: Dinosaurs, gregariousness, herd displacement, parental care, group hunting.

## Introducción

Los dinosaurios fueron animales que existieron durante más de 160 millones de años, estos dieron forma a los ecosistemas terrestres en la Era Mesozoica. Se originaron durante el periodo Triásico medio o tardío, hace unos 230 millones de años, y desaparecieron al final del Cretácico, hace 65 millones de años (Weishampel *et al.*, 2004). Proviene de los arcosaurios, este grupo incluye a aves y cocodrilos en la actualidad. Los primeros dinosaurios tenían menos de un metro de longitud, eran bípedos y carnívoros. Los dinosaurios se dividen principalmente en dos órdenes: los saurisquios, en donde podemos encontrar a los subórdenes saurópodos y terópodos, y los ornitisquios, en donde se incluyen los subórdenes ornitópodos y tireóforos, y dentro de los ornitópodos el clado de los marginocéfalos (Weishampel *et al.*, 2004., Fig.1).

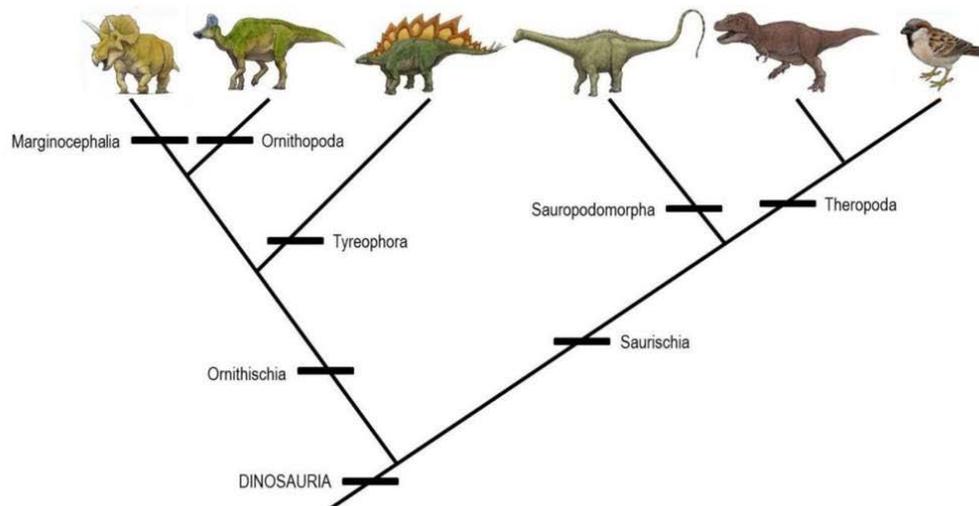


Figura 1. Cladograma simplificado del superorden Dinosauria.

El término saurisquio significa en griego cadera tipo “lagarto” donde el pubis está dirigido anteriormente y el isquion posteriormente, mientras que la palabra ornitisquio significa cadera tipo “ave” donde tanto el pubis, como el isquion están dirigidos posteriormente (Weishampel *et al.*, 2004).

Dentro de los saurisquios, los saurópodos se caracterizan por ser herbívoros, cuadrúpedos con un cuello largo, cola robusta, patas gruesas y una cabeza pequeña. Estos dinosaurios presentaban dientes poco efectivos para la masticación, por lo que necesitaban ingerir unas piedras denominadas gastrolitos que facilitarían la digestión. Por otro lado, los terópodos eran bípedos, en su mayor parte carnívoros y presentaban un tamaño variado, con formas de tamaño pequeño o mediano como los maniraptoranos (menos de un metro de longitud), a formas realmente gigantescas como los no maniraptoranos (más de 11 metros de longitud). Del clado de los maniraptoranos derivan las aves actuales (Weishampel *et al.*, 2004).

Con respecto a los subórdenes de ornitiskios eran todos herbívoros donde los ornitópodos tenían una postura bípeda durante sus desplazamientos, y adoptaban una postura cuadrúpeda a la hora de alimentarse. Estos dinosaurios tenían pies con 3 dedos (parecidos a los de las aves), de tamaño variable y no disponían de ningún tipo de armadura ni cuerno. Los tireóforos eran de andar cuadrúpedo, aunque sus formas basales eran bípedas. Estos animales presentaban una armadura ósea o una coraza dermal y su tamaño al igual que el de los ornitópodos era variable. Por último, los marginocéfalos tenían especies con cráneos gruesos bípedas y especies con cuernos cuadrúpedas.

La palabra “gregario” procede del término latino *grex*, el cual es la raíz del adjetivo *gregarius*, que puede entenderse como “perteneciente a un rebaño”. Las definiciones del término gregario son varias, pero todas tienen en común el hecho de que implican la existencia de una interacción social entre los organismos dentro de un mismo grupo. Esta interacción social implica a su vez la existencia de alguna forma de estructura comunitaria en donde tienen lugar dichas interacciones (Currie y Eberth, 2010). Por lo tanto, un taxón gregario debe ser aquel cuyos miembros se reúnan de forma natural, y vivan e interactúen en algunos periodos de su vida, en un grado claramente mayor que con otros organismos (Wilson, 1975). En conclusión, el gregarismo es una relación intraespecífica entre los individuos de una población cuando estos se asocian y trabajan juntos para conseguir un objetivo en común. Entre las distintas conductas gregarias podemos encontrar: el desplazamiento en manada, el cuidado parental y la caza en grupos

Estas conductas etológicas en Paleontología se interpretan a partir del estudio de los diferentes registros fósiles existentes, es decir, el oológico (Fig. 2A), el óseo (Fig. 2B) y el icnológico (Fig. 2C). Según Currie y Eberth (2010) las evidencias de gregarismo en los taxones extintos proceden de 5 fuentes de información: 1) el estudio de la morfología ósea, 2) las concentraciones de huesos, 3) los rastros fosilizados, 4) las inferencias filogenéticas y, 5) la comparación con los ecosistemas actuales. Mientras que para el caso concreto del clado de los dinosaurios, Lucas (2007) sugiere hasta seis evidencias de la existencia de un comportamiento grupal o gregario: 1) la presencia de estructuras anatómicas de exhibición para el reconocimiento de las parejas o rivales en un grupo, 2) las estructuras de exhibición entre machos y hembras dentro de una especie (dimorfismo sexual), 3) las diferencias ontogenéticas en estructuras de exhibición dentro de una misma especie, 4) las concentraciones de huesos (*bonebeds*) por muerte catastrófica, 5) el comportamiento de anidación y/o cuidado parental, y 6) los yacimientos icnológicos con rastros paralelos donde las huellas presenten el mismo sentido de la marcha y una velocidad similar (Fig. 2C).



Figura 2. Ejemplo de registro fósil oológico (A), óseo (B) e icnológico (C). A) Nido con 34 huevos del dinosaurio sauropodomorfo *Massospondylus* del Jurásico temprano (África) (Reisz *et al.*, 2012); B) Fósil de *Phylidrosaurus* del Cretácico (China) (Junchang *et al.*, 2015); C) Huellas de dinosaurios terópodos del Cretácico temprano (España) (Barco *et al.*, 2006).

En el registro fósil de los dinosaurios podemos ver ejemplos de las tres conductas gregarias: desplazamiento en manada, cuidado parental y caza en grupos. Con respecto a la caza en grupo ésta queda registrada tanto en el registro osteológico como icnológico. Un ejemplo de evidencias en el registro óseo será la presencia de marcas dentales con diferente talla y morfología en un hueso, sugiriendo que dinosaurios terópodos de diferentes tamaños o clases explotaron el mismo cadáver de una manera idéntica a los carnívoros modernos (Paik *et al.*, 2011; Fig.3).

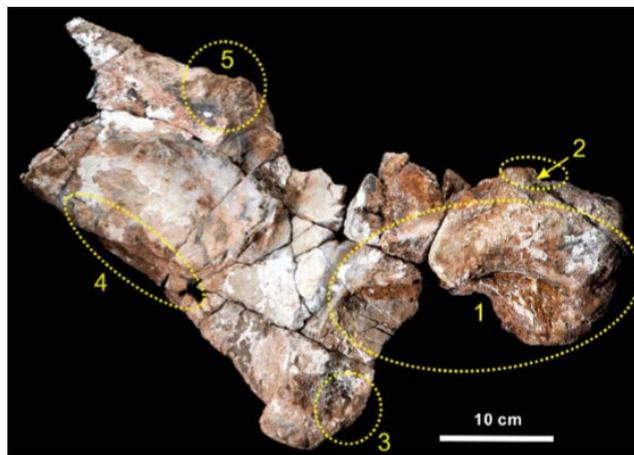


Figura 3. Vértebra caudal del dinosaurio *Pukyongosaurus millenniumi* con marcas de dientes de terópodo, los círculos amarillos marcan la ubicación de las mordeduras (Paik *et al.*, 2011).

