

СЛЕДЫ УКУСОВ НА ПОЗВОНКЕ LEVNESOVIA TRANSOXIANA (HADROSAUROIDEA), КАК СВИДЕТЕЛЬСТВО ПАДАЛЕЯДНОГО ПОВЕДЕНИЯ TIMURLENGIA EUOTICA (TYRANNOSAUROIDEA)

Чудакова Софья Егоровна

Исследователь лаборатории,
«ЭФА» Эколого-биологический центр
schudakova@rambler.ru

BITE MARKS ON THE VERTEBRA OF LEVNESOVIA TRANSOXIANA (HADROSAUROIDEA), AS EVIDENCE OF THE CARRION-EATING BEHAVIOR OF TIMURLENGIA EUOTICA (TYRANNOSAUROIDEA)

S. Chudakova

Summary. A comprehensive and in-depth study of the remains of organisms of the geological past includes the study of the relationship of extinct organisms among themselves and with their habitat, is of paramount importance for the theory of biology since the problem of the evolution of the organic world and the origin of adaptations require a deep understanding of the processes of formation under the influence of external and internal factors.

Bites (traces of food) on the bones of prehistoric animals left by predators or scavengers have been repeatedly noted and studied by paleontologists. Here I describe the nutrition traces belonging to *Timurlengia erotica* on the dorsal vertebra of *Levnesovia transoxiana* (DIN 20/11). The size and morphological characteristics of bite marks, as well as the distance between them, were compared with the distances between teeth in the reconstruction of the upper jaw (ZIN PH 676/16) and with the sizes of isolated teeth of *Timurlengia euotica*. These comparisons show good correspondence and ratios.

Keywords: *Levnesovia transoxiana*, *Timurlengia erotica*, *Hadrosauroida*, *hadrosauroids*, *Tyrannosauroida*, *tyrannosauroids*, bite marks on dinosaur bones, dinosaur nutrition, scavenger dinosaurs, dinosaurs from the Turonian deposits of the Bissekta formation of the Dzharakuduk tract, dinosaurs of the Republic of Uzbekistan.

Аннотация. Разностороннее и глубокое изучение остатков организмов геологического прошлого включает изучение взаимоотношений вымерших организмов между собой и со средой их обитания, имеет первостепенное значение для теории биологии, так как проблема эволюции органического мира и вопросы происхождения адаптаций (приспособлений) требуют глубокого понимания процессов формообразования, идущих под влиянием внешних и внутренних факторов.

Укусы (следы питания) на костях доисторических животных, оставленные хищниками или падальщиками, неоднократно отмечались и изучались палеонтологами.

Здесь я описываю следы питания, принадлежащие *Timurlengia euotica* на дорсальном позвонке *Levnesovia transoxiana* (DIN 20/11). Размеры и морфологические характеристики следов укусов, а также расстояние между ними сравнивались с расстояниями между зубами на реконструкции верхней челюсти (ZIN PH 676/16) и с размерами изолированных зубов *Timurlengia euotica*. Эти сравнения показывают хорошее соответствие и соотношения.

Ключевые слова: *Levnesovia transoxiana*, левнесовия, *Timurlengia euotica*, тимурленгия, *Hadrosauroida*, гадрозавроиды, *Tyrannosauroida*, тираннозавроиды, следы укусов на костях динозавров, питание динозавров, динозавры падальщики, динозавры из туронских отложений Биссектинской свиты урочища Джаракудук, динозавры Республики Узбекистан.

Введение

В динозавровых фаунах обнаруженные следы укусов являются важными компонентами, характеризующими палеоэкологические взаимодействия в различных кладах. Сюда относятся свидетельства о каннибализме и поедании падали [Drumheller S.K. et al., 2020], внутривидовых [Hone D.W.E. et al., 2015] и межвидовых боях [Harr J., 2008], предпочтения в выборе добычи [Jacobsen A.R., 1998] и попытки хищничества [De Palma R.A. et al., 2013]. Анализ множества следов укусов, оставленных на костях динозавров, позволяет сделать выводы, что большинство подобных отметин были оставлены зубами теропод [Robinson R.F. et al., 2015] и крокодилomor-

фов [Noto C.R. et al., 2012], а также в некоторых случаях зубами акул [Everhart M.J. et al., 2006] и млекопитающих [Augustin F.J. et al., 2020]. Однако следы пищевого поведения теропод редки по сравнению с фаунами кайнозоя, в которых доминировали млекопитающие и в динозавровых фаунах без крупных теропод — тираннозаврид [Fiorillo A.R., 1991].

Следы зубов Theropoda, на кажущуюся очевидность, на сегодняшний день изучены недостаточно, подробно описаны только несколько экземпляров [Jacobsen A.R., 1998] и проведено только два систематических исследования [Drumheller S.K. et al., 2020]. Из немногих подробных описаний следов зубов теропод многие принадле-

жат тираннозаврам [De Palma R.A. et al., 2013], которые оставляют следы чаще, чем другие Theropoda, так что это, пожалуй, наиболее изученная клада с точки зрения особенностей питания и экологии.

Следы зубов тираннозавроидов являются наиболее часто сохраняющимися следами питания плотоядных динозавров. Также нет абсолютных данных, свидетельствующих в пользу активного хищничества или падальства тираннозавроидов. Д. Хорнер считает, что тираннозавр был исключительно падальщиком и вообще не занимался активной охотой [Horner J.R., 199]. Другие исследования свидетельствуют, что он был активным охотником [Fowler D.W. et al., 2006].

Тираннозавроиды использовали зубы для отрывания мяса от туши, а не отрезали его подобно ножу, при этом часто вгрызались в кость, о чем свидетельствуют сколы зубов [Schubert B.W. et al., 2005], сильный износ вершин зубов и килей [Farlow J.O. et al., 1994] и наличие следов костей в копролите у тираннозавра [Chin K. et al., 1998]. Характер износа зубов указывает на то, что представители этого семейства при отрывании мяса сильно трясли головой [Ablar W.L., 2001].

