

Breve historia paleobiogeográfica de Tyrannosauroidea: registro fósil e incertidumbre

Brief paleobiogeographic history of Tyrannosauroidea: fossil record and uncertainty

Juan L. Cantalapiedra¹, Francisco Gascó² y Óscar Sanisidro¹

¹Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Pinar 25, 28006, Madrid, Spain. Email: jlopez@mncn.csic.es

²Fundación Conjunto paleontológico de Teruel-Dinópolis. Avda. Sagunto, s/n. 44002, Teruel.

Resumen

La evolución de los tiranosauroides, uno de los grupos de dinosaurios carnívoros más ubicuo del Mesozoico, se produjo a lo largo de 100 millones de años. Tuvieron una amplia distribución geográfica y algunos de sus representantes están entre los carnívoros terrestres más grandes que han existido. En este trabajo abordamos cuestiones sobre la paleobiogeografía del grupo aplicando un modelo de reconstrucción de rangos geográficos ancestrales basado en máxima probabilidad. Nuestro estudio apoya un origen Eurasiático del grupo y posteriores radiaciones que los extendieron también por Norteamérica. Los tiranosauroides más derivados de finales del Cretácico posiblemente tengan un origen americano-europeo, desde donde radiaron en diferentes ocasiones a Asia. Algunos autores han planteado la posibilidad de que existieran tiranosauroides en Gondwana. Aquí proponemos un análisis cladístico preliminar que incluye un espécimen australiano recientemente descubierto y muy controvertido (NMV_P1860689). Si la presencia del grupo se confirmase, al menos un linaje de tiranosauroides podría haber pasado a Gondwana durante el final del Cretácico Inferior.

Palabras clave: Tyrannosauroidea, Dinosauria, paleobiogeografía, filogenia, Laurasia, Gondwana

Abstract

The evolution of tyrannosauroids took place through 100 millions of years. They became one of the most ubiquitous groups of carnivorous dinosaurs during the Mesozoic and some of them are among the biggest terrestrial carnivores that have ever existed. Here we apply a maximum likelihood approach in order to reconstruct ancestral biogeographic ranges. Our results point to a Eurasiatic origin of Tyrannosauroidea, which expanded through North America in several radiations. More derived taxa of the end of the Cretaceous probably had an American origin, and they passed to Asia in subsequent episodes. Some workers have suggested the presence of Tyrannosauroidea in Gondwana. We here present a preliminary cladistic analysis including a controversial recently discovered Australian specimen (NMV_P1860689). If the presence of this clade was confirmed, it would mean that at least one lineage of tyrannosauroids may have entered in Gondwana at the end of the lower Cretaceous.

Keywords: Tyrannosauroidea, Dinosauria, palaeobiogeography, phylogeny, Laurasia, Gondwana

INTRODUCCIÓN

Los Tyrannosauroidae son un clado de dinosaurios terópodos que incluye al famoso *Tyrannosaurus rex* Osborn, 1905 y a sus parientes cercanos (Holtz Jr., 2007; Brusatte *et al.*, 2010). Su primer representante descubierto, y que da nombre al grupo, fue *Tyrannosaurus rex*. Durante mucho tiempo los únicos fósiles conocidos de Tyrannosauroidae pertenecían a dicha especie o a otros taxones estrechamente emparentados de finales del Cretácico (Russell, 1970). No obstante, en la última década se ha multiplicado la diversidad conocida de tiranosauroides, lo que ha facilitado mucha información sobre los representantes más basales del grupo. De hecho, en los últimos dos años se han descrito hasta siete nuevos tiranosauroides, siendo algunos de ellos 100 millones de años más antiguos que *T. rex* y de tamaño mucho menor. Cabe destacar el hallazgo de *Dilong paradoxus* (Xu *et al.*, 2004), espécimen que ha revolucionado la imagen que se tenía de los tiranosauroides por conservar impresiones de la piel claramente cubierta por protoplumas (Xu *et al.*, 2004). Este incremento de taxones ha permitido proponer hipótesis filogenéticas consensuadas y bien resueltas (Brusatte *et al.*, 2010).

Por su amplio registro fósil, su perdurabilidad en el tiempo (desde el Jurásico medio hasta finales del Cretácico) y su amplia distribución geográfica (toda Laurasia), Tyrannosauroidae parece ser un buen grupo de estudio para cuestiones biogeográficas. Recientemente ha sido publicado un pubis en Australia que Benson *et al.* (2010b) atribuyen a un tiranosauroide. Sin embargo, Herne y colaboradores (2010) argumentan que la conservación del pubis impide reconocer las sinapomorfias que lo relacionarían con Tyrannosauridae, identificándolo como un Neotetanurae indet. De tratarse de un tiranosauroide de Gondwana, su posición filogenética podría cuestionar nuestro conocimiento sobre la historia biogeográfica del grupo. Por esta razón creemos interesante realizar un análisis filogenético preliminar del material australiano y ver si su presencia tiene alguna consecuencia para la historia biogeográfica del grupo. El conocimiento exhaustivo del registro fósil de un grupo extinto y las relaciones filogenéticas entre los taxones que lo forman es una condición necesaria antes de resolver preguntas a gran escala como dónde se sitúa el origen del grupo y cual

ha sido el patrón biogeográfico que ha seguido a lo largo de su historia evolutiva. En el presente trabajo planteamos una reconstrucción de los rangos geográficos ancestrales de Tyrannosauroidae a partir de la información que se tiene de este grupo a día de hoy (incluyendo el presunto tiranosauroide de Gondwana) y comprobaremos si toda esa información permite esclarecer el origen del grupo y su historia biogeográfica.