Mientras que en el registro icnológico la caza en grupo se observa al encontrarse huellas de dinosaurios herbívoros asociadas a huellas de carnívoros, lo cual mostraría una escena donde un depredador persigue a sus presas. Un ejemplo de esto puede ser el yacimiento de La Barguilla, donde se han descubierto rastros paralelos mixtos, es decir con huellas de dinosaurios carnívoros y herbívoros (Pérez-Lorente, 2003; Fig.4).

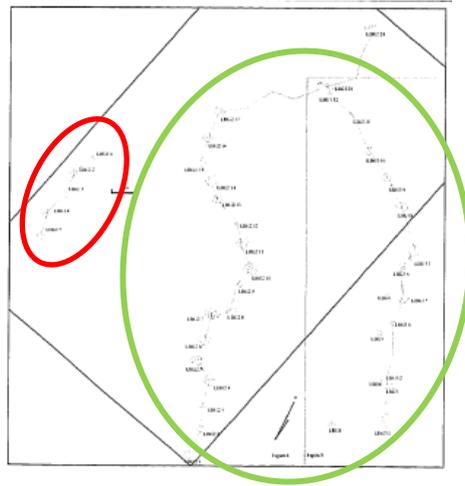


Figura 4. Yacimiento de La Bargailla con 3 rastros de huella: dos de ornitópodos (círculo verde) y uno de terópodos (círculo rojo), representando una posible escena de caza (Pérez-Lorente, 2003).

Con respecto a la conducta de desplazamiento en manada, ésta es inferida tanto a partir del registro icnológico, como óseo. Lockley y Matsukawa (1999) sugirieron 2 criterios para inferir este comportamiento basándose sólo en datos del registro icnológico: 1) la existencia de huellas similares formando varios rastros, todas ellas en el mismo estrato (Fig. 5A), 2) la presencia de rastros paralelos en los que se demuestra que varios dinosaurios optaron por una orientación o camino determinado (Fig. 5B). Además, atendiendo sólo al registro óseo Currie *et al.* (2011) sugieren que el descubrimiento de restos óseos de diferentes individuos de la misma especie próximos entre sí indicaría una posible conducta de desplazamiento en manada (Fig. 6).

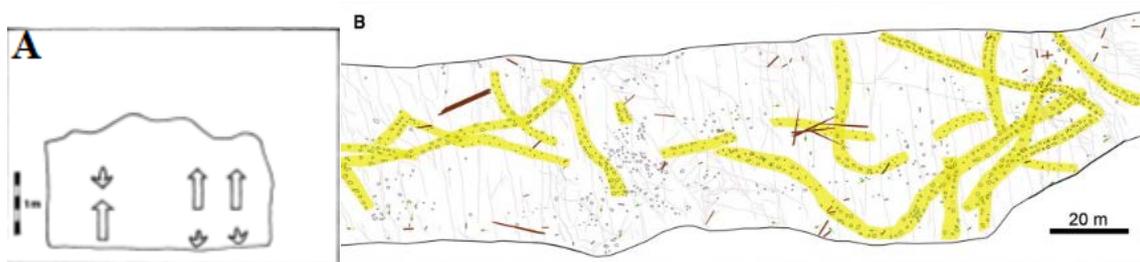


Figura 5. A) Tres rastros paralelos con dos sentidos de la marcha distintos del Jurásico inferior del este de Utah (Lockley y Matsukawa, 1999). B) Rastros de saurópodos titanosaurios con misma orientación, Cretácico superior (Fumanya, Cataluña; Marmi *et al.*,2014).

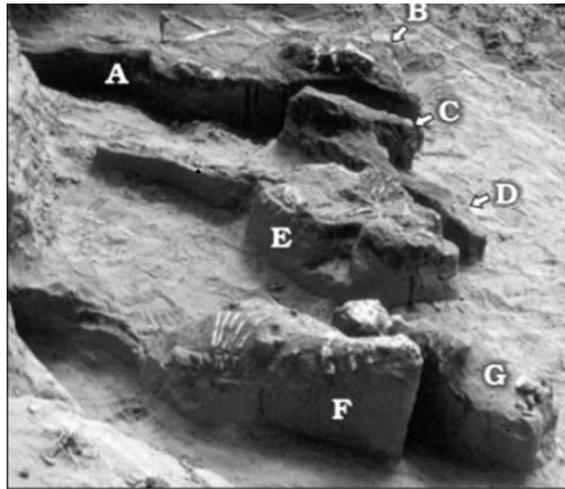


Figura 6. Esqueletos de varios dinosaurios anquilosaurios del Cretácico superior de China. Cada letra representa un individuo (Currie *et al.*, 2011).

Por último, la conducta de cuidado parental es estudiada a partir del registro óseo, oológico asociado a huesos e icnológico. Es decir, esta conducta puede ser inferida por ejemplo a partir del descubrimiento de un registro óseo formado por un individuo de talla adulta y múltiples individuos de tamaño pequeño correspondientes a juveniles (Fig. 7A). O por el descubrimiento de huesos de un individuo adulto asociados a una o varias nidadas (Fig. 7B).

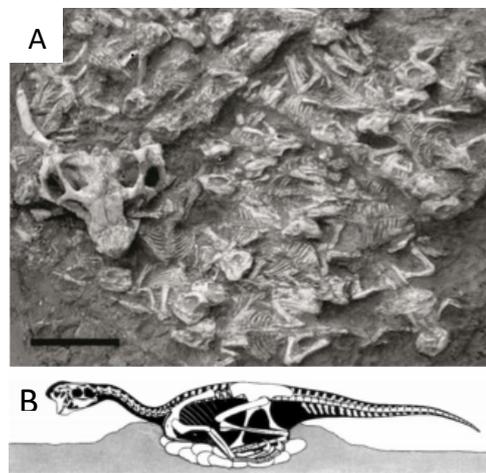


Figura 7. A) Esqueletos de un adulto y varios juveniles de dinosaurios del género *Psittacosaurus* en China (Meng *et al.*, 2004). B) Esqueleto de un *Oviraptor* asociado a una nidada (Norell *et al.*, 1995).

Con respecto al registro icnológico las evidencias que nos mostrarían la conducta de cuidado parental es la presencia de huellas de gran tamaño flanqueando a huellas de menor tamaño, todas ellas con la misma morfología. Un ejemplo de esto es el yacimiento del barranco de Valdecevillo (Fig. 8) que muestra 3 vías paralelas, siendo las dos vías que forman los extremos las de mayor tamaño y profundidad, esto se interpreta como el paso de una manada

que reunía a los individuos de menor edad en el interior del grupo con el objeto de protegerlos (García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014).

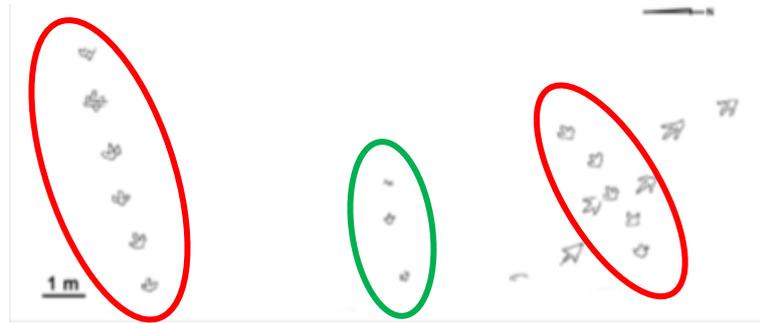


Figura 8. Rastros paralelos de dinosaurios con la misma morfología. El rastro marcado por el círculo verde está formado por huellas de menor tamaño y profundidad. Mientras que los rastros marcados por los círculos rojos están compuestos por huellas de mayor tamaño y profundidad (García-Ortiz y Pérez-Lorente, 2014).

En este proyecto vamos a estudiar la paleoetología de los dinosaurios, y más concretamente la presencia de 3 tipos de conductas: desplazamiento en manada, cuidado parental y caza en grupos. Para ello van a ser analizados los registros óseos, oológicos asociados a huesos e icnológicos mencionados en la bibliografía.

## *Objetivos*

En este trabajo se analizará las evidencias de presencia de tres tipos de conductas gregarias en dinosaurios no avianos obtenidas a partir del registro óseo, oológico e icnológico. Dentro del registro óseo se va a tener en cuenta las acumulaciones óseas monoespecíficas (acumulaciones de huesos pertenecientes a la misma especie) y los restos óseos con indicios de depredación (marcas de dientes de carnívoros y/o dientes de carnívoros incrustados en huesos de herbívoros). Con respecto al registro oológico nos centraremos en el estudio de las cáscaras o moldes de huevos asociados a huesos conservados en el registro fósil. En relación con el registro icnológico será importante fijarnos en las impresiones de huellas conservadas en los sedimentos del medio, así como su morfología, tamaño y profundidad.