Следы зубов теропод принимают разную форму в зависимости от поведения кусающего животного. Например, удлиненные следы остаются после вытягивания зубов, тогда как разрушение поверхности кости указывает на особенно сильные укусы [D'Amore D.C. et al., 2009]. В некоторых случаях по следам укусов можно получить информацию о размере хищника, который можно предсказать по параллельным следам, оставленным одним укусом. Здесь разделяющее их расстояние, должно отражать расстояние между зубами [Brown C.M. et al., 2021], хотя некоторые факторы, такие как искривленные поверхности костей, угол прикуса, а также отсутствие или неправильное расположение зубов [Hone D.W.E. et al., 2018], могут исказить результаты и затруднить правильное определение.

Следы питания динозавров-теропод дают палеобиологические и палеоэкологические характеристики социальных и трофических взаимодействий и являются прямыми доказательствами падальядного или хищнического поведения. Хотя следы укусов, возникшие в результате активного хищничества, нелегко отличить от следов посмертного кормления, в этом может оказать огромную помощь выяснение таксономического происхождения животных, их онтогенетические стадии, а также сведения региональной биоистратиграфии. Следы питания позволяют лучше понять роль теропод в меловых экосистемах.

Здесь я сообщаю о наличии следов питания на дорсальном позвонке *Levnesovia transoxiana* (DIN 20/11).

Судя по форме, расположению и направлению следов, а также известной фауне Биссектинской свиты урочища Джаракудук (Республика Узбекистан), можно с достаточной долей уверенности, предположить, что они являются следами питания и свидетельствами падальядного поведения крупного теропода из клады *Tyrannosauoidea*, такого как *Timurlengia euotica*. Сравнивая морфологические характеристики следов укусов, размеры и расстояние между ними с расстояниями между зубами на реконструкции верхней челюсти (ZIN PH 676/16) и с размерами изолированных зубов *Timurlengia euotica*, я полностью их соотношу.

Геологическая обстановка

Экземпляр DIN 20/11 — дорсальный позвонок *Levnesovia transoxiana* (*Hadrosauoidea*), собранный из туронских отложений Биссектинской свиты урочища Джаракудук (пустыня Кызылкум, Республика Узбекистан), в ходе экспедиции Зоологического института РАН под руководством профессора РАН Аверьянова А.О. Данный экземпляр хранится в палеонтологической коллекции кафедры «Зоологии позвоночных» Санкт-Петербургского государственного университета.

Место сбора представляет собой совокупность карбонатов общей площадью 30 км², сложенных терригенными обломочными горными породами периода позднего мела, которые отложились в условиях древнего морского побережья, лиманов и дельты впадающей в море реки.

Материалы и методы

Исследуемый материал (DIN 20/11) представляет собой одиночный изолированный частично сохранившийся позвонок *Levnesovia transoxiana* из надсемейства *Hadrosauoidea*, размерами 10 x 6 x 5,5 см. Позвонок состоит из полностью сохранившегося тела позвонка, дуги позвонка, ножек дуги, частично сохранившегося основания остистого отростка, основания правого поперечного отростка, основания правого переднего суставного отростка. Остальные морфологические элементы позвонка утрачены и в большей степени сглажены эрозией. Позвоночное отверстие полностью заполнено осадочной породой. Данный позвонок является дорсальным, о чем свидетельствует общая морфология и направление оси отломка остистого отростка и отсутствие суставных поверхностей для сочленения с шевронами, как у каудальных. На левой латеральной поверхности тела позвонка имеются следы биоэрозии, относящиеся к трофическим взаимодействиям (следы укусов).

На исследуемом экземпляре на левой латеральной поверхности тела дорсального позвонка *Levnesovia transoxiana* можно видеть пять следов от укусов, кото-