MATERIAL Y MÉTODOS

Análisis filogenético

La base de este trabajo es la filogenia de Tyrannosauroidae propuesta por Brusatte *et al.* (2010), ya que se trata de una hipótesis cladística completamente resuelta y actualizada. Para incluir el nuevo espécimen australiano (NMV_P186069, consistente únicamente en un pubis) codificamos los caracteres disponibles a partir del mismo y los añadimos a la matriz empleada por Brusatte *et al.* (2010). Nuestro análisis filogenético incluye un total de 24 taxones: 19 tiranosauroides, NMV_P186069, Dromaeosauridae, Ornithomimosauria, Compsognathidae y *Allosaurus*. La inclusión de estos grupos, ajenos a Tyrannosauroidae, supone dos ventajas importantes. Primero, nos permite orientar el análisis, algo necesario en todo análisis filogenético. Segundo, el hecho de tener taxones de terópodos no pertenecientes a Tyrannosauroidae permite un mayor abanico de posibilidades para emplazar el NMV_P186069, evitando encajonarlo en los tiranosauroides. Para el análisis filogenético utilizamos el software de máxima parsimonia TNT v.1.1 (Goloboff *et al.*, 2008), empleando la misma ordenación de estados de carácter y la misma metodología que la propuesta por Brusatte, *et al.*, (2010): *New Technology Search* mediante búsqueda sectorial, *ratchet*, *tree drift* y *tree fuse*. Como comprobación de la metodología y los ajustes en TNT, se realizó un análisis sin incluir el espécimen NMV_P186069, con los taxones originales del trabajo de Brusatte *et al.* (2010), obteniéndose el mismo árbol que en la publicación original. Posteriormente se emplearon las dataciones disponibles en la bibliografía para cada uno de los taxones para la construcción de un árbol filogenético calibrado (ver dataciones para los taxones terminales en la Tabla 1).

Reconstrucción de Rangos Geográficos

Para simplificar la distribución del grupo con fines analíticos se tuvieron en cuenta cuatro áreas: Norteamérica, Europa, Asia y Gondwana. Los datos de distribución se tomaron de diferentes fuentes bibliográficas (ver Tabla 1). La reconstrucción de las áreas ancestrales se trazó sobre nuestra hipótesis filogenética empleando el software LAGRANGE (Likelihood Analysis of Geographic Range Evolution Ree & Smith, 2008), que permite controlar la variación temporal de conexiones entre las áreas de estudio, y ajusta el mejor modelo de dispersión-extinción-cladogénesis (DEC) mediante máxima probabilidad. Se limitó el número máximo de áreas a dos, que es la distribución máxima de los taxones terminales. Las conexiones entre las áreas de estudio se configuraron en cinco intervalos temporales diferentes (fig.1) y están basadas en bibliografía y paleomapas (Le Loeuff, 1997; Blakey, 2004; Gheerbrant & Rage, 2006; Weishampel *et al.*, 2007; Canudo *et al.*, 2009). Aunque se cree que África estuvo unida a Iberia hasta entrado el Eoceno mediante conexiones intermitentes (Canudo, *et al.*, 2009), en este trabajo las conexiones mostradas con Gondwana representan las de Australia, único punto de Gondwana con propuestas de posibles tiranosauroides que se desgajó del supercontinente hace unos 90 Ma.

RESULTADOS

Posición filogenética de NMV_P186069

El espécimen NMV_P186069 ha sido codificado según queda detallado en el anexo. La búsqueda filogenética encontró dos posibles posiciones igualmente parsimoniosas para el espécimen NMV_P186069 dentro de la matriz de Tyrannosauroides: como grupo hermano de *Xiongguanlong* y como grupo hermano de *Dryptosaurus* (fig. 2). Los árboles alcanzaron una longitud mínima de 556 con 10 réplicas y obtuvieron un índice de consistencia de 0,64 y un índice de retención de 0,84. En ningún caso NMV_P186069 aparece como más derivado que *Raptorex*, como proponen Benson *et al.* (2010b), aunque según nuestra hipótesis NMV_P186069 se encuentra en Tyrannosauroides. La edad de NMV_P186069 (Aptiense-Albiense) parece congruente con ambos resultados obtenidos aquí. La construcción de un árbol filogenético mediante la inclusión de la información temporal de cada taxón (Tabla 1) tiene como resultado la adición de amplios linajes fantasma (Brusatte, *et al.*, 2010), algunos de los cuales superan los 60 millones de años (fig. 2).