Para la consecución de este trabajo, se abordarán como objetivos específicos los siguientes:

1. Revisión de la bibliografía disponible sobre etología de los dinosaurios.
2. Definir las conductas a estudiar: desplazamiento en manada, cuidado parental y caza en grupos.
3. Analizar si los datos bibliográficos del registro óseo reflejan la presencia de alguna de las conductas gregarias estudiadas.
4. Analizar si los datos bibliográficos del registro oológico asociado a huesos reflejan la presencia de alguna de las conductas gregaria estudiadas.
5. Analizar si los datos bibliográficos del registro icnológico reflejan la presencia de alguna de las conductas gregaria estudiadas.
6. Analizar la presencia de conductas gregarias en general de los dinosaurios según sus hábitos alimenticios.

## *Material y Métodos*

### *Herramientas de búsqueda.*

Para la realización de este trabajo, se ha llevado a cabo una búsqueda bibliográfica sobre artículos que proporcionen datos sobre etología de dinosaurios a partir de registros óseos (huesos), oológicos (huevos) e icnológicos (huellas). De esta forma se ha buscado proporcionar una muestra lo más representativa posible acerca de las distintas conductas gregarias que presentaron estos animales.

La búsqueda bibliográfica se realizó empleando palabras clave del tema de estudio, como por ejemplo gregarismo, comportamiento, cuidado parental, etc. Para llevarla a cabo se usaron diferentes herramientas de búsqueda de información como son el PuntoQ de la Universidad de La Laguna, Google académico o sci-hub. Asimismo, para la búsqueda de datos taxonómicos más precisos se ha utilizado la herramienta Paleobiology Database (PaleoDB). En total se obtuvieron 30 artículos científicos.

Para el análisis de la información etológica obtenida de PaleoDB se ha elaborado una tabla Excel con 81 evidencias de gregarismo. Basándonos en los criterios de Currie y Eberth (2010), Lucas (2007) y Lockley y Matsukawa (1999) hemos definido los criterios para considerar los tres tipos de comportamiento estudiado (desplazamiento en manada, cuidado parental y caza en grupos, ver más adelante). Los datos fueron agrupados a nivel de clase, orden, familia, género y especie y se establecieron las siguientes columnas: tipo de alimentación, periodo y lugar en el que vivieron, presencia/ausencia de distintos tipos de conductas gregarias, así como la autoría del artículo. Se ha intentado que dicha información abarcara la mayor diversidad de dinosaurios posible. Posteriormente, se ha analizado el número de evidencias de gregarismo para cada tipo de registro estudiado (huesos, huevos y huellas), y según el tipo de alimentación (carnívoros o herbívoros) de los dinosaurios.

### *Elección de los grupos de dinosaurios a estudiar.*

Para facilitar el análisis, se han agrupado los datos de los registros óseos y oológicos asociados a huesos, en los clados ornitópodos, tireóforos, marginocéfalos, saurópodos, y terópodos; y dentro del clado de los terópodos, en dos subclados: terópodos maniraptoranos y resto de terópodos. Sin embargo, para el análisis del registro icnológico los datos se han agrupado en los clados: ornitópodos, saurópodos y terópodos, dado que a partir de las huellas no es posible inferir el tipo de especie al que corresponderían.

El conjunto de evidencias de gregarismo analizadas pertenece a 27 familias: Camptosauridae, Fabrosauridae, Hadrosauridae, Iguanodontidae, Thescelosauridae,

Psittacosauridae, Ankylosauridae, Nodosauridae, Stegosauridae, Bagaceratopsidae, Ceratopsidae, Cetiosauridae, Diplodocidae, Saltasauridae, Camarasauridae, Abelisauridae, Allosauridae, Carcharodontosauridae, Compsognathidae, Coelophysidae, Ornithomimidae, Therizinosauria, Troodontidae, Tyrannosauridae, Avimimidae, Caenagnathidae y Oviraptoridae. Las primeras 15 familias se han clasificado como de hábitos alimenticios herbívoros, y las 12 restantes de hábitos carnívoros.

*Características principales de las familias estudiadas.*

- Ornitópodos.

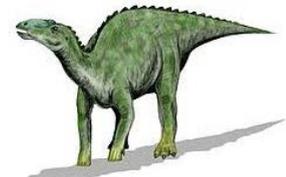
**Camptosauridae:** Eran dinosaurios bípedos y herbívoros. Con un cuerpo corpulento, con extremidades posteriores robustas y grandes pies con 4 dedos. Vivieron en el Jurásico superior en lo que hoy es el oeste de América del Norte (Weishampel *et al.*, 2004).



**Fabrosauridae:** Dinosaurios de pequeño tamaño con 1 a 2 metros de largo. Eran bípedos y herbívoros y vivieron desde el Triásico superior al Jurásico inferior en lo que hoy es África y Asia (Weishampel *et al.*, 2004).



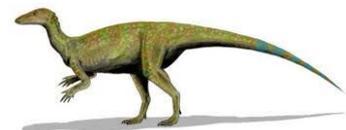
**Hadrosauridae:** Estos dinosaurios tenían una talla media a grande con 7 a 12 metros de longitud. Fueron los más abundantes y diversos durante el final del Cretácico superior. Eran herbívoros y cuadrúpedos, aunque a veces podían ser bípedos. Vivieron durante el Cretácico superior en todo el mundo menos en África y Australia (Weishampel *et al.*, 2004).



**Iguanodontidae:** Este grupo de dinosaurios alternaba entre una locomoción bípeda y cuadrúpeda. Medían de 2 a 3 metros de longitud y eran herbívoros. Vivieron durante el Cretácico en lo que hoy es América del Norte y Sur, Europa, Asia y la Antártida (Weishampel *et al.*, 2004).

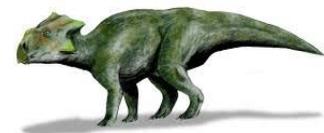


**Thescelosauridae:** Eran dinosaurios bípedos de pequeño tamaño, herbívoros. Vivieron durante el Cretácico en lo que hoy es Norteamérica (Weishampel *et al.*, 2004).



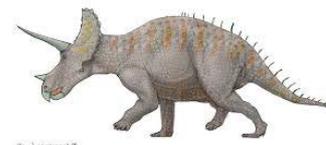
- Marginocéfalos.

**Bagaceratopsidae:** Era una familia de dinosaurios que vivieron durante el Cretácico. Eran cuadrúpedos y herbívoros. Se

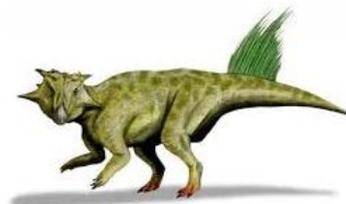


distribuyeron en lo que hoy es Asia Central (Weishampel *et al.*, 2004).

**Ceratopsidae:** Se caracterizan por tener cuernos en su cabeza. Tenían un cuerpo de 4 a 8 metros de longitud. Eran cuadrúpedos, herbívoros y tenían una compleja dentadura. Vivieron a finales del periodo Cretácico en América del Norte y Asia (Weishampel *et al.*, 2004).

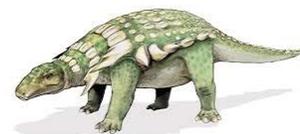


**Psittacosauridae:** Presentaban un pico óseo similar al de los actuales loros. Eran dinosaurios herbívoros de pequeño a mediano tamaño con 1 a 3 metros de longitud. Algunos eran bípedos y otros cuadrúpedos. Vivieron durante el Cretácico inferior en Asia (Weishampel *et al.*, 2004).



- Tireóforos.

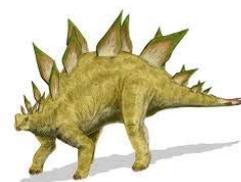
**Ankylosauridae:** Presentaban una armadura pesada formada por placas óseas u osteodermos que cubrían la parte dorsal del cuerpo. Además, algunos tenían espinas y una pesada masa ósea al final de la cola. Eran herbívoros y cuadrúpedos. Vivieron durante el Cretácico en todos los continentes menos en África (Weishampel *et al.*, 2004).



**Nodosauridae:** Era una familia de tireóforos que presentaban una compleja armadura. Poseían una cabeza pequeña, además, el hocico y el pico eran estrechos y alargados. Eran cuadrúpedos y herbívoros. Vivieron desde el Jurásico medio hasta el Cretácico superior en América del Norte, Europa y Asia (Weishampel *et al.*, 2004).



**Stegosauridae:** Eran dinosaurios de talla media a grande. Poseían una doble hilera de placas en la región dorsal y caudal, terminando en largas púas. Eran cuadrúpedos y herbívoros. Vivieron desde finales del Jurásico hasta el Cretácico, con una distribución mundial (Weishampel *et al.*, 2004).



- Saurópodos.

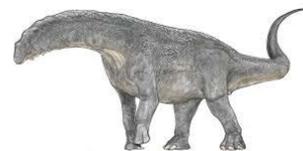
**Cetiosauridae:** Era unos dinosaurios con un cuello largo y un gran peso. Eran cuadrúpedos y herbívoros. Vivieron en el Jurásico inferior y medio en América, Europa, África y parte de Asia (Weishampel *et al.*, 2004).



