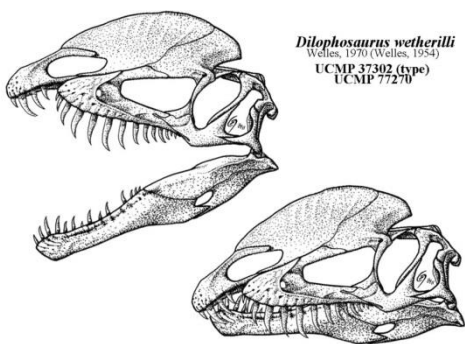
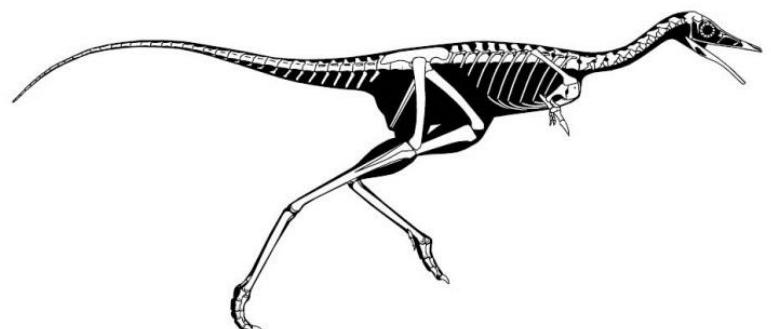




LA EVOLUCIÓN DE LOS TERÓPODOS



Dilophosaurus wetherilli
Welles, 1970 (Welles, 1954)
UCMP 37302 (type)
UCMP 77270



David Ramos Gómez

Año académico 2016/2017

ÍNDICE

Pág.

2	Resumen del trabajo
3	Introducción a los terópodos. Resumen preliminar de su filogenia
5	Objetivos
5	Metodología del trabajo
Resultados y discusión:	
6	1. ORIGEN DE LOS TERÓPODOS. FORMAS BASALES
6	2. COELOPHYSOIDEA Y DILOPHOSAURIDAE
7	3. CERATOSAURIA
9	4. <i>CHILESAURUS</i> Y MEGALOSAUROIDEA
11	5. ALLOSAUROIDEA
12	6. COELUROSAURIA I: TYRANNOSAUROIDEA, COMPSOGNATHIDAE
13	7. COELUROSAURIA II: ORNITHOMIMOSAURIA, ALVAREZSAUROIDEA, THERIZINOSAURIA
15	8. COELUROSAURIA III: OVIRAPTOROSAURIA, SCANSORIOPTERYGIDAE, DROMAEOSAURIDAE, TROODONTIDAE
18	Conclusiones
19	Bibliografía



RESUMEN DEL TRABAJO

Theropoda es el único clado de dinosaurios que logró sobrevivir a la extinción de finales del Cretácico. Sus representantes actuales, las aves, son uno de los grupos más exitosos del reino animal.

Los terópodos no avianos también lograron un asombroso éxito evolutivo, resultado de su enorme capacidad adaptativa, que les permitió ocupar una gran cantidad de nichos y expandirse por todo el planeta. Las más relevantes de esas adaptaciones serán analizadas en el presente trabajo, siguiendo una propuesta filogenética propia elaborada a partir de las más recientes publicaciones.

INTRODUCCIÓN A LOS TERÓPODOS. RESUMEN PRELIMINAR DE SU FILOGENIA

Los dinosaurios se dividen en dos grandes linajes, diferenciables por la estructura de los huesos pélvicos: los órdenes Ornithischia y Saurischia^{1,2}. Los sauriscuos también se escinden en dos líneas evolutivas, los subórdenes Sauropodomorpha, grandes herbívoros de cuello largo, y Theropoda, el clado en el que se centra este trabajo (ver Fig. 1)^{2,3}.

El término «Theropoda» fue acuñado en 1881 por el reputado paleontólogo Othniel Charles Marsh². Proviene de las palabras griegas

θηρίον, *therion* (animal salvaje, bestia) y ποδος, *podos* (pie), por lo que su significado sería «pie de bestia»^{3,4}.

Por aquel entonces, este taxón se utilizaba para agrupar a los dinosaurios carnívoros que se iban describiendo⁵.

Hoy en día, tras casi 140 años de descubrimientos, y a pesar de que efectivamente se trata del único clado de dinosaurios que desarrolló una dieta carnívora, Theropoda ha resultado ser un grupo muy variado y complejo,

que incluye a animales de gran diversidad en cuanto a tamaño, morfología, alimentación, comportamiento, hábitat, etc. De hecho, se trata sin lugar a dudas del linaje de dinosaurios más exitoso^{2,4,6,7}. Además, fue el único

que sobrevivió a la extinción de finales del Cretácico (hace 66 Ma, ver Tabla 1), siendo sus representantes actuales las aves^{4,6}. Sin embargo, conocer la historia evolutiva

de los terópodos no solo implica esclarecer el origen de las aves, uno de los taxones más abundantes y diversos de la fauna actual; sino que también puede, a través del estudio de las adaptaciones de sus diferentes grupos, ayudar a comprender los mecanismos que conducen al éxito evolutivo, e incluso el propio proceso de diversificación y evolución.

Originariamente, los terópodos compartían ciertas características heredadas de sus antepasados arcosaurios. De estos rasgos ancestrales, el único mantenido por todos los grupos del clado es la locomoción bípeda, que siguen conservando en la actualidad las aves^{4,5,7}. Otros atributos primigenios de Theropoda son la posesión de dientes con bordes aserrados, asociados a una dieta carnívora, y la posesión de manos prensiles; aunque estas características ya no fueron retenidas por todos los terópodos^{3,5,7}: en materia de alimentación, por ejemplo, algunos grupos adquirieron dietas herbívoras u omnívoras, abandonando el carnivorismo ancestral del linaje⁶.

Las relaciones entre los distintos subclados de Theropoda son muy complejas, y las clasificaciones han cambia-