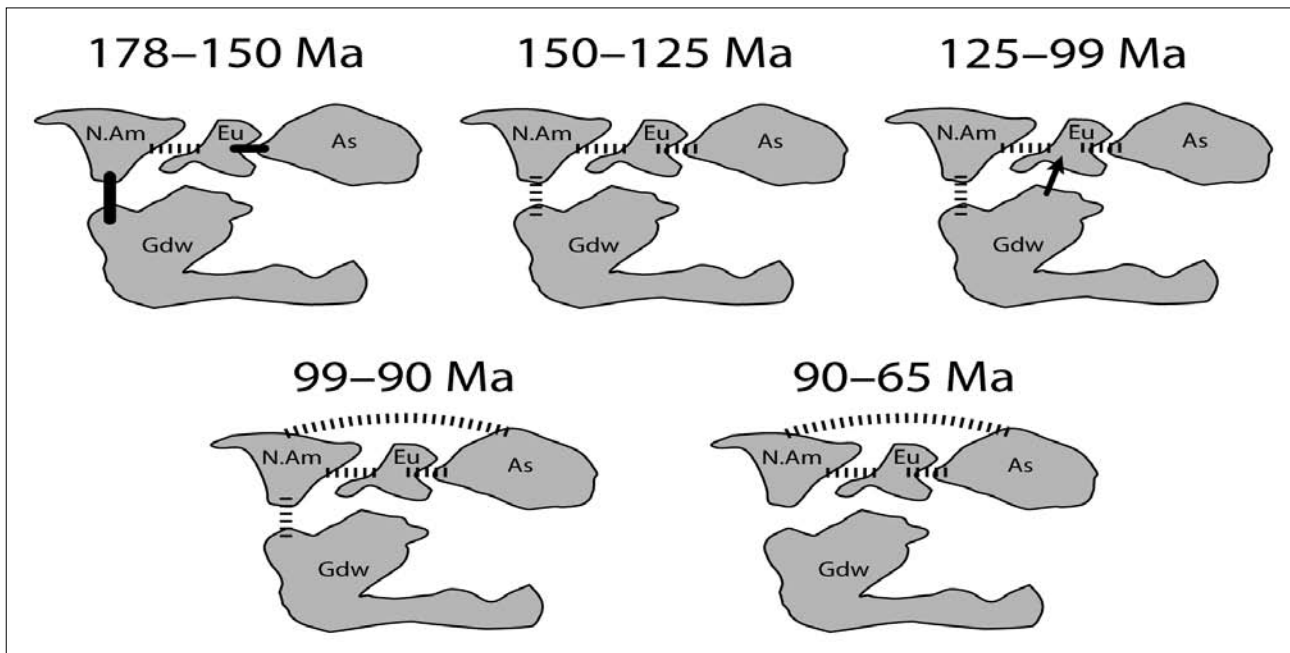


Figura 1. Configuración de las conexiones entre las áreas de estudio en los cinco intervalos temporales que se emplearon en la reconstrucción paleobiogeográfica. Las líneas discontinuas representan conexiones intermitentes entre masas de tierra. La flecha entre África y Europa representa el intercambio faunístico a través de la “ruta de Apulia”, que fue principalmente unidireccional (Canudo *et al.*, 2009). N.Am: Norteamérica; Eu: Europa; As, Asia; Gdw: Gondwana.