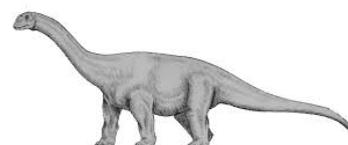
**Diplodocidae:** Eran dinosaurios grandes, herbívoros y cuadrúpedos. Presentaban un largo cuello y cola. Vivieron desde el Jurásico inferior hasta el Cretácico inferior en América, Europa y África (Weishampel *et al.*, 2004).



**Saltasauridae:** Estos dinosaurios presentaban una armadura ósea en su dorso y eran de los más pequeños dentro de los saurópodos. Eran cuadrúpedos y herbívoros. Vivieron durante el Cretácico superior en América del Norte y Sur, Europa y Asia (Weishampel *et al.*, 2004).



**Camarasauridae:** Los dinosaurios de esta familia tenían un tamaño muy variado y una cola muy corta. Vivieron desde el Jurásico superior hasta el Cretácico inferior en lo que hoy es América del Norte y Sur, Europa y Asia (Weishampel *et al.*, 2004).



- Terópodos.

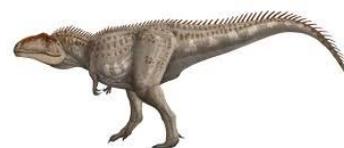
**Abelisauridae:** Eran dinosaurios carnívoros bípedos que presentaban extremidades anteriores reducidas y posteriores robustas. Presentaban crestas óseas en el cráneo y un cuerpo con una longitud de entre 5 y 9 metros. Vivieron durante el Cretácico en África y América del Sur (Weishampel *et al.*, 2004).



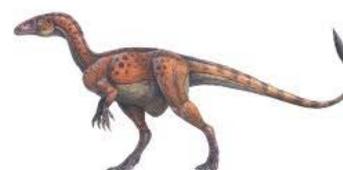
**Allosauridae:** Dinosaurios con extremidades anteriores cortas y posteriores largas. Eran bípedos y carnívoros. Vivieron en el Jurásico superior en América del Norte, Europa, Asia y parte de África (Weishampel *et al.*, 2004).



**Carcharodontosauridae:** Tenían una gran longitud y un peso ligero. Vivieron desde el Jurásico superior al Cretácico superior en América del Sur, Europa y África (Weishampel *et al.*, 2004).



**Compsognathidae:** Se caracterizan por un cráneo largo y estrecho, dientes pequeños y puntiagudos, cuello curvado y garras con 3 dedos en las manos. Tenían un tamaño muy pequeño, eran bípedos y carnívoros. Vivieron desde el Jurásico superior hasta el Cretácico inferior en lo que hoy es Europa, Asia y parte de América del Sur (Weishampel *et al.*, 2004).



**Coelophysidae:** Presentaban huesos ahuecados y dientes heterodontos. Tenían un cuello largo y flexible y una larga cola. Eran



carnívoros bípedos que vivieron desde el Triásico superior al Jurásico inferior en América del Norte, Europa y África (Weishampel *et al.*, 2004).

**Ornithomimidae:** Poseían un cuello largo, un pico carente de dientes y un aspecto parecido al de los avestruces. Eran herbívoros. Vivieron en el Cretácico superior en América del Norte y Asia (Weishampel *et al.*, 2004).



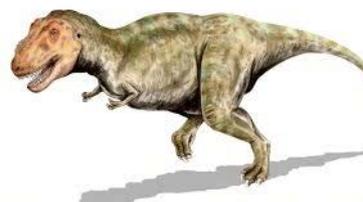
**Therizinosauria:** Presentan un cráneo especializado, y muchos dientes simétricos, no curvados. Eran bípedos y carnívoros. Vivieron en el periodo Cretácico en lo que hoy es el oeste de América del Norte, China y Mongolia (Weishampel *et al.*, 2004).



**Troodontidae:** Eran pequeños dinosaurios con dientes serrados y una gran garra con forma de hoz en el pie. Sus extremidades anteriores eran proporcionalmente largas, eran bípedos y carnívoros. Vivieron desde el Jurásico superior hasta el Cretácico superior en América del Norte, Europa y Asia (Weishampel *et al.*, 2004).



**Tyrannosauridae:** Era una familia de terópodos que se caracterizaba por tener cráneos grandes con una dentición heterodonta especializada. Tenía extremidades anteriores muy reducidas y extremidades posteriores largas. Eran bípedos y carnívoros. Vivieron en el Cretácico superior en América del Norte y Asia (Weishampel *et al.*, 2004).



- Terópodos maniraptoranos.

**Avimimidae:** Son dinosaurios de pequeño tamaño con un pico córneo, desdentado y aserrado. Tenía garras estrechas y cola larga. Eran bípedos y herbívoros. Vivieron en el Cretácico superior de Asia (Weishampel *et al.*, 2004).



**Caenagnathidae:** Se cree que presentaban plumas a lo largo de su cuerpo. Presentaban extremidades anteriores y posteriores largas. Eran bípedos y carnívoros. Vivieron en el Cretácico superior en lo que hoy es América del Norte y Asia (Weishampel *et al.*, 2004).



**Oviraptoridae:** Tenía un hocico reducido, un pico con pocos dientes o ninguno, y un cráneo pequeño con una cresta ósea. Extremidades superiores grandes, una cola corta y se cree que tenían plumas.



Vivieron durante el periodo Cretácico de América del Norte y Asia (Weishampel *et al.*, 2004).

### *Descripción de la morfología de las huellas.*

Existen cinco morfotipos genéricos de huellas descritos para dinosaurios: ornitópodos, terópodos, saurópodos, tireóforas y ceratópsidas. Las huellas ornitópodos de los pies son tridáctilas, generalmente más anchas que largas, o tan anchas como largas, simétricas o asimétricas (Lockley y Matsukawa, 1999). Las uñas no suelen dejar impresiones bien definidas y cuando las dejan estas a veces son cónicas y, relativamente largas y delgadas (Piñuela *et al.*, 2016). Presentaban dedos anchos con extremos redondeados, robustos, en ocasiones relativamente largos y delgados orientados anteriormente (Moreno *et al.*, 2012; Piñuela *et al.*, 2016). Las huellas de los pies terópodos presentan impresiones tridáctilas o tetradáctilas, más largas que anchas y asimétricas (Lockley y Matsukawa, 1999; Moreno *et al.*, 2012). Tienen dedos gruesos o estrechos, afilados, orientados anteriormente y divergentes (Lockley y Matsukawa, 1999; Barco *et al.*, 2006; Moreno *et al.*, 2012; McCrea *et al.*, 2014). También poseían marcas de garras con bordes afilados (Moreno *et al.*, 2012). Las huellas de los pies saurópodos son en líneas generales redondeadas a rectangulares donde los dedos son cortos, orientados anteriormente y sus marcas son tetradáctilas, mientras que las de las manos tienen forma de media luna (Reisz *et al.*, 2012). Las huellas de los pies de los tireóforos tienen una forma tridáctila a tetradáctila, con dedos cortos y orientados anteriormente. Las impresiones de las manos de estos dinosaurios tienen entre 3 y 5 dedos. Por último, las huellas de los pies de los ceratópsidos son tetradáctilas con dedos anchos y dispuestos en abanico anteriormente. Mientras que las manos presentan impresiones de tres dedos orientados anteriormente y dos lateralmente. Son muy escasas en el registro icnológico mundial (Thulborn, 1990).

### *Definición de las conductas gregarias estudiadas.*

Se han analizado tres tipos de conductas gregarias distintas: desplazamiento en manada, cuidado parental y caza en grupo. A continuación, se definirá que es lo que se ha considerado para cada una de ellas:

*Desplazamiento en manada:* este tipo de conducta va a ser inferida en el registro fósil cuando se encuentren huesos o huellas dentro de un grupo de individuos de la misma especie en el que, o bien, son todos adultos o todos juveniles. Si se encuentran huesos o huellas de individuos de diferentes edades juntos será considerado como un registro de cuidado parental.

*Cuidado parental*: esta conducta se va a ver reflejada en el registro fósil en el momento en el que se encuentren huesos o huellas de individuos adultos asociado a huesos, huellas o huevos de individuos juveniles o bebés, y todos ellos deben ser de la misma especie.

*Caza en grupo*: este tipo de conducta será considerada cuando se vea reflejado en el registro fósil huesos o huellas de terópodos y saurópodos u ornitópodos asociados.

## Resultados y Discusión

Se han leído 30 artículos, en ellos se han analizado un total de 81 evidencias fósiles consideradas como conductas gregarias de desplazamiento en manada, cuidado parental y caza en grupo según nuestra definición (ver material y métodos). Del conjunto total de evidencias de comportamiento gregario de los dinosaurios durante el Mesozoico se ha hallado un total de 25 registros pertenecientes al grupo de los dinosaurios ornitisquios, y 56 al de los saurisquios (Tabla 1).