Figura 1. Contexto filogenético del clado Theropoda

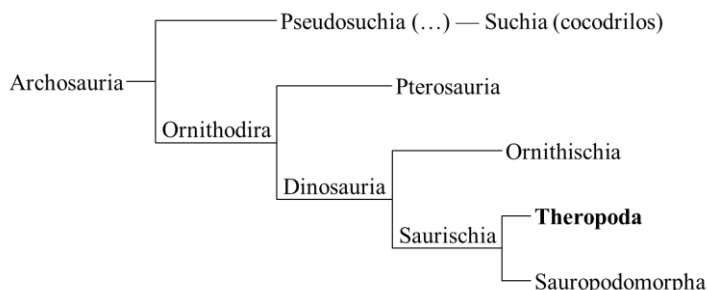


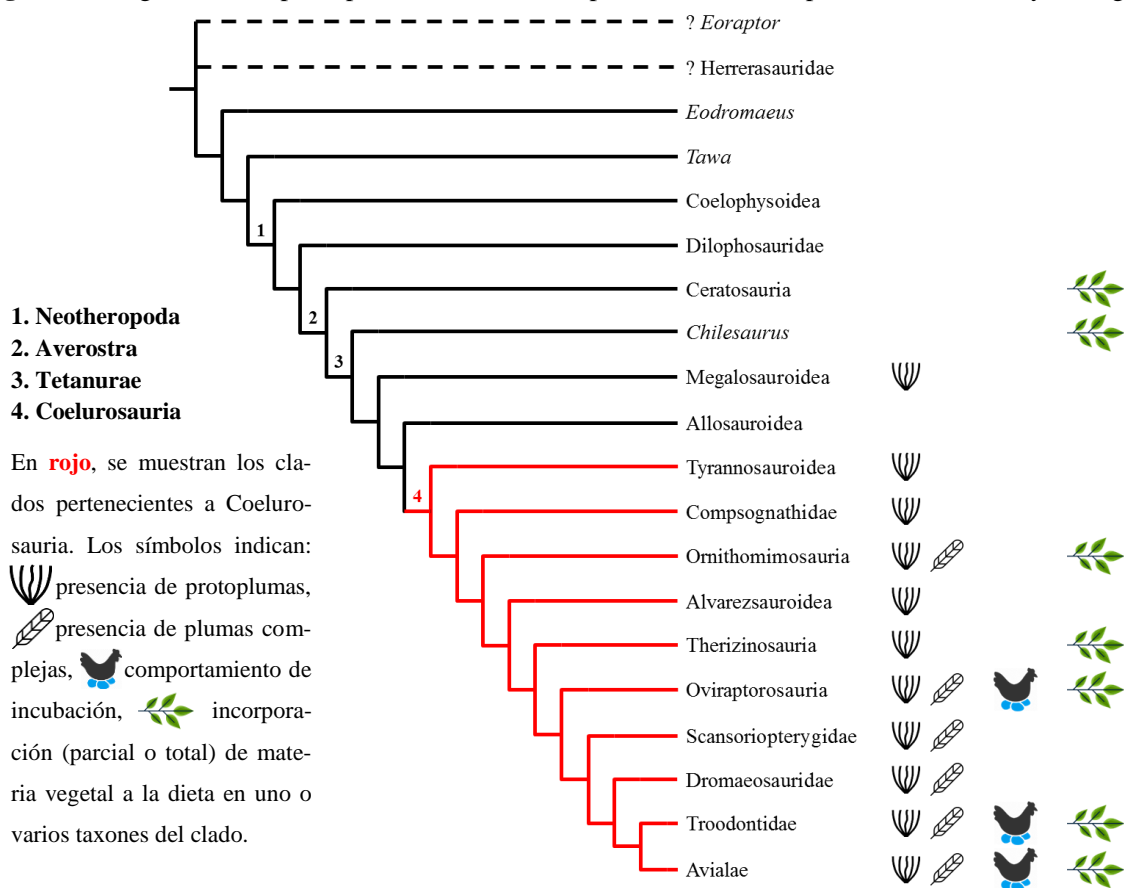
Tabla 1. Divisiones del Mesozoico y su duración

Era	Periodo	Época	Inicio – fin (en Ma)
MESOZOICO	CRETÁCICO	Superior	100 - 66
		Inferior	145 - 100
	JURÁSICO	Superior	163 - 145
		Medio	174 - 163
		Inferior	201 - 174
	TRIÁSICO	Superior	237 - 201
		Medio	247 - 237
		Inferior	252 - 247

do drástica y continuamente durante los últimos treinta años con el descubrimiento de numerosos taxones y con el desarrollo de las técnicas cladísticas ⁴. Actualmente, los grandes grupos se encuentran bien definidos, y muchas de sus interrelaciones están bien trazadas. Pese a ello, otras se desconocen o no existe un consenso por parte de la comunidad paleontológica ni sobre ellas, ni sobre la posición de varios taxones concretos ^{4,5}.

En este trabajo se presenta una filogenia integrada elaborada a partir de los datos proporcionados por publicaciones recientes. Se ha seguido principalmente la propuesta filogenética de Hendrickx *et al.* (2015) ⁴; modificándola a partir de las nuevas aportaciones de Rauhut & Carrano (2016) ⁸, Novas *et al.* (2015) ⁹, Novas *et al.* (2016) ¹⁰, Brusatte & Carr (2016) ¹¹ y Xu *et al.* (2015) ¹², principalmente. A continuación se presenta un breve resumen de dicha filogenia, que es la base sobre la que se estructuran los apartados de este trabajo, en los que se tratan en profundidad los clados que componen Theropoda (ver Fig. 2).

Figura 2. Filogenia de los principales clados de Theropoda. Presencia de plumas, incubación y fitofagia



En sus primeros tiempos, Theropoda estaba representado por unos pocos géneros de escasa especialización y características primitivas, muy similares entre sí. Por ello, sus afinidades no están del todo claras, y algunas formas consideradas terópodos basales podrían tratarse en realidad de sauropodomorfos basales, o incluso de saurisquios primitivos ^{2,3,6}. Entre estas formas basales destacan la familia Herrerasauridae y los géneros *Eoraptor* y *Eodromaeus*, de Argentina; y *Tawa*, de EE. UU. (Todos ellos se comentarán en el APARTADO 1).

El grupo hermano de *Tawa* recibe el nombre de Neotheropoda, e incluye al resto de los terópodos, comprendi-

dos en los tempranos linajes **Coelophysoidea** y **Dilophosauridae** (tratados en el APARTADO 2), y en un gran grupo conocido como **Averostra** ⁴.

Averostra es el clado del que surgieron las principales líneas evolutivas de Theropoda, aquellas que prolongaron su existencia hasta el final de la Era Mesozoica y aquellas que sobrevivieron hasta nuestros días (las aves). Incluye a **Ceratosauria** (APARTADO 3) y a Tetanurae ⁴, que comprende a su vez a tres grandes linajes de terópodos: **Megalosauroida** (APARTADO 4), **Allosauroida** (APARTADO 5) y **Coelurosauria** ⁶.

Coelurosauria es un grupo muy diverso, y las relaciones filogenéticas de sus subgrupos son muy complejas y difíciles de definir, siendo algunas motivo de debate ⁴. Existen 10 grandes clados bien definidos de celurosaurios: **Tyrannosauroida**, **Compsognathidae** (ambos en el APARTADO 6), **Ornithomimosauria**, **Alvarezsauridae**, **Therizinosauria** (APARTADO 7), **Oviraptorosauria**, **Scansoriopterygidae**, **Dromaeosauridae**, **Troodontidae** (APARTADO 8) y **Avialae** ^{4,6}. El último de estos grupos, Avialae, que es el clado que incluye a las aves y a otros linajes estrechamente relacionados con ellas (y que podrían considerarse “aves” en un sentido amplio), no será tratado en este trabajo, aunque cabe mencionar que los hallazgos de los últimos años han evidenciado que la distinción entre terópodos avianos y no avianos no está tan clara como se pensaba ^{4,7}.

Actualmente, los debates más importantes con respecto a la filogenia de los terópodos son los referentes a la identidad e interrelaciones de las formas basales, las afinidades del pequeño clado Megaraptora (que se trataría o bien de un grupo dentro de Allosauroida o bien perteneciente a Tyrannosauroida, véase el apartado 5), la posición exacta de Scansoriopterygidae, y las interrelaciones entre Dromaeosauridae, Troodontidae y Avialae ^{4,6,7}.

OBJETIVOS

El presente trabajo pretende, mediante la revisión bibliográfica de las últimas aportaciones, elaborar una hipótesis filogenética integrada del clado de dinosaurios Theropoda, comentando las diferentes características morfológicas de cada linaje e incidiendo en aquellas adaptaciones clave que contribuyeron a su especialización, y por ende a su diversificación. Así, se intentará mostrar una visión panorámica de la diversidad de este clado, en la que se verá reflejada su enorme adaptabilidad, que condujo a su extraordinario éxito evolutivo.

METODOLOGÍA DEL TRABAJO

Al tratarse de una revisión bibliográfica, la dinámica de trabajo se basó en la búsqueda de bibliografía relevante, fiable y actualizada. Se han utilizado tanto libros como artículos científicos. Para la búsqueda de artículos se utilizó Google Académico y bases de datos como *Web of Science*, *Scopus* y *ScienceDirect*, entre otras; usando

como palabras clave términos relacionados con la temática de este estudio, como “Theropod”, “Theropod phylogeny”, “Theropod adaptations”, “Theropod evolution”, etc. Una vez obtenida la información, se ha procedido a revisar e integrar todos los datos y aportaciones sobre el clado Theropoda, descartando la información desfasada y seleccionando la más reciente y la más aceptada por la comunidad paleontológica, con el fin de ofrecer una visión integrada, actualizada y coherente de la filogenia y la diversidad de los terópodos.

1. ORIGEN DE LOS TERÓPODOS. FORMAS BASALES

Se calcula que los primeros terópodos debieron originarse a finales del Triásico Medio ⁶. No obstante, los fósiles más antiguos de posibles terópodos datan de hace 230 millones de años, a mediados de la primera época del Triásico Superior (ver Tabla 1), y provienen de los yacimientos de Ischigualasto, en Argentina ⁷. Estos dinosaurios poseen rasgos muy primitivos, resultando muy similares en lo referente a su anatomía general ^{2,6}. Al diferir solo en un pequeño número de características menores, sus afinidades filogenéticas no resultan claras ^{3,6}.