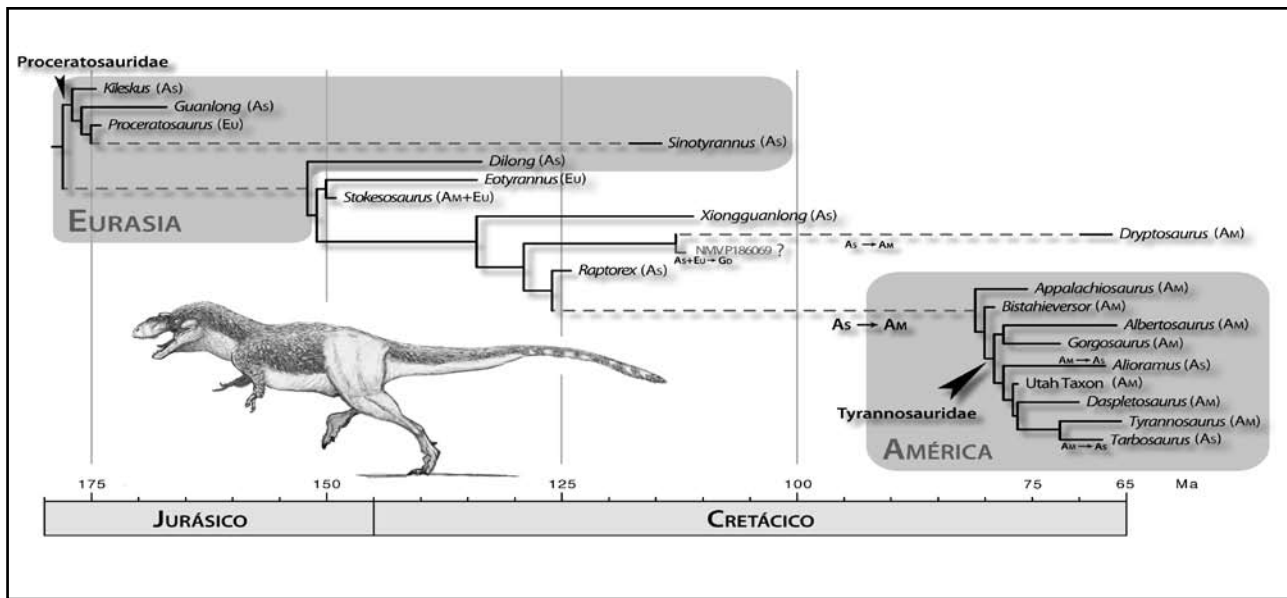


Figura 2. Árbol filogenético de Tyrannosauroidae según los caracteres de Brusatte *et al.* (2010) incluyendo el espécimen NMV_P186069 en el análisis. Las líneas discontinuas muestran los linajes fantasma de mayor duración. Sobre la filogenia se muestran los patrones paleobiogeográficos de Tyrannosauroidae. En determinados puntos se marcan dispersiones localizadas en ramas que hemos creído de particular interés. Am: América; As: Asia; Eu: Europa; Gd: Gondwana. Reconstrucción de *Gorgosaurus* por Israel M. Sánchez.

Reconstrucción paleobiogeográfica de Tyrannosauroidae

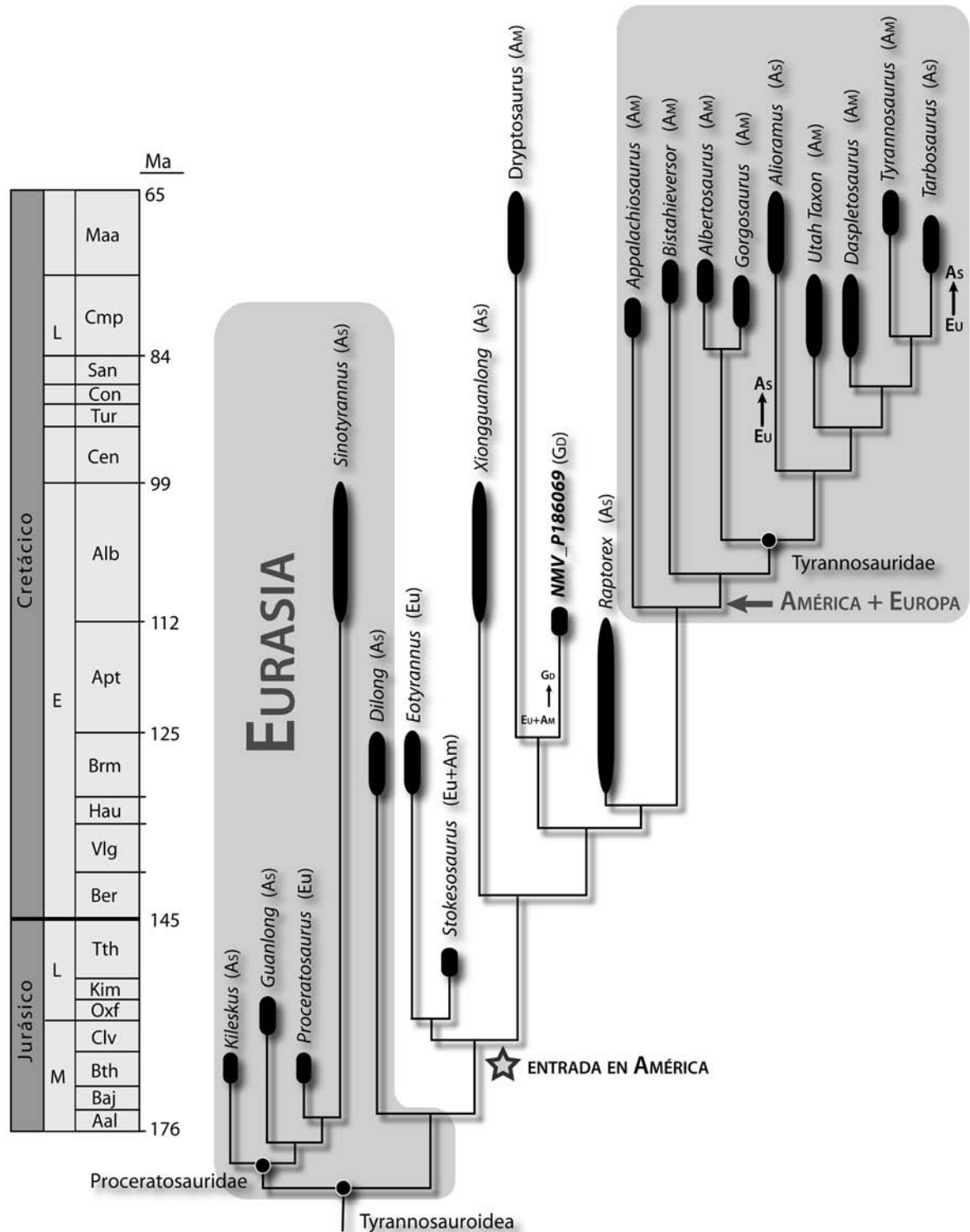
Las reconstrucciones biogeográficas se han realizado empleando los dos árboles obtenidos con el análisis filogenético. La reconstrucción sobre la hipótesis filogenética de NMV_P186069 como grupo hermano de *Xiongguanlong* obtuvo un valor de probabilidad mucho menor que la reconstrucción sobre la hipótesis de NMV_P186069 como grupo hermano de *Dryptosaurus* (7,4 unidades logarítmicas de diferencia). Esto quiere decir que el modelo explica mejor la paleobiogeografía del grupo cuando NMV_P186069 es más derivado, y puede ser un criterio a tener en cuenta a la hora de elegir entre ambos. En la figura representaremos el árbol que obtuvo la reconstrucción biogeográfica más probable, en el que NMV_P186069 aparece emparentado con *Dryptosaurus*. Si bien los datos de partida no permitieron al modelo elegir una reconstrucción única entre todas las probables, sí hay ciertos patrones comunes a todas ellas.