<b>Orden</b>	<b>Clado</b>	<b>Registro óseo</b>	<b>Registro oológico</b>	<b>Registro icnológico</b>
Ornitisquios	Ornitópodos	4	0	6
	Tireóforos	10	0	0
	Marginocéfalos	5	0	0
Total ornitisquios		19	0	6
Saurisquios	Saurópodos	3	1	8
	Terópodos	29	2	13
Total saurisquios		32	3	21
<b>Total ornitisquios + saurisquios</b>		<b>51</b>	<b>3</b>	<b>27</b>

Tabla 1. Registro fósil con información etológica a nivel mundial.

Una vez analizados los datos, podemos observar que el registro fósil más abundante es el perteneciente al orden de los saurisquios (69% de casos). Dentro de dicho orden, el registro óseo representa más del cincuenta por ciento de evidencias, seguido del icnológico (37,5%), y por último el oológico asociado a huesos que es muy escaso (5,3 % de los datos). Dentro del grupo de los ornitisquios, en tireóforos y marginocéfalos el 100% de las evidencias de comportamiento gregario proceden del registro óseo (huesos, Tabla 1, Fig.9), mientras que, en ornitópodos, proceden tanto del óseo como del icnológico, éste último con mayor frecuencia (Tabla 1). En relación al grupo de los saurisquios, los saurópodos presentan un registro icnológico abundante, seguido por un registro óseo y oológico asociado a huesos pobre (sobre todo este último mencionado). Por otra parte, los terópodos poseen un registro óseo muy rico, seguido por un registro icnológico menos rico, y un registro oológico asociado a huesos escaso (Fig. 9).

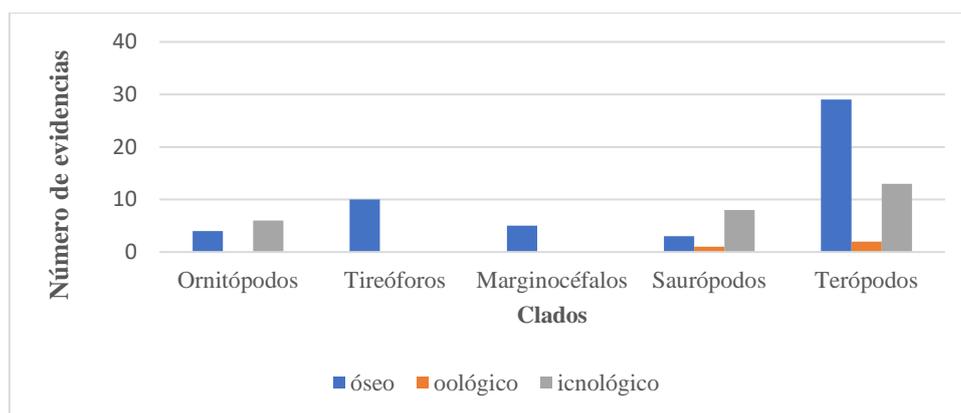


Figura 9. Representa el número de registros fósiles de cada grupo.

### *Análisis del registro óseo.*

Dentro de este registro la conducta más frecuente inferida es la de desplazamiento en manada (38 casos), seguida por la de cuidado parental (12 casos), y, en último término, la de caza (1 caso). En dicho registro podemos ver que las conductas gregarias son más frecuentes dentro del orden de los saurisquios y, que la conducta de desplazamiento en manada es la más abundante para ambos órdenes, a la par que la de caza es la menos frecuente. En la tabla 2 se puede ver que dentro del orden de los ornitisquios son los tireóforos quienes presentan un mayor número de evidencias de gregarismo, destacando la conducta de desplazamiento en manada, sobre todo a nivel de las familias Nodosauridae y Stegosauridae, y la de cuidado parental en menor proporción (familias Ankylosauridae, Nodosauridae y Stegosauridae). Seguido por el clado de los marginocéfalos, quienes presentan tanto conductas de desplazamiento en manada como de cuidado parental, siendo la de cuidado parental más frecuente y con igual proporción a nivel de las tres familias que se han estudiado (Bagaceratopsidae, Ceratopsidae y Psittacosauridae). Por otra parte, los ornitópodos son el grupo dentro de este orden que menor número de conductas gregarias presentan. Poseen las conductas de desplazamiento en manada (con un sólo registro perteneciente a la familia Fabrosauridae) y cuidado parental (con tres casos pertenecientes a las familias Camptosauridae, Hadrosauridae y Thescelosauridae). Dentro del orden de los saurisquios, son los terópodos no maniraptoranos quienes presentan un mayor número de evidencias de gregarismo, y los saurópodos los que menos. De esta manera, los terópodos no maniraptoranos presentan 24 evidencias de conductas gregarias (destacando las familias Allosauridae, Coelophysidae, Ornithomimidae y Tyrannosauridae), seguido de los terópodos maniraptoranos quienes no exhiben conductas de caza, sólo conductas de desplazamiento en manada (4 casos) destacando la familia Oviraptoridae y cuidado parental (1 caso) perteneciente a la familia Avimimidae. Por último, el clado que menos presenta conductas de gregarismo dentro de este grupo son los saurópodos, quienes sólo presentan conductas de

desplazamiento en manada (3 casos). Estos casos pertenecen a las familias Cetiosauridae, Diplodocidae y Saltosauridae (Fig.10).

Clado	Subclado	Familias	Desplazamiento en manada	Cuidado parental	Caza
<b>Ornitópodos</b>		Camptosauridae	0	1	0
		Fabrosauridae	1	0	0
		Hadrosauridae	0	1	0
		Iguanodontidae	0	0	0
		Thescelosauridae	0	1	0
<b>Tireóforos</b>		Ankylosauridae	1	1	0
		Nodosauridae	3	1	0
		Stegosauridae	3	1	0
<b>Marginocéfalos</b>		Bagaceratopsidae	0	1	0
		Ceratopsidae	1	1	0
		Psittacosauridae	1	1	0
<b>Saurópodos</b>		Cetiosauridae	1	0	0
		Diplodocidae	1	0	0
		Saltosauridae	1	0	0
		Camarasauridae	0	0	0
<b>Terópodos</b>	Maniraptoranos	Avimimidae	1	1	0
		Caenagnathidae	1	0	0
		Oviraptoridae	2	0	0
	Resto de terópodos	Abelisauridae	2	0	0
		Allosauridae	4	0	0
		Carcharodontosauridae	1	0	0
		Compsognathidae	1	1	0
		Coelophysidae	4	0	0
		Ornithomimidae	3	1	0
		Therizinosauria	2	0	0
		Troodontidae	1	0	0
Tyrannosauridae	3	0	1		

Tabla 2. Evidencias de los tres tipos de comportamiento gregario a partir del registro óseo a nivel mundial.

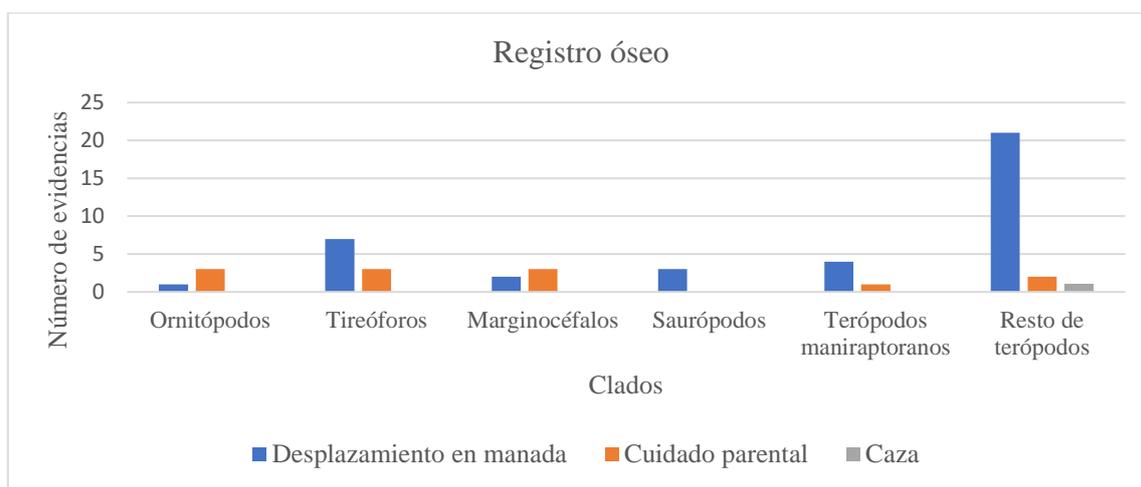


Figura 10. Número de registros de conductas gregarias en los distintos grupos estudiados.

Si contrastamos los datos obtenidos con las hipótesis sobre el comportamiento de los diferentes grupos de dinosaurios vemos que para el orden de los ornitisquios se hipotetiza que eran dinosaurios gregarios (Varricchio *et al.*, 2008; Currie y Eberth, 2010; Zhao *et al.*, 2014). Los tres grupos, ornitópodos, tireóforos y marginocéfalos, tenían cuidado parental y desplazamiento en manada. Según los datos obtenidos en nuestro trabajo (Tabla 2), se observa que dichas conductas se dan en 10 familias de las 11 estudiadas, y con una proporción similar en el número de evidencias.