El miembro más basal de Theropoda podría ser *Eoraptor* (ver Fig. 2), uno de los dinosaurios más antiguos ⁵. Se trataba de un animal pequeño, de 1 m de largo ¹, aparentemente carnívoro y con rasgos muy primitivos. Por ello, también se lo ha situado en la base de Saurischia (ver Fig. 1), previo a la separación de sauropodomorfos y terópodos; y recientemente ha sido considerado un taxón basal de Sauropodomorpha ^{2,3,4}.

Otros terópodos primitivos, coetáneos a *Eoraptor*, son los que conforman la familia Herrerasauridae, como *Herrerasaurus* y *Staurikosaurus* ². Los herrerasáuridos fueron los terópodos basales de mayor tamaño, sobrepasando los 3 m de longitud media ¹. Su posición filogenética tampoco está clara: ciertos análisis los sitúan en la base de Saurischia, aunque muchos otros reafirman su condición de terópodos ⁶ (ver Fig. 2).

El taxón más antiguo considerado un verdadero terópodo por la comunidad paleontológica es *Eodromaeus* ⁴. Proveniente del mismo yacimiento que *Eoraptor*, *Eodromaeus* presenta características osteológicas de las que este carece, como la posesión de fenestra promaxilar, y que hacen incuestionable su adscripción a Theropoda ^{4,7}.

Un género mucho más tardío que los anteriores es *Tawa*, de mediados del Triásico Superior de Nuevo México, EE. UU. ⁷ (215 Ma, ver Tabla 1). Se trata de un taxón de notable importancia, ya que se considera una forma transicional entre los terópodos primitivos anteriormente mencionados y el resto del clado (Neotheropoda) ^{4,7}.

2. COELOPHYSOIDEA Y DILOPHOSAURIDAE

COELOPHYSOIDEA constituye la primera gran radiación de terópodos, estando ya presente a mediados del Triásico Superior ⁷ y ocupando el nicho de pequeños depredadores generalistas. Durante esta época, prolifera-

ban grandes arcosaurios próximos a los cocodrilos, como los raiisuquios (*Rauisuchia*), que ostentaban el puesto de principales depredadores. La competencia con estos grupos imposibilitó que los celofisoideos pudiesen ocupar posiciones tróficas más elevadas y/o más especializadas, y que pudiesen diversificarse en lo que a tamaño se refiere ^{4,6}. Así, en conjunto eran terópodos de pequeña a mediana envergadura y constitución ligera, que poseían cráneos estrechos y cuerpos alargados y gráciles ^{4,5}. En lo referente a su etología, parece ser que algunos, como *Coelophysis*, poseían algún tipo de comportamiento gregario, teoría sugerida por el hallazgo, en varios yacimientos, de cientos de ejemplares en distintas fases de crecimiento agrupados en espacios muy reducidos ^{3,7}.

DILOPHOSAURIDAE es un clado que vivió exclusivamente durante el Jurásico Inferior. Los miembros de este grupo medían entre los 4 y los 7 m de longitud, por lo que fue la primera línea evolutiva de Theropoda que alcanzó grandes tamaños. Asimismo, los dilofosáuridos fueron los primeros terópodos que se convirtieron en los depredadores dominantes de sus entornos, debido a la extinción al final del Triásico de los grupos de arcosaurios que acaparaban la mayoría de nichos ecológicos ⁷. Su característica más distintiva son sus finas y redondeadas crestas óseas, situadas paralelamente sobre sus cráneos. Probablemente estas crestas eran utilizadas como elementos de exhibición durante el cortejo, o como señales de reconocimiento intraespecífico ².

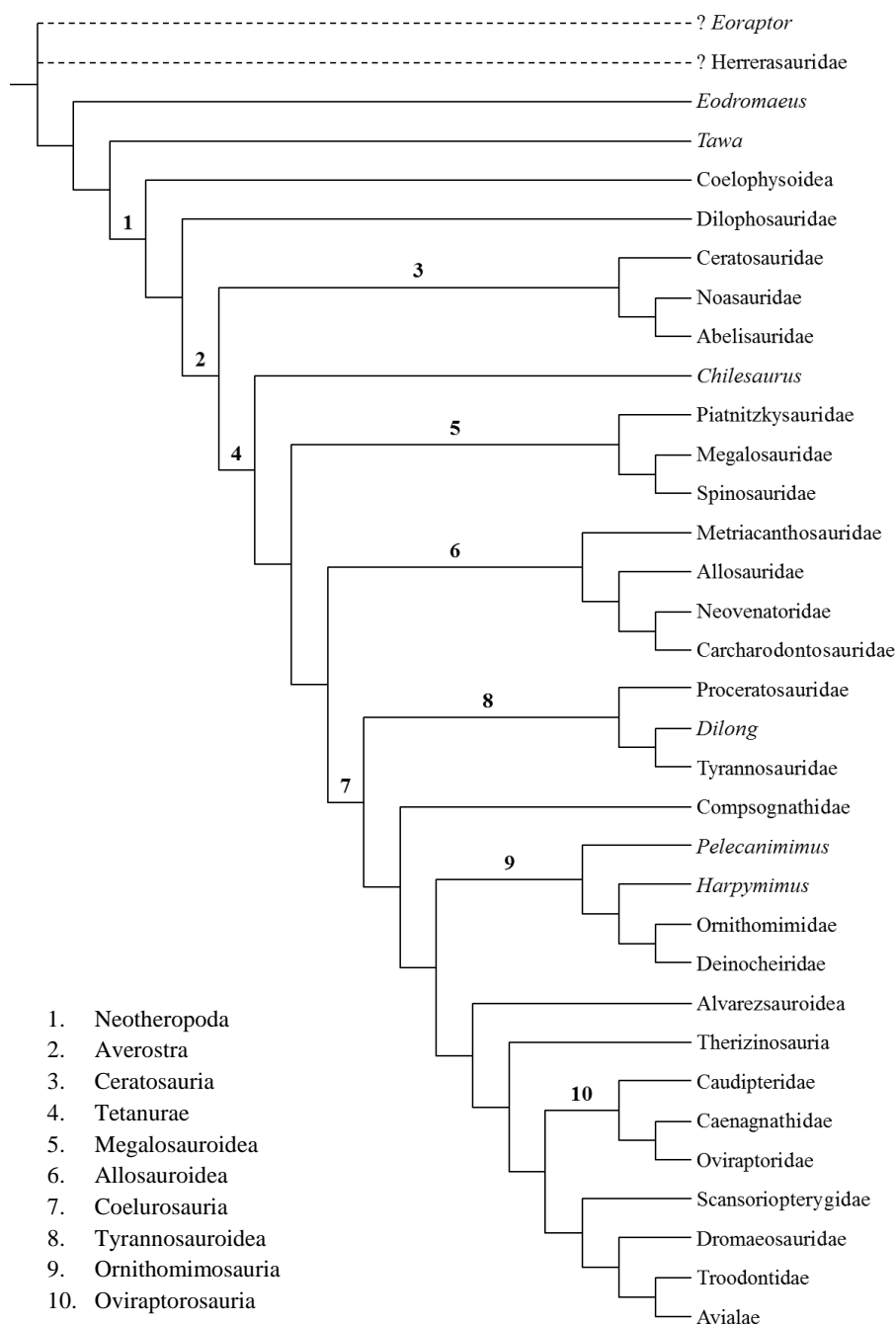
A pesar de ser relativamente comunes hasta esa época, tanto Coelophysoidea como Dilophosauridae se extinguieron al final del Jurásico Inferior, siendo reemplazados por los clados surgidos de *Averostra* ^{4,7}.

3. CERATOSAURIA

CERATOSAURIA apareció a principios del Jurásico Superior. Aunque durante este periodo era un grupo poco abundante en los ecosistemas, en el Cretácico Superior llegó a dominar gran parte del globo, sobre todo en el hemisferio sur ^{6,7}. Consta de las familias Ceratosauridae, Noosauridae y Abelisauridae ⁸ (ver Fig. 3).

