

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.

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).

Orden	Clado	Registro óseo	Registro oológico	Registro icnológico
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
Total ornitisquios + saurisquios		51	3	27

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 el 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).

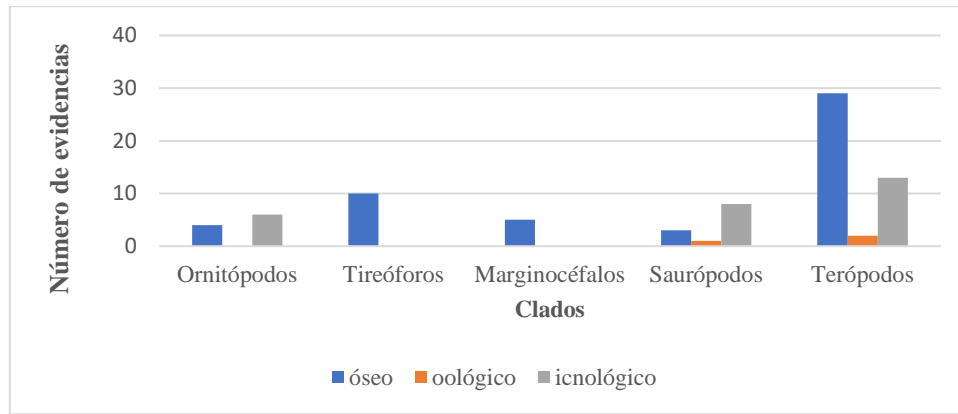


Figura 9. Representa el número de registros fósiles de cada grupo.

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
Ornitópodos		Camptosauridae	0	1	0
		Fabrosauridae	1	0	0
		Hadrosauridae	0	1	0
		Iguanodontidae	0	0	0
		Thescelosauridae	0	1	0
Tireóforos		Ankylosauridae	1	1	0
		Nodosauridae	3	1	0
		Stegosauridae	3	1	0
Marginocéfalos		Bagaceratopsidae	0	1	0
		Ceratopsidae	1	1	0
		Psittacosauridae	1	1	0
Saurópodos		Cetiosauridae	1	0	0
		Diplodocidae	1	0	0
		Saltosauridae	1	0	0
		Camarasauridae	0	0	0
Terópodos	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.

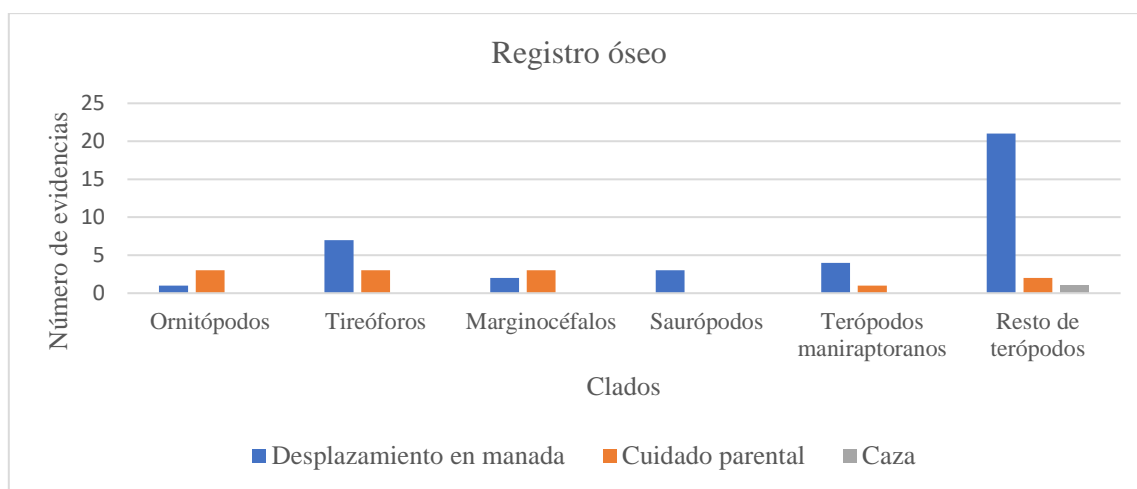


Figura 10. Número de registros de conductas gregarias en los distintos grupos estudiados.