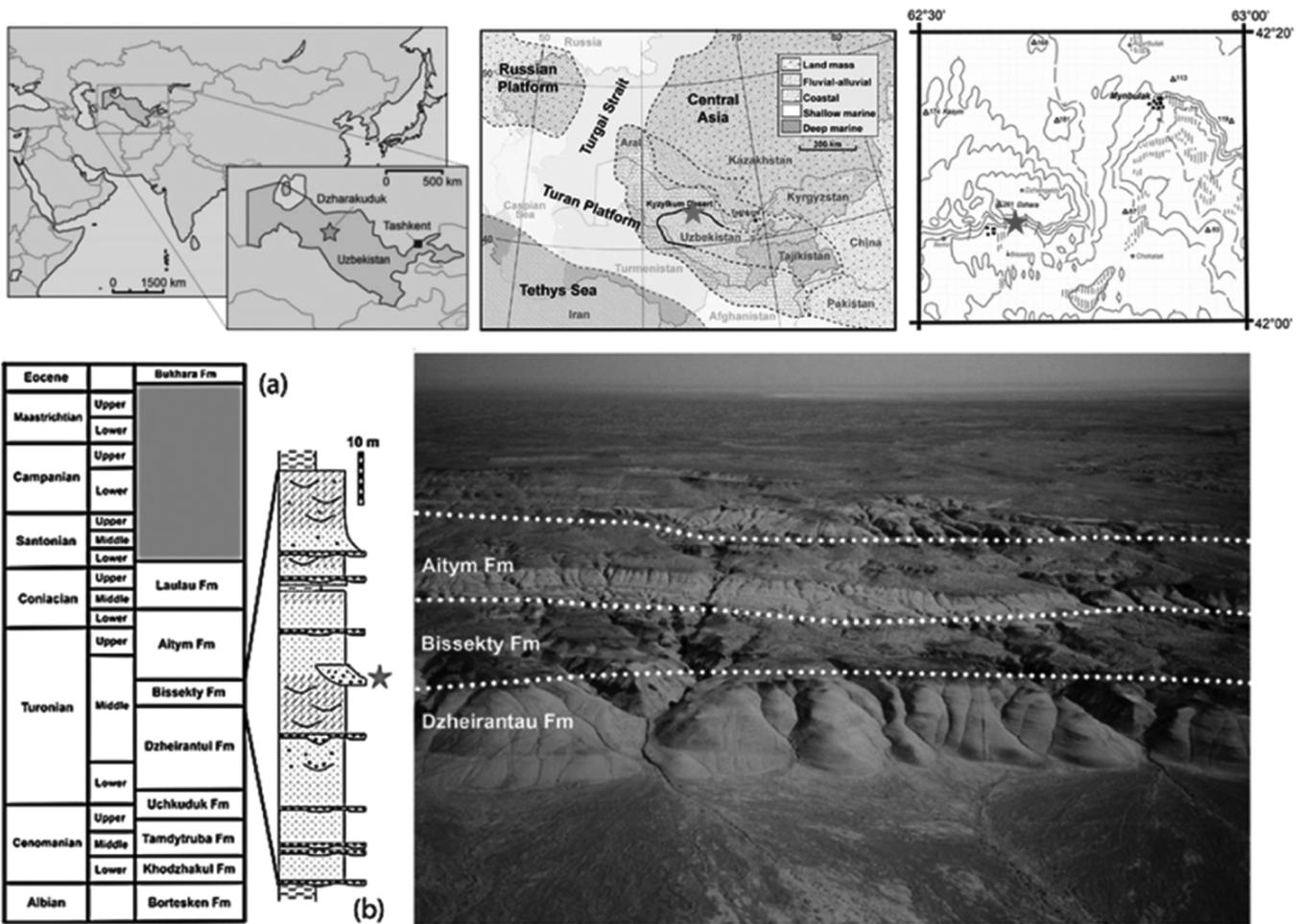


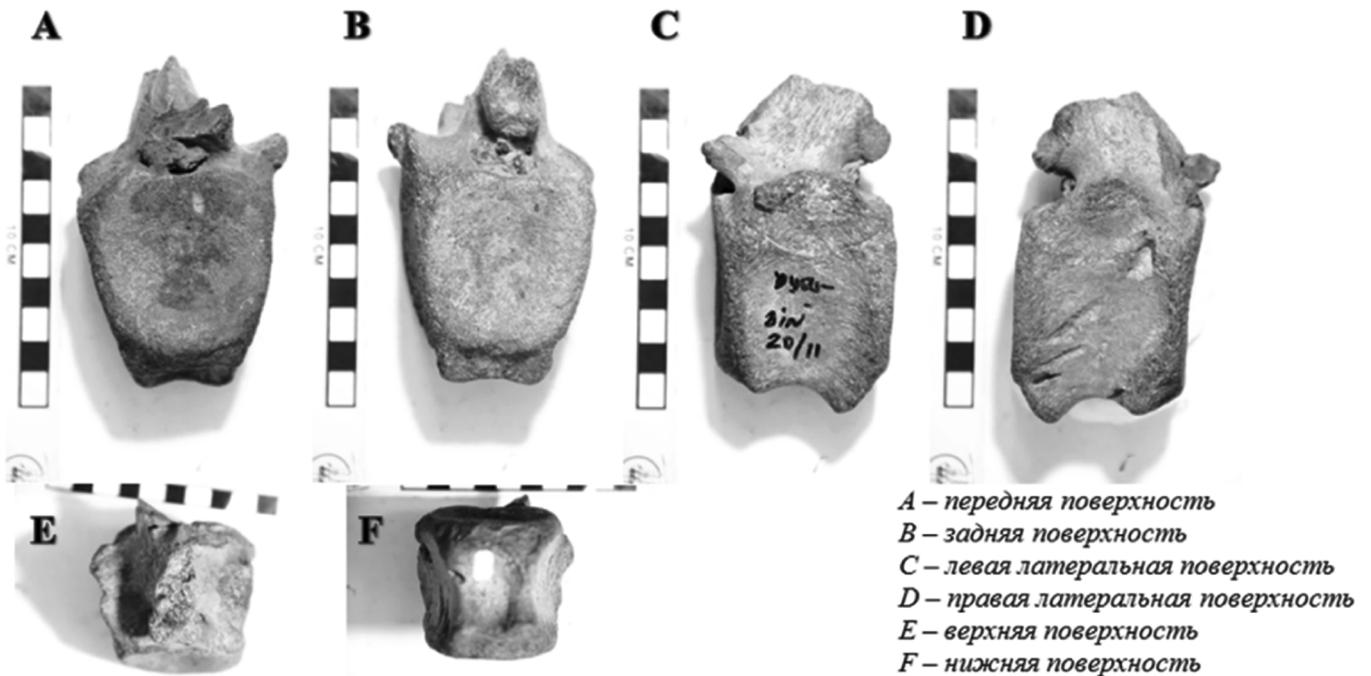
Рис. 1. Расположение урочища Джаракудук (звездочка) в центральной части пустыни Кызылкум в Узбекистане, с обобщенным представлением позднемеловых литофаций (пунктирная линия), предположительно связанных с условиями осадконакопления и указанием границы Биссектинской формации (сплошная линия) во время турона. Вид обнажений меловых отложений вдоль откоса Джаракудук с примерными границами между Биссектинской свитой и прилегающими толщами (вид на север, фотография профессора РАН Аверьянова А.О.).