Ceratosauridae incluye a los miembros más basales del grupo, que habitaron Europa y Norte y Sudamérica a finales del Jurásico y principios del Cretácico. Eran de complexión robusta y tamaño grande, y se caracterizaban por la considerable longitud de sus dientes con respecto a las dimensiones de su cráneo, la mayor de entre todos los terópodos ⁵. *Ceratosaurus*, el género mejor conocido, presentaba un prominente cuerno nasal y dos crestas óseas que sobresalían por encima de sus ojos ^{4,5}. Como en otros terópodos, se interpreta que estos adornos craneales servían o como señales de reconocimiento intraespecífico, o como elementos de exhibición durante el cortejo. Sin embargo, el cuerno de *Ceratosaurus* posee una estructura muy robusta, por lo que podría haber sido utilizado en confrontaciones con otros individuos, aunque funcionando más como mecanismo de protección frente a mordeduras en la cabeza que como elemento ofensivo en sí ⁵.

Figura 3. Filogenia detallada de Theropoda



Noosauridae está constituida por ceratosaurios esbeltos, de tamaño pequeño a mediano y gran diversidad morfológica, aunque escasamente conocidos ^{4, 7}. Entre las formas más primitivas de esta familia se encuentra *Limusaurus*, del Jurásico Superior de China, que resulta particularmente interesante porque se trata del terópodo herbívoro más antiguo conocido ^{7, 8} (ver Fig. 2). *Limusaurus* poseía una cabeza pequeña, una boca carente de dientes y provista de pico, y un cuello alargado. La proporción entre el fémur y la tibia indican que llevaba una vida cursorial, es decir, que estaba adaptado específicamente para correr, seguramente para huir de los depredadores. Sus restos fósiles

conservan gastrolitos, señal inequívoca de su dieta fitófaga. *Limusaurus* comparte todos estos rasgos con un grupo de terópodos que ocupó el nicho de herbívoros cursoriales durante el Cretácico: los ornitomimosaurios (tratados en el apartado 7), lo que supone un destacable caso de convergencia evolutiva ¹³.

Otro noasáurido cuya morfología contrasta con el anterior, de modo que sirve para ilustrar la diversidad de este clado, es *Masiakasaurus*, del Cretácico Superior de Madagascar ⁷. Su rasgo más notable es su dentición procumbente: las filas dentarias se prolongan sobre el borde de la mandíbula, sobresaliendo hacia afuera ⁵. Se han propuesto varias hipótesis sobre la función de esta peculiaridad anatómica, entre ellas que *Masiakasaurus* usaba sus dientes para ensartar pequeñas presas, como lagartos o peces ⁸.

El último linaje de ceratosaurios lo constituye la familia **Abelisauridae**. Compuesta por terópodos de gran envergadura, se originó en el Jurásico Medio y se extendió por prácticamente toda Gondwana, llegando a dominar los ecosistemas del hemisferio sur durante el Cretácico Superior. En África y Sudamérica, los abelisáuridos pudieron prosperar cuando entraron en declive los espinosáuridos y los carcarodontosáuridos, que eran los principales depredadores de estos continentes (ambos grupos serán tratados en los apartados 4 y 5 respectivamente) ^{4, 6, 7}. Se caracterizaban poseer hocicos cortos y redondeados, cráneos altos y robustos con distintos tipos de protuberancias óseas ^{4, 5, 7} y brazos altamente reducidos, de funcionalidad muy limitada ³. *Carnotaurus*, de Argentina, y *Majungasaurus*, de Madagascar, son dos ejemplos representativos. *Carnotaurus* poseía un par de prominentes cuernos óseos sobre los ojos y los flancos cubiertos por un mosaico de grandes escudos dérmicos, conocidos gracias a impresiones fósiles de su piel. Estas estructuras pudieron servir como protección durante combates intraespecíficos ^{3, 6}. *Majungasaurus*, por su parte, resulta de especial interés porque sus fósiles revelan que poseía conductas caníbales. En distintos especímenes se han encontrado profundas marcas de dientes que solo pudieron haber sido realizadas por otros individuos de la misma especie: el patrón dental coincide perfectamente y *Majungasaurus* era el único gran carnívoro existente en Madagascar durante el Cretácico Superior ³.

4. CHILESAURUS Y MEGALOSAUROIDEA

El recientemente descrito *Chilesaurus* (en 2015), de finales del Jurásico, posee ciertas características que dificultan su clasificación, ya que se trata de otro caso de adaptación temprana a la fitofagia. Con todo, los análisis lo consideran un miembro basal de Tetanurae cercano al origen del grupo (ver Fig. 2). *Chilesaurus* poseía una cabeza pequeña, un hocico chato, una boca con dientes en forma de hoja probablemente provista de pico y un cuello largo; todos ellos rasgos relacionados con una dieta herbívora. Los huesos de la pelvis y de las piernas eran gruesos y compactos, con crestas de inserción muy poco marcadas, lo que implica musculatura débil y revela que *Chilesaurus* era un animal de movimientos lentos. Las características presentes en este terópodo son similares a las que poseen dinosaurios herbívoros típicos, como los saurópodos. Se trata, por tanto, de un fenómeno de evolución convergente relacionado con la alimentación, similar al del ya mencionado ceratosaurio *Limusaurus*. Cabe señalar que *Chilesaurus* era el taxón más abundante de su entorno y que desempeñaba el rol ecológico de principal herbívoro; situación muy insólita en un ecosistema jurásico (este nicho normalmente pertenecía a dinosaurios saurópodos u ornitisquios). Esto pone de manifiesto de nuevo lo exitosa que resultó la gran versatilidad adaptativa de los terópodos ⁹.

MEGALOSAUROIDEA es el más basal de los tres grandes clados de tetanuros, e incluye a terópodos caracte-

rizados por sus hocicos alargados y por sus brazos grandes y fuertes ⁷. Consta de las familias Piatnitzkysauridae, Megalosauridae y Spinosauridae ⁴ (ver Fig. 3).

Piatnitzkysauridae es la familia basal de Megalosauroidea, y está compuesta por unos pocos géneros que ocuparon Norte y Sudamérica durante el Jurásico Medio y el Superior ⁶. Son terópodos escasamente conocidos, de tamaño grande y con la morfología megalosauroide típica, aunque con algunas características plesiomórficas ⁵.

Megalosauridae incluye a terópodos de entre 4 y 10 m de longitud que compartían el mismo rango temporal que Piatnitzkysauridae; no así su distribución geográfica: aunque ambos grupos coincidieron en Norteamérica, los megalosáuridos habitaron también Europa, África y Asia ⁴, donde las grandes formas de esta familia, como *Megalosaurus* o *Afrovenator*, ocuparon la posición de superpredadores en los ecosistemas del Jurásico Medio ⁶.

A Megalosauridae pertenece el taxón con cobertura de proto plumas más basal conocido (ver Fig. 2). Se trata de *Sciurumimus*, en cuyo fósil se observan largas plumas filamentosas recubriendo el tronco y la cola. Hasta su descubrimiento, en 2012, la presencia de estas estructuras se restringía al clado Coelurosauria. Este hallazgo implica que los primeros estadios evolutivos de las plumas ya estaban presentes en la base de Tetanurae ¹⁴.

La familia **Spinosauridae** es un clado muy especializado de terópodos de tamaño grande a gigantesco (8 a 15 m de largo) ^{4, 15}. Poseían un hocico alargado, como el de los cocodrilos; dientes cónicos sin dentículos; grandes brazos con pulgares provistos de enormes garras; y espinas vertebrales que podían llegar a alcanzar un tamaño considerable y formar una vela dorsal ^{1, 6, 7}. Su peculiar morfología, los contenidos estomacales encontrados en algunos fósiles y los análisis isotópicos de sus huesos revelan que eran animales primariamente piscívoros. Esta especialización en la dieta constituye un fenómeno de partición de nicho, debido seguramente a la coexistencia con otros grandes terópodos, como los carcarodontosáuridos (apartado 5) ⁶.