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
Ornitópodos		Camptosauridae	0	0	0
		Fabrosauridae	0	0	0
		Hadrosauridae	0	0	0
		Iguanodontidae	0	0	0
		Thesceosauridae	0	0	0
Tireóforos		Ankylosauridae	0	0	0
		Nodosauridae	0	0	0
		Stegosauridae	0	0	0
Marginocéfalos		Bagaceratopsidae	0	0	0
		Ceratopsidae	0	0	0
		Psittacosauridae	0	0	0
Saurópodos		Cetiosauridae	0	0	0
		Diplodocidae	0	0	0
		Saltosauridae	0	0	0
		Camarasauridae	0	1	0
Terópodos	Maniraptoranos	Avimimidae	0	0	0
		Caenagnathidae	0	0	0
		Oviraptoridae	0	1	0
	Resto de terópodos	Abelisauridae	0	0	0
		Allosauridae	0	0	0
		Carcharodontosauridae	0	0	0
		Compsognathidae	0	0	0
		Coelophysidae	1	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.

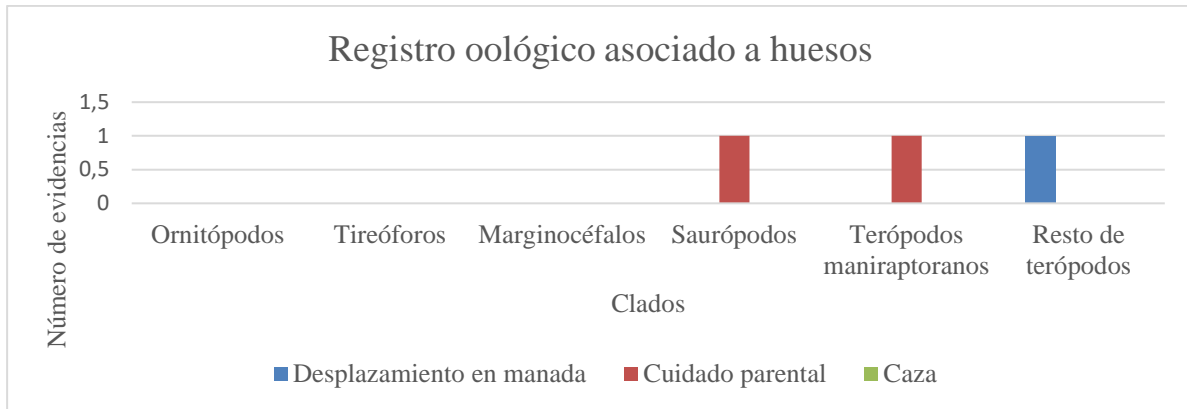


Figura 11. Número de casos de conductas gregarias inferidas a partir del registro fósil de huevos asociados a huesos en los distintos grupos estudiados.

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
Ornitópodo	5	1	0
Saurópodo	6	2	0
Terópodo	13	0	0

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

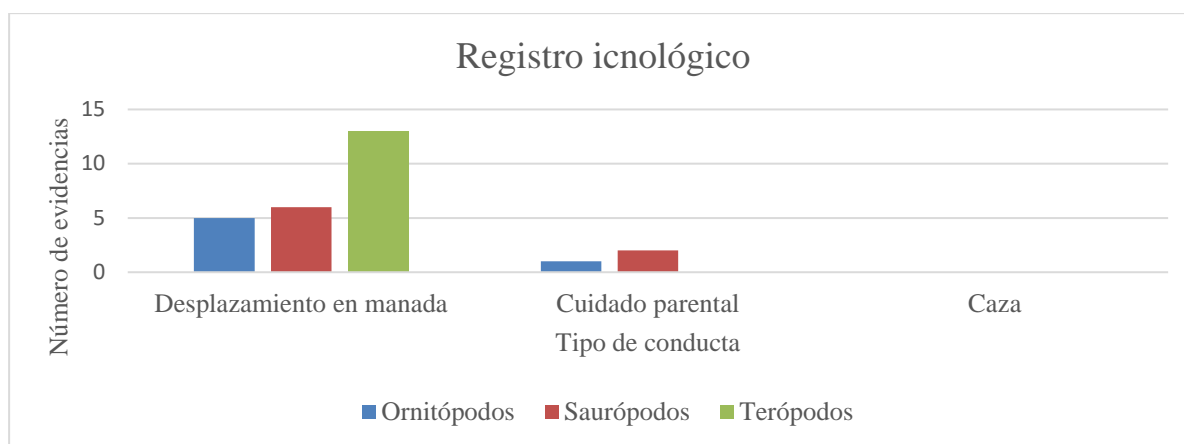


Figura 12. Número de evidencias de conductas gregarias a partir de huellas en los distintos grupos estudiados.

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.