рые можно разделить на две группы, обозначенные на изображении ниже: 1) следы проколов, в виде полукруглых (яйцевидных) ямок, проникающих на глубину до 7 мм, разрушающих кортикальный слой кости внутри углубления, имеющих вентродорсальное направление, и не имеющих признаков заживления, размерами 15 x 8 x 7 мм (A), 10 x 3 x 5 мм (D), 8 x 5 x 3 мм (E); 2) следы, в виде удлиненных с зубчатыми краями борозд V-образного сечения, местами частично проникающие через поверхность кортикального слоя кости, с максимальной глубиной до 4 мм, также вентродорсального направления, и не имеющих признаков заживления, размерами 20 x 5 x 2 мм (B), 10 x 3 x 4 мм (C). Большие размеры и формы проколов на позвонке, а также склонность оставившего их животного к костегрызению, позволяют уверенно предположить, что они были оставлены зубами теропода крупного или среднего размера, относящегося к кладе *Tyrannosauroidea*. К таким плотоядным хищникам (падальщикам) из Биссектинской формации относится — *Timurlengia euotica*.

Чтобы достоверно убедиться в принадлежности следов от укусов именно тимурленгии и лучше визуализировать морфологию и размеры оставивших их зубов, самый отчетливый прокол на позвонке *Levnesovia transoxiana* (обозначен на предыдущем изображении буквой «А») был заполнен полимерным материалом для изготовления слепков. Затем этот слепок был сравнен с зубами, принадлежащими *Timurlengia euotica*.

Измерения слепка зуба при обнаруженной глубине в 7 мм составили: мезиодистальная ширина — 6 мм, а лабио-лингвальная длина — 11 мм.

Измерения апикальной части на расстоянии 7 мм от вершины коронки зуба на имеющихся в распоряжении экземплярах зубов *Timurlengia euotica* составили: средняя мезиодистальная ширина — 6 мм, средняя лабио-лингвальная длина — 12 мм, что демонстрирует хорошее соответствие результатам, полученным со слепка зуба.



A – передняя поверхность
 B – задняя поверхность
 C – левая латеральная поверхность
 D – правая латеральная поверхность
 E – верхняя поверхность
 F – нижняя поверхность

Рис. 2. Дорсальный позвонок *Levnosovia transoxiana* (Hadrosauoidea) (DIN 20/11)

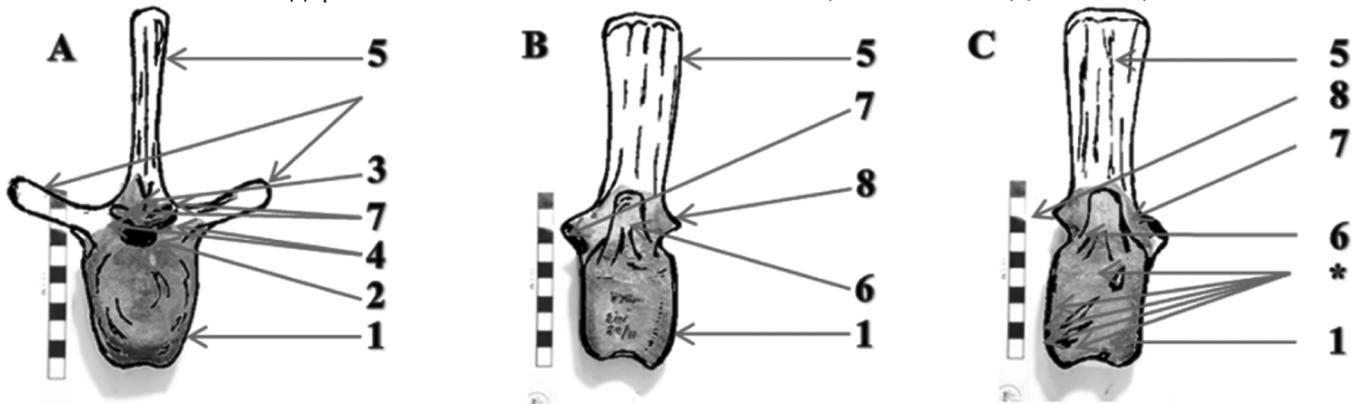


Рис. 3. Дорсальный позвонок *Hadrosauoidea* (DIN 20/11) со схематически прорисованными утраченными морфологическими элементами (A — передняя поверхность, B — левая латеральная поверхность, C — правая латеральная поверхность, * — следы биоэрозии (следы укусов), 1 — corpus vertebrae, 2 — foramen vertebrale, 3 — arcus vertebrae, 4 — pediculli arcus vertebrae, 5 — processus spinosus, 6 — processus transversus, 7 — processus articularis cranialis, 8 — processus articularis caudalis)