Los espinosáuridos habitaron Europa, África, Sudamérica y el Sudeste Asiático durante el Cretácico Inferior ⁴; ligados por su dieta a orillas de mares y ríos ⁶. Su especialización llegó hasta el punto de que por lo menos un taxón adquirió un modo de vida semiacuático. Se trata de *Spinosaurus*, que con 15 m de largo es el terópodo más grande descubierto. Este gigante presenta una gran concentración de pequeños forámenes en el hocico, muy similares a los que en los cocodrilos alojan receptores de presión que detectan movimientos en el agua. El cuello y el tronco de *Spinosaurus* eran muy alargados, mientras que la pelvis y las patas traseras se encontraban muy reducidas, proporcionándole un aspecto fusiforme que facilitaba el nado. Los huesos de las extremidades eran macizos —carecían de cavidad medular—, lo que favorecía el control de la flotabilidad. La estructura del fémur y de los pies, que poseían garras aplanadas, indican que *Spinosaurus* usaba sus patas traseras a modo de remos, quedando la propulsión a cargo de su flexible cola ¹⁵.

5. ALLOSAUROIDEA

ALLOSAUROIDEA es el segundo gran linaje de tetanuros. Se divide en cuatro familias: *Metriacanthosauridae*, *Allosauridae*, *Neovenatoridae* y *Carcharodontosauridae*⁴ (ver Fig. 3).

Metriacanthosauridae es el clado basal de Allosauroida. Está compuesto por terópodos de gran tamaño (entre 8 y 10 m de longitud), reducida variabilidad y limitada abundancia, que habitaron Europa y Asia principalmente durante el Jurásico Medio y el Superior, aunque sobrevivieron hasta el Cretácico^{4,5,7}.

La siguiente familia alosauroide es **Allosauridae**. Los alosáuridos destacan por ser los depredadores dominantes de Europa y Norteamérica durante el Jurásico Superior^{2,4}. Aunque escasamente diversificados, fueron un grupo muy exitoso, mucho más comunes en los yacimientos que otros terópodos con los que competían, como los ceratosaurios o los megalosauroides⁵. *Allosaurus* fue el alosáurido más abundante, y se trata uno de los terópodos mejor conocidos². Su tamaño rondaba los 9 m de longitud, y se tiene constancia de que se alimentaba de una amplia variedad de dinosaurios herbívoros, siendo por tanto un depredador generalista⁵.

Neovenatoridae es un clado de grandes terópodos que apareció durante el Cretácico Inferior⁷. Puede tratarse de una pequeña familia conformada por solo un par de géneros o bien de un linaje mayor y bastante más diversificado, ya que probablemente incluya al problemático clado *Megaraptora*, de afinidades inciertas^{4,6}.

Los megaraptores comparten como rasgo diferencial la hipertrofia de las garras de los dígitos I y II de las manos. Su posición filogenética es uno de los debates más candentes de la paleontología de dinosaurios actual. Si bien muchas de sus características permiten situarlos como un grupo alosauroide, como se ha optado en este trabajo, otras los relacionan con Coelurosauria, concretamente con los tiranosauroides^{4,10}. Los últimos estudios parecen apuntar hacia la inclusión en *Neovenatoridae*, restando fuerzas a la segunda hipótesis¹⁰ —las similitudes con los celurosaurios serían debidas a evolución convergente—⁶. Así, considerando a *Megaraptora* como un subgrupo especializado de *Neovenatoridae*, esta familia sería el linaje alosauroide más exitoso y ampliamente distribuido, estando presente en todos los continentes y sobreviviendo hasta el final del Cretácico^{4,7}.

La cuarta y última familia de Allosauroida es **Carcharodontosauridae**. Los carcarodontosáuridos se caracterizaban por poseer cráneos muy robustos y dientes aplanados dorsolateralmente^{4,5}, que recuerdan a los del tiburón blanco (género *Carcharodon*), del que obtuvieron su nombre³. Aparecieron a finales del Jurásico, y se distribuyeron por gran parte del globo, aunque ocuparon principalmente África y Sudamérica^{6,7}. Este clado incluye a formas basales de tamaño mediano a grande y a formas gigantescas que con 14 m de longitud son los terópodos más grandes conocidos, superados solo por *Spinosaurus* (aunque seguramente fuesen más voluminosos que este)^{4,5,7}. Un carcarodontosáurido basal descubierto recientemente es *Concavenator*, de España. Medía

cerca de 6 m, y presentaba unas inusuales espinas vertebrales (neuroapófisis alargadas) a la altura de la pelvis, que se interpretan como un almacén para una estructura de reserva de energía o como elementos de exhibición¹⁶. En cuanto a las formas gigantes, como *Carcharodontosaurus*, de África, o *Giganotosaurus*, de Sudamérica, se han encontrado evidencias de que alcanzaron tales proporciones porque se habían especializado en cazar saurópodos, de modo que se estableció entre ambos grupos un fenómeno de coevolución tipo depredador–presa, en el cual los depredadores se hicieron más grandes para poder abatir a las presas, mientras que las ya de por sí descomunales presas aumentaron aún más su tamaño debido a la presión selectiva de los depredadores^{5,7}. Los carcarodontosáuridos desaparecieron, junto con los espinosáuridos, entre el Cretácico Inferior y el Superior, por causas aún desconocidas. Su extinción permitió el florecimiento de otros grupos, como Abelisauridae⁷.

6. COELUROSAURIA I: TYRANNOSAUROIDEA, COMPSOGNATHIDAE

Coelurosauria es el grupo más diverso de todo Theropoda⁴. Apareció probablemente a principios del Jurásico, y ha perdurado desde entonces⁷. Los celurosaurios poseían unos cerebros grandes, prácticamente el doble de voluminosos que los de otros terópodos de tamaño similar, y se sabe que exhibían comportamientos muy complejos^{6,7}. Son reconocibles por la posesión de plumas (hasta el descubrimiento de *Sciurumimus* se creía que eran el único grupo de terópodos en el que estaban presentes) en sus diferentes estadios evolutivos (ver Fig. 2): desde las protoplumas o plumas filamentosas; hasta las plumas complejas o verdaderas, que son las que poseen las aves, y que están compuestas por un eje central, o raquis, del que surgen ramificaciones denominadas barbas, que se entrelazan unas con otras a través de divisiones más pequeñas, las bárbulas⁶.

Ancestralmente carnívoros, como el resto de terópodos, varios clados de celurosaurios perdieron este régimen alimentario y desarrollaron dietas omnívoras o herbívoras (ver Fig. 2)^{5,6}.

TYRANNOSAUROIDEA es el clado más antiguo de Coelurosauria: data del Jurásico Medio⁷. Su rango geográfico se restringe a los continentes del hemisferio norte, que formaban parte de Laurasia. Al igual que ocurrió con la familia de ceratosaurios Abelisauridae en el sur, los tiranosauroides fueron durante gran parte de su existencia depredadores de pequeño o mediano tamaño; pero en el Cretácico Superior alcanzaron enormes proporciones y acapararon las posiciones tróficas más altas al desaparecer los grupos de terópodos que las ocupaban¹⁷. Existe el debate sobre si el aumento de tamaño que experimentaron los miembros más derivados de este grupo implicó la pérdida del plumaje, que se encontraba presente (ver Fig. 2) en pequeñas formas, como *Dilong*. El descubrimiento en 2012 del taxón emplumado de grandes dimensiones *Yutyrannus*, de 9 m de largo, podría resolver esta cuestión, abriendo la puerta a la posibilidad de que los grandes tiranosauroides (como el archicono-

cido *Tyrannosaurus* o sus parientes cercanos) presentasen estas coberturas. No obstante, el plumaje de *Yutyran-*
nus podría haber sido tan solo una adaptación a un ambiente inusualmente frío (su capa de largas protoplumas,
de por lo menos 15 cm de longitud, serviría como aislante térmico)^{3,18}.

Tyrannosauroida se compone de dos familias: Proceratosauridae y Tyrannosauridae¹¹ (ver Fig. 3).

Proceratosauridae agrupa a las formas más basales de Tyrannosauroida. No alcanzaban grandes proporciones
—aunque se han descubierto excepciones, como el ya mencionado *Yutyranus*¹¹—, y se caracterizaban por po-
seer crestas craneales de morfologías varias¹⁷.