DISCUSIÓN

El análisis realizado no ha proporcionado una reconstrucción biogeográfica preferente. Esto se debe principalmente a dos factores. Primero, la distribución del

grupo fue muy amplia desde su radiación basal (fig. 2; ver también Hutt, *et al.*, 2001; Xu, *et al.*, 2006; Benson, 2008; Averianov *et al.*, 2010; Rauhut *et al.*, 2010). En segundo lugar, el método de reconstrucción empleado tiene en cuenta la longitud de las ramas a la hora de simular eventos de dispersión y vicarianza. La construcción de un árbol filogenético datado de Tyrannosauroidae muestra una distribución irregular de su registro fósil (Fig 2). Existen linajes de 40 y hasta 60 millones de años para los que no hay registro conocido. Linajes fantasma tan largos representan periodos en los que el análisis corre libremente sin tener ningún aporte de información que le ayude a orientar la simulación, y la consecuencia es un incremento en la incertidumbre de la reconstrucción paleobiogeográfica. En todas las reconstrucciones posibles hay, sin embargo, unos patrones claros que pasamos a comentar.

Los tiranosauroides comprenden un grupo que se originó en el Jurásico Medio de Eurasia hace alrededor de 170 millones de años (Russell, 1970; Rauhut, *et al.*, 2010). Los más antiguos y más basales forman un grupo monofilético, Proceratosauridae, que incluye principalmente terópodos de pequeño tamaño, en ocasiones portadores de crestas en sus cabezas (Xu *et al.*, 2006). Los taxones filogenéticamente situados entre los proceratosáuridos y tiranosáuridos incluyen géneros cuyos rangos temporales abarcan desde el



Jurásico Superior hasta el Cretácico Inferior de Laurasia, la mayoría de ellos de reciente descubrimiento (ver tabla 1; Hutt *et al.*, 2001; Xu, *et al.*, 2004; Benson, 2008; Sereno, *et al.*, 2009; Carr & Williamson, 2010; Li *et al.*, 2010). El linaje de *Stokesosaurus* supone la primera entrada del

grupo en Norteamérica (Benson, 2008), que tuvo lugar a través de Europa hace aproximadamente 150 millones de años. Durante el Cretácico Inferior la distribución del grupo era principalmente euroasiática. Con la apertura de la Conexión Beringia a partir del Albiense-Cenomaniense

se da el paso de dos grupos independientes desde Asia a Norteamérica (Fig. 2). Por una parte el linaje de *Dryptosaurus* y por otra el linaje que dará lugar los tiranosauroides más derivados y de gran talla que protagonizarán una radiación en Norteamérica durante el Campaniense-Maastrichtiense (Serenio *et al.*, 2009). Este clado aparece separado del resto por un largo linaje sin registro fósil que dura 45 millones de años. Según nuestra reconstrucción, los *crown* Tyrannosauridae pasarían en repetidas ocasiones desde Norteamérica a Asia (Currie, 2003; Brusatte *et al.*, 2009). El intercambio faunístico entre continentes es característico de clados del Campaniense-Maastrichtiense y refleja un creciente provincialismo a finales del Cretácico (Upchurch *et al.*, 2002). Durante el Maastrichtiense el único tiranosauroide norteamericano es *T. rex* (Carr & Williamson, 2004).