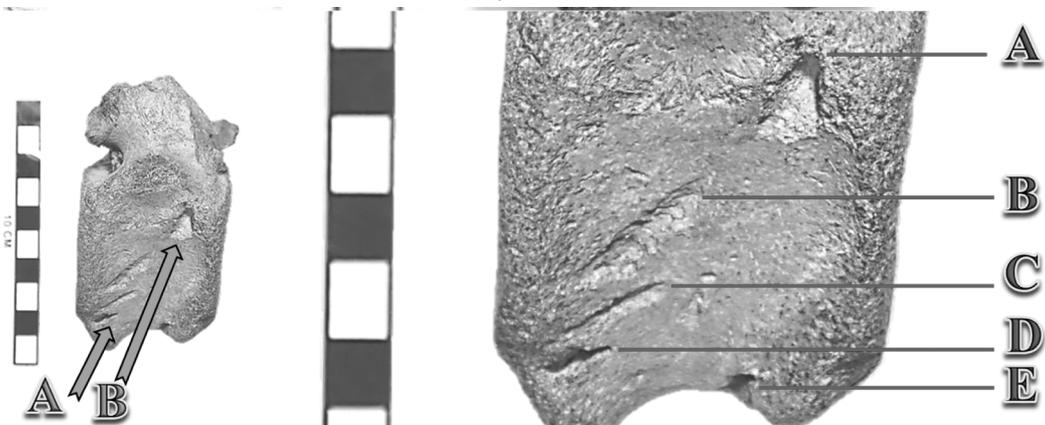
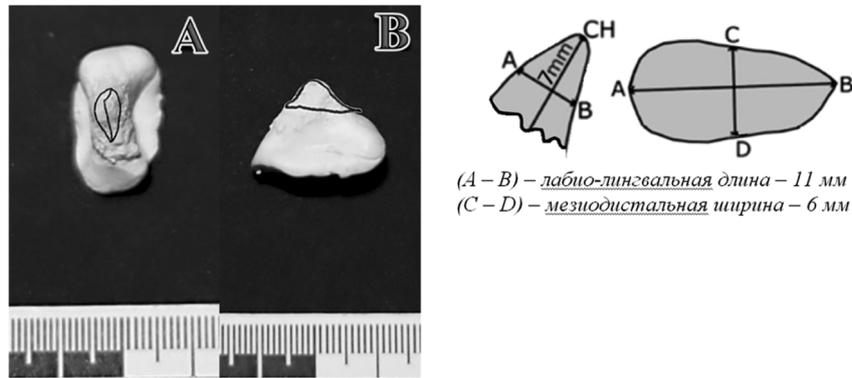
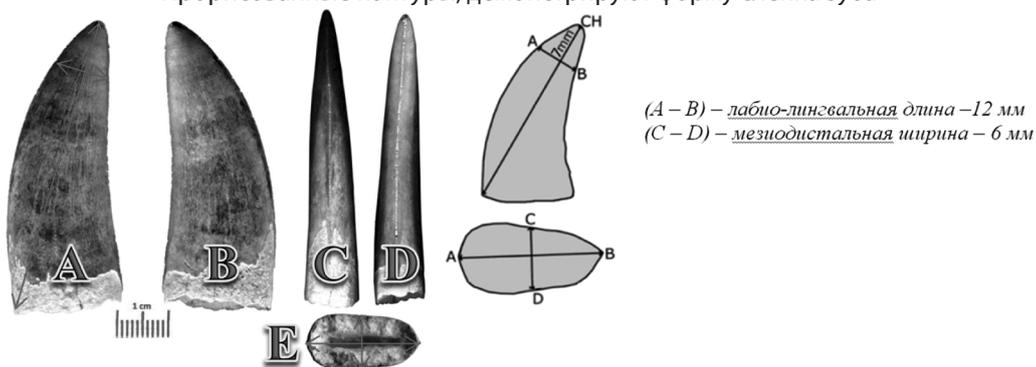


Рис. 4. Группы следов от укусов на левой латеральной поверхности тела дорсального позвонка *Levnosovia transoxiana* (DIN 20/11) (обозначены буквами на правом рисунке). Вентродорсальное направление следов от укуса (обозначены буквами и стрелками на левом рисунке)



(A – B) – лабио-лингвальная длина – 11 мм
(C – D) – мезиодистальная ширина – 6 мм

Рис. 5. Слепок зуба, изготовленный из следа от укуса на левой латеральной поверхности тела дорсального позвонка *Levnesovia transoxiana* (DIN 20/11). (A) — вертикальная, (B) — боковая проекции.
Прорисованные контуры, демонстрируют форму слепка зуба



(A – B) – лабио-лингвальная длина – 12 мм
(C – D) – мезиодистальная ширина – 6 мм

Рис. 6. Зуб *Timurlengia euotica*: A — левая латеральная поверхность, B — правая латеральная поверхность, C — передняя поверхность, D — задняя поверхность, E — горизонтальное сечение

Ввиду того, что анатомический материал челюстного аппарата *Timurlengia euotica* представлен очень скудно, в основу реконструктивного исследования, исходя из схожести строения челюстей во всей клade *Tyrannosauroidea*, положены сведения о смене и росте зубов у *Tyrannosaurus rex*, аналогично исследованию о вероятных следах укусов *Basilosaurus* на экземплярах меньшего кита *Dorudon* [Fahlke J.M., 2012], а также исследованию о следах питания, относящиеся к ювенильной особи *Tyrannosaurus rex* [Peterson J.E. et al., 2019].

Цифровые модели челюстного аппарата представителя клady *Tyrannosauroidea* и позвонка представителя клady *Hadrosauroidea*, полученные с помощью Next Engine Scan Studio HD Pro версии 2.02, были приведены к одному масштабу с фрагментами верхней и нижней челюсти *Timurlengia euotica* и с дорсальным позвонком *Levnesovia transoxiana*. Это позволило сделать интерактивную реконструкцию и пространственное манипулирование изучаемыми объектами, в процессе которой были измерены расстояния между зубами верхней челюсти *Timurlengia euotica*, как непосредственно прилегающих зубов, так и зубов из чередующихся положений замены и сравнены с расстояниями между проколами и бороздами на исследуемом экземпляре позвонка *Levnesovia transoxiana*.

Измерения, проведенные на цифровой модели верхней челюсти *Timurlengia euotica*, хорошо укладываются в показатели, полученные на экземпляре позвонка *Levnesovia transoxiana*. Расстояния между, обозначенными на приведенных изображениях, коронками зубов верхней челюсти тимурленгии хорошо соотносятся и близко соответствуют расстояниям между проколами и бороздами от следов укусов на дорсальном позвонке левнесовии.

Обсуждение и выводы

Находки следов укусов являются очень важным компонентом в палеобиологических исследованиях, так как могут предоставить важную информацию о древних экосистемах и служить индикаторами трофических взаимодействий между животными и их месте в пищевой цепи. Также они могут служить лучшим свидетельством предпочтений в питании, особенно потому, что копролиты, содержимое желудка или другие прямые свидетельства встречаются очень редко [Bell P.R. et al., 2010].