Tyrannosauridae incluye terópodos de gran tamaño (desde los 6 m hasta los 12 m de longitud de *Tyrannosau-*
rus, el mayor de todos ellos)⁶, con cráneos muy voluminosos y anchos, mandíbulas poderosas y dientes muy
robustos de raíces profundas⁴. Poseían un cuello grueso y corto, cuyas zonas de inserción muscular indican la
existencia de una potente musculatura². Las características craneales de los tiranosáuridos se debían a su pecu-
liar modo de ataque, único entre los terópodos, y que se basaba en asestar potentes mordiscos que trituraban los
huesos de sus presas, para luego tirar y arrancar grandes trozos de carne^{7,17}. Diversos análisis han demostrado
que poseían la mayor fuerza de mordida del reino animal¹. Los brazos estaban muy reducidos, y conservaban
solo dos dígitos. La cola era muy pesada, y funcionaba como contrapeso de la enorme cabeza y del tronco².
Tyrannosauridae apareció muy tardíamente, hacia el final del Cretácico Superior, pero sus miembros se impu-
sieron como superpredadores en todo el hemisferio norte^{2,6}.

La familia **COMPSOGNATHIDAE** está constituida por pequeños terópodos (el más grande, *Sinocalliopteryx*,
no sobrepasaba los 2.5 m⁷) caracterizados por poseer un cuerpo grácil y esbelto y un cráneo alargado provisto
de unas estrechas mandíbulas⁴. Habitaron Asia, Sudamérica y Europa entre el Jurásico Superior y el Cretácico
Inferior⁵. En este clado está bien registrada la presencia de plumas filamentosas (ver Fig. 2), halladas en taxo-
nes como *Sinosauropteryx*^{1,2}. Las preferencias alimentarias de los compsognátidos son bien conocidas, a causa
de la buena preservación de contenido estomacal en sus fósiles. Se ha descubierto que eran carnívoros de dieta
muy diversa, compuesta por pescado, lagartos, pequeños terópodos y mamíferos^{2,4,7}.

7. COELUROSAURIA II: ORNITHOMIMOSAURIA, ALVAREZSAUROIDEA, THERIZINOSAURIA

ORNITHOMIMOSAURIA es un clado que incluye a los comúnmente denominados “dinosaurios avestruz”⁷
debido a sus proporciones corporales, que les conferían un aspecto general muy similar al de esta ratite^{2,3}. Así,
los ornitomimosaurios se caracterizaban por su pequeño cráneo y su cuello largo y delgado^{2,7}, amén de sus
también largas y poderosas patas, que les proporcionaban la capacidad de correr a grandes velocidades. Poseían

además unos brazos fuertes y alargados. Aparecieron a principios del Cretácico ⁴, y se diversificaron durante todo este periodo, ocupando principalmente los continentes del hemisferio norte ⁷.

Se trata del grupo más basal de celurosaurios en el que se han encontrado plumas complejas (ver Fig. 2). Estas fueron halladas en los brazos de ejemplares adultos de *Ornithomimus edmontonicus*. Los juveniles presentaban únicamente un plumaje filamentoso, por lo que el desarrollo ontogénicamente tardío de estas rudimentarias alas sugiere que se utilizaban para propósitos reproductivos, como el cortejo o la protección de la nidada ¹⁹.

En la historia evolutiva de este clado resulta notoria la pérdida de la dentición, ligada al desarrollo de un pico córneo. Estos procesos se relacionan con la transición hacia una dieta herbívora; suposición que se ve reforzada por el hallazgo de gastrolitos en numerosos fósiles ^{3, 6} (ver Fig. 2). Las formas basales, como *Pelecanimimus*, presentaban un gran número de pequeños dientes ^{4, 5}; en taxones intermedios, como *Harpymimus*, se restringían a la mandíbula inferior; y finalmente los más derivados carecían de dentición ^{1, 4, 7}. Estos ornitomimosaurios avanzados formaban parte de dos linajes bien diferenciados: Ornithomimidae y Deinocheiridae ⁴ (ver Fig. 3).

Ornithomimidae está compuesta por ornitomimosaurios que conservaron la morfología típica del grupo, y que se especializaron aún más en la locomoción a grandes velocidades, siendo considerados los más cursoriales de todos los terópodos ^{5, 6}: se estima que podían llegar a alcanzar velocidades de hasta 60 km/h ^{1, 3, 5}. Por lo general eran de tamaño mediano, aunque algunos taxones alcanzaron grandes proporciones, como *Gallimimus*, al que se le estiman 8 m de longitud ^{4, 5, 6}. *Ornithomimus*, mencionado anteriormente, también pertenece a esta familia ¹⁹. Diversos yacimientos demuestran que los ornitomímidos exhibían comportamientos gregarios ^{5, 7}.

Deinocheiridae es una familia que se distinguió del resto de ornitomimosaurios por la pérdida de la característica capacidad cursorial del grupo ⁴. El taxón más notable, *Deinocheirus*, era, con una longitud de 11 m, el ornitomimosaurio más grande, lo cual le protegía de los depredadores. *Deinocheirus* poseía un cráneo muy alargado, con una boca provista de un pico en forma de espátula. La región sacra presentaba espinas neurales, que podrían haber servido como soporte de una vela o de una joroba. Las vértebras del final de la cola estaban fusionadas, formando un pigóstilo muy similar, aunque análogo, al de las actuales aves. La presencia de esta estructura sugiere que *Deinocheirus* pudo haber poseído un abanico de plumas caudal. Sus patas eran robustas y cortas; la proporción tibia/fémur evidencia que se trataba de un animal de movimientos lentos. El contenido estomacal fosilizado revela que este singular terópodo era omnívoro, dado que se compone de restos de peces y numerosos gastrolitos. Estos últimos, junto con la morfología de la mandíbula indican que, además de pescado, la dieta de *Deinocheirus* incluía materia vegetal. De hecho, los análisis demuestran que poseía una mordedura débil, lo que permite precisar que se nutría de vegetación blanda, como la acuática ²⁰.

ALVAREZSAUROIDEA es un clado conformado por pequeños terópodos con características muy peculiares, por las cuales su posición filogenética dentro de Coelurosauria permaneció incierta durante mucho tiempo ^{1, 2}. Los restos fósiles más antiguos atribuidos a alvarezsauroideos datan del Jurásico Superior, pero la inmensa mayoría de formas conocidas pertenecen al Cretácico Superior. Habitaron Asia, Europa y Norte y Sudamérica ⁷. Los miembros de este grupo poseían una cabeza pequeña, de aspecto aviano; una boca con un elevado número de pequeños dientes; unas patas largas cuya proporción tibia/fémur indica que eran buenos corredores; y una cola larga y estrecha ^{1, 4}. Presentaban un plumaje compuesto únicamente por proto plumas (ver Fig. 2), verificado con el hallazgo del género *Shuvuuia* ⁴. Con todo, su rasgo más inusual son sus brazos extremadamente reducidos, constituidos por huesos fusionados y muy cortos, aunque robustos ¹. El dedo I es el único bien desarrollado, formando una gran garra, mientras que los dedos II y III se encuentran reducidos o ausentes ⁴. La función de estas garras es un misterio, aunque se ha especulado que estos animales eran insectívoros, y que las utilizaban para escarbar en termiteros o directamente en la tierra en busca de alimento; pero aunque los brazos tuviesen la fuerza necesaria, seguirían siendo demasiado cortos para tal propósito ¹.

El clado **THERIZINOSAURIA** incluye a terópodos caracterizados por su insólita arquitectura corporal. Aparecieron en el Cretácico Inferior, y sobrevivieron hasta el final del Mesozoico, distribuyéndose por Asia y Norteamérica ⁷. Los tericinosaurios eran un grupo muy heterogéneo en cuanto al tamaño, variando entre los 2 y los 10 m de longitud ⁴. Poseían una cabeza pequeña seguida de un cuello muy largo, un abdomen amplio y una cola corta. Los brazos eran largos, y las piernas achatadas y robustas. Todo esto les confería una posición corporal relativamente vertical ^{1, 4}. Al igual que en Alvarezsauroidea, en este clado solo se ha verificado la presencia de plumas filamentosas ^{5, 6} (ver Fig. 2). La boca estaba provista de pico en el extremo anterior y de dientes en forma de hoja en el posterior, rasgos típicos de los terópodos adaptados a una dieta herbívora ⁶ (ver Fig. 2). Los brazos terminaban en grandes garras, que en taxones derivados eran extremadamente largas, llegando al metro de longitud en *Therizinosaurus* ^{1, 5}. Estas garras pudieron haber sido usadas para defenderse de los depredadores, ya que la configuración corporal de estos terópodos les impedía alcanzar velocidades que posibilitasen la huida. También podrían haber servido, junto con sus largos cuellos, para alcanzar las ramas de los árboles ^{2, 7}.