Para el orden de los saurisquios se hipotetiza que eran dinosaurios gregarios (Varricchio *et al.*, 2008; Currie y Eberth, 2010; Ibiricu *et al.*, 2013; Funston *et al.*, 2016). Como se observa en la tabla 2, a nivel de familias la mayoría de ellas presentan algún caso de comportamiento gregario. A nivel de clados, en los saurópodos a partir del registro óseo sólo se ha inferido la conducta de desplazamiento en manada, en los terópodos maniraptoranos desplazamiento en manada y cuidado parental, y en los terópodos no maniraptoranos los tres tipos de conductas (Currie y Eberth, 2010; Funston *et al.*, 2016). Nuestros resultados (Tabla 2) muestran que en el registro fósil analizado el comportamiento de desplazamiento en manada es el más común en todos los clados (28 casos que representan el 87,5% de evidencias). El cuidado parental está representado en los terópodos (maniraptoranos y no maniraptoranos, 9,4% de los casos) y la caza sólo en terópodos no maniraptoranos (3,1 % de los casos).

### *Análisis del registro oológico asociado a huesos.*

Con respecto a este registro el número de evidencias de gregarismo obtenidas pertenecen al orden de los saurisquios (Tabla 3, Fig. 11). La conducta de cuidado parental fue

la más inferida (2 casos), seguida por la de desplazamiento en manada (1 caso), y, la única conducta que no ha sido posible ser inferida es la de caza (0 casos) (Tabla 3, Fig. 11).

El cuidado parental se ha inferido en saurópodos (familia Camarasauridae) y en terópodos maniraptoranos (Oviraptoridae); y el desplazamiento en manada en la familia Coelophysidae perteneciente al subclado de los terópodos no maniraptoranos (Tabla 3).

Clado	Subclado	Familias	Desplazamiento en manada	Cuidado parental	Caza
<b>Ornitópodos</b>		Camptosauridae	0	0	0
		Fabrosauridae	0	0	0
		Hadrosauridae	0	0	0
		Iguanodontidae	0	0	0
		Thesceosauridae	0	0	0
<b>Tireóforos</b>		Ankylosauridae	0	0	0
		Nodosauridae	0	0	0
		Stegosauridae	0	0	0
<b>Marginocéfalos</b>		Bagaceratopsidae	0	0	0
		Ceratopsidae	0	0	0
		Psittacosauridae	0	0	0
<b>Saurópodos</b>		Cetiosauridae	0	0	0
		Diplodocidae	0	0	0
		Saltosauridae	0	0	0
		Camarasauridae	0	<b>1</b>	0
<b>Terópodos</b>	Maniraptoranos	Avimimidae	0	0	0
		Caenagnathidae	0	0	0
		Oviraptoridae	0	<b>1</b>	0
	Resto de terópodos	Abelisauridae	0	0	0
		Allosauridae	0	0	0
		Carcharodontosauridae	0	0	0
		Compsognathidae	0	0	0
		Coelophysidae	<b>1</b>	0	0
		Ornithomimidae	0	0	0
		Therizinosauria	0	0	0
		Troodontidae	0	0	0
Tyrannosauridae	0	0	0		

Tabla 3. Evidencias de los tres tipos de comportamiento gregario a partir del registro oológico asociado a huesos a nivel mundial.

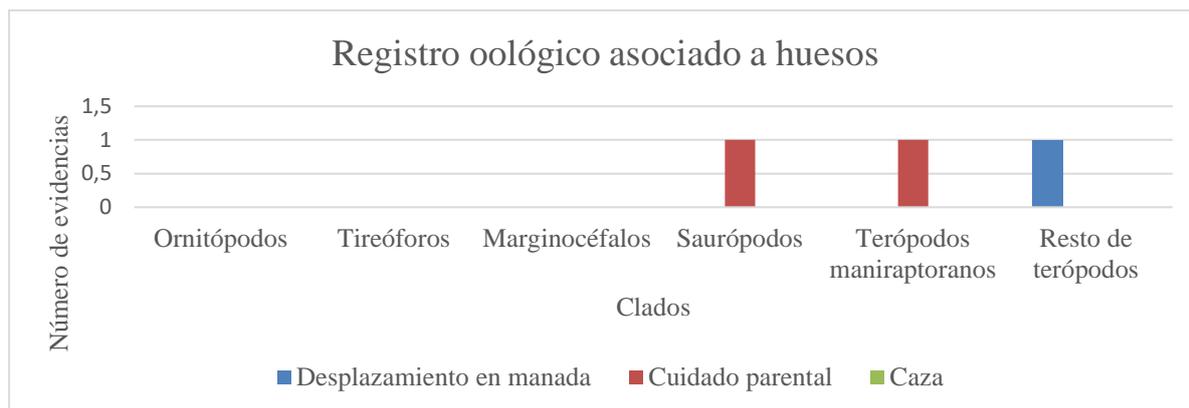


Figura 11. Número de casos de conductas gregarias inferidas a partir del registro fósil de huevos asociados a huesos en los distintos grupos estudiados.

Se constata el escaso número de yacimientos con restos fósiles de huevos asociados a huesos de dinosaurios (tres casos). Y que la mayoría de ellos (aproximadamente el 66 %) reflejan conducta de cuidado parental. Ninguna familia presentaba comportamiento de caza (Barco *et al.*, 2006; Reisz *et al.*, 2012).

#### *Análisis del registro icnológico.*

Dentro de este tipo de registro, la conducta de desplazamiento en manada es la inferida con mayor frecuencia (24 casos), seguida por la de cuidado parental (3 casos). La única conducta no inferida a partir del registro de huellas es la de caza (Tabla 4).

Los ornitópodos presentan tanto conductas de desplazamiento en manada, como de cuidado parental, siendo las primeras más numerosas (5 casos). Los saurópodos presentan, al igual que los ornitópodos, mayor número de registro de conductas gregarias de desplazamiento en manada que de cuidado parental (Tabla 4). Por otro lado, los terópodos sólo presentan conducta de desplazamiento en manada (Tabla 4, Fig. 12). Ninguno de los tres clados presenta conducta de caza. En relación a dicho registro son los terópodos quienes presentan un mayor número de evidencias de gregarismo, siendo los ornitópodos los que menos (Fig. 12).

Clado	Desplazamiento en manada	Cuidado parental	Caza
<b>Ornitópodo</b>	5	1	0
<b>Saurópodo</b>	6	2	0
<b>Terópodo</b>	13	0	0

Tabla 4. Número de casos de conductas gregarias inferidas a partir del registro icnológico a nivel mundial.

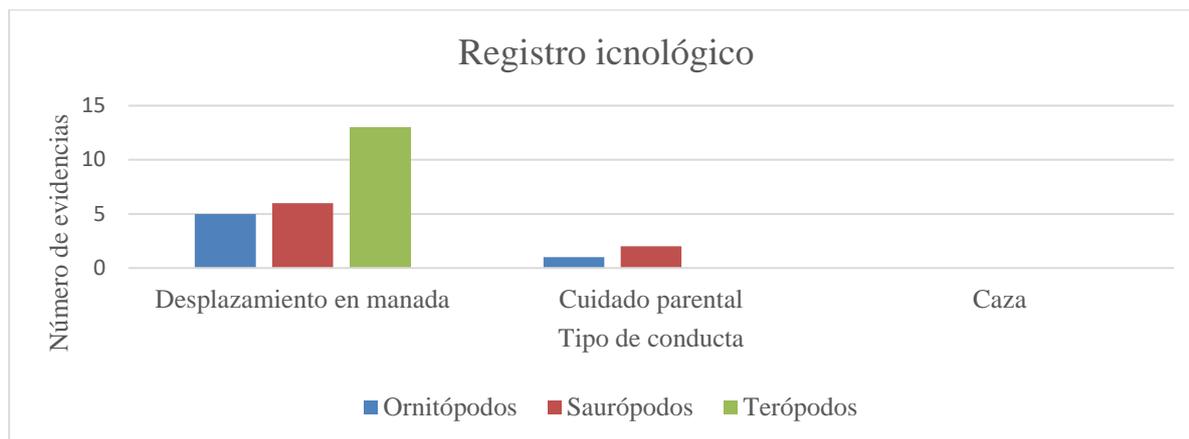


Figura 12. Número de evidencias de conductas gregarias a partir de huellas en los distintos grupos estudiados.

Dos tipos de comportamiento gregario (desplazamiento en manada y cuidado parental) han sido inferidos a partir de las trazas fósiles, tanto en ornitisquios como en saurisquios. Dentro de los primeros, solo en el clado de los ornitópodos, y dentro de los segundos en todos sus clados. Los terópodos presentaban tan sólo conducta de desplazamiento en manada (Ostrom, 1972; Matsukawa *et al.*, 1997; Lockley y Matsukawa, 1999; Barco *et al.*, 2006; Piñuela *et al.*, 2016). Los resultados obtenidos del análisis del registro fósil icnológico de los dinosaurios muestran que casi el 90% de los casos estudiados reflejan conducta de desplazamiento en manada; y cerca del 50% de ellos corresponden al clado de los terópodos; el cuidado parental sólo se ha inferido en los clados ornitópodos y saurópodos (Tabla 4, Fig. 12).