Следы укусов при благоприятных обстоятельствах могут иметь диагностические признаки, определяющие таксономическое положение хищника, позволяют понять его методы охоты и пищевые привычки, а также

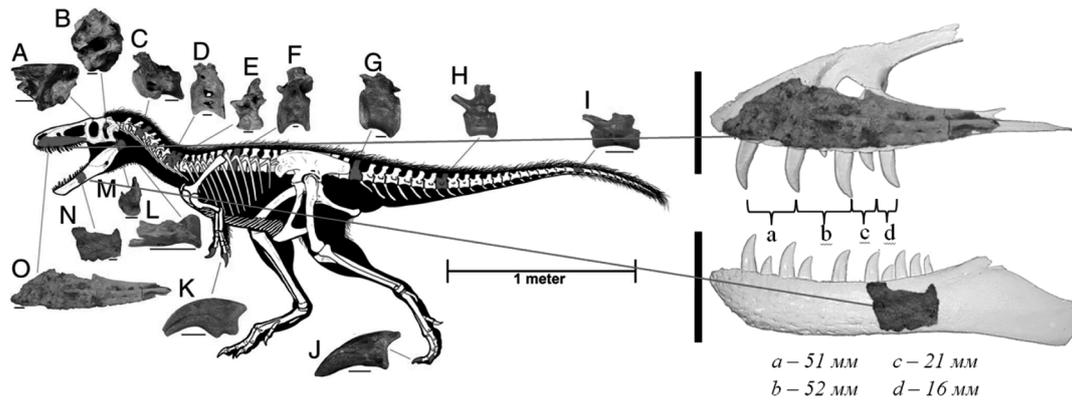


Рис. 7. Реконструкция верхней (ZIN PH 676/16) и нижней челюстей (ZIN PH 15/16) *Timurlengia euotica* для визуализации положения зубов, используемого для измерений. На цифровом изображении наглядно представлена попеременная смену зубов. Масштабные линейки равны 10 см

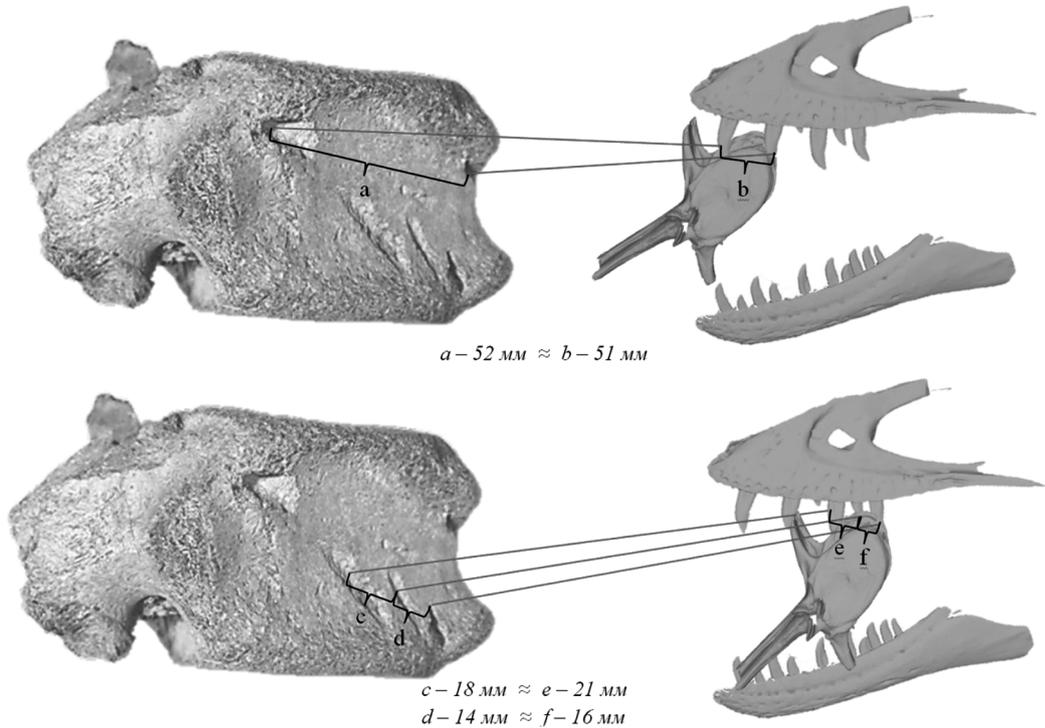


Рис. 8. Интерактивная цифровая реконструкция и пространственное манипулирование моделью варианта возможного трофического межвидового взаимодействия, при котором могли появиться следы от укусов *Timurlengia euotica* на исследуемом позвонке *Levnosovia transoxiana*

служат прямым свидетельством трофических взаимодействий и конкуренции в палеобиоценозах. Однако идентификация обеих сторон, связанных со следами укусов, часто затруднена, что ограничивает получение биологически значимой информации. Укушенные экземпляры часто фрагментарны, а поскольку следы укусов обычно встречаются на изолированных элементах, то они часто не являются диагностическими для рода или вида. Хотя следы питания и следы укусов, приписываемые тираннозавроидам, хорошо документированы у обычных позднемеловых таксонов, таких как гадрозавроиды и цератопсы, все же укусы, оставленные зубами других теропод (*Dromaeosauridae*, *Troodontidae*) не всег-

да, можно однозначно отличить от зубов ювенильных *Tyrannosauroidae*.

Следы, оставленные зубами представителей семейства *Dromaeosauridae*, встречается крайне редко, что позволяет предположить, что контакт их зубов с костями добычи был случайным (Hone D.W.E. et al., 2010), а зубной ряд большинства таксонов из-за твердости костной ткани неприспособлен оставлять такие следы. Зубы дромеозаврид практически не изнашивались [Longrich N.R., 2008], что показывает, что они избегали прокусывания костей и, возможно, их пищевому поведению было в определенной степени не свойственно костегрызение.