8. COELUROSAURIA III: OVIRAPTOROSAURIA, SCANSORIOPTERYGIDAE,

DROMAEOSAURIDAE, TROODONTIDAE

OVIRAPTOROSAURIA es un clado muy exitoso que se extendió por Asia y Norteamérica durante todo el periodo Cretácico ⁷. Los componentes de este grupo se reconocen por sus cráneos achatados, con mandíbulas en

forma de pico de loro y carentes de dientes ⁴. Especímenes bien preservados revelan la presencia de plumas completamente desarrolladas en los brazos y al final de la cola, cuyas últimas vértebras se fusionaban formando un pigóstilo ⁵. Un rasgo conductual muy interesante de los oviraptorosaurios que ha sido descubierto en algunos fósiles es que incubaban sus huevos, comportamiento que se creía desarrollado solo en el linaje aviano ^{1,3,6} (ver Fig. 2). Las plumas de las “alas” podrían haber servido para proteger y dar calor a la nidada, mientras que el abanico caudal podría haber sido utilizado como elemento de exhibición ⁵. También podrían haber tenido esta función las crestas craneales que presentaban muchos taxones de este clado ⁴.

Numerosos descubrimientos revelan que estos celurosaurios podrían haber poseído una dieta muy variada. En algunos fósiles se han hallado gastrolitos, lo que indicaría una alimentación fitófaga ⁶ (ver Fig. 2). Sin embargo, otros muestran restos de lagartos en sus contenidos estomacales ⁷; y finalmente, algunos estudios han propuesto que sus extrañas mandíbulas estaban diseñadas para romper moluscos ^{2,3}.

Oviraptorosauria se divide en tres familias (ver Fig. 3). **Caudipteridae** agrupa a los géneros más basales del grupo, taxones de pequeño tamaño que vivieron durante el Cretácico Inferior ⁷. **Caenagnathidae** y **Oviraptoridae** incluyen a las formas más derivadas, la mayoría con un tamaño mediano (sobre 2 m de largo) ⁵, siendo la excepción *Gigantoraptor*, un enorme cenagnátido al que se le estiman 8 m de longitud ⁷.

SCANSORIOPTERYGIDAE es un clado formado por tres especies de extraños celurosaurios emplumados (ver Fig. 2) de muy pequeño tamaño (menos de 30 cm) y morfología extravagante, que vivieron en China durante el Jurásico ^{4,12}. Los escansoriopterígidos poseían un hocico achatado y una boca provista de diminutos dientes procumbentes ⁴, pero sin lugar a dudas su característica más destacada es el extremadamente largo tercer dedo de cada mano, que llegaba a medir casi tanto como el propio brazo ²¹. Este peculiar rasgo ha hecho que se los compare con el lémur aye-aye (*Daubentonia madagascarensis*), que posee un largo y huesudo dedo corazón que utiliza para sondear las cortezas de los árboles mediante golpecitos, en busca de galerías excavadas por larvas de insectos ^{4,21}. Se ha sugerido que los escansoriopterígidos se valían de sus dedos del mismo modo, ya que la morfología de su cráneo y de sus dientes podría concordar con una dieta insectívora ^{4,7,21}. Sin embargo, en *Yi qi*, la especie más extraña del clado, podrían tener otro cometido. *Yi* difiere sobremanera del resto de la familia, ya que presenta un hueso en forma de estilete asociado a cada muñeca. Restos de tejido fósil parecen indicar que este “elemento estiliforme” era el soporte de un patagio, similar al de las ardillas voladoras o al de los pterosaurios, que se extendería entre el tronco, el estilete y el largo tercer dedo. *Yi*, por tanto, podría poseer la capacidad de planear, o incluso de volar activamente, usando sus “alas” membranosas; aunque hasta que no se hallen más especímenes de este peculiar terópodo esas hipótesis no podrán confirmarse ¹².

Por sus más que singulares características, la posición de los escansoriopterígid dentro de Theropoda es motivo de controversia. Los análisis filogenéticos más completos, que incluyen a *Yi*, les asignan una posición basal a Dromaeosauridae, Troodontidae y Avialae ^{4,7,12} (ver Figs. 2 y 3).

Las familias Dromaeosauridae y Troodontidae solían englobarse en el clado Deinonychosauria, que se situaba como hermano de Avialae. Sin embargo, diversos estudios han determinado que los troodóntidos y los aviales están más estrechamente emparentados entre sí que con los dromeosáuridos, por lo que Deinonychosauria sería parafilético y, por tanto, no tendría validez filogenética ⁴ (ver Figs. 2 y 3).

DROMAEOSAURIDAE es un grupo muy amplio que incluye carnívoros de pequeñas a grandes proporciones (de 0.5 m a 7 m) y plumaje bien desarrollado ⁴ (ver Fig. 2), cuyo principal atributo es la posesión de una garra en forma de hoz en el segundo dedo de cada pie. Su estructura dotaba a este dedo de una amplia gama de movimientos ^{4,22}, aunque normalmente se mantenía erguido de modo que la garra no tocaba el suelo ^{1,2}.

A pesar de no ser una condición exclusiva de Dromaeosauridae, ya que también estaban presentes en Troodontidae y varios taxones basales de Avialae, como *Archaeopteryx* —tratándose por tanto de un rasgo ancestral del linaje al que pertenecen los tres grupos—, fue en esta familia donde las susodichas garras alcanzaron un mayor desarrollo ⁷. Siempre se ha interpretado que los dromeosáuridos las utilizaban como ayuda para encaramarse a lomos de sus presas y herirlas desgarrando su carne. Esto lleva a la idea de que eran depredadores cursoriales especializados en cazar dinosaurios de gran tamaño, que pudo haber sido cierta para algunas especies. No obstante, también se han planteado otras hipótesis no excluyentes entre sí y coherentes con los últimos descubrimientos sobre la morfología y la ecología del grupo: las garras falciformes podrían haber sido utilizadas para sujetar y mantener controladas a presas de pequeño o mediano tamaño, tal y como hacen las aves rapaces de la familia Accipitridae con sus dedos posteriores; asimismo, las especies de dromeosáuridos de pequeño tamaño podrían haber sido arbóreas, y usado sus características garras para trepar y desplazarse por los árboles ²².

En general, los dromeosáuridos presentaban un cráneo relativamente alargado, con un hocico estrecho, y un tronco corto y compacto. Los brazos eran largos, con manos grandes provistas de poderosas garras, y las patas, fuertes y robustas ^{1,2,6}. La cola se encontraba reforzada por extensiones vertebrales que se entrelazaban entre sí, haciéndola rígida, de modo que podía actuar como un estabilizador dinámico ^{1,3,7}.

Dromaeosauridae apareció en el Jurásico Superior, y sus integrantes llegaron a habitar todos los continentes ⁴. Incluía formas muy diversas, desde pequeños taxones alados que probablemente podían desplazarse planeando o a través de vuelos propulsados, como *Microraptor* ^{1,2,6}, pasando por gráciles formas de tamaño intermedio, como *Unenlagia* o *Velociraptor*, hasta otras más robustas y de gran envergadura, como *Utahraptor* ^{4,7}.

TROODONTIDAE es una familia de terópodos emplumados (ver Fig. 2) de complejidad ligera que experimentó una característica reducción en la longitud de los brazos y un incremento en la longitud de la porción distal de las patas y en el número de dientes ⁷. Los troodontidos poseían los cerebros más grandes en relación a su tamaño de todos los dinosaurios no avianos. Estos estaban albergados en cráneos gráciles, con órbitas muy grandes que se orientaban hacia el frente, lo que indica que estos terópodos disfrutaban de una visión estereoscópica ^{2,3,5}. El tamaño de las órbitas con respecto al del cráneo sugiere que podrían haber sido animales de actividad nocturna, teoría que se ve reforzada por el elevado número de ejemplares de esta familia encontrados en los yacimientos polares de Norteamérica, donde son el grupo de dinosaurios más abundante: la posesión de costumbres nocturnas explicaría su proliferación a tan altas latitudes, en las que se da una prolongada ausencia de luz durante el invierno ⁷. Habitaron Asia, Europa y Norteamérica, probablemente a partir del Jurásico Superior ^{4,7}.