Según nuestra hipótesis paleobiogeográfica la hipotética entrada a Gondwana se produciría hace unos 120 millones de años, probablemente a partir de linajes ya ampliamente distribuidos en gran parte de Laurasia. Así mismo, la reconstrucción biogeográfica sin el pubis australiano no tiene efectos para la historia biogeográfica general del grupo salvo omitir la entrada en el continente austral. Curiosamente, la tradicional ausencia de tiranosauroides en Gondwana supone una anomalía teniendo en cuenta la presencia de grupos diferentes de dinosaurios distribuidos globalmente durante el Cretácico Inferior (Brusatte, *et al.*, 2010). Además, no se conoce registro fósil de tiranosauroides del Cretácico Superior en Europa, ni por supuesto en Gondwana (Weishampel *et al.*, 2007). Sin lugar a dudas ampliar nuestro conocimiento sobre los linajes basales de tiranosauroides, incluyendo especímenes que confirmen o desmientan la presencia de este grupo en Gondwana, será la única forma de definir la historia evolutiva de Tyrannosauroides y su biogeografía.

CONCLUSIONES

La reconstrucción paleobiogeográfica de Tyrannosauroides presenta cierta incertidumbre como resultado de importantes linajes fantasmas en su registro fósil así como de una amplia distribución inicial del grupo. De acuerdo con el modelo planteado aquí, Tyrannosauroides tiene su origen en Eurasia y rápidamente alcanzó una amplia distribución Laurasiática.

La entrada en Norteamérica se da en un mínimo de tres ocasiones, una desde Europa hace unos 150 ma. Las otras dos se dan como consecuencia de la apertura de la Conexión Beringia a partir del Albiense-Cenomaniense. Una de estas entradas tendrá como resultado la radiación de los grandes tiranosáuridos durante el Campaniense-Maastrichtiense. Nuestro análisis cladístico emplaza el espécimen australiano dentro de Tyrannosauroides, si bien no se pretende realizar ninguna propuesta filogenética formal. Su inclusión en el análisis, sin embargo, no afecta a la reconstrucción biogeográfica del resto del grupo, implicando únicamente una entrada puntual hipotética.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, queremos dar las gracias a Israel M. Sánchez por su dibujo de ese vivaracho *Gorgosaurus*. A Stephen Brusatte por responder tan rápido, conciso y amigable a nuestros correos. Además este artículo se ha visto sustancialmente beneficiado de las útiles y amables (y esto es importante en los tiempos que corren) correcciones de Francisco Ortega y José Ignacio Canudo así como de los comentarios de Luis Alcalá (FCPTD). Los autores se benefician de tres becas predoctorales FPU dependientes del Ministerio de Educación y trabajan en el marco de los proyectos CGL2010-19116/BOS, CGL2008-05813-C02-01/BTE y CGL2009-07792 del Ministerio de Ciencia e Innovación.

REFERENCIAS

- Averianov, A., Krasnolutski, S. & Ivantsov, S. 2010. A new basal coelurosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Middle Jurassic of Siberia. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* **314**(1): 42-57.
- Benson, R., Barrett, P., Rich, T., Vickers-Rich, P., Pickering, D. & Holland, T. 2010a. Response to Comment on "A Southern Tyrant Reptile". *Science* **329**(5995): 1013.
- Benson, R.B.J. 2008. New information on *Stokesosaurus*, A Tyrannosauroid (Dinosauria: Theropoda) from North America and the United Kingdom. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28**(3): 732-750.