Исследование характера стирания зубов у троодонтид, дает возможность предположить, что они охотились на животных с мягким телом и в качестве добычи предпочитали беспозвоночных и падаль, которые либо были неподвижны, либо могли быть проглочены целиком [Torices A. et al., 2018].

Исследования силы укуса кархародонтозавра, а также акрокантозавра и тираннозавра показали, что у кархародонтозавров сила укуса была намного ниже, чем у тираннозавров несмотря на то, что они относились к тому же размерному классу. У *Tyrannosaurus rex* сила переднего укуса оценивается в 25 418 ньютонов, а сила заднего укуса — 48 505 ньютонов, тогда как сила переднего укуса *Carcharodontosaurus saharicus* оценивается в 11 312 ньютонов, а сила заднего укуса — 25 449 ньютонов. Это намного ниже, чем у тираннозавра, что означает, что он не придерживался диеты остеофага [Sakamoto M., 2022]. Также были проведены расчеты черепов теропод методом конечных элементов, что еще раз подтвердило идею о том, что кархародонтозавр ел более мягкую пищу, чем тираннозавриды. Большое напряжение было восстановлено в задней части черепа возле квадратной кости у кархародонтозавра, спинозавра и акрокантозавра. Черепа этих теропод имели более высокие относительные напряжения по сравнению с черепами более мелких родов. Это свидетельствует о том, что черепа гигантских таксонов имели наличие больших пневматических структур для экономии веса, а не для создания прочной конструкции.

Следы зубов хищных теропод, на кажущуюся очевидность, на сегодняшний день изучены недостаточно, подробно описаны только несколько экземпляров [Jacobsen A.R., 1998] и проведено только два систематических исследования [Drumheller S.K. et al., 2020]. Напротив, единственное заметное исключение составляют представители клады *Tyrannosauoidea*, многочисленные следы от укусов которых известны из формаций, где они являлись доминирующими плотоядными [Fiorillo A.R., 1991].

Следы зубов, которые, как полагают, были оставлены тираннозавроидами, состоят из V-образных борозд и потертостей (субпараллельных и изолированных), а также отчетливых следов от проколов и вытягивания (тонкие параллельные царапины, возникающие в результате соскабливания зубами) [Robinson R.F. et al., 2016].

Анализируя результаты исследования, я прихожу к выводам, что следы укусов на дорсальном позвонке *Levnesovia transoxiana*, скорее всего, представляют

собой вариант падалядного поведения *Timurlengia euotica*, а не следы атаки хищника и последующего поедания жертвы. Так на следах укусов нет признаков заживления, что подтверждает, что они были причинены уже после смерти левнесовии. А их вентродорсальное направление в сагиттальной плоскости, то есть со стороны живота, доказывает невозможность их получения при борьбе одного животного с другим. Когда тимурленгия приступил к кормлению, туша левнесовии лежала на левом боку, так как следы укусов находятся на правой латеральной поверхности позвонка и нанесены зубами верхней челюсти по направлению сверху вниз. Тот факт, что следы укусов находятся на месте, где анатомически не располагается большое количество мышц, а доступ к нему со стороны брюшной полости или грудной клетки предполагает поедание внутренних органов туши, дает возможность сделать выводы о том, что питающийся тимурленгия был падалящиком, который появился после того, как у мертвой левнесовии уже была съедена большая часть мягких тканей. Так, наблюдения за пищевым поведением хищных млекопитающих [Carson E.A. et al., 2000] и птиц [Behrensmeyer A.K. et al., 2003] показывают, что в большинстве случаев поедание осевого скелета происходит после того, как были съедены конечности и внутренности. Следы, оставленные зубами тимурленгии, представляют собой два укуса, первый из которых — это серия из двух проколов, определяемая как пробный силовой укус, второй — это серия из борозд и прокола, определяемая как перехват добычи и сильное трясение головой при отрывании куска добычи. Наличие следов укусов лишь только на одной поверхности позвонка свидетельствует о том, что они оставлены зубами только одной, в данном случае, верхней челюсти, и то, что в момент питания тимурленгии позвонки левнесовии находился в сочленении с другими частями туши, на которые и пришлись действия от зубов нижней челюсти, в данном конкретном случае не доступные для исследования.