#### *Análisis de las conductas gregarias frente a los hábitos alimenticios.*

Según la muestra analizada, se observan más casos de gregarismo en dinosaurios carnívoros que en herbívoros (Tabla 5; Fig 13). Y tanto en los carnívoros como en los herbívoros predominan las evidencias de gregarismo en el registro óseo (huesos), en segundo lugar, el icnológico (huellas) y en último lugar en el oológico asociado a huesos (Tabla 5). También destacamos que en el registro icnológico es mayor el número de evidencias de gregarismo en los herbívoros que en los carnívoros.

Tipo de alimentación en dinosaurios	Registro óseo	Registro icnológico	Registro oológico
Carnívoros	29	13	2
Herbívoros	22	14	1

Tabla 5. Evidencias de gregarismo en los casos estudiados según su tipo de alimentación.

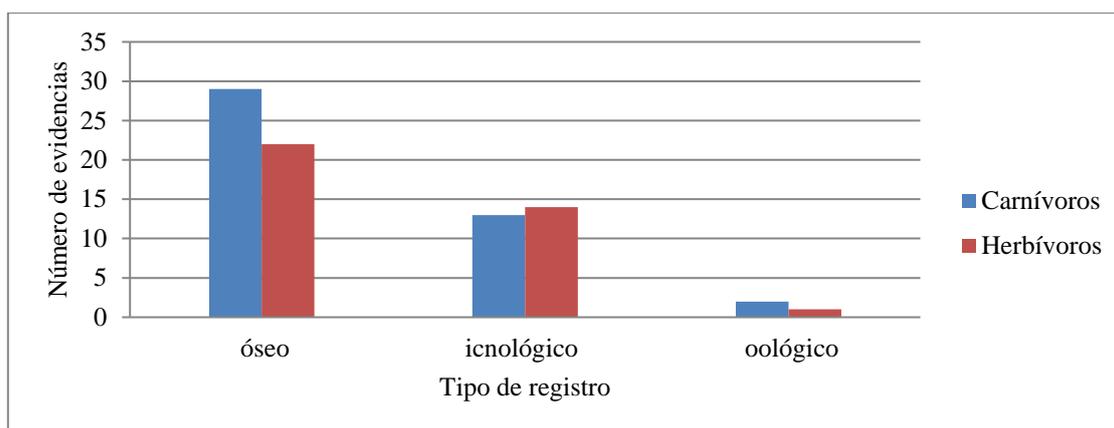


Figura 13. Número de evidencias de gregarismo según los tres tipos de registros analizados en carnívoros y herbívoros.

Como hemos dicho el número de evidencias de comportamiento gregario para la muestra analizada es superior en dinosaurios carnívoros que en herbívoros, aunque en dicha muestra hay un mayor número de familias con hábitos alimenticios herbívoros (ver material y métodos); y, además, se asume (por comparación con ecosistemas actuales) que la abundancia de estos últimos era mayor en los ecosistemas mesozoicos (Moreno *et al.*, 2012). No se conoce información suficiente para explicar este resultado; una posible explicación puede ser que el estudio general a lo largo de la historia se ha centrado más en dinosaurios de alimentación carnívora debido a que estos han despertado más interés en la comunidad científica, y, por lo tanto, se ha publicado a nivel bibliográfico más información sobre ellos.

### *Representación de los tipos de comportamiento gregario estudiados*

El registro fósil con señales de gregarismo en dinosaurios analizado (81 casos estudiados) muestra que el desplazamiento en manada es el comportamiento más frecuente en el registro fósil de dinosaurios (78 % de los casos, Fig. 14), y se ha inferido principalmente a partir del registro óseo e icnológico (47 % y 30% respectivamente, Fig. 15). El cuidado parental representa el 21 % de los casos analizados y la caza en grupo, en cambio sólo se ha inferido en un caso a partir de huesos (Fig. 15).

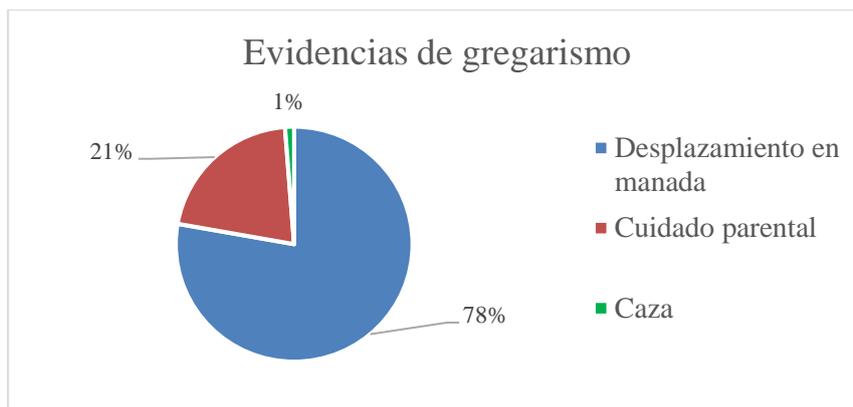


Figura 14. Porcentaje de evidencias de gregarismo según el tipo de comportamiento inferido en dinosaurios a nivel mundial.

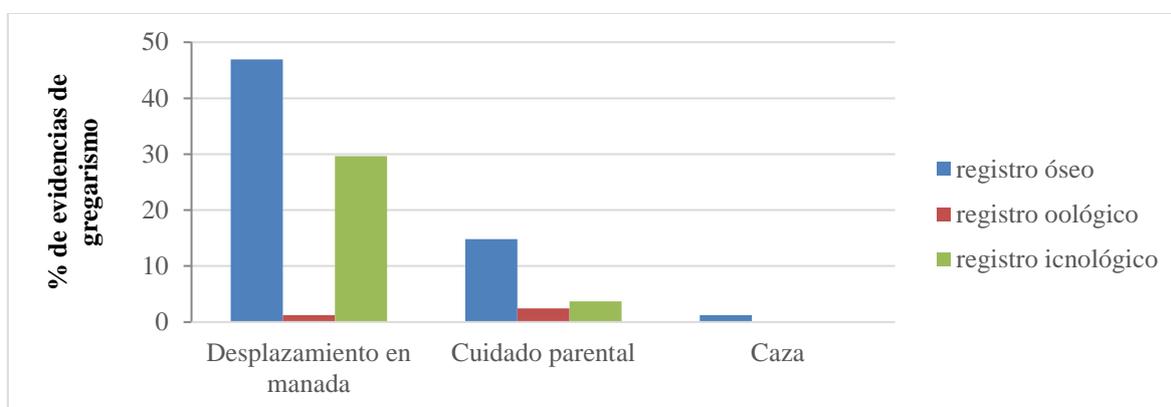


Figura 15. Porcentaje de evidencias de comportamiento gregario según el tipo de comportamiento inferido y tipo de registro en dinosaurios a nivel mundial.

Al establecer una conducta o comportamiento gregario en dinosaurios es necesario contar con diversas evidencias fósiles, que no dependan de factores tafonómicos o subjetivos, y comparar con especies actuales relacionadas filogenéticamente o no con los dinosaurios (Currie y Eberth, 2010; Junchang *et al.*, 2015). Así por ejemplo, en el género *Albertosaurus* de la familia Tyrannosauridae se ha inferido comportamiento gregario similar al de los cocodrilos y las aves a partir de huesos y huellas (Currie y Eberth, 2010; Junchang *et al.*, 2015).

La paleoetología es una ciencia importante porque nos permite hacer estudios comparativos de comportamiento de faunas ancestrales con las actuales, a la par que nos proporciona conocer cuando aparece un determinado comportamiento gregario.

## *Conclusiones:*

1. Tras la revisión bibliográfica se han obtenido 81 evidencias de comportamiento gregario en el registro fósil de dinosaurios (óseo, oológico asociado a huesos e icnológico). Se observa que la mayoría de las evidencias proceden del registro óseo (63%) y la minoría del oológico asociado a huesos (3,7 % de los casos).
2. Se han definido tres conductas gregarias a partir de la bibliografía revisada que corresponden a desplazamiento en manada, cuidado parental y caza en grupo.
3. El análisis del registro óseo refleja los tres tipos de conductas gregarias definidas. La de desplazamiento en manada es la más frecuente (87,5% de los casos). Esta se da con mayor frecuencia en terópodos no maniraptoranos (48,35%) y con menor abundancia en ornitópodos (2,3%). La conducta de cuidado parental es la segunda más frecuente (9,4% de los casos) dándose con mayor abundancia en ornitópodos, tireóforos y marginocéfalos (2,35%) y con menos en terópodos maniraptoranos (0,78%). No está presente en saurópodos. La conducta de caza es la menos inferida (3,1% de los casos), estando tan sólo presente en terópodos no maniraptoranos dentro de la familia Tyrannosauridae.
4. El análisis del registro oológico asociado a huesos presenta sólo 2 de las 3 conductas definidas. Estas conductas son las de desplazamiento en manada y cuidado parental. La conducta de desplazamiento en manada (33,33% de los casos) ha sido inferida dentro del clado de los terópodos no maniraptoranos por la familia Coelophysidae, y la de cuidado parental (66,67% de los casos) ha sido reflejada tan sólo por la familia Camarasauridae dentro del clado de los saurópodos (33,33%) y por la familia Oviraptoridae dentro del subclado de los terópodos maniraptoranos (33,33%).
5. El análisis del registro icnológico ha sido utilizado para inferir dos tipos de conductas gregarias: la conducta de desplazamiento en manada, que es la más frecuente (88,89% de los casos), y se ha inferido principalmente en terópodos (48,15%) y ornitópodos (18,52%). La conducta de cuidado parental es la menos abundante (11,11% de los casos) reflejándose con mayor frecuencia en saurópodos (7,41%).
6. El conjunto de evidencias de comportamiento analizadas muestra que el desplazamiento en manada ha sido inferido más frecuentemente en los dinosaurios (cerca del 80 % de los casos estudiados).