- Benson, R.B.J., Barrett, P.M., Rich, T.H. & Vickers-Rich, P. 2010b. A southern tyrant reptile. *Science* **327**(5973): 1613.
- Blakey, R. 2004. Global plate tectonics and paleogeography. <http://www2.nau.edu/rcb7/globaltext2.html>.
- Brusatte, S.L., Carr, T.D., Erickson, G.M., Bever, G.S. & Norell, M.A. 2009. A long-snouted, multihorned tyrannosaurid from the Late Cretaceous of Mongolia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**(41): 17261-17266.
- Brusatte, S.L., Norell, M.A., Carr, T.D., Erickson, G.M., Hutchinson, J.R., Balanoff, A.M., Bever, G.S., Choiniere, J.N., Makovicky, P.J. & Xu, X. 2010. Tyrannosaur paleobiology: new research on ancient exemplar organisms. *Science* **329**(5998): 1481-1485.
- Canudo, J.I., Barco, J.L., Pereda-Suberbiola, X., Ruiz-Omenaca, J.I., Salgado, L. & Torcida, F.B. 2009. What Iberian dinosaurs reveal about the bridge said to exist between Gondwana and Laurasia in the Early Cretaceous. *Bulletin de la Societe Geologique de France* **180**(1): 5-11.
- Carr, T.D. & Williamson, T.E. 2004. Diversity of late Maastrichtian Tyrannosauridae (Dinosauria: Theropoda) from western North America. *Zoological Journal of the Linnean Society* **142**: 479-523.
- Carr, T.D. & Williamson, T.E. 2010. *Bistahieversor sealeyi*, gen. et sp. nov., a new tyrannosauroid from New Mexico and the origin of deep snouts in Tyrannosauroidea. *Journal of Vertebrate Paleontology* **30**(1): 1-16.
- Carr, T.D., Williamson, T.E. & Schwimmer, D.R. 2005. A new genus and species of tyrannosauroid from the Late Cretaceous (Middle Campanian) Demopolis Formation of Alabama. *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**(1): 119-143.
- Currie, P.J. 2003. Cranial anatomy of tyrannosaurids from the Late Cretaceous of Alberta. *Acta Palaeontologica Polonica* **48**(2): 191-226.
- Gheerbrant, E. & Rage, J.C. 2006. Paleobiogeography of Africa: how distinct from Gondwana and Laurasia? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **241**(2): 224-246.
- Goloboff, P.A., Farris, K.C. & Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Journal of Systematic Palaeontology* **7**: 455-470.
- Herne, M.C., Nair, J.P. & Salisbury, S.W. 2010. Comment on "A southern tyrant reptile". *Science* **329**(5995): 1013; author reply 1013.
- Holtz Jr., T.R. 2007. Tyrannosauroidea. in Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.), *The Dinosauria*. California University Press, The Dinosauria, 111-136.
- Hutt, S., Naish, D., Martill, D.M., Barker, M.J. & Newbery, P. 2001. A preliminary account of a new tyrannosauroid theropod from the Wessex Formation (Early Cretaceous) of southern England. *Cretaceous Research* **22**(2): 227-242.
- Ji, Q., Ji, S.-A. & Li-jun, Z. 2009. First large tyrannosauroid theropod from the Early Cretaceous Jehol Biota in northeastern China. *Geological Bulletin of China* **28**(10): 1369-1374.
- Kurzanov, S.M. 1976. New carnosaur from the Late Cretaceous Nogon-Tsav, Mongolia. *Joint Soviet-Mongolian Palaeontological Expedition Transactions* **3**: 93-104.
- Lambe, L.M. 1914. On the fore-limb of a carnivorous dinosaur from the Belly River Formation of Alberta, and a new genus of Ceratopsia from the same horizon, with remarks on the integument of some Cretaceous herbivorous dinosaurs. *Ottawa Naturalist* **27**: 129-135.
- Le Loeuff, J. 1997. Biogeography. in Currie, P.J. & Padian, K. (Eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academy Press, 51-56.
- Li, D., Norell, M.A., Gao, K.-Q., Smith, N.D. & Makovicky, P.J. 2010. A longirostrine tyrannosauroid from the Early Cretaceous of China. *Proc Biol Sci* **277**(1679): 183-190.
- Maleev, E.A. 1955. Giant carnivorous dinosaurs of Mongolia. *Doklady Akademii Nauk SSSR* **104**(4): 634-637.
- Marsh, O.C. 1877. Notice of new dinosaurian reptiles from the Jurassic Formation. *American Journal of Science* **14**: 514-516.

- Osborn, H.F. 1905. Tyrannosaurus and other Cretaceous carnivorous dinosaurs. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **35**: 733-771.
- Rauhut, O.W., Milner, A.C. & Moore-Fay, S. 2010. Cranial osteology and phylogenetic position of the theropod dinosaur *Proceratosaurus bradleyi* (Woodward, 1910) from the Middle Jurassic of England. *Zoological Journal of the Linnean Society* **158**(1): 155-195.
- Ree, R.H. & Smith, S.A. 2008. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology* **57**(1): 4-14.
- Russell, D.A. 1970. Tyrannosaurs from the Late Cretaceous of western Canada. *National Museum of Natural Sciences Publications in Paleontology* **1**: 1-34.
- Sereno, P.C., Tan, L., Brusatte, S.L., Kriegstein, H.J., Zhao, X. & Cloward, K. 2009. Tyrannosaurid skeletal design first evolved at small body size. *Science* **326**(5951): 418-422.
- Upchurch, P., Hunn, C.A. & Norman, D.B. 2002. An analysis of dinosaurian biogeography: evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences* **269**: 613-621.
- Weishampel, D.B., Barrett, P.M., Coria, R.A., Le Loeuff, J., Xu, X., Zhao, X., Sahni, A., Goman, E., M.P. & Noto, C.R. 2007. Dinosaur Distribution. in Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.), *The Dinosauria*. California University Press, Berkeley, 517-606.
- Xu, X., Clark, J.M., Forster, C.A., Norell, M.A., Erickson, G.M., Eberth, D.A., Jia, C. & Zhao, Q. 2006. A basal tyrannosauroid dinosaur from the Late Jurassic of China. *Nature* **439**(7077): 715-718.
- Xu, X., Norell, M.A., Kuang, X., Wang, X., Zhao, Q. & Jia, C. 2004. Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. *Nature* **431**(7009): 680-684.
- Anexo:** La codificación del pubis NMV_P186069 para los caracteres 269 a 276 es 020011?1. El resto son interrogantes.