Благодарности

Я хотела бы выразить благодарность и.о. заведующего кафедрой «Зоология позвоночных» Санкт-Петербургского государственного университета д.б.н. профессору Скучасу П.П. за предоставленный из палеонтологической коллекции кафедры для исследования экземпляр позвонка *Levnesovia transoxiana*, ассистенту кафедры «Зоология позвоночных» Санкт-Петербургского государственного университета Колчанову В.В. за помощь в подготовке экспериментальных моделей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Abler W.L. 2001. A kerf-and-drill model of tyrannosaur tooth serrations. *Mesozoic Vertebrate Life*. Tanke D.H., Carpenter K., Skrepnick M.W. Bloomington: Indiana University Press, pp. 86–89.
2. Augustin F.J., Matzke A.T., Maisch M.W., Hinz J.K., Pfretschner H.-U. 2020. The smallest eating the largest: the oldest mammalian feeding traces on dinosaur bone from the Late Jurassic of the Junggar Basin (northwestern China). *The Science of Nature*, 107: 32.
3. Averianov A.O., Sues H.D. 2012. Skeletal remains of Tyrannosauroida (Dinosauria: Theropoda) from the Bissekty Formation (Upper Cretaceous: Turonian) of Uzbekistan. *Cretaceous Research*. Vol. 34, pp. 284–297.
4. Bell P.R., Currie P.J. 2010. A tyrannosaur jaw bitten by a confamilial: scavenging or fatal agonism? *Lethaia*, 43(2), pp. 278–281.
5. Brown C.M., Tanke D.H., Hone D.W.E. 2021. Rare evidence for «gnawing-like» behavior in a small-bodied theropod dinosaur. *PeerJ* 9: e11557.
6. Brusatte S.L., Averianov A.O., Sues H.D., Muir A., Butler I.B. 2016. New tyrannosaur from the mid-Cretaceous of Uzbekistan clarifies evolution of giant body sizes and advanced senses in tyrant dinosaurs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(13): 201600140.
7. Chin K., Tokaryk T.T., Erickson G.M., Calk L.C. 1998. A king-sized theropod coprolite. *Nature* 393, pp. 680–682.
8. D'Amore D.C., Blumenshine R.J. 2009. Komodo monitor (*Varanus komodoensis*) feeding behavior and dental function reflected through tooth marks on bone surfaces, and the application to ziphodont paleobiology. *Paleobiology*, 35, pp. 525–552.
9. De Palma R.A., Burnham D.A., Martin L.D., Rothschild B.M., Larson P.L. 2013. Physical evidence of predatory behavior in *Tyrannosaurus rex*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(31): pp. 12560–12564.
10. Drumheller S.K., McHugh J.B., Kane M., Riedel A., D'Amore D.C. 2020. High frequencies of theropod bite marks provide evidence for feeding, scavenging, and possible cannibalism in a stressed Late Jurassic ecosystem. *PLoS ONE* 15(5): e0233115.
11. Everhart M.J., Ewell K. 2006. Shark-bitten dinosaur (Hadrosauridae) vertebrae from the Niobrara Chalk (Upper Coniacian) of western Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences*, 109(1–2), pp. 27–35.
12. Fahlke J.M. 2012. Bite marks revisited — evidence for middle-to-late Eocene *Basilosaurus isis* predation on *Dorudon atrox* (both Cetacea, Basilosauridae). *Palaeontologia Electronica* Vol. 15, Iss. 3, 32A, 16p.
13. Farlow J.O., Brinkman D. 1994. Wear surfaces on the teeth of tyrannosaurs. In: Rosenberg G.D., Wolberg D.L., editors. *The Paleontological Society Special Publication*. Knoxville: Dept. Geological Sciences, Univ. of Tennessee. pp. 165–175.
14. Fiorillo A.R. 1991. Prey bone utilization by predatory dinosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Vol. 88, Iss. 3–4, pp. 157–166.
15. Fowler D.W., Sullivan R.M. 2006. A ceratopsid pelvis with toothmarks from the Upper Cretaceous Kirtland Formation, New Mexico: evidence of late Campanian tyrannosaurid feeding behavior. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, Vol. 35, pp. 127–130.
16. Torices A., Wilkinson R., Arbour V.M., Ruiz-Omenaca J.I., Currie P.J. 2018. Puncture-and-Pull Biomechanics in the Teeth of Predatory Coelurosaurian Dinosaurs. *Current Biology*, Vol. 28, Iss. 9, pp. 1467–1474.
17. Happ J. 2008. An analysis of predator — prey behavior in a head-to-head encounter between *Tyrannosaurus rex* and *Triceratops*. In: Larson P., Carpenter K., editors. *Tyrannosaurus rex: the tyrant king*. Bloomington: Indiana University Press, pp. 355–370.
18. Hone D.W.E., Rauhut O.W.M. 2010. Feeding behaviour and bone utilization by theropod dinosaurs. *Lethaia*, Vol. 43, Iss. 2, pp. 232–244.
19. Hone D.W.E., Tanke D.H. 2015. Pre-and postmortem tyrannosaurid bite marks on the remains of *Daspletosaurus* (Tyrannosaurinae: Theropoda) from Dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada. *PeerJ* 3: e885.
20. Hone D.W.E., Chure D.J. 2018. Difficulties in assigning tracemarkers from theropodan bite marks: an example from a young diplodocoid sauropod. *Lethaia*, 51: pp. 456–466.
21. Horner J.R. 1994. Steak knives, beady eyes, and tiny little arms (a portrait of *Tyrannosaurus* as a scavenger). *The Paleontological Society Special Publication*, Vol. 7, pp. 157–164.
22. Jacobsen A.R. 1998. Feeding behaviour of carnivorous dinosaurs as determined by tooth marks on dinosaur bones. *Historical Biology — An International Journal of Paleobiology*, Vol. 13, Iss. 1, pp. 17–26.
23. Longrich N.R. 2008. Small theropod teeth from the Lance Formation of Wyoming. In: Sankey J.T., Baszio S., editors. *The Unique Role of Vertebrate Microfossil Assemblages in Paleocology and Paleobiology*: Indiana: University Press. pp. 135–158.
24. Noto C.R., Main D.J., Drumheller S.K. 2012. Feeding traces and paleobiology of a Cretaceous (Cenomanian) crocodyliform: example from the Woodbine Formation of Texas. *PALAIOS*, 27(2), pp. 1–11.
25. Peterson J.E., Daus K.N. 2019. Feeding traces attributable to juvenile *Tyrannosaurus rex* offer insight into ontogenetic dietary trends. *PeerJ* 7: e6573.
26. Robinson R.F., Jasinski S.E., Sullivan R.M. 2015. Theropod bite marks on dinosaur bones: indications of a scavenger, predator or both?; and their taphonomic implications. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 68, pp. 275–282.
27. Sakamoto M. 2022. Estimating bite force in extinct dinosaurs using phylogenetically predicted physiological cross-sectional areas of jaw adductor muscles. *PeerJ* 10: e13731.
28. Schubert B.W., Ungar P.S. 2005. Wear facets and enamel spalling in tyrannosaurid dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50, pp. 93–99.
29. Sues H.D., Averianov A.O. 2009. A new basal hadrosauroid dinosaur from the Late Cretaceous of Uzbekistan and the early radiation of duck-billed dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B*, Vol. 276, Iss. 1667, pp. 2549–55.