Otro rasgo distintivo de los miembros de Troodontidae es la peculiar morfología de sus numerosos dientes: eran pequeños y constreñidos, con aspecto de hoja, sin bordes aserrados en las formas basales, pero con grandes y ganchudos dentículos en las derivadas ^{4,5,7}. Esta inusual configuración sugiere originariamente los troodontidos incorporaban materia vegetal a su dieta ^{5,6} (ver Fig. 2), aunque los patrones de desgaste muestran que sin ninguna duda también ingerían carne ⁷. Así, la evolución de la estructura dental indica que el grupo experimentó una transición desde una alimentación principalmente herbívora a una carnívora, o por lo menos omnívora ⁴.

En esta familia ha podido comprobarse que algunos comportamientos observados en las aves actuales ya estaban presentes en terópodos no avianos, como la posición estereotipada de dormir (el cuerpo asentado sobre las patas flexionadas y la cabeza descansando bajo una de las alas, plegadas), descubierta en la especie *Mei long* ²³.

CONCLUSIONES

Los terópodos lograron prosperar gracias a su portentosa plasticidad evolutiva, que hizo posible que se adaptaran a gran cantidad de nichos ecológicos muy diferentes. Esto les permitió alcanzar un enorme éxito a lo largo de toda su historia, desde su radiación inicial durante el Triásico, hasta la época actual, en la que las aves continúan siendo un grupo floreciente.

En este trabajo se han comentado diversos rasgos adquiridos por los distintos clados de terópodos. Aunque las plumas son la característica más llamativa que desarrollaron y no carecen de importancia, sobre todo para el estudio de la evolución de las aves, probablemente las adaptaciones relacionadas con la dieta fueron las que más repercutieron en el éxito del clado, ya que permitieron a los grupos que las adquirieron aprovechar nuevos recursos y explorar nichos a los que no habían tenido acceso. Y de todas ellas, sin lugar a dudas la más importante

fue la capacidad de asimilar materia vegetal, que como ya se ha comentado surgió varias veces de manera independiente en la historia evolutiva de los terópodos, siendo por tanto un notable ejemplo de evolución convergente. El estudio de estos casos de convergencia resulta de particular interés para la comprensión de la diversificación de Theropoda. Algunos podrían responder a fenómenos de ocupación de nichos vacíos, es decir, a la sustitución de clados extintos por otros diferentes que ejercerán el mismo rol en el ecosistema, como el gigantismo que experimentaron grupos como Tyrannosauridae al estar vacías las posiciones tróficas más altas.

En líneas generales, la filogenia de Theropoda se encuentra bien definida. Sin embargo, aún quedan varios sectores conflictivos, como la pertenencia o no al clado de algunas formas primitivas, o la posición de pequeños grupos con características extrañas o confusas, como Scansoriopterygidae o Megaraptora. La hipótesis filogenética presentada aquí integra las propuestas más recientes y mejor acogidas por la comunidad paleontológica sobre las relaciones evolutivas de los terópodos, y sin duda nuevos hallazgos ayudarán a precisar las afinidades de los clados problemáticos, de modo que se pueda construir una filogenia de Theropoda rigurosa y coherente.

BIBLIOGRAFÍA

- [1] Benton M. (2005). *Vertebrate Palaeontology*. 3rd ed. Malden, Massachusetts: Blackwell Publishing.
- [2] Lucas S. G. (2005). *Dinosaurs: The Textbook*. 5th ed. Boston: McGraw-Hill.
- [3] Fastovsky D. E. & Weishampel D. B. (2012). *Dinosaurs: A Concise Natural History*. 2nd ed. New York: Cambridge University Press.
- [4] Hendrickx C., Hartman S. A. & Mateus O. (2015). An Overview of Non-Avian Theropod Discoveries and Classification, *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, 12: 1–73.
- [5] Weishampel D. B., Dodson P. & Osmolska H. (eds.) (2004). *The Dinosauria*. 2nd ed. Berkeley, California: University of California Press.
- [6] Brusatte S. L. (2012). *Dinosaur Paleobiology*. Chichester, West Sussex: Wiley-Blackwell.
- [7] Brett-Surman M. K., Holtz Jr. T. R., Farlow J. O. & Walters B. (eds.) (2012). *The Complete Dinosaur*. 2nd ed. Bloomington, Indiana: Indiana University Press.
- [8] Rauhut O. W. M. & Carrano M. T. (2016). The theropod dinosaur *Elaphrosaurus bambergi* Janensch, 1920, from the Late Jurassic of Tendaguru, Tanzania, *Zoological Journal of the Linnean Society*, 178: 546–610.
- [9] Novas F. E., Salgado L., Suárez M., Agnolín F. L., Ezcurra M. D. *et al.* (2015). An enigmatic plant-eating theropod from the Late Jurassic period of Chile, *Nature*, 522: 331–334.
- [10] Novas F. E., Aranciaga Rolando A. M. & Agnolín F. L. (2016). Phylogenetic relationships of the Creta-

- ceous Gondwanan theropods *Megaraptor* and *Australovenator*: the evidence afforded by their manual anatomy, *Memoirs of Museum Victoria*, 74: 49–61.
- [11] Brusatte S. L. & Carr T. D. (2016). The phylogeny and evolutionary history of tyrannosauroid dinosaurs, *Scientific Reports*, 6: 20252.
- [12] Xu X., Zheng X., Sullivan C., Wang X., Xing L. *et al.* (2015). A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings, *Nature*, 521: 70–73.
- [13] Xu X., Clark J. M., Mo J., Choiniere J., Forster C. A. *et al.* (2009). A Jurassic ceratosaur from china helps clarify avian digital homologies, *Nature*, 459: 940–944.
- [14] Rauhut O. W. M., Foth C., Tischlinger H. & Norell M. A. (2012). Exceptionally preserved juvenile megalosauroid theropod dinosaur with filamentous integument from the Late Jurassic of Germany, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109: 11746–11751.
- [15] Ibrahim N., Sereno P. C., Sasso C. D., Maganuco S., Fabbri M. *et al.* (2014). Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur, *Science*, 345: 1613–1616.
- [16] Ortega F., Escaso F. & Sanz J. L. (2010). A bizarre, humped Carcharodontosauria (Theropoda) from the Lower Cretaceous of Spain, *Nature*, 467: 203–206.
- [17] Brusatte S. L., Norell M. A., Carr T. D., Erickson G. M., Hutchinson J. R. *et al.* (2010). Tyrannosaur Paleobiology: New Research on Ancient Exemplar Organisms, *Science*, 329: 1481–1485.
- [18] Xu X., Wang K., Zhang K., Ma Q., Xing L. *et al.* (2012). A gigantic feathered dinosaur from the Lower Cretaceous of China, *Nature*, 484: 92–95.
- [19] Zelenitsky D. K., Therrien F., Erickson G. M., DeBuhr C. L., Kobayashi, Y. *et al.* (2012). Feathered Non-Avian Dinosaurs from North America Provide Insight into Wing Origins, *Science*, 338: 510–514.
- [20] Lee Y.-N., Barsbold R., Currie P. J., Kobayashi Y., Lee H.-J. *et al.* (2014). Resolving the long-standing enigmas of a giant ornithomimosaur *Deinocheirus mirificus*, *Nature*, 515: 257–260.
- [21] Zhang F., Zhou Z., Xu X. & Wang X. (2002). A juvenile coelurosaurian theropod from China indicates arboreal habits, *Naturwissenschaften*, 89: 394–398.
- [22] Fowler D. W., Freedman E. A., Scannella J. B. & Kambic R. E. (2011). The Predatory Ecology of *Deinonychus* and the Origin of Flapping in Birds, *PLOS ONE*, 6:e28964.
- [23] Xu X. & Norell M. A. (2004). A new troodontid dinosaur from China with avian-like sleeping posture, *Nature*, 431: 838–841.