## *Conclusions:*

1. After the literature review, 81 evidence of gregarious behavior has been obtained in the fossil record of dinosaurs (bone, oological associated with bones and icnological). It is observed that most of the evidence comes from the bone registry (63%) and the minority of the bone associated oological (3.7% of the cases).
2. Three gregarious behaviors have been defined from the revised bibliography corresponding to herd displacement, parental care and group hunting.
3. The analysis of the bone record reflects the three types of gregarious behaviors defined. Herd displacement is the most frequent (87.5% of cases). This occurs more frequently in non-maniraptoran theropods (48.35%) and with less abundance in ornithopods (2.3%). Parental care behavior is the second most frequent (9.4% of cases) with greater abundance in ornithopods, tyreophorans and marginocephalians (2.35%) and with less in maniraptoran theropods (0.78%). It is not present in sauropods. Hunting behavior is the least inferred (3.1% of cases), being only present in non-maniraptoran theropods within the Tyrannosauridae family.
4. The analysis of the oological record associated with bones shows only 2 of the 3 defined behaviors. These behaviors are those of herd displacement and parental care. Herd displacement behavior (33.33% of cases) has been inferred within the clade of non-maniraptoran theropods by the Coelophysidae family, and that of parental care (66.67% of cases) has been reflected only by the family Camarasauridae within the clade of the sauropods (33.33%) and by the family Oviraptoridae within the subclade of the maniraptorans theropods (33.33%).
5. The analysis of the icnological record has been used to infer two types of gregarious behaviors: the behavior of herd displacement, which is the most frequent (88.89% of cases), and has been inferred mainly in theropods (48.15%) and ornithopods (18.52%). The parental care behavior is the least abundant (11.11% of the cases) reflected most frequently in sauropods (7.41%).
6. The set of behavioral evidence analyzed shows that displacement in the herd has been inferred more frequently in dinosaurs (about 80% of the cases studied).

## Bibliografía

- Barco, J.L., Canudo, J.I. y Ruiz-Omeñaca, J.I.** 2006. New data on *Therangospodus oncalensis* from the Berriasian Fuentesalvo tracksite (Villar del Río, Soria, Spain): an example of gregarious behaviour in theropod dinosaurs. *Ichnos*. **13**: 237-248.
- Currie, P.J. y Eberth, D.A.** 2010. On gregarious behavior in *Albertosaurus*. *Canadian Journal of Earth Sciences*. **47**: 1277-1289.
- Currie, P.J., Badamgarav, D., Koppelhus, E.B., Sissons, R. y Vickaryous, M.K.** 2011. Hands, feet, and behaviour in *Pinacosaurus* (Dinosauria: Ankylosauridae). *Acta Palaeontologica Polonica*. **56** (3): 484-504.
- Funston, G.F., Currie, P.J., Eberth, D.A., Ryan, M.J., Chinzorig, T., et al.** 2016. The first oviraptorosaur (Dinosauria: Theropoda) bonebed: evidence of gregarious behaviour in a maniraptoran theropod. *Scientific Reports* **6**: 35782.
- García-Ortiz, E. y Pérez-Lorente, F.** 2014. Palaeoecological inferences about dinosaur gregarious behaviour based on the study of tracksites from La Rioja area in the Cameros Basin (Lower Cretaceous, Spain). *Journal of Iberian Geology*. **40**(1): 113-127.
- Ibiricu, L.M., Martínez, R.D., Casal, G.A. y Cerda, I.A.** 2013. The Behavioral Implications of a Multi-Individual Bonebed of a Small Theropod Dinosaur. *Plos One*. **8**: e64253.
- Junchang, L., Kobayashi, Y., Deeming, C. y Liu, Y.** 2015. Post-natal parental care in a Cretaceous diapsid from northeastern China. *Geosciences Journal*. **19**: 273-280.
- Lockley, M.G. y Matsukawa, M.** 1999. Some observations on trackway evidence for gregarious behavior among small bipedal dinosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **150**: 25-31.
- Lucas, S.G.** 2007: *Dinosaurios: Un libro de texto*. New York.
- Marmi, J., Vila, B., Martín-Closas, C. y Villalba-Breva, S.** 2014. Reconstructing the foraging environment of the latest titanosaurs (Fumanya dinosaur tracksite, Catalonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **410**: 380-389.
- Matsukawa, M., Hamuro, T., Mizukami, T. y Fujii, S.** 1997. First trackway evidence of gregarious dinosaurs from the Lower Cretaceous Tetori Group of eastern Toyama Prefecture, central Japan. *Cretaceous Research*. **18**(4): 603-619.
- McCrea, R.T., Buckley, L.G., Farlow, J.O., Lockley, M.G., Currie, P.J., et al.** 2014. A 'Terror of Tyrannosaurs': The First Trackways of Tyrannosaurids and Evidence of Gregariousness and Pathology in Tyrannosauridae. *Plos One*. **9**(7): e103613.
- Meng, Q., Liu, J., Varricchio, D.J., Huang, T. y Gao, C.** 2004. Parental care in an ornithischian dinosaur. *Nature*. **431**: 145-146.
- Moreno, K., de Valais, S., Blanco, N., Tomlinson, A.J., Jacay, J., et al.** 2012. Large Theropod Dinosaur Footprint Associations in Western Gondwana: Behavioural and Palaeogeographic Implications. *Acta Palaeontologica Polonica*. **57**(1):73-83.
- Norell, M.A., Clark, J.M., Chiappe, L.M. y Dashzeveg, D.** 1995. A nesting dinosaur. *Letters to nature*. **378**: 774-776.
- Ostrom, J. H.** 1972. Were some dinosaurs gregarious?. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **11**: 287-301.
- Paik, I.S., Kim, H.Y., Lim, J.D. y Lee, Y.I.** 2011. Diverse tooth marks on an adult sauropod bone from the Early Cretaceous, Korea: implications in feeding behaviour of theropod dinosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **309**: 342-346.
- Pérez-Lorente, F.** 2003. Aportaciones de los yacimientos de la Barguilla, Santisol y Santa Juliana (Hornillos de Cameros, La Rioja. España), p. 161-194. *En*: F. Pérez-Lorente (Coord). *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. Instituto de Estudios Riojanos. Logroño.
- Piñuela, L., García-Ramos, J.C., Romano, M. y Ruiz-Omeñaca, J.I.** 2016. First Record of Gregarious Behavior in Robust Medium-Sized Jurassic Ornithopods: Evidence from the Kimmeridgian Trackways of Asturias (N. Spain) and Some General Considerations on Other Medium-Large Ornithopod Tracks in the Mesozoic Record. *Spanish Journal of Palaeontology*, **23** (3-4) 298-311.
- Reisz, R.R., Evans, D.C., Roberts, E.M., Sues, H-D. y Yates, A.M.** 2012. Oldest known dinosaurian nesting site and reproductive biology of the Early Jurassic sauropodomorph *Massospondylus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **109**: 2428-2433
- Thulborn, T.** 1990. *Dinosaur Tracks*. Chapman and Hall Australia, Thomas Nelson Australia, 480 La Trobe Street, PO Box 4725, Melbourne 3000.
- Varricchio, D.J., Sereno, C.J., Zhao, X.J., Lin, T., Wilson, J., et al.** 2008. Mud-trapped herd captures evidence of distinctive dinosaur sociality. *Acta Palaeontologica Polonica*. **53**(4):567-578.
- Weishampel, D. B., Dodson, P. y Osmólska, H.** 2004. *The dinosauria*. Univ of California Press.
- Wilson, E.O.** 1975. *Sociobiology: The New Syntesis*. Belknap Press, Cambridge.
- Zhao, Q., Benton, M.J., Xu, X. y Martín-Sender, P.** 2014. Juvenile-only cluster and behaviour of the Early Cretaceous dinosaur *Psittacosaurus*. *Acta Palaeontologica Polonica*. **59** (4): 827-833.