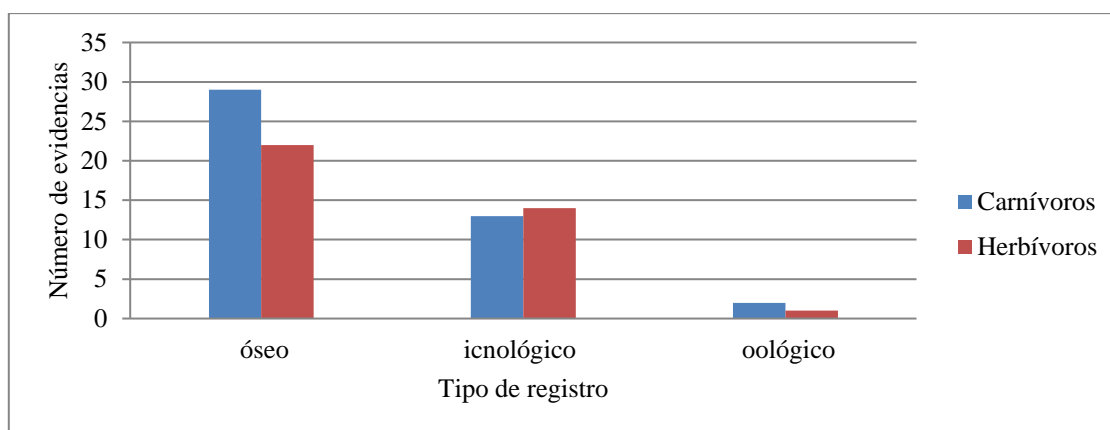


Figura 13. Número de evidencias de gregarismo según los tres tipos de registros analizados en carnívoros y herbívoros.

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).

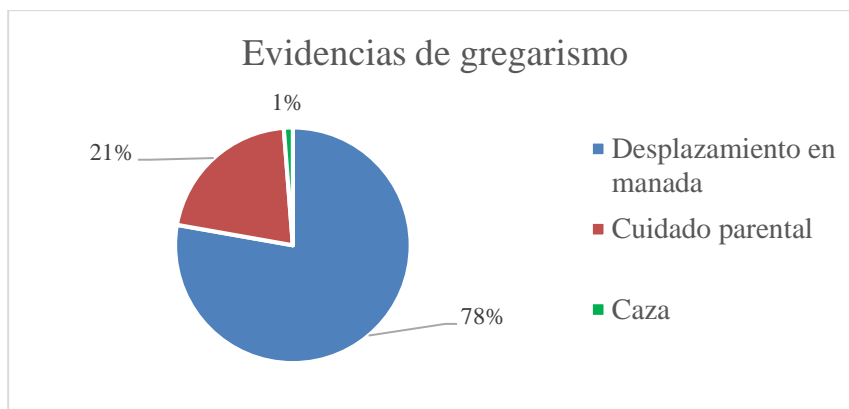


Figura 14. Porcentaje de evidencias de gregarismo según el tipo de comportamiento inferido en dinosaurios a nivel mundial.

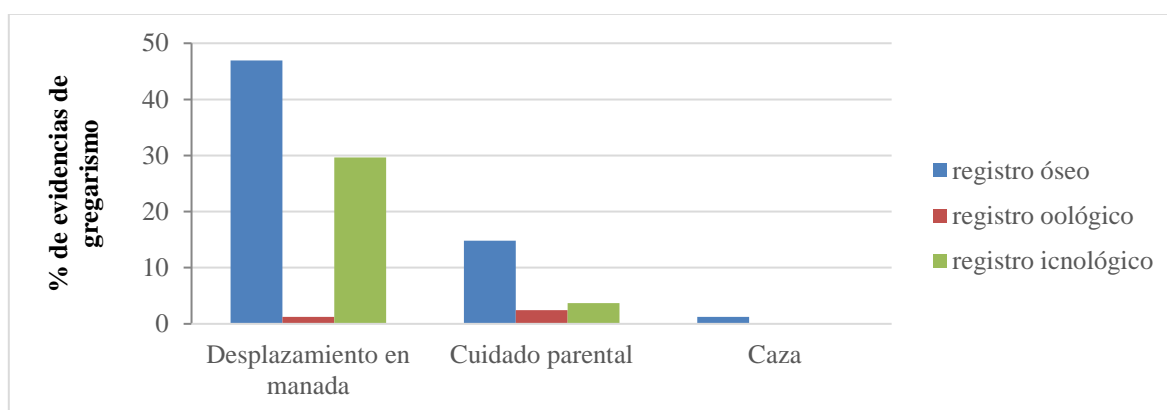


Figura 15. Porcentaje de evidencias de comportamiento gregario según el tipo de comportamiento inferido y tipo de registro en dinosaurios a nivel mundial.

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.
- Ibircu, 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.