Genus	Distribución	Año de la descripción	Localidad	Edad	Cita	Edad en la filogenia
Albertosaurus	North America W	1905	Horseshoe Canyon Fm. (Alberta, Canada); Judith River Fm. (Montana, USA); Lance Fm. (Wyoming, USA)	Late Campanian-Late Maastrichtian	Osborn, 1905	66
Alioramus	Asia	1976	Beds of Nogoon Tsav (Bayankhongor, Mongolia); Nemeget Formation (Mongolia)	Maastrichtian	Kurzanov, 1976	67,5
Appalachiosaurus	North America E	2005	Demopolis Chalk Fm. (Alabama, USA)	Middle Campanian	Carr et al., 2005	76,5
NMV_P186069	Australia	2010	Victoria	Aptian-Albian	Benson et al., 2010	112
Bistahieversor	North America W	2010	Kirtland Formation	Upper Campanian	Carr & Williamson, 2010	80
Daspletosaurus	North America W	1970	Oldman Fm. (Alberta, Canada); Dinosaur Park Fm. (Alberta, Canada); Two Medicine Fm. (Montana, USA); Kirtland Fm. (New Mexico, USA)	Middle-Late Campanian	Russell, 1970	70
Dilong	Asia	2004	Lujiatun (Beipiao, Liaoning)	Yixian Formation	Xu et al., 2004	133,5
Dryptosaurus	North America E	1877	New Egypt Fm. (New Jersey, USA)	Middle Maastrichtian	Marsh, 1877	67,5
Eotyrannus	Europe	2001	Wight Island (UK)	Hauterivian-Barremian	Hutt et al., 2001	135
Gorgosaurus	North America	1914	Dinosaur Park Fm. (Alberta, Canada); Judith River Fm. (Montana, USA); Fruitland Fm. (Arizona, USA)	Middle-late Campanian	Lambe, 1914	72
Guanlong	Asia	2006	Wucuiwan (Xinjiang)	Oxfordian	Xu et al. 2006	158
Kileskus	Asia	2010	Berezovsk Quarry, Russia	Bathonian	Averianov et al., 2010	165,5
Proceratosaurus	Europe	1910	Minchinhampton, UK	Late Bathonian	Rauhut et al., 2010	166
Raptorex	Asia	2009	Liaoning Province/Nei Mongol Autonomous Region (China)	Barremian-Aptian	Sereno et al., 2009	125
Sinotyrannus	Asia	2009	Jiufotang Formation (Liaoning Province)	Early Cretaceous	Ji et al., 2009	105,5
Stokesosaurus	North America W & Europa	1974	Morrison Formation (Utha, US)	Lower Tithonian y Kimmeridgian	Benson, 2008	150
Tarbosaurus	Asia	1955	Nemeget Svita, White Beds of Hermin Tsav (Bayankhongor, Mongolia); Nemeget Fm. (Ömnögov', Mongolia); Subashi Fm. (Xinjiang Uygur Zizhiqu, China); Unnamed unit (Heilongjiang, China); Yuanpu Fm. (Guangdong, China); Wangshi Group (Shandong, China); Quiba Fm. (Henan, China)	Late Campanian-Maastrichtian	Maleev, 1955	67,5
Tyrannosaurus	North America W	1905	Scollard Fm. (Alberta, Canada); Willow Creek Fm. (Alberta, Canada); Frenchman Fm. (Saskatchewan, Canada); Livingston Fm. (Montana, USA); Hell Creek Fm. (Montana, USA); Hell Creek Fm. (South Dakota, USA); Hell Creek Fm. (North Dakota, USA); Ferris Fm. (Wyoming, USA); Lance Fm. (Wyoming, USA); Laramie Fm. (Colorado, USA); Denver Fm. (Colorado, USA); Javelina Fm. (Texas, USA); McRae Fm. (New Mexico, USA); North Horn Fm. (Utah, USA)	Late Maastrichtian	Osborn, 1905	65,5
UtahTaxon	North America W	---				76,5
Xionguanlong	Asia	2010	Yujingzi Basin, Ganzu, China	Aptian-Albian	Li et al., 2010	112

Tabla 1. Información de los 20 taxones incluidos en este trabajo. Se muestran distribución, localidades, edades, fuentes bibliográficas y las fechas empleadas en la construcción del árbol filogenético

Primera edición abril de 2011
© **Ajuntament de Morella**
Edita Ajuntament de Morella

Editores: © **Adán Pérez-García**
© **Francisco Gascó**
© **Jose Miguel Gasulla**
© **Fernando Escaso**

Diseño y maquetación: **Andreas Manero, Miguel Ángel Troncho**
Francisco Gascó, Adán Pérez-García,

Referencia: Pérez-García, A., Gascó, F., Gasulla, J. M. & Escaso, F. (eds.)
2011. *Viajando a Mundos Pretéritos. Ayuntamiento de Morella, Morella,*
Castellón, 400 pp.

Imprime 4Colors · Vinaròs

Prohibida la reproducción total o parcial de esta obra mediante cualquier recurso o procedimiento, comprendidos la impresión, la reprografía, el microfilm, el tratamiento informático o cualquier otro sistema, sin permiso escrito de la editorial.



www.morella.net